

ecologia mediterranea

Vol. 48 (2) – 2022

Revue internationale d'écologie méditerranéenne

International Journal of Mediterranean Ecology



Editors-in-Chief: Dr Élise Buisson & Dr Brigitte Talon

Institut méditerranéen de biodiversité et écologie (IMBE)
Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology

Naturalia Publications

ecologia mediterranea

Éditrices en chef : Dr Élise Buisson et Dr Brigitte Talon
UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Comité éditorial

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

ISSN 0153-8756

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

Instructions aux auteurs

ecologia mediterranea publie des articles de recherche originaux sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. *ecologia mediterranea* priviliege les domaines scientifiques suivants : bioclimatalogie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie marine, biologie des populations, écologie des communautés, écologie forestière, écologie génétique, écologie marine, écologie microbienne, écologie du paysage, écologie de la restauration, écologie végétale et animale, éphysiologie, paléoclimatalogie, paléoécologie. La revue accepte également des articles de synthèse, des notes/communications courtes, des comptes rendus d'ouvrages, des résumés de thèses, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans *ecologia mediterranea*. La revue publie aussi des actes de colloques faisant l'objet d'un numéro spécial. Dans ce cas, prendre contact avec les éditrices.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet. La décision finale d'accepter ou de refuser un article relève des éditrices. L'article proposé doit être envoyé en version électronique à *ecologia mediterranea@imbe.fr* (version doc(x) ou rtf). Pour la mise en forme du document, voir les instructions qui suivent. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé sous deux mois toujours sous format électronique (doc(x) ou rtf). Passé ce délai, la seconde version sera considérée comme une nouvelle proposition.

TYPES DE MANUSCRIT

À préciser sur la première page lors de la soumission d'un manuscrit.

Article de recherche : contribution inédite découlant d'une étude complète. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Note/communication courte : observation nouvelle ou rapport d'expérience dans un contexte pertinent avec les sujets visés par la revue. Ce type d'article fait typiquement une dizaine de pages et environ 3 000 à 4 000 mots.

Article de synthèse : revue critique et originale de sujets spécifiques d'actualité ou d'un champ de recherche de pointe dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Commentaire : avis sur des sujets déjà publiés dans *ecologia mediterranea* ou réflexion critique sur des problèmes d'intérêt général en écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une à cinq pages et environ 1 000 à 3 000 mots.

Compte rendu d'ouvrage : revue critique d'ouvrages (livres, monographies, manuels, etc.) dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Les auteurs d'ouvrages souhaitant voir un compte rendu publié dans *ecologia mediterranea* doivent envoyer un exemplaire de l'ouvrage en question aux éditrices en chef.

Résumé de thèse : résumé d'une thèse soutenue récemment dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Auteur, année, titre, spécialité et université (e.g. Thèse de doctorat en écologie soutenue le 3 avril 2012 à l'université de Padoue, Italie, laboratoire xxx), composition du jury, mots clés, résumé de 1 000 mots maximum.

TEXTE

Les articles (dactylographiés en Times 12, double interligne, format A4) doivent être rédigés en anglais ou en français. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux. L'article doit être complet : type de manuscrit, titres anglais et français, auteur(s) et adresse(s), résumés en anglais et en français (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots clés anglais et français, texte, puis remerciements, bibliographie, liste des titres des figures et tableaux puis les figures et tableaux (un(e)/page). Ainsi, pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document et non envoyées séparément.

Le texte des articles de recherche doit comporter quatre parties non numérotées : introduction, méthodes, résultats, discussion. Les sous-titres ne sont pas numérotés. Par exemple :

Introduction
Méthodes
Site d'étude
Plan expérimental
Analyses des données

Résultats

Discussion

L'emploi de mots soulignés est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (: ; ? !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

PREMIÈRE PAGE

La première page contient :

- 1) le type de manuscrit visé (article de recherche, communication courte, etc.) ;
- 2) le titre de l'article ;
- 3) le nom et prénom des auteurs ;
- 4) l'adresse de chaque auteur sera indiquée avec le courriel de l'auteur pour la correspondance. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture ;
- 5) le nombre total de mots de l'introduction à la bibliographie.

RÉSUMÉS, MOTS CLÉS ET VERSION ABRÉGÉE

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

BIBLIOGRAPHIE

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

Article

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

Ouvrage

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

Chapitre d'ouvrage

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

Rapport et thèse

Jaouadi, W. (2011). *Écologie et dynamique de régénération de l'Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan var. *raddiana* dans le parc national de Bouhedma (Tunisie)*. Thèse de doctorat de l'Institut national agronomique de Tunisie, 180 p.

Site web

Météo-France (2020). *Données climatiques de la station de Marignane, normales*. Available at: <http://www.meteofrance.com/climat/france/marignane/13054001/normales>. Last accessed 21.4.2020

CITATIONS ET RENVOIS APPELÉS DANS LE TEXTE

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

ABRÉVIATIONS, NOMENCLATURE ET MOTS LATINS

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

FIGURES ET TABLEAUX

Pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document, à la suite des références bibliographiques (voir la partie « Texte »). Une fois l'article accepté, les illustrations doivent être envoyées séparément du texte, prêtées à l'impression (résolution 300 dpi). Tous les documents devant être insérés doivent être annoncés dans le texte, numérotés dans l'ordre d'apparition et légendés.

TIRÉS À PART

Il n'est plus fourni de tirés à part mais un pdf par article.

ABONNEMENT

(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 an = 2 numéros

Abonnement	Frais de port	Total
France	60 €	6 €
Europe	60 €	12 €
Monde	60 €	16 €

Abonnement à adresser à :
SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
F-04250 TURRIERS

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

ecologia mediterranea

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology

Vol. 48 (2) – 2022

Sommaire/Contents

<i>Editorial – Éditorial</i>	3
Constat de la propagation d'un arbre envahissant, l'Ailante (<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle), dans le parc national de Chréa (Algérie) <i>Findings on the spread of an invasive Ailanthus tree</i> (<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle) <i>in the National Park of Chréa (Algeria)</i> Y. KACIMI, M. SBABDJİ	5
Estimating the demographics of an ocellated lizard (<i>Timon lepidus</i> Daudin, 1802) population through photo identification capture-recapture M. BELAUD, A. BERTOLERO, M. CHEYLAN	23
Comparative approach of multivariate statistics to decipher trade off in temporal datasets <i>Approche statistique multivariée pour décrire</i> <i>les données temporelles long terme (millénaire)</i> L. BABOIN, S. BERTON, D. DUNAND, Q. M. DUTERTRE, S. GILARDI, J.-B. R. GUY, B. LEYS	33
Évolution de l'occupation du sol des mares temporaires dans la suberaie de Maâmora et la province de Benslimane (Maroc) <i>Evolution of the land use of temporary ponds in the Maâmora</i> <i>cork oak forest and the Benslimane Province (Morocco)</i> M. OULGHAZI, M. EL MALKI, A. GHOUULDAN, M. NACIRI, A. ICHEN	41
A Holocene history of forest vegetation on the northern slopes of a Mediterranean mountain: the Mont Ventoux, Southeast France <i>Histoire holocène de la végétation forestière du versant nord</i> <i>d'une montagne méditerranéenne : le mont Ventoux (Vaucluse, France)</i> E. GAMBA, S. AURELLE, C. VERGNAUD, B. TALON	53
Résumés de thèses – <i>Ph. D summaries</i> P. MALLET, H. SHAIBAN, K. VILLSSEN	69

*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/>*

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

How to deal with the progression of invasive alien species? *Ailanthus altissima* has invaded all continents except Antarctica, to the point that it is considered one of the most dangerous invasive species. Its expansion linked to activities for the past fifty years in the Chréa National Park in Algeria is very worrying (Kacimi and Sbabdj). Encouraged by global warming, the tree colonize higher in altitude and threatens the cedar forest. Scientists are trying to describe its progression and its mode of progression, along the ravines and roads, in order to offer management solutions. The development of new methodologies advances our knowledge of species and ecosystems. The photo-identification method, which is based on the recognition of the particular traits of individuals thus allowing them to be recognized, has been applied to the monitoring of ocellated lizards in the south-east of France (Belaud et al.). The number of individuals in a population of the Var River Valley was assessed using this very precise capture-mark-recapture method and its annual and seasonal survival rate estimated. Another methodological advance is the use of various multivariate analyzes to better identify and understand the tipping points of biotic and abiotic variables in response to fire disturbance (Baboin et al.). The concentration of microcharcoals in lake cores can be linked to plant diversity, in the short and long term. Applied to paleoecological studies, multivariate analyzes are likely to make the most of paleoecological data and complete the understanding of long-term dynamic trajectories, with many applications in modelling. Charcoals and fires are the subject of another article in this same issue (Gamba et al.). This is the very first study of the history of the vegetation of Mont Ventoux based on the identification and dating of charcoals in soils. This mountain, completely deforested in the 12th century, was the subject of major reforestation projects in the 19th century. The significant erosion that followed this deforestation spared certain soils, which have kept the memory of fire episodes that are over 4,000 years old. Some taxa were found beyond their current altitudinal limit, such as fir, and the question of the climatic or anthropogenic determinism of the lowering of this limit will require further study. Today there is a tendency to want to preserve what we still have, and this is where satellite monitoring of the state of vegetation comes in. In Morocco, in the famous cork oak forest of Maâmora, one of the largest in the world, as well as in the province of Benslimane, the evolution of temporary ponds and land use have been studied diachronically (from 1989 to 2019, per decade) using Landsat satellite imagery which provides a water index (NDWI) (Oulghazi et al.). This method highlights open water features amidst a mosaic of bare or vegetated soil. The conclusion is clear: without support from public policies and scientists, the disappearance of temporary ponds promises to be rapid.

*Comment faire face à la progression des espèces exotiques envahissantes ? L'ailante (*Ailanthus altissima*) a envahi tous les continents, sauf l'Antarctique, au point qu'elle est considérée comme une des espèces invasives les plus dangereuses. Son expansion liée aux activités depuis une cinquantaine d'années dans le parc national de Chréa en Algérie est très préoccupante (Kacimi et Sbabdj). Encouragé par le réchauffement climatique, l'arbre monte en altitude et menace la cédraie. Les scientifiques tentent de dresser un état des lieux de sa progression et de son mode de progression, le long des ravins et des routes, afin de proposer aux gestionnaires de cet espace protégé des solutions de gestion. Le développement de nouvelles méthodologies fait progresser notre connaissance des espèces ou des écosystèmes. La méthode de photo-identification, qui s'appuie sur la reconnaissance des traits*

particuliers des individus permettant ainsi de les reconnaître, a été appliquée au suivi des lézards ocellés dans le sud-est de la France (Belaud et al.). Le nombre d'individus d'une population de la vallée du Var a pu être évalué grâce à cette méthode capture-marquage-recapture très précise et son taux de survie annuelle et saisonnière estimé. Autre avancée méthodologique, l'utilisation de diverses analyses multivariées pour mieux identifier et comprendre les points de bascule des variables biotiques et abiotiques en réponse à la perturbation feu (Baboin et al.). La concentration en microcharbons des carottages lacustres peut être reliée à la diversité végétale, à court et long terme. Appliquées aux études paléoécologiques, les analyses multivariées sont susceptibles de mieux exploiter les données paléoécologiques et de compléter la compréhension des trajectoires dynamiques sur le long terme, avec de nombreuses applications en modélisation. Les charbons de bois et les feux font l'objet d'un autre article de ce même numéro (Gamba et al.) Il s'agit de la toute première étude de l'histoire de la végétation du mont Ventoux à partir de l'identification et de la datation des charbons de bois dans les sols. Cette montagne, complètement déboisée dès le XII^e siècle, a fait l'objet d'importantes campagnes de reboisement au XIX^e siècle. L'érosion importante qui a suivi cette déforestation a ménagé certains sols, qui ont gardé en mémoire des épisodes de feu vieux de plus de 4000 ans. Certains taxons ont été retrouvés au-delà de leur limite altitudinale actuelle, comme le sapin, et la question du déterminisme climatique ou anthropique de l'abaissement de cette limite nécessitera une étude plus poussée. Il existe aujourd'hui une tendance à vouloir préserver ce que nous possédons encore. Et c'est là que la surveillance par satellite de l'état de la végétation intervient. Au Maroc, dans la célèbre suberaie de la Maâmora, une des plus grandes au monde, ainsi que dans la province de Benslimane, l'évolution des mares temporaires et de l'occupation du sol ont été étudiées de façon diachronique (de 1989 à 2019, par décennie) à l'aide de l'imagerie satellitaire Landsat qui fournit un indice d'eau (NDWI) (Oulghazi et al.). Cette méthode met en évidence les éléments d'eau libre au milieu d'une mosaïque de sol nu ou couvert de végétation. La conclusion est sans appel : sans soutien des politiques publiques et des scientifiques, la disparition des mares temporaires promet d'être rapide.

Constat de la propagation d'un arbre envahissant, l'Ailante (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle), dans le parc national de Chréa (Algérie)

*Findings on the spread of an invasive Ailanthus tree
(Ailanthus altissima (Mill.) Swingle) in the National Park
of Chréa (Algeria)*

Yamina KACIMI^{*1}, Mohamed SBABDJ²

1. Laboratoire d'amélioration des productions agricoles et protection des ressources en zones arides, ISVSA (Institut des sciences vétérinaires et des sciences agronomiques), université Batna 1 Hadj Lakhdar, 5 avenue Chahid Boukhlouf 05000 Batna (Algérie).

2. Institut national de recherche forestière, B.P. 37, Chéraga, 16000, Alger (Algérie).

* Auteur correspondant: yamina.kacimi@univ-batna.dz.

Received: 16 May, 2022; First decision: 15 July, 2022; Revised: 1 Sept., 2022; Second decision: 3 Oct., 2022;
Revised: 27 Oct., 2022; Accepted: 2 Dec., 2022

Résumé

Les espèces exotiques envahissantes sont aujourd'hui considérées comme l'une des plus grandes menaces pour la biodiversité. Le parc national de Chréa (situé à 50 km au sud-ouest de la wilaya d'Alger) a subi dernièrement un phénomène d'invasion par l'Ailante (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle). Notre objectif était de faire un premier constat sur la propagation de cette espèce dans ce parc pour apporter aux gestionnaires les éléments d'information pouvant aider à atténuer cette propagation, notamment en cartographiant les sites envahis à l'aide du logiciel ArcMap 10.8. Des mesures de diamètre, d'âge et de positionnement ont été effectuées dans le but de déceler la dynamique de l'invasion d'un site à l'autre et au sein du même site. Les résultats ont révélé l'existence d'un total de 38 sites envahis, dont la majorité longent les ravins et les intersections entre ravins et routes. Ils montrent également que l'espèce a été introduite depuis plus de 50 ans. L'invasion des sites a beaucoup accéléré d'une décennie à l'autre avec une tendance de propagation à partir des lieux d'origine à proximité des bordures des routes vers l'intérieur des peuplements naturels. Le travail soulève une préoccupation inquiétante liée à l'invasion d'un

site naturel classé par une espèce à fort potentiel invasif. Il pourrait servir de base à de futurs suivis, intégrant notamment la surveillance de la dynamique de la biodiversité, et à la mise au point d'un éventuel programme de lutte.

Abstract

Invasive alien species are now considered one of the greatest threats to biodiversity. The National Park of Chréa (located 50km southwest of the wilaya of Algiers) was recently invaded by the Ailante (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle). The objective of this study was to determine propagation of this species in the park. Therefore, it is interest to provide managers with information that can help mitigate its spread, including mapping the invaded sites using ArcMap 10.8 software. Diameter, age, and position measurements were taken in order to detect the dynamics of the invasion from one site to another and within the same site. Results revealed a total of 38 invaded sites, the majority of the invaded sites being along ravines and intersections between ravines and roads. They also show that the species have been introduced for over 50 years. The number of invaded sites has greatly accelerated from one

Mots-clés: espèce exotique, invasion biologique, cartographie, réserve de biosphère, biodiversité.

Keywords: exotic species, biological invasion, mapping, biosphere reserve, biodiversity.

decade to the next, with a trend of spreading from original locations near road edges to natural stands. This work raises a disturbing concern related to the invasion of a listed natural site by a species with high invasive potential. It could be used as a basis for future monitoring, including monitoring changes in biodiversity, and the development of a possible control program.

Version abrégée

Invasive species pose a major threat to biodiversity and ecosystem services. Ailanthus (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) is an aggressive invasive species worldwide owing to its rapid spread, high seed production, and dual reproductive strategy (Collin & Dumas 2009). It was first introduced to Europe in the 1740s as an ornamental plant, and since its cultivation as an ornamental plant, it has been acclimatized and spread in almost all Europe, as well as on the American continent. The present study provide new knowledge on the spatial dynamics of Ailanthus in Algeria, particularly in a forest area classified at the national scale as “National Park of Chréa” and at the international scale as a “Biosphere Reserve”. This work is therefore of great interest for the protection of local biodiversity in general, and the management of this protected area in particular. Furthermore, it could serve as a basis for future monitoring, including monitoring of biodiversity dynamics, and the development of a possible control program.

The study area is located on the northern slope of the central part of the park, between 650 and 1,100m above sea level, and includes the areas of Bni Ali, Hakou Ferraoune and Glaciers. The methodology adopted was based, on the one hand, on the identification of invasion sites and mapping them using ArcMap10.8 software, and on the other hand, on dendrometric measurements to describe the propagation trend of the species within the forest stand.

Determining the age of the largest individual at each site using coring allowed us to describe the history of the sites invasion and the chronology of spread between sites and the dynamics of extension of Ailanthus individuals at the same site. Accordingly, we used the relationship between the tree diameter (age index) and the distance from the road. We sampled along transects two invaded sites, one located in a shaded and wet ravine (Site 1), and one along the road (Site 35). At Site 1,

measurements were taken along transects spaced 10m apart perpendicular to the axis of the ravine. Each individual of Ailanthus located less than 0.25m on either side of the transect was taken into account by measuring its diameter and the distance from the road. At Site 35, the same sampling method was used, considering the position of the individuals in relation to the road axis, following transects from the edges of the road perpendicular to the interior of the stand.

To study the ability of Ailanthus to propagate into new spaces currently occupied by natural stands, we sampled transects from the roadside edge into the stand interior at a site dominated by dense 80% covered holm oak coppice. Proliferation was described using the proliferation index (the difference between the distances of the *Ailanthus altissima* farthest from the road and the *Holm oak* closest to the road). The results revealed 38 invaded sites, and the oldest Ailanthus individuals where over 50 years old. The majority of the inventoried sites are along the National Road 37 connecting Blida to Chréa. For sites located at altitudes of less than 900m, the occurrence of *Ailanthus altissima* was mainly limited to the ravines. However, for high altitude sites, the plant species occurred not only in the ravines but also along the roadsides.

The number of invaded sites had much accelerated from one decade to the next with an orientation of spread from the original locations near the roadside to natural stands, after a slow rate of spread during the 30 years of establishment, with an average of 0.2 sites/year. Then, the spread marked important jumps during the last two decades 1996-2005 and 2006-2015, with propagations of 1.88 and 1.66 site/year, respectively. The chronological order of occurrence of site invasion showed that the spread occurred randomly.

Further investigation is required to understand the behavior of this plant species in relation to global warming and the consequences of its progression to higher elevations in the central of cedar forests. Given climate change, we expect a large extension of the potential range of this species in Algeria. To this end, it is essential to monitor the area over several years to cut the suckers and shoots that could emerge after the elimination of the mother plants. Effective forest management practices can reduce the invasion of felling mature female trees in order to reduce or eliminate seed dispersal.

Introduction

Les invasions biologiques sont reconnues comme l'une des plus importantes causes de dégradation des écosystèmes et de perte de la biodiversité dans le monde (Lorena & Charles 2008). La mondialisation a déclenché une introduction massive d'espèces végétales dans des zones situées en dehors de leur aire de distribution d'origine (Van Kleunen *et al.* 2015). Certaines espèces exotiques ne s'installent que temporairement dans la nouvelle zone, tandis que d'autres peuvent surmonter les barrières abiotiques et productives locales pour établir des populations autonomes et ensuite invasives (Wagner *et al.* 2017).

En Algérie, il a été recensé 211 plantes vasculaires exotiques. La plupart d'entre elles sont originaires d'Amérique du Nord (31,3 %) et du Bassin méditerranéen (19,4 %). Une forte proportion de ces plantes exotiques (43,6 %) a été introduite volontairement à des fins ornementales et d'aménagement. Plus de la moitié (51,2 %) de ces espèces est naturalisée, dont environ 16 % considérées comme envahissantes ou potentiellement invasives (Meddour *et al.* 2020). Une de ces espèces, l'Ailante glanduleux (*Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle) (Simaroubaceae), est un arbre dioïque à feuilles caduques, originaire de l'est de la Chine et du nord du Vietnam. Elle est envahissante à l'échelle mondiale et en expansion sur tous les continents sauf l'Antarctique (Kowarik & Säumel 2007). Cette espèce a été listée parmi les espèces végétales exotiques envahissantes ou potentiellement envahissantes les plus répandues en Algérie, en Afrique du Nord, en France méditerranéenne, dans les îles de la Méditerranée, en Europe et d'autres régions du monde, où elle a été classée comme dangereuse, c'est-à-dire causant des dommages ou des altérations écologiques (Meddour *et al.* 2020).

Elle cause actuellement un problème crucial d'invasion en raison de sa propagation rapide, de sa forte production de graines et de sa capacité à se reproduire à partir de rejets de souches (Casella & Vurro 2013 ; Vila *et al.* 2006). Sa capacité à supporter différents milieux et conditions facilite davantage sa propagation. Elle supporte également la salinité et la pollution atmosphérique (Kowarik & Säumel 2007). L'espèce colonise essentiellement les sites perturbés, mais elle colonise également certains milieux naturels ouverts tels que les terrains sablonneux du littoral

et les ripisylves (Office de génie écologique [OGE], 2012). Bien qu'elle soit connue pour son intolérance à l'ombre et pour ses difficultés à coloniser des milieux à canopée fermée, elle montre toutefois quelques adaptations. Malgré ses préférences pour les sols acides, elle se rencontre aussi sur sols acides et calcaires (Kowarik & Säumel 2007). Sa propagation est également favorisée par sa dispersion par le vent et par l'eau (Kowarik & Säumel 2008). De plus, elle est capable de se disperser sur de longues distances dans les champs et dans les forêts matures (Landenberger *et al.* 2007). L'Ailante représente une menace réelle ou potentielle pour la flore indigène dans les habitats semi-naturels et naturels, en particulier ceux qui présentent une forte densité locale (Meddour *et al.* 2020). Cette espèce exsude des composés chimiques allélopathiques qui ont un effet d'inhibition sur de nombreuses espèces indigènes dont celles d'intérêt économique (Kowarik & Säumel 2007 ; Agence méditerranéenne de l'environnement [AME], 2010 ; Gomez-Aparicio & Canham 2008 ; Heisey 2010). Ces composés modifient les propriétés chimiques du sol et sa teneur en nutriments (Kowarik & Säumel 2007 ; Felker-Quinn *et al.* 2009). Le problème que pose l'Ailante en tant qu'espèce envahissante ne réside pas seulement dans son effet sur l'environnement, mais également sur un plan socio-économique. En effet, son éradication ou son confinement nécessitent une main-d'œuvre importante et du matériel spécifique. Le fort potentiel de reprise par différentes voies (graines, boutures, drageons, rejets) impose la répétition du traitement sur plusieurs années, ce qui conduit à des coûts de gestion très importants (OGE, 2012). C'est ainsi que le développement de la lutte contre cette espèce est l'un des objectifs majeurs de l'actuelle stratégie européenne pour la biodiversité (Radtke *et al.* 2013). Bien qu'elle colonise visiblement un large éventail d'habitats (Kowarik & Säumel 2007), peu d'informations sont disponibles dans le Bassin méditerranéen sur les effets interactifs des facteurs anthropiques, écologiques et géographiques sur sa capacité à devenir envahissante (Motti *et al.* 2021).

À l'échelle du continent africain, l'Ailante est introduit dans six pays (Afrique du Sud, Lesotho, Algérie, Tunisie, Maroc et Libye), dont trois où il est actuellement naturalisé (Afrique du Sud, Lesotho et Algérie). En Algérie, le problème de l'Ailante n'est pas lié uniquement à sa vitesse de propagation

(Lefeuvre 2006; Castro-Diez *et al.* 2014), mais également à sa propagation dans certaines aires protégées telles que les parcs nationaux de Chréa et de Gouraya (Meddour *et al.* 2020). Sa plasticité écologique lui a permis de gagner toutes les régions et tous les étages bioclimatiques du pays, du subhumide à l’aride (Aflou, el-Bayadh et Biskra) (Soltani-Amri 2014).

Le parc national de Chréa, reconnu pour son importance patrimoniale, a subi dans certaines zones l’invasion de cette espèce. En empruntant la route nationale 37 reliant Chréa à Blida, qui traverse le versant nord du parc national, on constate à première vue sa forte présence et, en conséquence, la nécessité de l’exploration que suscite la progression de l’Ailante dans ce parc jusqu’à 1 200 m d’altitude en pleine cédraie. Aujourd’hui, sa prolifération rapide lui a permis de s’étendre en supplantant les espèces indigènes.

En Algérie, le problème des espèces envahissantes est insuffisamment documenté. Il a fait l’objet de rares travaux, tels ceux de Meddour *et al.* (2020) sur la flore exotique d’Algérie (Afrique du Nord), de Soltani-Amri (2014) sur l’écologie de l’Ailante dans la région de Constantine, et de Ben Meddour (2010) sur le pouvoir allélopathique de l’Ailante au regard de la germination de quelques mauvaises herbes des céréales. Excepté ces études, en ce qui concerne l’invasion biologique dans sa globalité ou pour l’Ailante en particulier, aucune synthèse n’a été entreprise. Par conséquent, il se révèle urgent d’entreprendre des recherches pour répondre au problème de l’invasion et de la propagation de cette espèce qui demeure très peu prospectée, voire totalement ignorée.

La présente étude cherche dès lors à apporter de nouvelles connaissances sur la dynamique spatiale de l’Ailante en Algérie, plus précisément dans une zone forestière reconnue pour son importance patrimoniale : le parc national de Chréa. Ce travail est donc d’un intérêt certain pour la protection de la biodiversité et la gestion de cette aire protégée en particulier, en mettant à la disposition du gestionnaire des éléments d’information pouvant aboutir à la prise de mesures pour minimiser ou arrêter la prolifération de l’Ailante. La localisation et l’identification des conditions et des sites de propagation pourront faciliter la détection précoce des nouvelles populations et de leur éradication dès le plus jeune âge.

Méthodes

Site d’étude

La zone d’étude fait partie du parc national de Chréa, qui est classé « Réserve de la biosphère » depuis 2002 (Mekideche *et al.* 2018) et couvrant 26 587 ha des hauteurs de l’Atlas blidéen entre les parallèles 36°36’ et 36°00’ et les méridiens 3°20’ et 2°40’ à 50 km au sud-ouest d’Alger (Sahli 2016).

Le climat est dominé par le subhumide et l’humide. Les précipitations annuelles varient entre 600 et 800 mm. Leur cumul peut dépasser 1 000 mm (Rabhi *et al.* 2018). Durant la période hivernale, les températures varient de 4,6 à 5 °C ; pour la période estivale, les moyennes des températures sont comprises entre 20,5 et 24,1 °C (Morsli 2008). Le substrat, est homogène et constitué de schistes du crétacé supérieur (Rabhi *et al.* 2018). En ce qui concerne le couvert végétal, la mosaïque de variantes microclimatiques résultant de l’état très accidenté du relief a favorisé un couvert boisé dense et diversifié abritant plus de 1 200 espèces végétales et 674 espèces animales.

La zone d’étude se situe sur le versant nord de la partie centrale du parc, entre 650 et 1 100 m d’altitude, où elle occupe 223 ha. Elle regroupe de nombreux sites restreints connus par des appellations locales, à savoir Bni Ali, Hakou Ferraoune, Oued Blat et Glacières. Cette partie du parc, qui bénéficie d’un microclimat particulièrement favorable (exposition fraîche et altitude moyenne), est très réputée pour sa riche biodiversité représentée par plus de 5 formations végétales différentes (suberaie, yeuseraie, cédraie et des formations mixtes).

La zone est sillonnée par de nombreux ravins qui s’entrecroisent avec la route nationale 37 reliant Blida à Chréa, laquelle traverse la zone en forme serpentée (figure 1).

Cartographie des sites envahis

Le travail cartographique a nécessité 4 mois de prospection (avril-juillet) durant lesquels l’Ailante s’est trouvé en pleine phase de feuillaison, de floraison et par la suite de fructification. Ces dernières permettent de distinguer de loin l’Ailante parmi d’autres essences. La délimitation de la zone d’étude a été faite selon la présence de l’espèce sur le versant nord de la partie centrale du parc. De ce fait, la première phase de prospection a consisté à balayer le

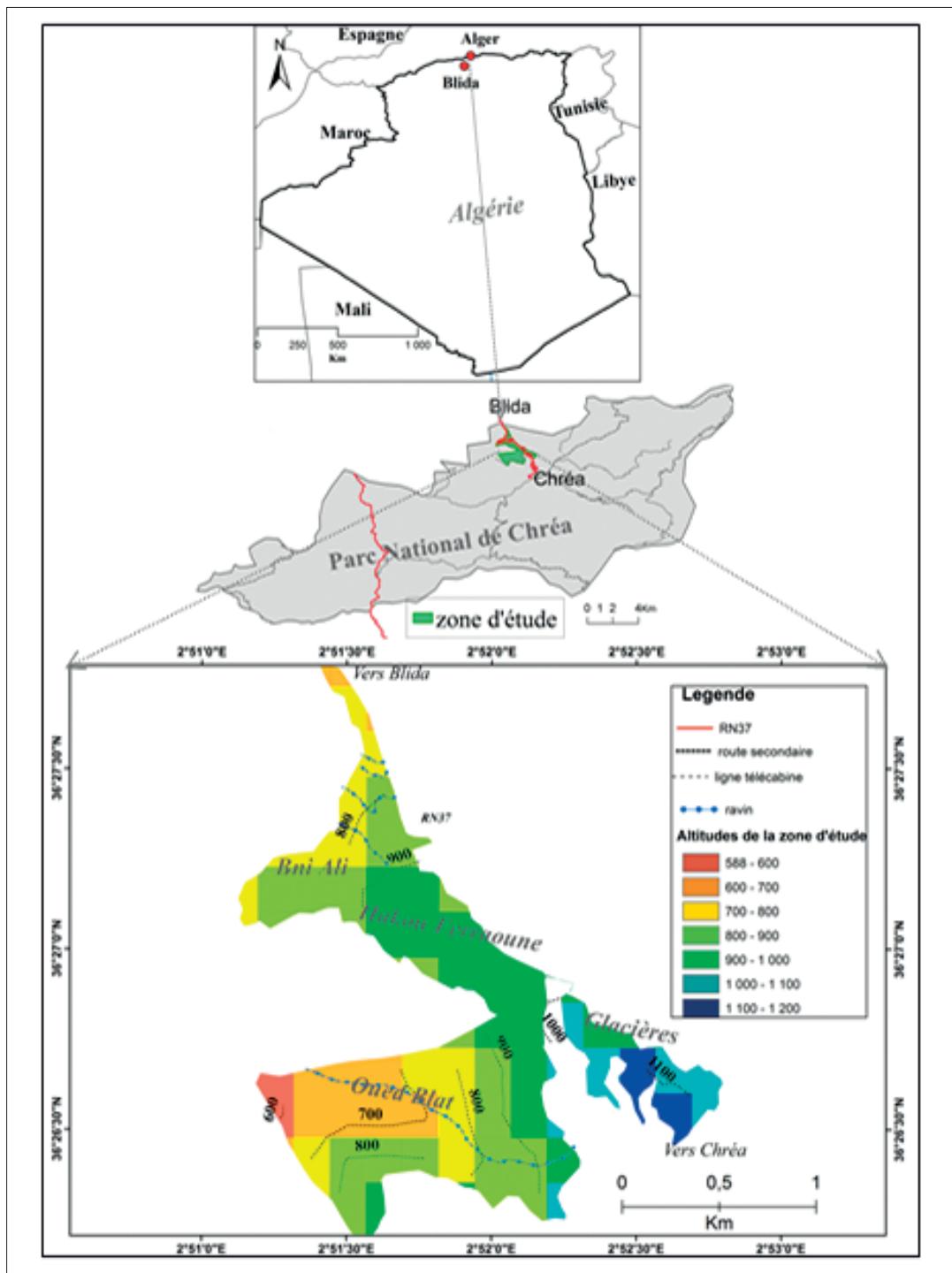


Figure 1 – Localisation de la zone d'étude (Y. Kacimi).

Figure 1 – Location of the study area.

versant à l'œil nu et à l'aide de jumelles en repérant les zones de Bni Ali, Hakou Ferraoune et les Glacières. La deuxième phase de prospection a consisté en une visite des zones aux alentours des sites détectés précédemment, pour vérifier la présence ou non de jeunes bouquets non visibles de loin. Ces derniers représentent plusieurs rejets d'Ailante sous forme de petits peuplements (de 1 à 3 individus à un peuplement couvrant quelques ares).

La cartographie des sites envahis a été réalisée en trois étapes : 1) référencement des sites envahis à l'aide du GPS ; 2) matérialisation des sites sur l'image Google Earth et conversion de cette dernière à l'aide de Global Mapper ; 3) élaboration et mise en forme de la carte sur ArcMap 10.8. Cette démarche a été adoptée pour l'élaboration des différentes cartes de localisation. Les sites envahis ont été identifiés par numérotation, selon l'altitude, de 1 à 38.

Propagation intersite

Pour déterminer l'historique de propagation, l'âge de chaque bouquet a été déterminé par le carottage du ou des plus gros individus de chaque site. Le prélèvement des carottes a été réalisé à l'aide d'une tarière de Presler à 1,30 m du sol. Après nettoyage et ponçage des carottes, le comptage des cernes a été effectué à l'aide d'un micromètre à agrandissement $\times 10$. La détermination de l'âge du plus gros individu de chaque bouquet a permis de retracer la chronologie de l'apparition des sites envahis.

Propagation intrasite

Le choix des sites d'expérimentation (site envahi situé dans le ravin n° 1 et site longeant la route en dehors du ravin n° 35) s'est porté sur leur accessibilité. La méthodologie adoptée a été basée sur le positionnement des individus d'Ailante au sein des sites envahis. Cela a nécessité l'enregistrement

des diamètres des individus et leur distance d'éloignement par rapport à la route. Cet échantillonnage a été opéré pour décrire la dynamique spatiale d'Ailante au sein du peuplement naturel.

Le dispositif d'échantillonnage pour le site n° 1 est en forme de transects espacés de 10 m et perpendiculaires à l'axe du ravin (figure 2). Pour chaque transect, chaque individu d'Ailante situé à moins de 0,25 m de part et d'autre du transect a été pris en compte en mesurant son diamètre et sa distance par rapport à la route. Cela a permis de déceler la relation entre le diamètre de l'arbre (indice de l'âge) et sa distance d'éloignement de la route.

Dans le site n° 35, le peuplement de l'Ailante longe de part et d'autre un tronçon de route traversant un taillis de Chêne vert (*Quercus ilex* L.) renfermant d'autres essences épargnées, comme le Cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* Manetti.) et le Pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.). Le même type d'échantillonnage a été effectué suivant des transects allant des bordures de la route perpendiculairement

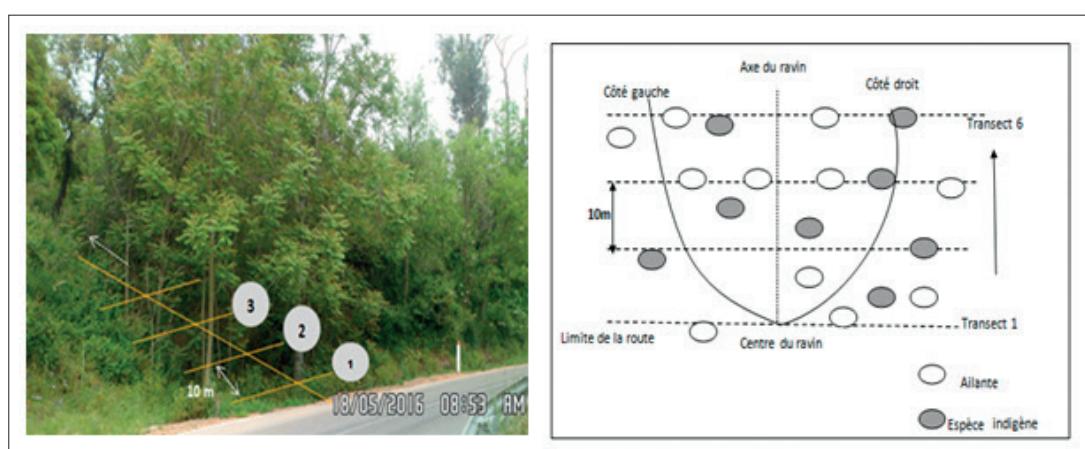


Figure 2 – Schéma des mesures effectuées sur le site n° 1 (Y. Kacimi).

Figure 2 – Diagram of measurements carried out on Site 1.

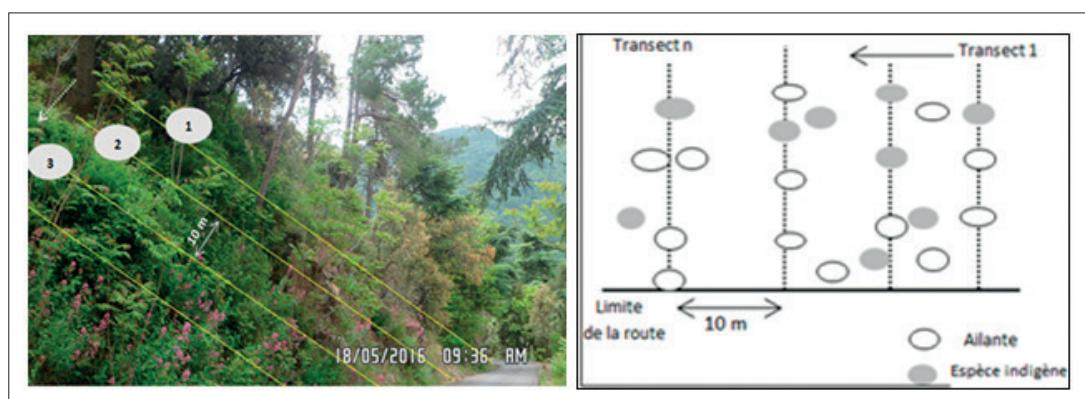


Figure 3 – Schéma des mesures effectuées sur le site n° 35 (Y. Kacimi).

Figure 3 – Diagram of measurements carried out on Site 35.

vers l'intérieur du peuplement. La longueur du transect correspond à la distance entre la bordure de la route et l'Ailante le plus éloigné (figure 3).

Les analyses statistiques effectuées lors de cette étude se sont appuyées sur la variance ANOVA.

Prolifération à l'intérieur des peuplements naturels

La prolifération à l'intérieur des peuplements naturels a été évaluée au niveau du site n° 35, un site bordant la route et couvert à 80 % d'un taillis de Chêne vert (*Quercus ilex*) pur et dense. Pour décrire la relation entre le positionnement d'Ailante et son éloignement par rapport à la route goudronnée, des transects ont été pris tous les 10 m perpendiculairement à l'axe de la route. En parallèle, les individus de Chêne vert les plus proches de la route sur le transect ont été également notés et positionnés par rapport à la limite de la route (b = distance entre la route et le Chêne vert le plus proche de la route). La longueur du transect correspond à la distance entre la limite de la route et l'individu d'Ailante le plus éloigné (a). Cette partie du travail a pour objectif de déterminer la distribution des individus d'Ailante en fonction de leur diamètre et de leur éloignement par rapport à la

route, et d'étudier la capacité de l'espèce à se propager dans de nouveaux espaces occupés actuellement par des formations ou des peuplements naturels, d'où la distance de propagation $d = a - b$ (figure 4).

Résultats

Répartition des sites envahis

Les résultats ont révélé la présence de 38 sites envahis, dont la majorité longent la route nationale 37 reliant Chréa à Blida et les chemins secondaires, où ils occupent essentiellement des intersections entre chemins et ravins (figure 5). Les dimensions des sites envahis présentent une plus grande variation de densité, avec une superficie variant de 10 à 2 508 m² (moyenne de 475 m²), et couvrant un total de 18 043 m², soit 0,82 % de la superficie étudiée (annexe 1).

Pour une grande proportion, soit 11 sites sur les 15 envahis situés à moins de 900 m d'altitude (zones de Bni Ali et Hakou Ferraoune), leur répartition se limite exclusivement aux ravins et aux milieux ombragés. En revanche, pour les sites de haute altitude, le positionnement ne concerne pas uniquement les ravins, mais englobe aussi les bordures des routes.

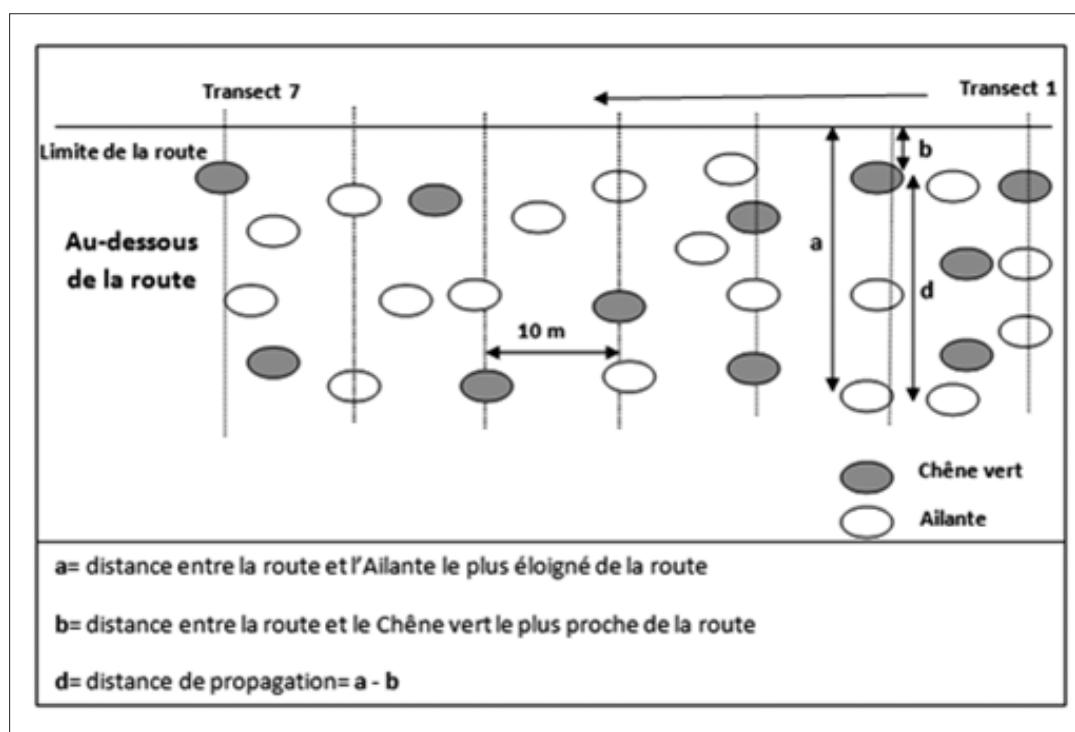


Figure 4 – Schéma indiquant la méthode d'évaluation de la prolifération.

Figure 4 – Diagram showing the method of proliferation assessment.

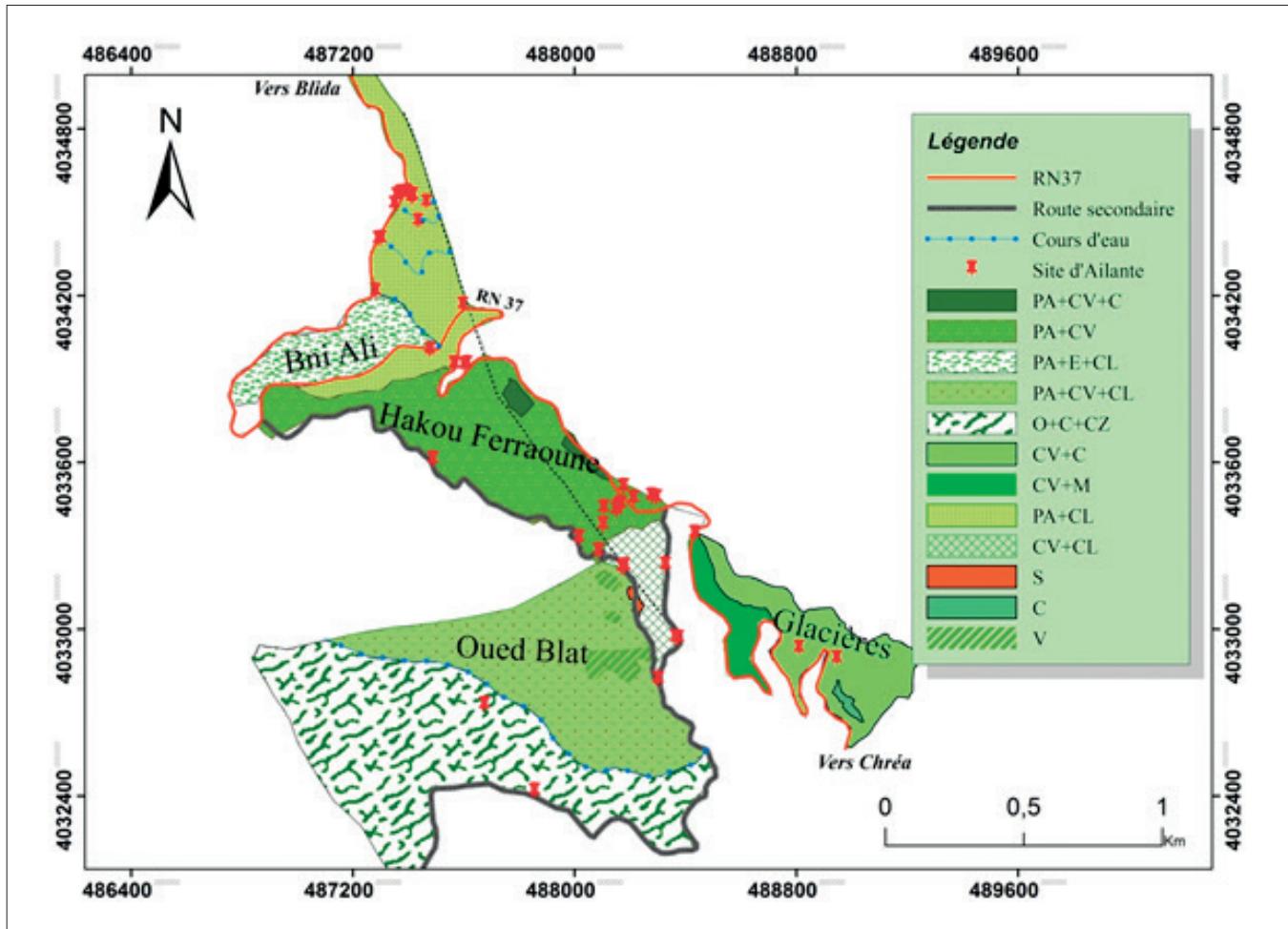


Figure 5 – Répartition des sites envahis par formation végétale (Y. Kacimi).

PA: Pin d'Alep; E: Eucalyptus; CL: Chêne-liège; CV: Chêne vert; M: Merisier sauvage; C: Cèdre de l'Atlas; O: Olivier sauvage; S: Sapin de Numidie; CZ: Chêne zén; V: vergers.

Figure 5 – Distribution of invaded sites by plant formation.

PA: *Pinus halepensis*; E: *Eucalyptus*; CL: *Quercus suber*; CV: *Quercus ilex*; M: *Prunus avium*; C: *Cedrus atlantica*; O: *Olea europaea*; S: *Abies numidica*; CZ: *Quercus canariensis*; V: Orchards.

Il est constaté que la présence de cette espèce se localise sur une large tranche altitudinale allant de 706 à 1 146 m, soit 440 m de dénivelé et plus de 2 000 m de versant où plusieurs formations végétales se succèdent. L'invasion a donc touché la totalité des formations végétales (figure 5), les deux formations mixtes Pin d'Alep (*Pinus halepensis*)-Chêne-liège (*Quercus suber* L.) (12 sites sur 38) et Pin d'Alep-Chêne vert (13 sites sur 38) demeurant les plus touchées. En revanche, les formations contenant le Cèdre (*Cedrus atlantica*) et le Sapin de Numidie (*Abies numidica* L.) sont moins affectées. Néanmoins, il est à signaler en particulier l'existence d'un site envahi en plein peuplement dominé par le Cèdre au niveau des Glacières.

Propagation intersite (historique de propagation)

L'âge des plus gros individus des différents sites indique que l'individu le plus ancien, datant de 1965, appartient au site n° 18 (situé dans la zone de Hakou Ferraoune) (annexe 2); il s'agit d'un individu de 57 cm de diamètre et 25 m de hauteur. L'historique de l'apparition des sites suggère que la vitesse de propagation a pris une tendance ascendante d'une décennie à l'autre (figure 6). Après un rythme de propagation lent durant les 30 ans suivant l'installation, avec une moyenne de 0,2 site/an, la propagation a marqué des sauts importants durant les deux dernières décennies, 1996-2005 et 2006-2015, avec des propagations de 1,88 et 1,66 site/an, respectivement. L'ordre chronologique de l'invasion des sites montre que la propagation s'est produite de façon aléatoire (figure 7). Autrement dit, le

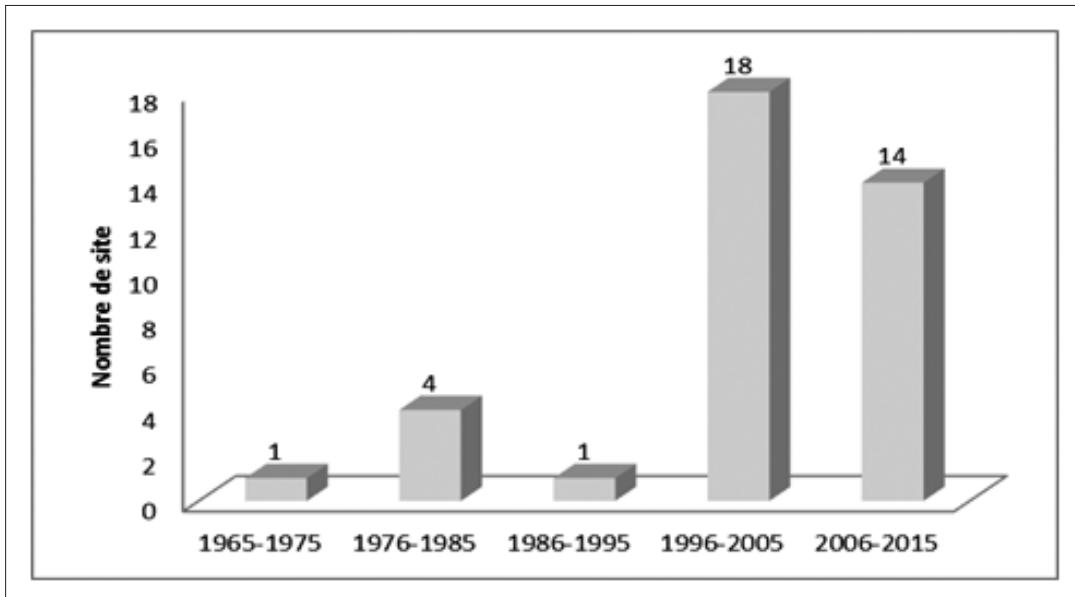


Figure 6 – Nombre de sites envahis par décennies.

Figure 6 – Number of invaded sites per decade.

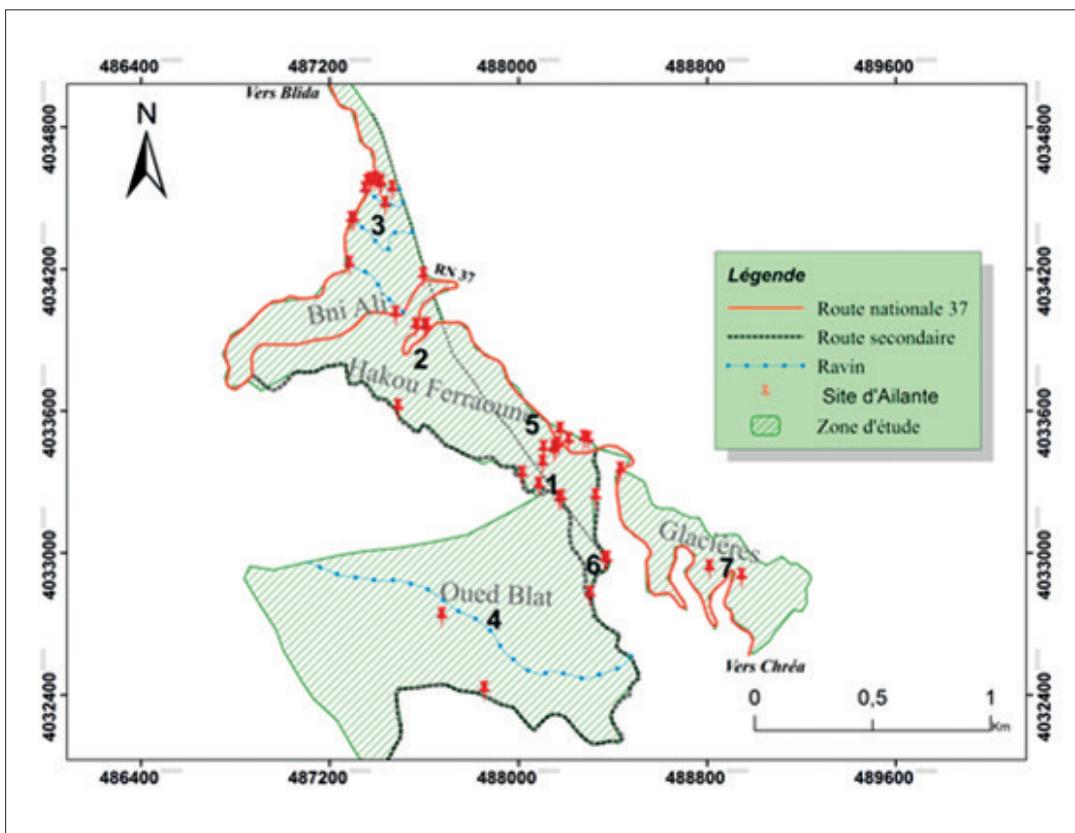


Figure 7 – Ordre chronologique des sites envahis (Y. Kacimi).

Figure 7 – Chronological order of invaded sites.

site classé en deuxième dans l'ordre chronologique n'est pas forcément adjacent au premier. Néanmoins, la carte laisse apparaître que la propagation s'est produite pendant deux phases correspondantes, dans des directions distinctes en fonction de l'altitude. La

première phase correspond à la propagation vers les basses altitudes (2, 3 et 4) à Bni Ali et Oued Blat, la deuxième correspond à la propagation vers les hautes altitudes de Hakou Ferraoune (5 et 6) puis les Glacières où elle a atteint la cédraie (7) à 1 150 m d'altitude.

Propagation intra sites (par rapport à l'axe routier)

Les résultats révèlent que les bouquets d'Ailante tendent à se propager à partir des lieux de leur naissance, près de la route (à savoir le point d'intersection entre ravin et route pour le site n° 1, et bord de la route pour le site n° 35), pour s'enfoncer à l'intérieur du couvert boisé (figure 8). Dans les deux cas, la plus grande partie des transects (83 % pour le site n° 1 et 61,53 % pour le site n° 35) reflète une tendance régressive de diamètre en fonction de l'éloignement du lieu de naissance.

Prolifération à l'intérieur du peuplement

La position des individus d'Ailante les plus éloignés de la route (site n° 35) et celle des individus de l'essence naturelle (Chêne vert) les plus proches laissent apparaître que l'Ailante s'est développé profondément à l'intérieur du peuplement naturel, et ce de part et d'autre de la route, côté amont et côté aval (tableaux 1 et 2). Sa présence est beaucoup plus importante du côté aval, dont elle dépasse 15 m en moyenne pour atteindre 24 m pour le maximum. Cette propagation correspond à

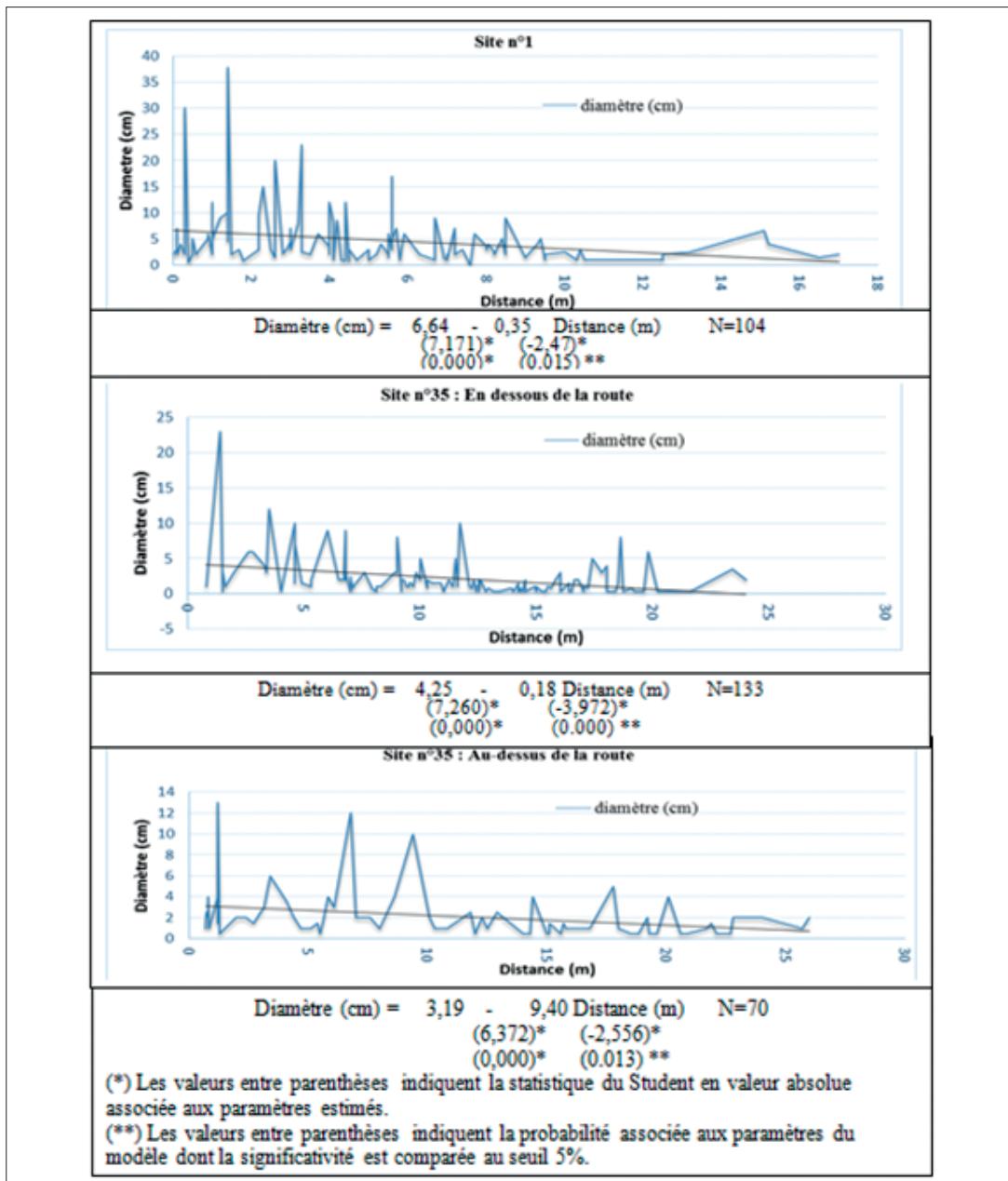


Figure 8 – Régression du diamètre des individus d'Ailante en fonction de l'éloignement de la route, site n° 1 et site n° 35 (en dessous et au-dessus de la route).

Figure 8 – Regression of diameter of *Ailanthus* individuals as a function of distance from the road, Site 1 and Site 35 (below and above the road).

Tableau 1 – Récapitulatif de la prolifération à l'intérieur du couvert naturel à partir de la route (côté aval).
Table 1 – Summary of the proliferation inside the natural cover starting from the road (downstream side).

Transect	Distance (m) entre la route et			Distance de prolifération à l'intérieur du peuplement (m)	Distance totale de propagation (m)
	le sujet de l'Ailante le plus proche	le sujet de l'Ailante le plus éloigné	le sujet de Chêne vert le plus proche		
1	0,8	11	10	1	10,2
2	1,5	26	9	17	24,5
3	5,3	18	10	8	12,7
4	2	12,4	7	5,4	10,4
5	4	16	13	3	12
6	7,8	21	12	9	13,2
7	1,4	24	20,5	3,5	22,6
Moy.	3,26	18,34	11,64	6,70	15,40
Écart	1,83	3,99	2,64	3,48	4,66

Tableau 2 – Récapitulatif de la prolifération à l'intérieur du couvert naturel à partir de la route (côté amont).
Table 2 – Summary of proliferation inside the natural cover starting from the road (upstream side).

Transect	Distance (m) entre la route et			Distance de prolifération à l'intérieur du peuplement (m)	Distance totale de propagation (m)
	le sujet de l'Ailante le plus proche	le sujet de l'Ailante le plus éloigné	le sujet de Chêne vert le plus proche		
1	0,8	8	7	1	7,2
2	0,6	26	24,8	1,2	25,4
3	1,2	16,3	> 16,3	0	15,1
4	5,5	14,3	12,5	1,8	8,8
5	1,2	16,8	2	14,8	15,6
6	0,6	1,2	> 1,2	0	0,6
Moy.	1,65	13,77	11,58	3,13	12,12
Écart	1,10	5,24	5,66	3,33	5,64

une prolifération à l'intérieur du peuplement naturel dépassant 6 m en moyenne et atteignant 17 m.

Pour le côté amont, les valeurs de propagation correspondantes sont de 12 m en moyenne et de plus de 25 m pour le maximum, celles de la prolifération à l'intérieur du peuplement dépassant 3 m en moyenne et atteignant 14,8 m.

Discussion

L'examen de l'âge des plus gros individus suggère que la présence de l'Ailante dans la zone d'étude remonte à plus de 50 ans. En effet, l'individu le plus âgé, datant de 1965, a été inventorié dans la région de Hakou Ferraoune, dans une intersection entre un ravin et une piste forestière voisinant des vergers. Ce positionnement laisse supposer que cette invasion est en relation avec l'activité humaine liée

aux populations riveraines et/ou aux travaux d'aménagement des pistes. Cette supposition est fondée sur la réputation de l'utilité de l'Ailante dans la fixation des terrains (Wunder *et al.* 2014) et sur les affirmations des auteurs reliant la quasi-totalité des invasions à l'activité humaine (Pascal *et al.* 2010).

Actuellement, cette espèce colonise sous forme de bouquets d'une superficie de 18 043 m², soit 0,82 % de l'étendue prospectée. Bien que la proportion envahie demeure faible, la vitesse de propagation indiquée est rapide, il est possible que l'espèce soit en phase d'établissement, et le risque d'expansion peut être sévère voire aboutir à des conséquences écologiques, économiques et sociales (Dairain *et al.* 2012).

Pour la majorité des sites envahis, le positionnement longe les bordures des voies de communication. Cette distribution est en concordance avec celle constatée par Knusel *et al.* (2020) et Motti *et al.* (2021), qui mentionnent

que cette espèce colonise le plus souvent les routes et les couloirs de transport, lesquels combinent probablement une forte pression de propagules et des conditions de croissance favorables en matière de ressources disponibles, à savoir la lumière, l'eau et les nutriments minéraux, qui permettent à l'Ailante de s'établir et de se propager le long des axes routiers.

La situation de la majorité des sites envahis dans des endroits ombragés et relativement humides suscite un questionnement sur la capacité d'adaptation de l'Ailante à des biotopes différents. En effet, ce positionnement est probablement en relation avec l'écologie de l'espèce. Bien que cette dernière soit décrite en Europe comme étant une espèce de lumière et d'ensoleillement (Kowarik & Säumel 2007), sa distribution à Chréa suggère qu'elle préfère les endroits où l'humidité et la durée d'ombrage sont élevées. Cette hypothèse est appuyée encore davantage par l'existence de sites envahis en dehors des ravins, uniquement en altitude, à plus de 1 000 m, alors que l'ensemble des sites situés à basse altitude se trouve exclusivement au niveau des ravins, lieux ombragés et frais. Cette constatation est à attribuer au fait que l'Ailante, en altitude, trouve suffisamment de fraîcheur et d'humidité, alors qu'à basse altitude, ce microclimat ne peut être procuré qu'au niveau des ravins. Ce constat indique probablement que l'espèce peut avoir des comportements de distribution adaptés suivant le climat de la région ; cependant, cette même relation positionnement/climat peut expliquer la différence du comportement de l'espèce entre l'Europe et l'Algérie. En effet, il est fort possible qu'en Europe, où le climat est plus frais et humide, elle s'adapte à des sites ensoleillés. Par contre, à Chréa, en Algérie, l'ensoleillement est plus intense, et l'humidité relativement faible rend difficile sa survie en dehors des sites frais et ombragés. Cet aspect se révèle important, car il aide à apprécier les risques d'invasion des formations forestières en dehors des ravins.

La propagation à travers les formations pourra se produire par l'apparition de nouveaux sites (propagation par saut) ou par l'extension des sites actuels (propagation par rampe). L'analyse rétrospective de la chronologie de l'invasion des sites existants actuellement montre que la propagation de cette espèce d'un site à l'autre a beaucoup accéléré. En effet, après avoir été lente au début et durant 30 ans (entre 1965 et 1995), avec une vitesse

de 0,2 site/an, soit deux sites par décennie, elle a atteint par la suite environ 2 sites/an (1,88 site/an durant 1996-2005 et 1,66 site/an durant 2006-2015), soit une multiplication par 10.

La propagation en deux phases vers deux orientations distinctes – vers les altitudes basses au nord, puis vers les hautes altitudes au sud –, demeure difficile à expliquer, car elle implique deux influences non contrôlées. L'influence anthropique, liée principalement aux déplacements quotidiens des propriétaires des vergers entre ces derniers et la ville, a favorisé la propagation de l'espèce vers le nord à basse altitude (sites n°s 1, 2 et 3). Il est probable que durant leurs déplacements, les hommes transportent involontairement les graines (anthropochorie) par le biais de leurs véhicules, de leurs objets ou de leurs productions qu'ils destinent au marché. De plus, et à titre d'exemple, le site n° 2 dans la chronologie de propagation renferme une source d'eau, il est donc très convoité par les utilisateurs de la route, y compris les propriétaires des vergers avoisinant le site mère, qui s'y arrêtent pour s'approvisionner en eau. En parallèle, la propagation vers le haut a été défavorisée durant les premières décennies par le climat de l'époque, qui était plus frais et plus enneigé, notamment en altitude au-delà de 900 ou 1 000 m (Sbabdj 2012). En revanche, le réchauffement climatique au cours des dernières décennies a favorisé la progression de l'Ailante en altitude jusqu'à 1 100 m, où le plus jeune bouquet se trouve en pleine cédraie (site n° 7). Toutefois, cet aspect nécessite plus d'investigations afin de comprendre le comportement de l'espèce par rapport au réchauffement climatique et les conséquences qui en résultent quant à sa progression en altitude en pleine cédraie.

En ce qui concerne la propagation intrasite, les résultats indiquent qu'elle s'oriente à partir des lieux d'origine, à proximité des bordures de la route ou du lit du ravin, vers l'intérieur des formations forestières naturelles. Néanmoins, même si l'amplitude des distances de propagation à l'intérieur des peuplements naturels reste limitée actuellement, le risque lié à son extension dans l'avenir demeure inquiétant. La majorité des transects ont révélé l'enfoncement de l'espèce à l'intérieur du peuplement naturel par l'apparition de jeunes individus. Différents auteurs s'accordent pour préciser que cette propagation conduit à la constitution de peuplements très denses qui éliminent la flore locale par compétition vis-à-vis de la

lumière et de l'espace en produisant des substances allélopathiques qui s'accumulent dans le sol et qui inhibent la croissance des autres végétaux (Lawrence *et al.* 1991; Poggi 2013). Étant donné son potentiel de propagation et sa forte multiplication végétative, l'Ailante est difficile à contrôler. Sur la base des résultats de ce travail, il est impératif de suivre les sites envahis sur plusieurs années en ciblant principalement l'élimination de toutes les jeunes plantules et les rejets d'Ailante sur les surfaces de coupe avoisinantes, et le retrait préventif des individus femelles (les arbres semenciers), ces mesures servant à réduire la quantité excessive de graines pour endiguer la propagation.

Conclusion

Cette étude présente un premier constat sur le problème causé par l'Ailante dans le parc national de Chréa. Ce dernier constitue une réserve biologique d'importance nationale et mondiale, et la présence de cette espèce invasive peut entraver sa valeur biologique. La propagation de cette plante et l'extension des sites prennent un rythme croissant rapide, et compte tenu des changements climatiques annoncés, on s'attend à une large extension de l'aire potentielle de répartition de cette espèce en Algérie. Eu égard à son fort potentiel de propagation, à son intense fructification et à sa croissance rapide, les menaces de cette espèce peuvent peser lourd à l'avenir. Sa présence sur une large amplitude altitudinale, jusqu'à 1 150 m, où elle touche la cédraie, reflète d'une façon plus claire la lourdeur des menaces. Il est primordial de couper les drageons et les rejets qui pourraient émerger après l'élimination des individus mères. De bonnes pratiques de gestion forestière peuvent également ralentir l'invasion, comme l'abattage des arbres femelles matures pour réduire ou éliminer la dispersion des graines.

Remerciements

Nous exprimons nos remerciements à Dehal Ramdhan, et à Dehan Mohamed, directeurs du parc national de Chréa, ainsi qu'aux agents du secteur de Chréa qui nous ont gentiment permis d'accéder aux sites. Nous

sommes reconnaissants à l'Institut national de recherche forestière (INRF-Algérie) et nous remercions aussi le Laboratoire d'amélioration des productions agricoles et protection des ressources en zones arides, Institut des sciences vétérinaires et des sciences agro-nomiques, université Batna 1 Hadj Lakhdar, pour leur aide financière.

Bibliographie

- AME (Agence méditerranéenne de l'environnement). (2003). *Plantes envahissantes de la région méditerranéenne*. Agence méditerranéenne de l'environnement, Agence régionale pour l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur, 48 p.
- Ben Meddour, T. (2010). *Étude du pouvoir allélopathique de l'Harmel (Peganum harmala L.), le laurier rose (Nerium oleander L.) et l'Ailante glanduleux (Ailanthus altissima (Mill.) Swing.) sur la germination de quelques mauvaises herbes des céréales*. Thèse de magister de l'université Ferhat Abbas, Algérie, 106 p.
- Casella, F. & Vurro, M. (2013). *Ailanthus altissima* (tree of heaven): spread and harmfulness in a case-study urban area. *Arboricultural Journal* 35, 172-181.
- Castro-Diez, P., Valle, G., Gonzalez-Munoz, N. & Alonso, A. (2014). Can the life-history strategy explain the success of the exotic trees *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* in Iberian floodplain forests? *PLoS ONE* 9(6), e0100254.
- Collin, P. & Dumas, Y. (2009). Que savons-nous de l'ailante (*Ailanthus altissima* (Miller) Swingle)? *Revue forestière française* 61(2), 117-130.
- Dairain, A. & Vad, J. (2012). *Biodiversité et société : le rôle des invasions biologiques et la crise actuelle de la biodiversité*. Rapport pour environnement et société CEREC-ERTI – École normale supérieure, 18 p.
- Felker-Quinn, E., Bailey, J.K. & Schweitzer, J.A. (2011). Genetic-based plant-soil feedbacks alter the germination and performance of the invasive species *Ailanthus altissima*, through the soil biota. *Ecology* 92(6), 1208-1214.
- Gomez-Aparicio, L. & Canham, C. (2008). Neighborhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *J. Ecol.* 96(3), 447-458. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2007.01352.x.
- Heisey, R.M. (2010). Allelopathic effects of *Ailanthus altissima* (tree-of-heaven) seeds and young seedlings. Oral poster at 95th *Ecological Society of America Annual Meeting*. Pittsburgh, Pennsylvania, August 1-6, 2010.
- Knüsel, S., Wunder, J., Moos, C., Dorren, L., Schwarz, M., Gurtner, D. & Conedera, M. (2020). L'ailante en Suisse. Écologie et options de gestion. *Notice pour le praticien* (Institut fédéral de recherches WSL) 66, 1-12.
- Kowarik, I. & Säumel, I. (2007). Biological flora of Central Europe: *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle. *Perspect. Plant Ecol.* 8(4), 207-237.
- Kowarik, I. & Säumel, I. (2008). Water dispersal as an additional pathway to invasions by the primarily

- wind-dispersed tree *Ailanthus altissima*. *Plant Ecol.* 198(2), 241-252.
- Landenberger, R.E., Kota, N.L. & Mcgraw, J. (2007). Seed dispersal of the non-native invasive tree *Ailanthus altissima* into contrasting environments. *Plant Ecol.* 192(1), 55-70.
- Lawrence, J.G., Colwell, A. & Sexton, O.J. (1991). The ecological impact of allelopathy in *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae). *Am. J. Bot.* 78(7), 948-958.
- Lefevre, J.C. (2006). Les invasions biologiques : un risque pour la biodiversité à l'échelle mondiale. In: Beauvais M.L., Coléno A. & Jourdan H. (eds). *Les espèces envahissantes dans l'archipel néo-calédonien*. IRD Éditions, Marseille, 4-49.
- Lorena, G.A. & Charles, D. (2008). Neighbourhood analyses of the allelopathic effects of the invasive tree *Ailanthus altissima* in temperate forests. *J. Ecol.* 96, 447-458.
- Meddour, R., Sahar, O. & Fried, G. (2020). A preliminary checklist of the alien flora of Algeria (North Africa): taxonomy, traits and invasiveness potential. *Botany Letters* 167(4), 453-470.
- Mekideche, S., Brakchi-Ouakour, L. & Kadik Achoubi, L. (2018). Impact des perturbations anthropiques sur la diversité végétale de la subéraie de Chréa, au nord de l'Algérie. *Bois et forêts des tropiques*. 337, 53-66.
- Montecchiari, S., Marina, A., Peliccia, V. & Tesei, G. (2020). First syntaxonomical contribution to the invasive *Ailanthus altissima* (Mill.) Swingle forest communities at its southern limit in Europe. *Plant Sociol.* 57(2), 145-160.
- Morsli, S. (2008). *Écologie et biologie du Bombyx disparat*, *Lymantria dispar* L. (Lep. : Lymantriidae) dans le Parc national de Chréa. Thèse de magister de l'École nationale supérieure agronomique d'Algérie, 73 p.
- Motti, R., Zotti, M.G., Cozzolino, A., Stinca, A., Migliozzi, A., Stinca, A. & Bonanomi, G. (2021). Climatic and anthropogenic factors affect *Ailanthus altissima* invasion in a Mediterranean region. *Plant Ecol.* 222(2), 1347-1359.
- O.G.E. (2012). *Étude sur les plantes exotiques envahissantes sur des espaces sensibles naturels en Essonne. Cartographie et préconisation de gestion*, France, 106 p.
- Pascal, M., Pierre Herve, P.G. & Simberloff, D. (2010). Invasions biologiques et préservation de la biodiversité. *Rev. Sci. Tech.* 29 (2), 367-385.
- Poggi, J. (2013). *Diagnostic des espèces exotiques envahissantes animales et végétales du territoire du PNR des Préalpes d'AZUR et création d'outils de sensibilisation*, France. 140 p.
- Rabhi, K., Akli, A., Djouhri, A., Yahi, N., Boudedja, S. & Messaoudene, M. (2018). Bilan et croissance des reboisements de cèdre de l'Atlas, *Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière en Algérie : cas du Djurdjura et de l'Atlas blidéen. *Bois et forêts des tropiques* 337(3), 3-15.
- Radtke, A., Ambrass, S., Zerbe, S., Tonon, G., Fontanan, V. & Ammer, C. (2013). Traditional coppice forest management drives the invasion of *Ailanthus altissima* and *Robinia pseudoacacia* into deciduous forests. *For Ecol. Manag.* 291, 308-317.
- Sahli, Z. (2016). *Améliorer la gouvernance des espaces boisés méditerranéens à travers la mise en œuvre de démarches participatives*, Parc national de Chréa, Algérie. Plan Bleu, Valbonne, 69 p.
- Sbabdjji, M. (2012). *Étude des infestations de la cédraie de Chréa par la processionnaire du pin, Thaumetopoea pityocampa Schiff : description spatiotemporelle et relations arbre défoliateur*. Thèse de doctorat de l'École nationale agronomique d'Algérie, 140 p.
- Soltani-Amri, A. (2014). *Écologie de l'Ailante glanduleux (*Ailanthus altissima*) dans la région de Constantine*. Thèse de magister d'université de Constantine, Algérie. 110 p.
- Van Kleunen, M., Dawson, W., Essl, F., Pergl, J., Winter, M., Weber, E. & Pyšek, P. (2015). Global exchange and accumulation of non-native plants. *Nature* 525 (7567), 100-103.
- Vila, M., Tessier, M., Suehs, C.M., Brundu, G., Carta, L., Galanidis, A., Lambdon, P., Manca, M., Médail, F. & Moragues, E. (2006). Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *J. Biogeogr.* 33(5), 853-861.
- Wagner, V., Chytry, M., Jiménez-Alfaro, B., Pergl, J., Hennekens, S., Biurrun, I., Knollová, I., Berg, C., Vassilev, K., Rodwell, J.S., Skvorc, Z., Jandt, U., Ewald, J., Jansen, F., Tsiripidis, I., Botta-Dukát, Z., Casella, L., Attorre, F., Rasomavicius, V., usterevska, R. J., Lenoir, J., Svensson, J.C., K cki, Z., Petrásová-Sibíková, M., Šilc, U., García-Mijangos, I., Campos, J.A., Fernández-González, F., Wohlgemuth, T., Onyshchenko, V. & Pysek, P. (2017). Alien plant invasions in European woodlands. *Divers Distrib.* 23(9), 969-981.
- Wunder, J., Nobis, M., Conedera, M. & Gay, J.L. (2014). La place de l'Ailante glanduleux en forêt reste à étudier. *Forêt* 67(11), 12-16.

Annexes

Annexe 1 – Classement des sites envahis en fonction de l'altitude.

Appendix 1 – Ranking of invaded sites by elevation.

N° site	Altitude (m)	Position	Formation végétale	Surface (m ²)	N° site	Altitude (m)	Position	Formation végétale	Surface (m ²)
1	706	Ravin	PA + CL	15	20	921	Route	PA + CV + M	25
2	710	Ravin	PA + CL	168	21	928	Route	V	70
3	712	Ravin	PA + CL	140	22	932	Route	V	90
4	719	Ravin	PA + CL	352	23	944	Route	PA + CV + M	160
5	726	Ravin	PA + CL	63	24	952	Route	CV + CL	2 508
6	728	Ravin	PA + CL	84	25	955	Route	PA + CV + M	80
7	729	Ravin	PA + CL	128	26	964	Route	PA + CV + M	15
8	730	Ravin	PA + CL	18	27	966	Route	PA + CV + M	10
9	751	Ravin	PA + CL	338	28	970	Route	PA + CV + M	6
10	757	Ravin	PA + CL	80	29	972	Route	PA + CV + M	400
11	759	Ravin	PA + CL	1 408	30	974	Route	CV + CL	150
12	863	Route	PA + CL	50	31	977	Route	PA + CV + M	1 000
13	864	Route	PA + CV + M	120	32	979	Route	CV + CL	9
14	867	Route	O + C + CZ + CV + CL	2 808	33	983	Route	PA + CV + M	150
15	875	Route	PA + E + CL	442	34	986	Route	PA + CV + M	100
16	906	Route	PA + CV + M	100	35	987	Route	CV + CL	3 200
17	910	Route	PA + CV + M	225	36	1 019	Route	CV + M	20
18	915	Ravin	PA + CV + CL	980	37	1 117	Route	CV + C	460
19	920	Route	PA + CL	35	38	1 146	Route	CV + C	2 000

PA: Pin d'Alep; E: Eucalyptus; CL: Chêne-liège; CV: Chêne vert; M: Merisier; C: Cèdre; O: Olivier; S: Sapin de Numidie; CZ: Chêne zén; V: vergers

Annexe 2 – Nombre d'Ailantes mesurés par sites, leur diamètre et le nombre de cernes.

*Appendix 2 – Number of *Ailanthus* trees measured by site, their diameter and the number of rings.*

N° Site	Arbres mesurés	Diamètre (cm)	Nombre de cernes	N° Site	Arbres mesurés	Diamètre (cm)	Nombre de cernes
1	2	7,5 7	10 9	19	1	7,5	12
2	1	8	10	20	1	5,5	4
3	1	9	10	21	1	5	4
4	1	14,5	30	22	1	6,5	12
5	1	12	30	23	1	4,5	5
6	1	7	10	24	1	20	19
7	1	7,5	19	25	1	4	5
8	1	4,5	4	26	1	3	5
9	1	6	7	27	1	5	4
10	1	8,5	15	28	1	3,5	5
		13	30	29	1	9	12
11	2	10	14	30	2	5,5	6
		7				7	6
12	1	7	9	31	1	8	14
13	1	2	2	32	2	6,5	4
14	1	12	27			1,5	1
		15,5	20	33	1	7	12
15	3	17,5	16	34	1	9,5	12
		15	31	35	1	10	19
16	1	4	3	36	1	8,5	14
17	1	8	12	37	1	9,5	12
18	1	16	50	38	1	10	12

Annexe 3 – Mesures (diamètre/distance) effectuées sur le site n° 1.**Appendix 3 – Measurements (diameter/distance) taken on Site 1.**

N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)	N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)	N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)
1	Profil 1	0	2	36	Profil 4	3	3	71	Profil 3	6,9	2
2	Profil 2	0,1	3	37	Profil 6	3,2	8	72	Profil 5	6,9	1,5
3	Profil 3	0,1	7	38	Profil 3	3,3	23	73	Profil 3	7	1
4	Profil 6	0,1	2	39	Profil 5	3,3	2,5	74	Profil 5	7	2
5	Profil 6	0,2	4	40	Profil 2	3,5	2	75	Profil 5	7	1
6	Profil 3	0,3	2	41	Profil 2	3,7	6	76	Profil 3	7,2	7
7	Profil 5	0,3	30	42	Profil 3	4	3,5	77	Profil 3	7,2	2
8	Profil 1	0,4	1	43	Profil 3	4	2	78	Profil 5	7,4	3
9	Profil 4	0,4	0,5	44	Profil 6	4	12	79	Profil 6	7,6	0
10	Profil 3	0,5	2	45	Profil 3	4,1	8	80	Profil 3	7,7	6
11	Profil 6	0,5	5	46	Profil 5	4,1	1	81	Profil 3	8	3,5
12	Profil 2	0,6	2	47	Profil 2	4,2	8,5	82	Profil 4	8	3
13	Profil 2	0,8	4	48	Profil 5	4,3	1	83	Profil 3	8,05	4
14	Profil 4	0,9	5	49	Profil 1	4,4	0,8	84	Profil 3	8,2	2,5
15	Profil 6	0,9	6	50	Profil 3	4,4	3	85	Profil 3	8,2	2
16	Profil 1	1	2	51	Profil 6	4,4	12	86	Profil 3	8,4	5
17	Profil 4	1	12	52	Profil 1	4,5	0,7	87	Profil 2	8,5	2
18	Profil 5	1	5	53	Profil 4	4,5	3	88	Profil 3	8,5	9
19	Profil 3	1,2	9	54	Profil 1	4,7	1	89	Profil 5	9	1,5
20	Profil 1	1,4	10	55	Profil 6	5	3	90	Profil 3	9,3	4
21	Profil 2	1,4	4,5	56	Profil 6	5	1	91	Profil 3	9,4	5
22	Profil 3	1,4	37,7	57	Profil 3	5,2	2	92	Profil 2	9,5	1
23	Profil 4	1,5	2	58	Profil 1	5,3	4	93	Profil 3	9,5	2
24	Profil 3	1,7	3	59	Profil 3	5,5	2	94	Profil 5	10	2,5
25	Profil 1	1,8	0,8	60	Profil 5	5,5	1,5	95	Profil 3	10,3	1
26	Profil 1	2,2	3	61	Profil 6	5,5	6	96	Profil 1	10,4	3
27	Profil 2	2,2	9,5	62	Profil 3	5,6	3	97	Profil 2	10,5	1
28	Profil 5	2,3	15	63	Profil 4	5,6	17	98	Profil 2	12,5	1
29	Profil 3	2,5	3	64	Profil 6	5,6	5	99	Profil 4	12,5	2
30	Profil 1	2,6	1,5	65	Profil 6	5,7	7	100	Profil 3	13,2	2,5
31	Profil 2	2,6	20	66	Profil 1	5,8	1	101	Profil 3	15,1	6,5
32	Profil 1	2,8	2,2	67	Profil 4	5,9	6	102	Profil 3	15,2	4
33	Profil 2	2,9	3	68	Profil 3	6,3	2	103	Profil 5	16,5	1,5
34	Profil 1	3	4,5	69	Profil 3	6,7	1	104	Profil 5	17	2
35	Profil 3	3	7	70	Profil 3	6,7	9				

Annexe 4 – Mesures (diamètre/distance) effectuées sur le site n° 35 (en dessous de la route).

Appendix 4 – Measurements (diameter/distance) taken on Site 35 (below the road).

N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)	N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)	N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)
1	Profil 1	0,8	1	46	Profil 5	9,5	1,5	91	Profil 5	14,9	1
2	Profil 7	1,4	23	47	Profil 2	9,6	1,5	92	Profil 7	14,9	1
3	Profil 1	1,5	0,5	48	Profil 5	9,7	1	93	Profil 3	15	0,5
4	Profil 2	1,5	3	49	Profil 7	9,8	3	94	Profil 5	15	1
5	Profil 7	1,6	1	50	Profil 2	10	2	95	Profil 3	15,2	0,5
6	Profil 4	2	3	51	Profil 3	10	5	96	Profil 7	15,2	0,6
7	Profil 1	2,6	6	52	Profil 5	10,3	0,8	97	Profil 7	15,4	0,3
8	Profil 1	2,8	6	53	Profil 7	10,3	2	98	Profil 7	15,45	1
9	Profil 4	3,3	4	54	Profil 5	10,5	1,5	99	Profil 7	15,5	1
10	Profil 7	3,4	3	55	Profil 5	10,9	1,5	100	Profil 2	15,6	0,8
11	Profil 1	3,5	12	56	Profil 1	11	0,5	101	Profil 7	15,8	2
12	Profil 5	4	0,5	57	Profil 3	11,2	2	102	Profil 3	16	3
13	Profil 1	4,6	10	58	Profil 5	11,4	1	103	Profil 5	16	2
14	Profil 5	4,6	1,5	59	Profil 2	11,5	5	104	Profil 6	16	0,5
15	Profil 7	4,6	7	60	Profil 2	11,6	1,5	105	Profil 3	16,4	1,5
16	Profil 2	4,9	1,5	61	Profil 7	11,6	1	106	Profil 5	16,4	1,5
17	Profil 3	5,3	1	62	Profil 5	11,7	10	107	Profil 7	16,4	0,5
18	Profil 4	5,3	2	63	Profil 4	12,1	1	108	Profil 7	16,5	0,5
19	Profil 1	6	9	64	Profil 3	12,2	0,8	109	Profil 3	16,6	2
20	Profil 1	6,5	2	65	Profil 3	12,3	2	110	Profil 7	16,8	2
21	Profil 4	6,7	2	66	Profil 2	12,4	0,5	111	Profil 3	17	0,5
22	Profil 2	6,8	9	67	Profil 4	12,4	1	112	Profil 7	17	1
23	Profil 4	6,8	2	68	Profil 2	12,5	1	113	Profil 6	17,2	0,8
24	Profil 5	6,8	3	69	Profil 3	12,5	2	114	Profil 7	17,4	5
25	Profil 2	6,9	1,5	70	Profil 7	12,5	0,5	115	Profil 2	17,8	3
26	Profil 1	7	0,5	71	Profil 3	12,6	2	116	Profil 2	18	4
27	Profil 2	7	2,5	72	Profil 7	12,8	0,5	117	Profil 3	18	2
28	Profil 3	7	2	73	Profil 7	12,9	0,8	118	Profil 6	18	0,6
29	Profil 1	7,1	0,8	74	Profil 7	13,15	0,5	119	Profil 6	18,4	0,4
30	Profil 2	7,1	1	75	Profil 5	13,2	0,5	120	Profil 7	18,5	1,5
31	Profil 1	7,6	3	76	Profil 7	13,2	0,5	121	Profil 7	18,6	8
32	Profil 6	7,8	1,5	77	Profil 5	13,3	0,5	122	Profil 6	18,7	0,5
33	Profil 1	7,9	1	78	Profil 5	13,4	0,5	123	Profil 6	19,1	0,8
34	Profil 6	7,9	0,8	79	Profil 2	13,9	0,8	124	Profil 6	19,2	0,4
35	Profil 1	8,1	0,5	80	Profil 3	14	0,5	125	Profil 6	19,4	0,5
36	Profil 2	8,1	1	81	Profil 2	14,15	1	126	Profil 6	19,6	0,3
37	Profil 1	8,3	1	82	Profil 2	14,2	1,5	127	Profil 7	19,8	6
38	Profil 7	8,9	3	83	Profil 3	14,2	0,5	128	Profil 6	20,2	0,5
39	Profil 1	9	3	84	Profil 3	14,2	0,5	129	Profil 6	21	0,5
40	Profil 5	9	8	85	Profil 6	14,2	1	130	Profil 7	21,6	0,5
41	Profil 2	9,2	0,5	86	Profil 3	14,3	0,5	131	Profil 7	21,8	0,7
42	Profil 4	9,2	2	87	Profil 7	14,3	0,8	132	Profil 7	23,4	3,5
43	Profil 6	9,3	2	88	Profil 3	14,4	0,5	133	Profil 7	24	2
44	Profil 2	9,4	1	89	Profil 3	14,5	2				
45	Profil 2	9,5	1	90	Profil 7	14,5	0,5				

Annexe 5 – Mesures (diamètre/distance) effectuées sur le site n° 35 (au-dessus de la route).
Appendix 5 – Measurements (diameter/distance) taken on Site 35 (above the road).

N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)	N° Site	Profil	Distance (m)	Diamètre (cm)
1	Profil 6	0,7	1	36	Profil 3	12	0,5
2	Profil 6	0,75	2,5	37	Profil 2	12,3	2
3	Profil 1	0,8	2	38	Profil 3	12,5	1
4	Profil 6	0,8	4	39	Profil 2	12,9	2,5
5	Profil 6	0,85	1	40	Profil 3	14	0,5
6	Profil 1	1,2	4	41	Profil 3	14,1	0,5
7	Profil 6	1,2	1,5	42	Profil 4	14,3	0,5
8	Profil 6	1,2	13	43	Profil 2	14,4	4
9	Profil 3	1,3	0,5	44	Profil 3	15	0,5
10	Profil 6	2	2	45	Profil 2	15,1	0,5
11	Profil 2	2,4	2	46	Profil 3	15,1	1,5
12	Profil 6	2,7	1,5	47	Profil 3	15,6	0,5
13	Profil 1	3	2,5	48	Profil 2	15,7	1,5
14	Profil 1	3,15	3	49	Profil 2	15,8	1
15	Profil 1	3,4	6	50	Profil 2	15,9	1
16	Profil 2	4,1	3,5	51	Profil 3	16,3	1
17	Profil 1	4,4	2	52	Profil 5	16,8	1
18	Profil 1	4,7	1	53	Profil 2	17,8	5
19	Profil 2	5	1	54	Profil 2	18	1
20	Profil 2	5,1	1	55	Profil 2	18,5	0,5
21	Profil 1	5,4	1,5	56	Profil 2	18,85	0,5
22	Profil 4	5,5	0,5	57	Profil 2	19,2	2
23	Profil 1	5,6	1,5	58	Profil 2	19,3	0,6
24	Profil 2	5,85	4	59	Profil 2	19,6	0,5
25	Profil 2	6,1	3	60	Profil 2	20,1	4
26	Profil 2	6,8	12	61	Profil 2	20,6	0,5
27	Profil 3	7	2	62	Profil 2	20,85	0,5
28	Profil 2	7,6	2	63	Profil 2	21,7	1
29	Profil 1	8	1	64	Profil 2	21,9	1,5
30	Profil 2	8,6	4	65	Profil 2	22,1	0,5
31	Profil 2	9,4	10	66	Profil 2	22,7	0,5
32	Profil 3	10,1	2	67	Profil 2	22,8	2
33	Profil 2	10,3	1	68	Profil 2	24	2
34	Profil 3	10,8	1	69	Profil 2	25,7	1
35	Profil 2	11,8	2,5	70	Profil 2	26	2

Estimating the demographics of an ocellated lizard (*Timon lepidus* Daudin, 1802) population through photo identification capture-recapture

Michel BELAUD¹, Albert BERTOLERO², Marc CHEYLAN^{3,*}

1. 8 quartier Saint Pancrace, 06830 Gilette, France

2. Associació Ornitològica Picampall de les Terres de l'Ebre, La Galera 53, 43870 Amposta, Spain

3. École pratique des hautes études, Université Paris Sciences Lettres, 4-14 rue Ferrus, Paris, France

* Corresponding author: marc.cheylan@gmail.com

Received: 28 Oct., 2022; First decision: 12 Nov., 2022; Revised: 18 Nov., 2022;
Second decision: 7 Dec., 2022; Revised: 9 Dec., 2022; Accepted: 20 Dec., 2022

Abstract

This study used photo identification "capture-recapture" to monitor a population of ocellated lizards (*Timon lepidus* Daudin, 1802), providing the first data on the demography of this species in the wild. The monitoring was conducted over a period of six years in a valley of the Var River in southeast France, with an average rate of 25 visits per year. This resulted in 1870 exploitable photographs that allowed the identification of 138 different individuals along a 1,600m linear path. For the 114 lizards that were over the age of one, the life history data was analysed with MARK software using the Cormack-Jolly-Seber (CJS) model. This analysis enabled survival estimates – both annual and seasonal (mid-May to end of September versus October to mid-May) – for both sexes. Annual survival appears to be higher in males than in females (0.65 versus 0.48), with a life expectancy of 2.3 years for adult/subadult males and 1.4 years for adult/subadult females. During the winter period, monthly survival is close to 1 for both sexes. It is lower during the summer period: 0.92 in males and 0.87 in females. These survival and longevity rates are surprisingly low for a species of this size. However, they can be considered reliable given

the high "recapture" (via photo identification) rates (between 0.465 ± 0.053 and 0.986 ± 0.014 in spring, lower in autumn) and the isolation of the study site.

Résumé

L'étude utilise la photo-identification pour suivre une population de lézards ocellés (*Timon lepidus* Daudin, 1802) dans le sud-est de la France. Les données de capture-marquage-recapture (CMR) issues de la photo-identification fournissent les premières données sur la démographie de cette espèce dans la nature. Le suivi a été réalisé sur une période de six ans dans la vallée du fleuve Var (Alpes-Maritimes), avec un rythme moyen de 25 visites par an. Mille huit cent soixante-dix photographies exploitables ont permis d'identifier 138 individus différents le long d'un parcours linéaire de 1 600 mètres. Les données d'histoire de vie ont été analysées pour 114 lézards âgés de plus d'un an, avec le logiciel MARK en utilisant le modèle Cormack-Jolly-Seber (CJS). L'analyse permet d'estimer la survie annuelle et saisonnière (de mi-mai à fin septembre versus octobre à mi-mai) chez les deux sexes. La survie annuelle

Keywords: *Timon lepidus*, demography, CMR, south of France, photo identification, monitoring, ocellated lizard.

Mots-clés : *Timon Lepidus*, démographie, CMR, sud de la France, identification photo, monitoring ; lézard ocellé.

semble être plus élevée chez les mâles que chez les femelles (0,65 contre 0,48), avec une espérance de vie de 2,3 ans pour les mâles adultes et subadultes (> 1 an) et de 1,4 an pour les femelles adultes et subadultes. Pendant la période hivernale, la survie mensuelle est proche de 1 pour les deux sexes. Elle est plus faible pendant la période estivale: 0,92 chez les mâles et 0,87 chez les femelles. Les taux de survie mis en évidence sont étonnamment bas pour une espèce de cette taille. Ils peuvent cependant être considérés comme fiables étant donné l'isolement du site d'étude et les forts taux de « recapture » obtenus via la photo d'identification (entre $0,465 \pm 0,053$ et $0,986 \pm 0,014$ au printemps, plus faibles en automne).

Introduction

Knowledge of the demographic parameters of a species – age at maturity, adult survival, mean generation time – is fundamental to understanding its population dynamics, especially when modelling the viability of a threatened population (Akçakaya & Sjögren-Gulve 2000; Brook *et al.* 2000; Beissinger 2002). Unfortunately, acquiring this information is laborious, especially for discreet and uncapturable species: the case of many reptiles. Estimating the survival rate or life expectancy of a species in the wild requires multi-year monitoring involving recognition of individuals – generally by individual marking – which is difficult to put into practice for most lizard species. As a result, demographic studies on lizards mainly concern abundant and easily captured species such as, for example, in Europe, *Zootoca vivipara*, *Lacerta agilis* or *Podarcis* sp. (Barbault & Mou 1988; Strijbosch & Creemers 1988; Galán 1999; Berglind 2000; Le Galliard *et al.* 2010; Rotger *et al.* 2020; Diego-Rasilla *et al.* 2021).

The ocellated lizard (*Timon lepidus* Daudin, 1802) is a shy species that is difficult to capture except in very specific situations: rabbit burrows allowing the use of traps, artificial or natural shelters facilitating the manual capture of lizards (Grillet *et al.* 2010; Cheylan *et al.* 2011; Doré *et al.* 2015). The demographic data available on this species is therefore almost non-existent, apart from information derived from skeletochronology almost four decades ago (Castilla & Castanet 1986), an invasive technique that can only be performed on dead animals or on an amputated phalange (Comas *et al.* 2016). Furthermore, this technique does not provide information on survival rates, which require multi-annual monitoring by

capture-mark-recapture surveys. As a result, no reliable data is available on the demography of this threatened species (Grillet *et al.* 2006; Cheylan *et al.* 2011) (near threatened species on the IUCN species list; Pleguezuelos *et al.* 2009).

To improve demographic knowledge of this species, this study used a technique that has not yet been widely used on reptiles: photo identification (Jackson *et al.* 2006; Bengsen *et al.* 2011; Bolger *et al.* 2012; Cruickshank & Schmidt 2017). It was possible to use it in this case because of the distinctive patterns of this species, but also because of the singular configuration of the study site (the site is isolated; see site description below). The findings allow the first estimates of survival rates and longevity in the wild for this species.

Materials and methods

The study site

The monitoring was carried out at a site located in the valley of the Estéron River, which flows into the Var River in the south of France, about 16km north of Nice (43.821°N/7.183°E). The study area covered a length of 1,600 m and an average width of about 50m along the western bank of the Estéron River, stretching south from the Nucera bridge (Figure 1). It was embanked between 1920 and 1970 to protect the valley from recurrent severe flooding of the Var River, although the exact date of these works on this part of the river is unknown. The embankment consists of a concrete foundation covering the side of the embankment at an approximate 45° angle, with a 70cm wide horizontal lip at the top (Figure 2). Concrete blocks are stacked on the slope. Since the end of 2014, the top of the embankment has been made into a cycle path with a railing on the river side to make walking and cycling safer. Due to its configuration, the study area is virtually isolated: to the east by the river bed, to the west by a road with heavy traffic and then a water body, all in a highly urbanised context. Exchanges with the surroundings are therefore very limited and, although the species is present at the edge of the water body on the other side of the road, no individuals have ever been observed alive or dead on the road despite regular visits to the site. The ocellated lizards at the site shelter in the maze of concrete blocks lining the bank and venture



Figure 1 – View of the study site. The route taken to photograph the lizards is indicated in red (photo M. Belaud).



Figure 2 – View of the study site – Details of the dike with the blocs and cycle path (photo M. Belaud).

little outside this refuge. This zone has the advantage of being relatively inaccessible to humans due to the incline of the bank and a safety barrier separating the embankment from the cycle path. The concrete blocks provide valuable hiding places for the lizards, especially the gap that has developed over time between the blocks and the concrete base.

Lizards cross the cycling path to assess grassy areas between the cycling path and the road where they feed (one lizard was found dead on the cycle path, probably due to a collision with a bike over the study period). Excluding the area of the cycle track, which is not used by lizards for feeding, the site exactly covers 81,400m².

Data collection

The cycle path provides an ideal vantage point to view and photograph the lizards below. Accustomed to frequent human traffic, they are much more confident here than elsewhere. Over a period of six years (2015-2020), from March to November, an observer (MB) walked the cycle path from the Nucera bridge and then back (a distance of 3,200m), generally in the morning (between 9:00 and 13:00), equipped with 10×40 binoculars and a 300mm lens mounted on a digital SLR camera (Canon 7D mark II – 20.2 megapixels). The observer walked slowly along the railing, stopping every 10m. The immediate vicinity along the track was examined first, as that would offer the closest view of any lizards hidden in the grass. Attention was then focused on the concrete blocks to the left and right and then on the lower part of the embankment.

During the six-year study, the number of annual monitoring visits varied between a minimum of 4 (2015) and a maximum of 38 visits (2019) (Table 1), representing a total of 315 hours of prospecting over a cumulative distance of 451km. During the 150 visits of the site, 996 ocellated lizards were observed and 4026 photographs were taken of individuals. The precise time of the photograph was also noted so that it could be referenced to the previously calibrated time-stamped photos, which were then labelled with the specific code for the lizard.

Identification of individuals

Photo identification is a commonly used monitoring technique today, especially for mammals (Kelly 2001; Nipko *et al.* 2020). It is less frequently used for reptiles, due to the difficulty of photographing these animals

from a distance and of detecting distinguishing marks between individuals (Steinicke *et al.* 2000; Perera & Perez-Mellado 2004; Sacchi *et al.* 2016). From this point of view, the ocellated lizard has the identification advantage that individuals have varied lateral patterns. Moreover, the size of this lizard allows an image resolution that is sufficiently satisfactory to examine the colouration details (see photo examples in Figure 3). During the survey visits, whenever possible lizards were photographed from both sides, so that the right and left side patterns were available. Individuals photographed only on one side were excluded from the results to allow for unambiguous subsequent identification.

For the identification of individuals, we did not use image recognition software (Matthé *et al.* 2017), given the relatively small number of individuals (138 different individuals over the six years of the study). The identification was carried out by directly comparing the photos onscreen. This allowed us to use several criteria to identify individuals: size, sex, side patterns (blue markings, flank reticulation), head scales and wounds. Flank patterns are a good means of recognition (as shown in Figure 3), as well as both the number and arrangement of lateral blue markings and some dorsal patterns. Head scales, particularly the labial scales, can also be used as an identification criterion given their variability. They also have the advantage of being very similar on both sides of the head. Wounds, which are quite common in males due to fighting, are also an aid to identification, as is the state of regeneration of the tail if it has been severed (14% of individuals in our study). The main difficulty lies in the identification of juveniles under one year of age, for which profound marking/colouration changes are observed. Without obtaining frequent close-up photographs over

Table 1 – Sampling effort during the multi-year survey: number of annual visits; distance travelled during visit; time spent on site (hours: minutes); number of photographs taken and used; number of ocellated lizard individuals seen; number of different individuals observed.

Year	# of visits	km	Time spent	# of photographs		# of lizards	# of individuals	
				taken	used		different	total
2015	4	1	3:10	66	14	4	4	4
2016	10	16	12:08	267	68	28	19	19
2017	36	115	98:12	1225	431	286	53	66
2018	34	109	78:39	1034	407	283	64	100
2019	38	122	71:20	925	543	252	58	125
2020	28	88	52:15	509	407	143	36	138
	150	451	315:04	4,026	1,870	996		138

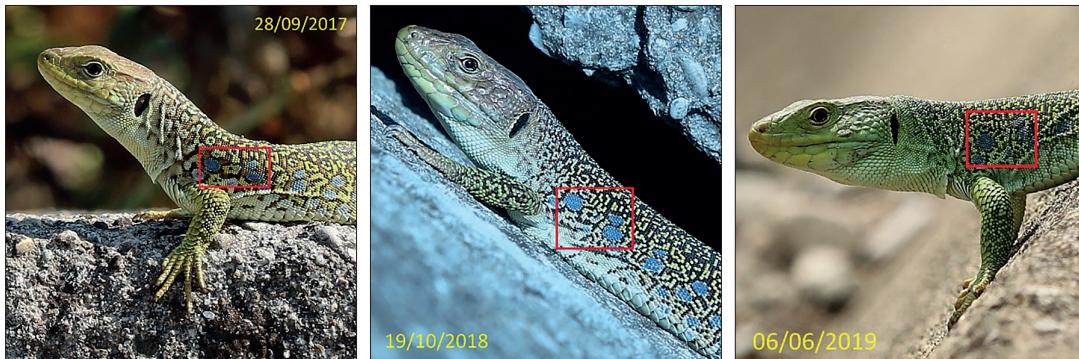


Figure 3 – Example of patterns allowing the identification of the same adult individual over three years (photo M. Belaud).

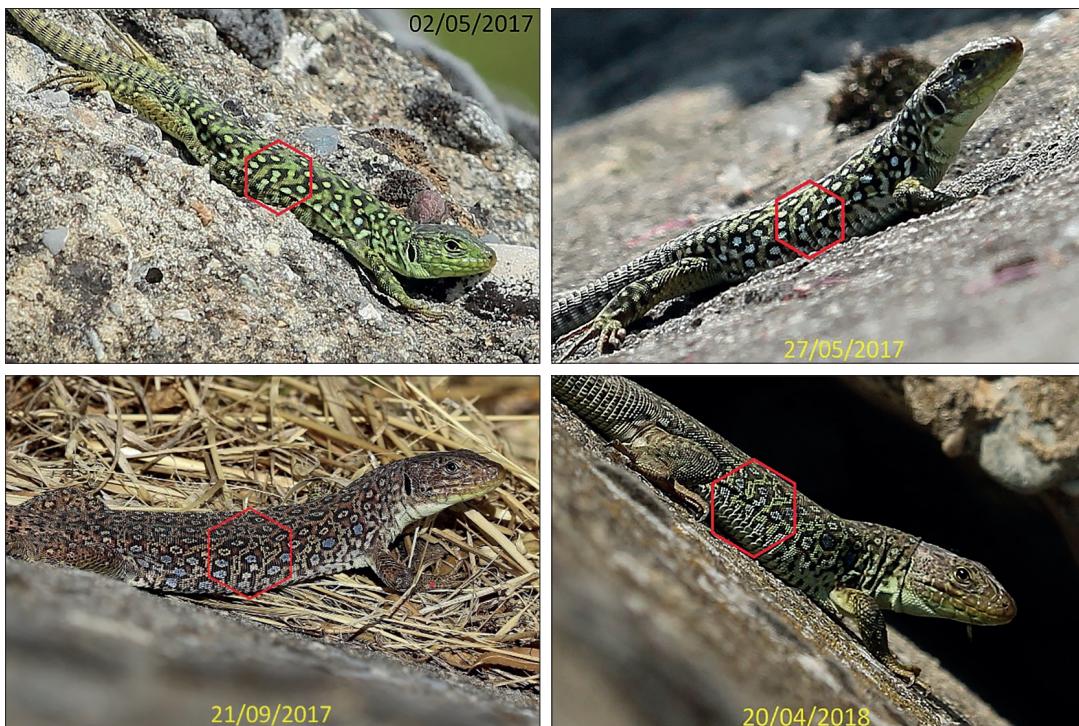


Figure 4 – Change in the pattern of a juvenile photographed on four occasions over less than a year (photo M. Belaud).

time, for example from week to week, their identification is almost impossible, as shown in the photographs (Figure 4). For this reason, juveniles under the age of one were excluded from the demographic analyses.

Demographic analyses

Only capture histories of adult and subadult lizards (age > 1 year) observed during the period 2016 to 2020 were used for the analyses. Each “recapture” corresponded to an observation validated by at least one photograph. To estimate apparent survival (ϕ) and recapture rates (p), we used the Cormack-Jolly-Seber model (CJS: Lebreton *et al.* 1992) implemented in program MARK (White & Burnham 1999).

The recapture probability for autumn 2016 was fixed at $p = 0$ (no sampling was carried out during this period; Table 2). In order to distinguish between summer and winter survival, we selected observations made in spring (April to June) and autumn (September to October) and eliminated observations from July and August (Table 2). The time interval between spring and autumn of each year was set at 4.5 months to estimate summer survival (mid-May to end of September), and the interval between autumn and the following spring was set at 7.5 months to estimate winter survival (October to mid-May). In this way, the monthly survival estimates (ϕ) were directly comparable between summer (su) and winter (wi). In the survival modelling, we tested different biological hypotheses: variation due

Table 2 – Number of ocellated lizards identified in each season and the seasonal observation effort.

Year	Season	Observation effort (hours)	Lizards identified
2016	Spring	9	18
	Autumn	0	0
2017	Spring	61	40
	Autumn	7	8
2018	Spring	38	45
	Autumn	17	24
2019	Spring	32	38
	Autumn	12	17
2020	Spring	18	24
	Autumn	12	8

to (1) sexual differences (s), (2) differences between seasons and years (t), and (3) differences between summer and winter (*season*), but without year differences for each season (i.e. no difference between years for a given season). We also assessed the existence of a linear relationship between observation effort (e : number of hours spent searching for lizards each season) and recapture probability. Factors and covariates were tested with interactions (noted by *) or as additive effects (noted by +).

The average life expectancy for lizards older than one year was calculated with the formula $LE = -1/\ln(\varphi)$, where φ was the annual survival probability of each sex. Annual survival was calculated from seasonal survival $\varphi_{annual} = \varphi_{su}^{4.5} * \varphi_{wi}^{7.5}$ and the variation in φ_{annual} was estimated by the Delta method (Seber 1982).

Because the site is considered as isolated, population size (spring data only) was calculated with closed population models (Otis *et al.* 1978), using the Huggins design in the program MARK (White & Burnham 1999) (to make sure, open population models were also tested (Jolly-Seber model, POPAN program in MARK) but did not provide good estimates). We evaluated models that were constant (M_0), time dependent (M_t), dependent on behaviour on first capture (M_b), with individual heterogeneity between capture probability (M_h), and a combination of these models (M_{th} , M_{tb} and M_{thb} ; Otis *et al.* 1978; Williams *et al.* 2001).

Prior to the survival analysis, we verified the goodness-of-fit of the overall model (φ_{s*t} , p_{s*}) and the CJS model with U-Care software (Choquet *et al.* 2009). The selection of survival and population size models was carried out with the Akaike information criterion corrected for small samples (AICc; Burnham & Anderson 2002). The difference between the AICc of each model and the AICc of the

model with the smallest value ($\Delta AICc$) and the Akaike weight (ω_i) were used to select the best model.

The graphs were made with R software (R Core Team 2018) and the package *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019).

Results

Recapture rate

Recapture rates varied according to the observation effort made in each season (Figure 5; Table 1). In all cases, they were higher in spring than in autumn (between 0.465 ± 0.053 and 0.986 ± 0.014 in spring and between 0.219 ± 0.052 and 0.439 ± 0.052 in autumn; first model in Table 4), reflecting both the intensity of lizard activity and the frequency of site visits.

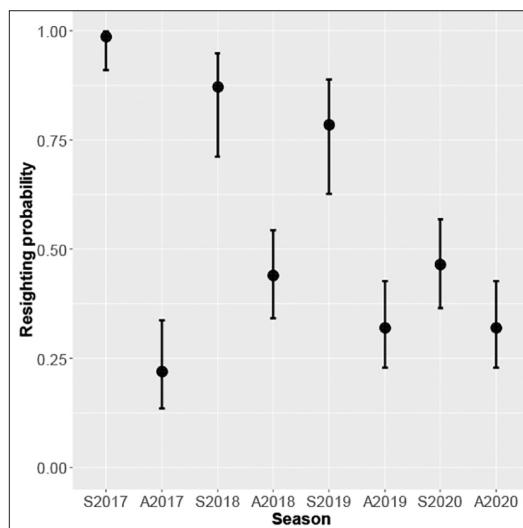


Figure 5 – Resighting probability in spring (S) and autumn (A) over 2017–2020 as estimated from the model $\varphi_{s+season}, p_e$ (resighting probabilities can only be estimated from 2017 onward). The bars show the 95% confidence intervals.

Population size and density

Autumn sampling did not allow for reliable population estimates (Table 2). The population estimates are therefore based on spring 2017 to 2020, using closed population models.

The population size varied between a maximum of 54.0 ± 4.9 (\pm SE) lizards in spring 2018 and a minimum of 34.2 ± 7.8 lizards in spring 2020 (Table 3), with no significant difference

between the four analysed years of monitoring (2017-2020). Based on the most reliable population estimate (54 individuals in 2018), the density of individuals older than age one is estimated to be in the range of a minimum of 5.98 ind/ha and a maximum of 8.59 ind/ha.

Sex ratio

In spring 2018, 25 adult females and 21 adult males were identified, resulting in a balanced sex ratio (1 female to 0.84 males; $\chi^2 = 0.044$, $df = 1$, $p = 0.835$). In the same season, the estimated population size was 34.2 ± 7.4 females ($\pm SE$; model Mh) and 30.4 ± 11.2 males (model Mb), i.e. also a balanced sex ratio (1 female to 0.89 males; $\chi^2 = 0.031$, $df = 1$, $p = 0.860$).

Survival rate and life expectancy

Survival rates were calculated from the life histories of 114 lizards older than one year (66 females and 48 males). The data fitted the CJS model satisfactorily (global GOF test $\chi^2 = 29.514$, $df = 30$, $p = 0.491$). The retained survival model was supported with an Aikake weight of 89.1% (Table 4). It shows that the survival rates were higher for males than females and, for both sexes, lower in summer than winter (Figure 6). The annual survival was 0.480 ± 0.062 ($\pm SE$) for females and 0.650 ± 0.064 for males. From the second year, average life expectancy was 1.4 years for females and 2.3 years for males.

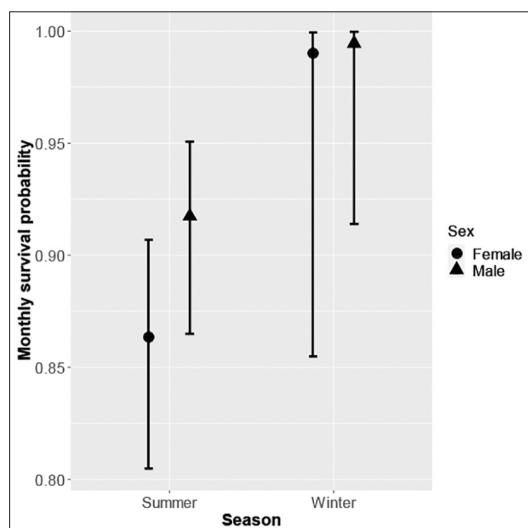


Figure 6 – Monthly survival probability in summer (mid-May to September) and winter (October to mid-May) estimated from the model $\phi_{s+season}, P_e$. The bars show 95% confidence intervals.

Table 3 – Estimated ocellated lizard population size (n) in spring 2017-2020.

Models: M_h = capture probability varies with individual; M_{bh} = capture probability varies with individual and behavioural response to capture; and M_{tbh} = capture probability varies with behavioural response to capture, time and individual (Otis et al. 1978). SE = 95% confidence interval.

Spring	Model	n	SE	Inf95	Sup95
P2017	Mh	53.08	10.88	44.80	99.43
P2018	Mh	54.04	4.88	48.68	70.12
P2019	Mtbh	43.37	6.54	38.83	72.79
P2020	Mbh	38.84	43.63	24.78	307.70

Table 4 – Models of apparent survival (ϕ) and recapture probability (p) for the ocellated lizard population in the study site from 2016 to 2020. Models were evaluated by comparing the ΔAIC_c , ω_i is the Akaike weight and k is the number of estimable parameters. Subscript notations in the models: t = time; s = sex; season = summer and winter; e = observation effort for recapture; and constant = no variation.

Model	AICc	ΔAIC_c	ω_i	k	Deviance
$\phi_{s+season}, P_e$	407.993	0	0.891	5	166.846
$\phi_{s+season}, P_t$	413.166	5.173	0.067	10	161.224
ϕ_{season}, P_t	415.156	7.163	0.025	9	165.415
ϕ_s, P_t	417.975	9.982	0.006	9	168.235
ϕ_{s+t}, P_t	418.953	10.959	0.004	15	155.670
ϕ_s, P_{s+t}	420.168	12.175	0.002	10	168.226
ϕ_t, P_t	420.468	12.475	0.002	13	161.790
ϕ_{s+t}, P_{s+t}	420.748	12.755	0.002	16	155.128
$\phi_{constant}, P_t$	421.210	13.217	0.001	8	173.146
ϕ_t, P_{s+t}	422.546	14.552	0.001	14	161.577
$\phi_{constant}, P_{s+t}$	422.886	14.893	0.001	9	173.146
ϕ_{s+t}, P_{s+t}	428.170	20.176	0	20	152.959
ϕ_{s+t}, P_{s+t}	436.455	28.462	0	24	151.248

Discussion

The unique conditions of this study – good visibility of the animals, their habituation to human presence, and the isolation of the population – allowed a multi-year survey via photo identification of this shy species, which has been little accessible to population dynamics studies. The study also allowed the reliability of photo identification to be tested as a long-term population monitoring method. We found that the technique was effective for the identification of subadults and adults older than one year, but was problematic in juveniles, due to rapid changes in their colouration pattern. In contrast to capture, which is generally traumatic for individuals and difficult to carry out on this species, photo identification offers the advantage of not disturbing the

animals. However, the quality of the photos can lead to significantly less information compared to physical capture, and only photographing both sides of an individual's body allows for unambiguous subsequent identification. The use of this method with other populations of ocellated lizards or other species of lizards may be problematic, except in very specific situations allowing good visibility of the animals.

Given the sampling effort (an average of 25 visits per year, with a maximum of 38 visits in 2019), recapture rates per season were high, ranging from a minimum of 29% in autumn 2017 to a maximum of 98% in spring 2017. As would be expected, the findings show that the "recapture" probability of an animal is closely linked to the "capture" effort as well as to the activity of the animals, which is more intense in spring (April, May and June) than in autumn (September and October). These high "recapture" rates provide satisfactory survival estimates, allowing an analysis of whether these are differentiated by sex and by season. Seasonally, there was a strong contrast between apparent winter survival (October to mid-May) and apparent summer survival (mid-May to late September). Both sexes taken together, survival was 99% in the winter and 89% in the summer, showing that the mortality risk, mainly due to predation, is almost nil in the lizard's winter phase and higher during its active period. During the active period (in this case, mid-May to end September), females have a survival rate of around 86%, while that of males is 92%, a difference of 6%. This difference in survival can probably be explained by the risks involved in reproduction: e.g. high food and thermoregulation requirements during the gestation phase and less agility during pregnancy. In our study site, the main predator could be the Montpellier snake (*Malpolon monspessulanus*), as it was frequently observed on site and is a great consumer of lizards, in particular ocellated lizards (Pleguezuelos 2021). The other potential diurnal predators (corvids, gulls and a pair of short-toed snake eagles nesting nearby) do not hunt on this site because the cycling path, which is highly frequented, is a disturbance.

Based on the estimated survival rates, the average life expectancy of subadult and adult ocellated lizards in this population is only 1.4 years for females and 2.3 years for males, which are very low values for a lizard of this size. Indeed, these are similar survival rates

to most small lacertid species, which have a body mass 40 times lower than the ocellated lizard. However, we found that one male reached the age of 7, two reached the age of 6, and two reached the age of 5.

Two studies using the skeletochronology method allow comparisons with our findings. In the south of France, the examination of 16 individuals resulted in an average age of 4.6 years (taking into account animals older than one year) and a maximum age of 10 (Cheylan 1984). In central Spain, an average age of 4.9 years was found in a sample of 76 individuals over the age of one, with a maximum age of at least 11 (Castilla & Castanet 1986). In captivity, the longest recorded life spans are 14 and 17 years (Decaux 1897; Flower 1925). Skeletochronology studies therefore indicate much higher life expectancy and longevity than the survival rates we obtained, which could be due to either (1) strong predation pressure at the site or (2) an underestimation of the estimated survival rate. Although it is impossible to conclusively determine which of these two hypotheses is at play in our case, it should be noted that apparent survival rates estimated by capture-mark-recapture are always intrinsically lower than the reality, since they do not distinguish between an individual that has died and one that has left the study site. Despite the fact that our study site is highly isolated, it can be assumed that a few individuals leave the site, especially subadult individuals during the dispersal phase.

The size of the subadult and adult population, estimated at between 48 and 70 individuals, shows that this is a small population, although we know that this estimate is low given that some insufficiently photographed individuals were excluded from the analysis. Due to the small size and the isolation of this population, it can be considered vulnerable in the medium term. The risk of its disappearance is exacerbated by the fact that the possibility of exchange with the closest populations is near non-existent. Previous studies on the ocellated lizard in Liguria in Italy and the French region of Alpes-Maritimes show the extent to which these populations are threatened – several have already become extinct (Deso *et al.* 2015). As major redevelopment work on the Var River is currently being considered, it is to be feared that this will hasten the disappearance of the ocellated lizard in this eastern part of its distribution.

Acknowledgements

We would like to thank our naturalist colleagues Patrick Kern, Gérard Joannes, Monique and Guy Poncelet for the photos of geo-localised individuals they kindly sent us and Elise Bradbury for the translation of this article into English.

References

- Akçakaya, H.R. & Sjögren-Gulve, P. (2000). Population viability analyses in conservation planning: an overview. *Ecological Bulletins* 48, 9-21.
- Barbault, R. & Mou, Y. P. (1988). Population dynamics of the common wall lizard, *Podarcis muralis*, in southwestern France. *Herpetologica* 44, 38-47.
- Beissinger, S. R. (2002). Population viability analysis: past, present, future. In: *Population viability analysis* (ed Beissinger S.R.). University of Chicago Press, Chicago, 5-17.
- Bengsen, A., Butler, J. & Masters, P. (2011). Estimating and indexing feral cat population abundances using camera traps. *Wildl. Res.* 38, 732-739.
- Berglind, S.Å. (2000). Demography and management of relict sand lizard *Lacerta agilis* populations on the edge of extinction. *Ecological Bulletins* 48, 123-142.
- Bolger, D.T., Morrison, T.A., Vance, B., Lee, D. & Farid, H. (2012). A computer-assisted system for photographic mark-recapture analysis. *Methods Ecol. Evol.* 3, 813-822.
- Brook, B.W., O'Grady, J.J., Chapman, A.P., Burgman, M.A., Akcakaya, H.R. & Frankham, R. (2000). Predictive accuracy of population viability analysis in conservation biology. *Nature*, 404 (6776), 385-387.
- Burnham, K.P. & Anderson, D.R. (2002): *Model Selection and Inference*, second edition. A Practical Information-Theoretic Approach. Springer, New York.
- Castilla, M.A. & Castanet, J. (1986). Growth, age and longevity of *Lacerta lepida* assessed by skeletochronology. In: *Studies in Herpetology* (ed Rocek Z.). Charles University, Prague, 331-336.
- Cheylan, M. (1984). Croissance et détermination de l'âge chez le lézard ocellé (groupe *Lacerta lepida*, Sauria, Lacertidae) de France et du Maroc à partir de la squelettochronologie. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille* 44, 29-37.
- Cheylan, M., Grillet, P. & Doré, F. (2011). Dynamique populationnelle du lézard ocellé. In: Thompson J. & Gauthier P. (eds), *Activités humaines et dynamique de la biodiversité en région méditerranéenne*, CEFÉ, Montpellier, 25-26.
- Choquet, R., Lebreton, J.-D., Reboulet, A.-M., Pradel, R. & Gimenez, O. (2009). U-CARE: Utilities for performing goodness-of-fit tests and manipulating CApture-REcapture data. *Ecography* 32, 1071-1074.
- Comas, M., Reguera, S., Zamora-Camacho, F.J., Salvadó i Cabré, H. & Moreno-Rueda, G. (2016). Comparison of the effectiveness of phalanges vs. humeri and femurs to estimate lizard age with skeletochronology. *Animal Biodiversity and Conservation* 39, 237-240.
- Cruickshank, S.S. & Schmidt, B.R. (2017). Error rates and variation between observers are reduced with the use of photographic matching software for capture-recapture studies. *Amphi. Reptil.* 38, 315-325.
- Decaux C. (1897). Un lézard ocellé conservé en captivité depuis 14 ans. *La Nature* 49, 43-44.
- Deso, G., Cevasco, J-M., Salvadio, S., Ottonella, D., Oneto, F. & Cheylan, M. (2015). Statut des populations franco-italiennes de Lézard ocellé *Timon lepidus* (Daudin, 1801). *Bull. Soc. Herp. France* 156, 45-53.
- Diego-Rasilla, F.J., & Pérez-Mellado, V. (2004). Density dependence of survival in the Iberian wall lizard (*Podarcis hispanica*). In: *The Biology of Lacertid lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives* (eds Pérez-Mellado V., Riera N., Perera A.). Institut Menorquí d'Estudis. Recerca 8, 177-200.
- Doré, F., Cheylan, M. & Grillet, P. (2015). *Le lézard ocellé. Un géant sur le continent européen*. Biotope, Mèze.
- Flower, S.S. (1925). Contributions to our Knowledge of the Duration of Life in Vertebrate Animals. III. Reptiles. *Proceedings of the Zoological Society of London* 95(3), 911-981.
- Galán, P. (1999). Demography and population dynamics of the lacertid lizard *Podarcis bocagei* in north-west Spain. *Journal of Zoology* 249, 203-218.
- Grillet, P., Cheylan, M. & Dusoulier, F. (2006). Évolution des habitats et changements climatique : quelles conséquences pour les populations de lézard ocellé, *Lacerta lepida* (Saurien, Lacertidés) en limite nord de distribution? *Ecologia Mediterranea* 32, 63-72.
- Grillet, P., Cheylan, M., Thirion, J.M., Doré, F., Bonnet, X., Dauge, C., Chollet, S. & Marchand, M.A. (2010). Rabbit burrows or artificial refuges are a critical habitat component for the threatened lizard *Timon lepidus* (Sauria, Lacertidae). *Biodiversity and Conservation* 19, 2039-2051.
- Jackson, R.M., Roe, J.D., Wangchuk, R. & Hunter, D.O. (2006). Estimating snow leopard population abundance using photography and capture-recapture techniques. *Wildl. Soc. Bull.* 34, 772-781.
- Kelly, M. J. (2001). Computer-aided photograph matching in studies using individual identification: an example from Serengeti cheetahs. *Journal of Mammalogy* 82, 440-449.
- Lebreton, J.-D., Burnham, K.P., Clobert, J. & Anderson, D.R. (1992). Modeling survival and testing biological hypothesis using marked animals: a unified approach with case studies. *Ecological Monographs* 62, 67-118.
- Le Galliard, J.F., Marquis, O. & Massot, M. (2010). Cohort variation, climate effects and population dynamics in a short-lived lizard. *Journal of Animal Ecology* 79, 1296-1307.
- Matthé, M., Sannolo, M., Winiarski, K., Spitzen-van der Sluijs, A., Goedbloed, D., Steinfartz, S. & Stachow, U. (2017). Comparison of photo-matching algorithms commonly used for photographic capture-recapture studies. *Ecol. Evol.* 7, 5861-5872.
- Nipko, R.B., Holcombe, B.E. & Kelly, M.J. (2020). Identifying Individual Jaguars and Ocelots via Pattern-Recognition Software: Comparing HotSpotter and Wild-ID. *Wildl. Soc. Bull.* 44, 424-433.

- Otis, D.L., Burnham, K.P., White, G.C. & Anderson, D.R. (1978). Statistical inference from capture data on closed animal populations. *Wildlife Monogr.* 62, 1-135.
- Perera, A. & Perez-Mellado, V. (2004). Photographic identification as a non-invasive marking technique for Lacertid lizard. *Herpetol. Rev.* 35, 349-350.
- Pleguezuelos, R. M., Sá-Sousa, P., Pérez-Mellado, V., Marquez, R., Cheylan, M., Corti, C. & Martínez-Solano, I. (2009). *Timon lepidus*. The IUCN Red List of Threatened Species 2009: e.T61583A12498949. <https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2009.RLTS.T61583A12498949.en> Accessed on 04 January 2023.
- Pleguezuelos, J.M. (2021). Culebra bastarda - *Malpolon monspessulanus*. In: *Enciclopedia Virtual de los Vertebrados Españoles* (eds López P., Martín J., Martínez-Freiría F.). Museo Nacional de Ciencias Naturales, Madrid. <http://www.vertebradosibericos.org/>
- R Development Core Team. (2018). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rotger, A., Igual, J. M., & Tavecchia, G. (2020). Contrasting size-dependent life history strategies of an insular lizard. *Current Zoology* 66, 625-633.
- Sacchi, R., Scali, S., Mangiacotti, M., Sannolo, M. & Zuffri, M.A. (2016). Digital identification and analysis. In: *Reptile Ecology and Conservation. A Handbook of Techniques* (ed Dodd C.K.). Oxford University Press, New York, 59-72.
- Seber, G.A.F. (1982). *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*, 2nd ed. Charles Griffin & Company Ltd, London.
- Steinicke, H., Ulbrich, K., Henle, K. & Grosse, W.R. (2000). Eine neue Methode zur fotografischen Individualidentifikation mittelerpäischer Halsbandeidechsen (Lacertidae). *Salamandra* 36, 81-88.
- Strijbosch, H. & Creemers, R.C.M. (1988). Comparative demography of sympatric populations of *Lacerta vivipara* and *Lacerta agilis*. *Oecologia* 76, 20-26.
- White, G. C., & Burnham, K. P. (1999). Program MARK: survival estimation from populations of marked animals. *Bird study* 46, 120-139.
- Wickham, H. et al. (2019) Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software* 4, 1686. <https://doi.org/10.21105/joss.01686>
- Williams, B.K., Nichols, J.D. & Conroy, M.J. (2001). *Analysis and management of animal populations*, Academic Press. San Diego.

Comparative approach of multivariate statistics to decipher trade off in temporal datasets

Approche statistique multivariée pour décrire les données temporelles long terme (millénaire)

Lisa BABOIN¹, Servane BERTON¹, Dylan DUNAND¹, Quentin M. DUTERTRE¹,
Sabrina GILARDI¹, Jean-Baptiste R. GUY¹, Bérangère LEYS^{2,*}

1. Université Aix-Marseille Campus Saint-Jérôme, Marseille

2. IMBE (CNRS, AMU, IRD), Technopole Arbois Méditerranée, Aix-en-Provence

* Corresponding author: berangere.leys@imbe.fr

Received: 6 July, 2022; First decision: 12 Oct., 2022; Revised: 14 Nov., 2022; Accepted: 10 Dec., 2022

Abstract

Paleorecords are replete with examples of long-term biotic responses to past climate change, and disturbances such as fire, herbivores, insect outbreaks or ice storms. The now frequent challenges in palaeoecological studies are to better understand both the trends and the breaking points of biotic variables in response to disturbances. The aim of this article is to expand the capacity of new and existing methods to provide greater insight into ecosystem trajectories and functioning.

Our analyses focus on biomes where fire is a key structural disturbance for vegetation establishment and evolution. We aim to determine: 1) explanatory variances between biotic and abiotic variables at both short and millennial time scales, and 2) whether a temporal relationship exists between fire regimes and plant diversity change in both systems.

Our statistical approach focused on PCA (Principal Component Analysis), co-inertia, MFA (Multiple Factor Analysis) and Hill & Smith methods, which provide us new information about our data, and bring new conclusions to the former studies.

We advise to preferentially use the MFA when the environmental variables are numerous, while the co-inertia is a better tool to explain variance of the datasets.

Keywords: vegetation, fire, long-term, co-inertia, MFA, PCA.

Introduction

Paleorecords are replete with examples of long-term biotic responses to past climate change, and disturbances such as fire, herbivores, insect outbreaks or ice storms to cite a few (Whitlock *et al.* 1997; Whitlock & Larsen 2002; McLauchlan *et al.* 2014). One particularly useful set of records are those preserved in lake and marine sediments, recording both past environmental changes and corresponding biotic responses (*e.g.* Leys *et al.* 2018; Genet *et al.* 2021).

The now frequent challenges in palaeoecological studies are to better understand both the trends and the breaking points of biotic variables in response to disturbances. Recently there has been increasing focus on the need for conservation of ecological and evolutionary processes in the face of climate change based on long-term records.

The lake sedimentary archives, due to their anoxic environment, preserve the biotic and abiotic factors of the ecosystems particularly well (McLauchlan *et al.* 2014). Generally, the sediments are deposited since the formation or the outcrop of the wetland, i.e.,

around 20,000 years for most moraine lakes in Europe, and continuously. They are cut into thin slices (0.5cm or 1cm) to reconstruct past environments over time steps ranging from a few years to a few decades depending on the rate of sedimentation (which depends on the production of organic matter in the lake, and inputs from the watershed) (Scheffer *et al.* 2001; Leys *et al.* 2013, 2018). Thus, it is possible to quantify both the post-disturbance response of the vegetation, and the millennial trajectories (stability and changes) of the vegetation and the disturbance regimes.

For instance, the simple analysis of correlation between the biomass burned (through charcoal records) and the vegetation (by pollens) of the last millennia in central and southern Europe has clearly shown that fires have been a major factor in the change of vegetation 4,500 years ago leading to the establishment of meadows and scrubland, the reduction of mesophyte forests and the extension of arable and pastoral land (Connor *et al.* 2012). Recent work on the Iberian Peninsula has shown more precisely that some of the changes observed in the millennial trajectories of vegetation in response to the fire regime constitute change points. Quasi-permanent transitions in vegetation status are characterized by shifts from wooded to open vegetation and from a fire-adapted system (xerophilic bushes and fire-adapted pines) to a fire-resistant system fire (*Pinus nigra* J.F.Arnold. and the mesophytes) (Connor *et al.* 2012).

The challenge is to expand the capacity of new and existing methods to provide greater insight into ecosystem trajectories and functioning. Here we examine Mediterranean and grassland fire and vegetation diversity histories by developing alternative approaches based on multivariate analyses. These two case studies allow to analyze temporal datasets at both decennial and millennial scales. Our analyses focus on biomes where fire is a key structural disturbance for vegetation establishment and evolution. We aim to determine: 1) explanatory variances between biotic and abiotic variables at both short and millennial time scales, and 2) whether a temporal relationship exists between fire regimes and plant diversity change in both systems. To achieve these aims, we will present different and complementary statistical approaches using objective criteria. Finally, we discuss the likely drivers of fire regime and diversity change on millennial and decennial timescales at the light of the different multivariate analyses.

Material and methods

Study sites

The two site cases have been chosen to understand the charcoal production used to illustrate the relationships between fire and vegetation diversity, at both short and long-time scales.

(1) The Flint Hills ecoregion ($37^{\circ}17'00''N$ $96^{\circ}40'31''W$) is the largest remaining contiguous tallgrass prairie ecosystem in North America, encompassing over $50,000\text{km}^2$. The current climate conditions provide enough moisture to support woody plants, and grassland is frequently and extensively burned throughout the region to maintain open conditions (Reichman 1987). The study site of Konza Prairie ($39^{\circ}05'N$, $96^{\circ}35'W$) is in the Flint Hills region of northeastern Kansas (hereafter, “Konza”). Konza is a 3,500 hectares native tallgrass prairie preserve. Sediments in traps from Konza Prairie (LTER) represents the last 4 years of vegetation composition, fire activity and other environmental parameters (climate, herbivores) in the charcoal production (table 1).

(2) Lac de Creno ($1,310\text{m a.s.l.}$; $42^{\circ}12'17''N$, $08^{\circ}56'45''E$) is in the southeastern part of the Rotondo massif (western Corsica, west Mediterranean basin). Macrofossils of *Pinus laricio* Poir. provide evidence for its growth around the Lac de Creno since 13,200 cal year BP, which is consistent with its natural origin in Corsica. Sediments from Lac de Creno in Corsica (France) extend the Holocene period and from which a reconstruction of vegetation composition and fire history is available (table 2).

All details are available in (Leys *et al.* 2014) and (Leys *et al.* 2016).

Statistical approaches

PCA

Principal component analyses (PCA), standarized by taxa with log-transformed concentration data, were used to visualize the relationships among taxa inferred from macrofossils accumulation rates (table 2). The log-transformation allow to minimize extreme value and stabilize the variance within the data, which is particularly required in this case study where number of macroremains can vary of a factor 25 from one taxa to another (Ammann *et al.* 2000). To limit the biases of

Table 1 – Groups of data used for statistical analyses for the site of Konza Prairie: charcoal measurements, fire parameters, vegetation and landscape data, and climate.

Parameter types	Name	Unit	Formula	Sources
Charcoal	Morphotypes: Cell, Porous, Fibrous, Sponge, Branch, Dark	pieces		Trap content
	Non-Arboreal	pieces	Cell + Porous + Fibrous	
	Total	pieces	Sum of all morphotypes	
	Non-Arboreal/Total	pieces	Ratio of non-arboreal charcoal pieces on total amount of charcoal pieces	
	125µm-250µm	pieces		Trap content
	250µm-1mm	pieces		Trap content
Fire	100 to 500m buffer area burn	km ²	Sum of area burn of watershed within the 100 (to 500) m radius of a trap	Konza website
	watershed burn	km ² .watershed-1		Konza website
	Konza area burn	km ²	Sum of area burn of watersheds	
	FlintHills area burn	km ²		FlintHills annual report
	month of burn			Konza website
	Fire return interval	years	Average fire return intervals of watersheds within the 500m radius distance of a given trap	Konza website
	Fire frequency	fire.100years-1	Inverse of fire return interval multiplied by 100	
	Type of fire	3 classes		Konza website
	Time since last fire	year	Average number of years since last fire of watershed burn within the 500m radius distance of a given trap	
	Fuel burn index		Sum of 500m buffer area multiplied by time since last fire	
Vegetation and landscape	Woody	5 classes		Field survey
	Herbaceous	5 classes		Field survey
	Shrubbery	yes/no		Field survey
	Height	dm and 2 classes		Field survey
	Bare Soil	5 classes		Field survey
	Limestone rocks	yes/no		Field survey
	Bison Manure	yes/no		Field survey
	Elevation	m		Field survey
	Landscape position	3 classes		Field survey
Climate	Wind Speed	m.s-1	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Relative Humidity	%	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Precipitation	mm	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Solar Radiation	W	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Air temperature (min and max)	°C	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Mean Air temperature	°C	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Soil temperature (min and max)	°C	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station
	Evapotranspiration	mm	Average on 8 days following the date of burn	Konza Prairie Meterorological station

erosions events that could have created artefactual increase of taxa abundances though increase of matter in the lacustrine system, we used the taxa accumulation rate, which correct the taxa abundance by the accumulation rate of sediments through time. To visualize the

relationships between the local fire-episodes regime and the local vegetation inferred from macrofossil assemblages, CHAR_{background} (proxy of the burning area) and FRI (proxy of local fire episodes) were added passively in the PCA ordination plots. All ordinations

Table 2 – Description of all variables used in the following analyses for Lac de Creno.

Parameter types	Name	Description	Unit
Age		^{210}Pb and ^{137}Cs measurements were used to build an accurate age-depth model	cal. year BP
Charcoal	CHAR _{area}	Charcoal particles > 250 μm^2 were identified. Charcoal measurements are reported as charcoal accumulation rates (CHAR _a)	mm ² cm ⁻² year ⁻¹
	CHAR _{background}	2 Components were derived from CHAR _{area} : CHAR _{peak} which represents the charcoal peaks for local fire episodes. (CHAR _p) CHARbackground which indicated the charcoal background for regional area burned. (CHAR _b)	mm ² cm ⁻² year ⁻¹
Fire	Fire Return Interval (FRI)	Number of fire between two consecutive years (derived from CHAR _p)	year.fire ⁻¹
	Fire Frequency (FF)	Number of fires per unit of time, smoothed over a 1000-year smoothing window.	year
Vegetation	Plant macrofossil	Plant macrofossils were extracted by water-sieving (250- μm mesh size) and identified to genus, species when possible	number of fragments cm ⁻² .year ⁻¹

were carried out in R Studio (version 4.1.1), package ade4 (Dray & Dufour 2007), using the function dudi.pca().

Co-inertia

We performed a co-inertia analysis (Dray *et al.* 2003) based on a Correspondence Analysis (CA) on vegetation data and a normalized Principal Component Analysis (PCA) on fire data to assess the covariance between these two components (table 2). The PCA was performed using the CA's rows weight to match co-inertia analysis requirement. The co-inertia analysis was performed with the coinertia() function from the ade4 package (Dray & Dufour 2007) on the last 6,000 years of history were fire and vegetation data were the most complete.

To enhance the interpretation of co-inertia results we performed a Monte-Carlo test (Heo & Ruben Gabriel 1998) with 9,999 permutations on both CA and PCA. It allowed us to assess the correlation between vegetation and fire data. The function RV.rtest() from the ade4 package was used.

Hill and Smith

We used multivariate analyses to visualize the relationships among environmental parameters, fire parameters, and charcoal measurements. Because our dataset included both quantitative and qualitative variables (table 1), we used a Hill and Smith analysis (Hill & Smith 1976) to identify a specific set of variables that avoid redundancy.

MFA

All the variables (table 1) were grouped in four categories: Charcoal (8 variables), Fire (2 variables), Climate (4 variables), Vegetation (5 variables) (table 1).

To represent the relationships among all groups of individual variables, we performed a multiple factor analysis [MFA, (Escoffier & Pages 1994; Bécue-Bertaut & Pagès 2008)] using the MFA() function from the FactoMineR package (Husson *et al.* 2007).

The MFA is a symmetrical ordination based on correlation, and this particular analysis was specifically chosen to ordinate the different variables (not assumed to be explanatory in the first place) with no risk of overfitting. We plotted the MFA results using the fviz_mfa() function from the factoextra package (Kassambara & Mundt 2019). We graphically presented the quality of the representation (cos2) of each variable for the four first axes of the MFA, i.e. the proportion of the variable represented by each axis using the corrplot() function from the corrplot package (Wei *et al.* 2017). To analyze the relationships among the four groups of variables, we extracted the RV coefficients from the MFA, measuring the similarity (squared correlation) between each pair of groups. Then, we tested these coefficients using the coeffRV() function from the FactoMineR package.

Results and discussion

MFA pinpointed new relationship between fire and climate parameters

At Konza Prairie, from the precedent study, the Hill and Smith analysis (Figure 1) demonstrated no direct relationships between charcoal production and fire variables < 500m around the trap, as indicated by non-significant correlations (i) between different measurements of charcoal and (ii) between total, non-arbooreal charcoal or NA/T ratio and fire parameters (burn area at 500m distance from the trap, fuel burn estimation, fire frequency

listed variables except solar radiation and air temperature for climate parameters). MFA axis 1 (hereafter MFA 1) is represented by vegetation at 21.50%, while the second axis (hereafter MFA 2) is represented by charcoals at 14.15%.

The relationships between the fire and climate groups follow two different trajectories given the explanatory variables of interest. First, the fire variables were positively correlated with the evapotranspiration variable which brings together the measurements of maximum temperature, minimum temperature, solar radiation rate and evapotranspiration. Conversely, the variables negatively correlated to fires

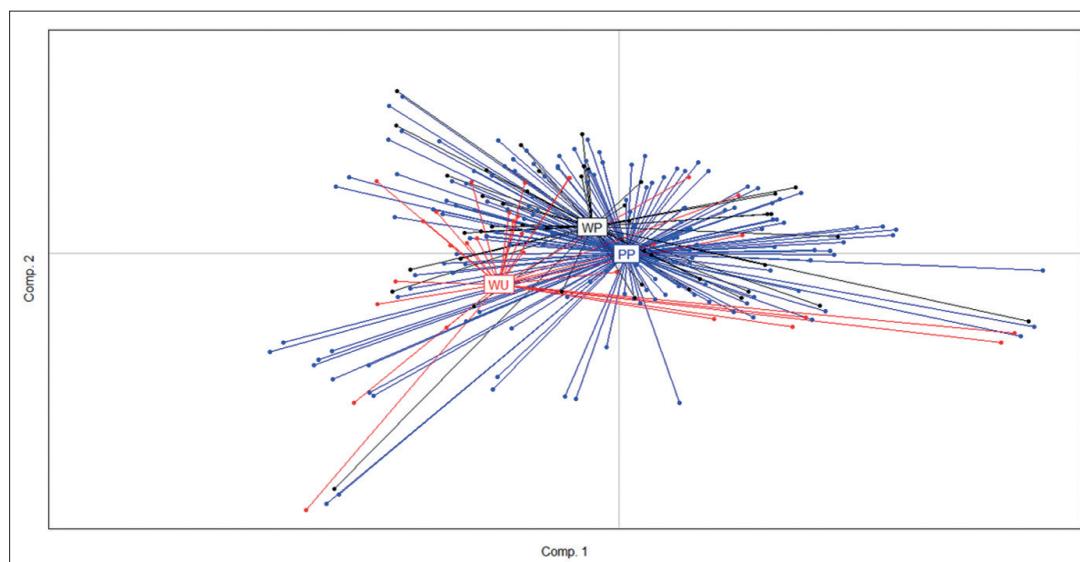


Figure 1 – Ordination plots from Hill and Smith multivariate analysis of numerical data in function of fire type. (WU = wildfire burn unplanned for a given year; PP = prescribed burn planned; WP = wildfire burn planned for a given year).

and time since last fire). In addition, the authors performed a random forest analysis (more details in Leys *et al.* 2016) which highlighted that total charcoal or NA/T ratio are most strongly predicted using fire parameters at a larger spatial scale and with environmental variables, both of which varied during each of the four years of the study. Charcoal variables, including Total charcoal count and NA/T ratio, did not correlate with other fire parameters, vegetation cover, landscape, or climate variables.

Here, we performed an MFA (Figure 2) to test whether the charcoal data (all morphotypes and 125 μ m) in one hand and the fire parameters (buffer at 300m, all other parameters were strongly correlated) on the other hands are explained by the two other categories: climate and vegetation (table 1, all

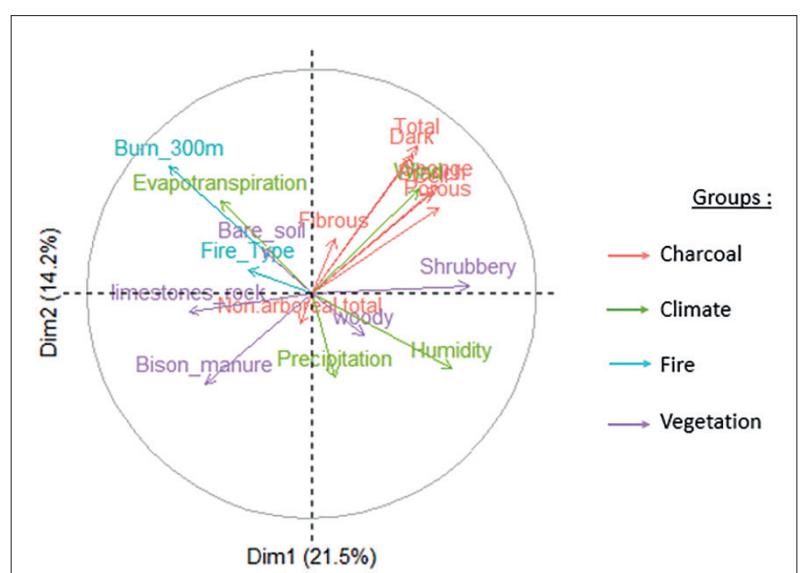


Figure 2 – Multiple factor analysis (MFA) of 4 parameters: charcoal, climate, fire and vegetation.

were humidity and precipitation measurements. In addition to precedent results, the MFA pinpoint different relationships between charcoal, vegetation and climate groups. A positive correlation between the charcoal variables and the wind measurement appears positively correlated with charcoal variables. A positive correlation appears between the charcoal variables and the wind measurement. The RV coefficient, which measures the similarity between pairs of variables, were 12% between the vegetation and fire variable groups, and 7% between the climate and vegetation groups. Thus, fire parameters seem to correlate more the vegetation parameters than does the climate.

Co-inertia allows to identify time period where fire played a major role in the vegetation assemblage

The onset of the Holocene in Corsica (~11,700 cal year BP) was marked by a rapid shift in the treeline, the establishment of *P. laricio*-dominated woodlands with low species turnover, and a long-term increase in taxa richness as a result of successive expansions of broad-leaved deciduous trees. In spite of fire-return intervals (FRIs) fluctuating between 30 and 490 years during the Holocene, *P. laricio*-dominated woodlands persisted for several millennia, and fires likely played an ecological role in the functioning of these woodlands. The 12,000-year record of mean FRI is of 80 years between fires; i.e., frequency of 12.5 fires 1000 year-1 (Leys *et al.* 2014). Previous analysis with PCA method on the

relationship among fire and vegetation displays a weak explanatory percentage of variance explained (4%).

The co-inertia explores the covariances between both fire and vegetation categories, based respectively on PCA for charcoal parameters (FRI and CHARa) and CA for vegetation data. From the PCA, axis 1 is well explained by the Fire Return Interval (FRI) while axis 2 is well explained by the charcoal accumulation rate (Figure 3 B). From the CA, axis 1 is explained positively with *Quercus* and negatively with *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn and *Juniperus communis* L., while axis 2 is positively correlated with *Alnus cordata* (Loisel.) Duby and negatively with *Berberis* (Figure 3 A). Combined, co-inertia axis 1 explained 60% of the variance, the second axis explained 11%.

The graphical representation of the co-inertia results allows to associate at each observation represented by the score of the CA in the ordination plot, with an arrow representing the predicting trend from PCA ordination (Figure 4). The longer the arrow, the more the observation (sample with vegetation assemblage) was unexpected given the fire condition at this time. For instance, the fire conditions were consistent over the last millennia (Leys *et al.* 2014), although the vegetation assemblages at 127 (125-129) cal year BP differed by the presence of *Juniperus communis* (Figure 4 B). Besides, at 5,422 (5,344-5,579) cal year BP, the charcoal accumulation rate was particularly high given the vegetation assemblage. This result suggests that the vegetation is not following the expected assemblages given the fire regime recorded, maybe reflecting the beginning of a fire regime change appearing before a vegetation change (Figure 4 B). On the other side, at 4,148 (4,045-4,230) cal year BP, the arrow is not even visible, meanings that the vegetation was consistent with the fire regime (Figure 4 B).

To strength the results statistically, we can calculate a p-value through Monte-Carlo test on the RV-coefficients (RV.rtest() in ade4 package). Given the non-significance of our results of our analysis we decided to not show this part here.

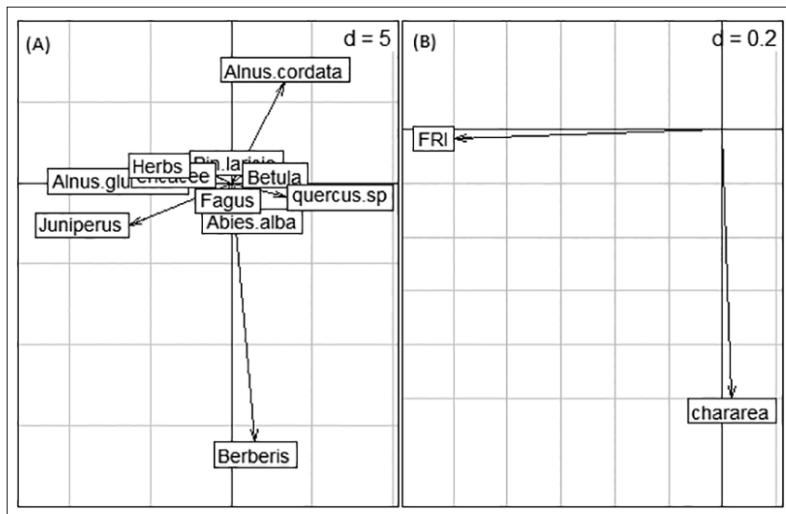


Figure 3 – Direction of the CA variables (A) and the PCA variables (B).

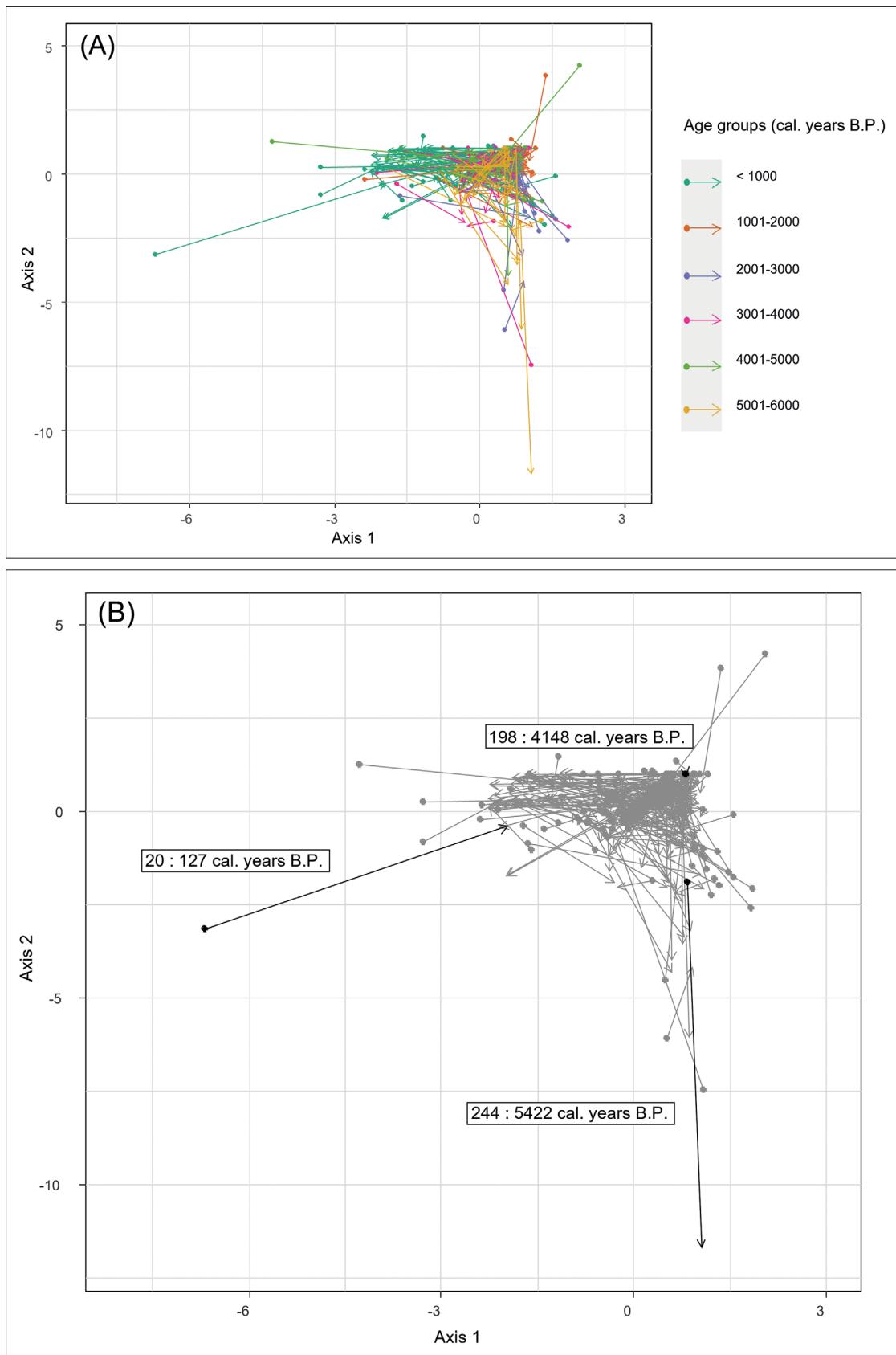


Figure 4 – Scores of all the observations on the co-inertia axis (A); scores of the observations n° 20, 198 and 244 on co-inertia axis (B).

Conclusion

Multivariate analyses can bring new information on palaeoecological data, and complete efficiently the description of long-term trajectories. These analyses found their spot to answer key questions relative to ecological questions, on both long- and short-time windows studied. We advise to preferentially use the MFA when the environmental variables are numerous, while the co-inertia is a better tool to explain variance of the datasets. We presented chosen multivariate analyses, although we strongly encourage the use of all multivariate analyses that answer the best to the dataset studied and their related questions.

Acknowledgments

We gratefully thank Franck Torre, Eric Meineri and Marie Finocchiaro for their insights and the interesting discussions while preparing the manuscript. We also thank Mathis Degand and Manon Berchet for their implication on the project and their help with statistical tests realization.

Author contribution

BL conceived and ran the research project. All authors contributed equally to data analysis and writing.

Bibliography

- Ammann, B., Birks, H.J.B., Brooks, S.J., Eicher, U., Von Grafenstein, U., Hofmann, W., *et al.* (2000). Quantification of biotic responses to rapid climatic changes around the Younger Dryas - a synthesis. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 159, 313-347.
- Bécue-Bertaut, M. & Pagès, J. (2008). Multiple factor analysis and clustering of a mixture of quantitative, categorical and frequency data. *Comput. Stat. Data Anal.* 52, 3255-3268.
- Connor, S.E., Araujo, J., Van der Knaap, W.O., van Leeuwen, J.F.N., Araújo, J., Van der Knaap, W.O., *et al.* (2012). A long-term perspective of biomass burning in the Serra da Estrela, Portugal. *Quat. Sci. Rev.* 55, 114-124.
- Dray, S., Chessel, D. & Thioulouse, J. (2003). Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology* 84, 3078-3089.
- Dray, S. & Dufour, A.-B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *J. Stat. Softw.* 22, 1-20.
- Escofier, B. & Pages, J. (1994). Multiple factor analysis (AFMULT package). *Comput. Stat. Data Anal.* 18, 121-140.
- Genet, M., Daniau, A.-L., Mouillet, F., Hanquiez, V., Schmidt, S., David, V., *et al.* (2021). Modern relationships between microscopic charcoal in marine sediments and fire regimes on adjacent landmasses to refine the interpretation of marine paleofire records: An Iberian case study. *Quat. Sci. Rev.* 270, 107148.
- Heo, M. & Ruben Gabriel, K. (1998). A permutation test of association between configurations by means of the RV coefficient. *Commun. Stat. Comput.* 27, 843-856.
- Hill, M.O. & Smith, A.J.E. (1976). Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, 249-255.
- Husson, F., Josse, J., Lê, S. & Mazet, J. (2007). Factor analysis and data mining with R. *FactoMineR Packag.*
- Kassambara, A. & Mundt, F. (2019). Factoextra: extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package version 1.0. 5. 2017.
- Leys, B., Carcaillet, C., Dezileau, L., Ali, A.A. & Bradshaw, R.H.W. (2013). A comparison of charcoal measurements for reconstruction of Mediterranean paleo-fire frequency in the mountains of Corsica. *Quat. Res. (United States)* 79.
- Leys, B., Finsinger, W. & Carcaillet, C. (2014). Historical range of fire frequency is not the Achilles' heel of the Corsican black pine ecosystem. *J. Ecol.* 102, 381-395.
- Leys, B., Higuera, P.E., McLauchlan, K.K. & Dunnette, P.V. (2016). Wildfires and geochemical change in a subalpine forest over the past six millennia. *Environ. Res. Lett.* 11.
- Leys, B., Marlon, J.R., Umbanhowar, C. & Vannière, B. (2018). Global fire history of grassland biomes. *Ecol. Evol.* 8, 8831-8852.
- McLauchlan, K.K., Higuera, P.E., Gavin, D.G., Perakis, S.S., Mack, M.C., Alexander, H., *et al.* (2014). Reconstructing disturbances and their biogeochemical consequences over multiple timescales. *Bioscience* 64, bit017.
- Reichman, O.J. (1987). *Konza Prairie: a tallgrass natural history*. University Press of Kansas, Lawrence.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. a, Folke, C. & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413, 591-596.
- Wei, T., Simko, V., Levy, M., Xie, Y., Jin, Y. & Zemla, J. (2017). Package “corrplot”. *Statistician* 56, 316-324.
- Whitlock, C. & Larsen, C. (2002). Charcoal as a fire proxy. *Track. Environ. Chang. using lake sediments*, 75-97.
- Whitlock, C. & Anderson, R.S. (1997). 1. Fire History Reconstructions Based on Sediment Records from Lakes and Wetlands. *History*, 1-29.

Évolution de l'occupation du sol des mares temporaires dans la suberaie de Maâmora et la province de Benslimane (Maroc)

Evolution of the land use of temporary ponds in the Maâmora cork oak forest and the Benslimane Province (Morocco)

Merieme OULGHAZI¹, Meysara EL MALKI², Abderrahim GHOULDANI¹,
Mariam NACIRI¹ et Abdellah ICHEN^{1*}

1. Laboratoire de biodiversité, écologie et génome (BGGC), Département de biologie, Faculté des sciences, Université Mohammed V de Rabat, 4 avenue Ibn Battouta, BP 1014 RP, Agdal, Rabat, Maroc

2. Agence nationale des eaux et forêts, Quartier administratif, Rabat-Challah, Maroc

* Auteur correspondant: a.ichen@um5r.ac.ma

Received: 1 Nov., 2022; First decision: 6 Nov., 2022; Revised: 18 Nov., 2022;
Second decision: 10 Dec., 2022; Revised: 13 Dec., 2022; Accepted: 19 Dec., 2022

Résumé

La suberaie de Maâmora et la province de Benslimane sont caractérisées par une forte densité en mares temporaires favorisant la biodiversité à l'échelle nationale. Ces mares sont malheureusement soumises à d'importantes pressions liées aux activités humaines, pâturage, mises en culture et surtout aux changements climatiques causant d'importantes périodes de sécheresse. Ces pressions impactent largement leurs caractéristiques locales (hydrologie, chimie du sol...) ainsi que leurs composantes biotiques (flore et faune). Afin d'évaluer l'évolution de ces mares temporaires au fil des années (1989, 1999, 2009, 2019) et de mieux comprendre le rôle des facteurs naturels et anthropiques contrôlant l'occupation du sol, nous avons réalisé une étude diachronique portant sur des données satellitaires (images Landsat 4, 5 et 7-8) dans la suberaie de Maâmora et la province de Benslimane. Des cartes d'occupation du sol ont été produites par une classification supervisée à l'aide du logiciel ArcGIS. Quatre classes d'occupation du sol pour Maâmora et sept classes pour Benslimane ont ainsi été

déterminées. Concernant la Maâmora, les mares temporaires, la forêt et les terrains nus (terrains dépourvus de toute intervention humaine) ont connu une nette régression avec des taux de 94 %, 54 % et 43 % respectivement. Pour Benslimane, les mares temporaires, la forêt et les habitations ont diminué, respectivement, de 89 %, 45 % et 22 %, alors que les terrains nus ont progressé de 30 %. En revanche, les terres agricoles dans la Maâmora et les barrages d'eau à Benslimane ont connu une progression très importante. L'étude confirme la régression des mares temporaires au fil de ces années.

Abstract

The cork oak forests of Maâmora and the province of Benslimane are characterized by a high density of temporary ponds promoting biodiversity at the national scale. Unfortunately, these ponds are experiencing significant constraints related to human activities, grazing, agriculture and especially climate change causing significant periods of drought. These pressures have a significant

Mots-clés: suberaies Maâmora-Benslimane, mares temporaires, étude diachronique, cartes d'occupation du sol, classification supervisée, Maroc.

Keywords: Maâmora and Benslimane cork oak beds, temporary pond, diachronic study, land cover maps, supervised classification, Morocco.

impact on their local characteristics (hydrology, soil chemistry, etc.) as well as their biotic components (flora and fauna).

In order to assess the evolution of temporary ponds over the years (1989, 1999, 2009, 2019) and to better understand the role of natural and anthropogenic factors controlling land uses, we conducted a diachronic study of satellite data (Landsat 4, 5 and 7-8 images) in the cork oak forests of Maâmora and the province of Benslimane. Land cover maps were produced by a supervised classification using ArcGIS software.

Four land use classes for Maâmora and seven classes for Benslimane were thus determined. Concerning Maâmora, Temporary Ponds, Forest and Land without Human Activities have experienced a clear regression with rates of 94%, 54% and 43% respectively. For Benslimane, Temporary Ponds, Forest and Housing have decreased by 89%, 45 % and 22% respectively, while Land without Human Activities has increased by 30%. On the other hand, Agricultural Land in the Maâmora and Water Dams in Benslimane have experienced a very significant increase. The study confirms the regression of temporary ponds over these years.

1982). Cependant, il existe de nombreuses mares créées artificiellement à des fins spécifiques (par exemple abreuvoirs pour les troupeaux, extraction de matériaux) (Lorenzoni *et al.* 1997).

Que ce soit à l'échelle nationale ou internationale, ces mares sont des habitats vitaux pour une variété d'espèces rares ou menacées (Ramdani 1986; Costanza *et al.* 1997; Rhazi 2001; Ichen *et al.* 2012; Ichen 2020). Ces habitats sont particulièrement importants à l'échelle du paysage et contribuent tout autant à la biodiversité régionale que les lacs et rivières. De plus, ils forment des « relais » qui assurent la connectivité entre les nombreux habitats d'eau douce (Mathevret 2006).

Le présent travail a pour principal objectif d'analyser l'évolution de l'occupation du sol de la suberaie de Maâmora et de la province de Benslimane sur une période de trente ans avec un regard particulier sur les mares temporaires, habitat vulnérable soumis à de profonds changements au cours des dernières décennies.

Introduction

Les mares temporaires dites « méditerranéennes » sont des milieux particuliers, composés d'une partie terrestre et aquatique, cette dernière étant définie par la succession d'une phase d'assèchement et d'une phase d'inondation (Grillas *et al.* 2004).

Le Maroc est le premier pays à l'échelle du Bassin méditerranéen pour sa richesse en mares temporaires, appelées localement *dayas* (Rhazi 2001); ces dernières sont très présentes au niveau de la suberaie de Maâmora et de la province de Benlismane. La diversité des situations climatiques, géologiques et géomorphologiques est la source d'une variété remarquable de *dayas* (Thiéry 1987).

Différents types de mares temporaires méditerranéennes se distinguent selon leur origine, le substrat sur lequel elles se sont formées, leur morphologie et leur formation. Des substrats différents leur confèrent des caractéristiques physico-chimiques distinctes. Elles sont présentes sur des roches basaltiques (calcaires...) ou acides (granit, rhyolite...) comme sur des roches compactées ou des substrats plus ou moins filtrants. Elles sont situées dans des plaines littorales ou perchées sur des piliers rocheux. Une partie de ces mares sont naturelles, résultant de divers processus géomorphologiques (Boutin *et al.*

Matériel et méthodes

Site d'étude

La Maâmora est considérée comme la plus grande étendue de forêt suberaie au monde (Abourouh *et al.* 2005) située dans la partie nord-est du Maroc (34°07'N – 6°36'W). Le climat est thermo-méditerranéen, subhumide chaud à tempéré (Aafi *et al.* 2005). La province de Benslimane fait partie de la région de Casablanca-Settat avec une superficie de 2 400 km² caractérisée par des populations urbaine et citadine relativement équivalentes en nombre (HCP 2020), le climat de la province de Benslimane est tempéré et humide au niveau des côtes et plus sec et froid au niveau des montagnes (Keeley & Zedler 1998).

Cartes d'occupation du sol

L'analyse de l'occupation du sol de la suberaie de Maâmora et de la province de Benslimane a été effectuée en réalisant, à partir d'images satellites, des cartes d'occupation à intervalle de dix ans de 1989 à 2019, ainsi qu'une carte des changements d'occupation des sols identifiant les zones les plus vulnérables. Les images satellites Landsat 5 Thematic Mapper (TM), 7 Enhanced Thematic Mapper

Plus (ETM+) et 8 Operational Land Imager (OLI), prises pendant la période hivernale, ont subi des prétraitements consistant en la compression et la restauration ou la correction des défauts dus au système d'acquisition. Ces prétraitements ont notamment porté sur trois corrections :

- la correction radiométrique, qui précède la calibration radiométrique. Cette calibration consiste en la normalisation de l'intensité du signal permettant une analyse multi-temporelle et la comparaison des images ;
- la correction atmosphérique qui permet de réduire les effets dus aux composants atmosphériques (la quantité de vapeur d'eau, la distribution des aérosols...) sur le rayonnement électromagnétique ;
- la correction géométrique qui consiste à projeter dans le système de coordonnées souhaité une image raster dépourvue d'informations géographiques ou contenant des informations géographiques non compatibles avec celles souhaitées ;
- avec l'extraction de la zone d'étude qui permet de réduire le temps d'exécution des traitements et de rendre le processus plus efficace et rapide.

Ces traitements ont été réalisés au moyen du logiciel de cartographie ArcGIS 10.8. La méthode de classification utilisée est celle par K plus proches voisins (KNN) (Russel & Norvig 2010). L'algorithme de classification, calculé selon une fonction de probabilité multidimensionnelle, permet de déterminer la probabilité de chaque pixel d'appartenir à l'une des catégories correspondant aux signatures spectrales (Caloz & Collet 2001).

Une classification a ensuite été effectuée. Évaluer la précision de la classification représente une étape clé du processus permettant de quantifier la qualité de la carte obtenue et la possibilité d'effectuer des traitements supplémentaires (la fusion des classes, l'échantillonnage de nouveaux sites d'entraînement, etc.).

Ainsi, pour calibrer et valider cette classification, celle-ci a été comparée à des données de référence au moyen d'une matrice de confusion. L'évaluation de précision est déterminée par le calcul de l'indice Kappa, qui varie de 0 à 1, exprimant la réduction de l'erreur obtenue par la classification par rapport à une classification aléatoire (Congalton 1991) ainsi que par la précision globale qui correspond à la diagonale de la matrice et donne une proportion d'objets bien classés.

Afin d'affiner la cartographie, un post-traitement a été réalisé en fusionnant des classes présentant une forte ressemblance spectrale et en supprimant les pixels isolés. Les cartes d'occupation du sol constituent une première étape pour la réalisation de la carte des changements d'occupation du sol.

Indice NDWI

L'indice de teneur en eau par différence normalisée (NDWI) (Normalised Difference Water Index) est utilisé pour mettre en évidence les éléments d'eau libre dans une image satellite, permettant à un plan d'eau de se démarquer du sol et de la végétation. Cet indice est calculé par les canaux NIR et vert, il doit être compris entre –1 et 1 (Ceccato *et al.* 2002).

$$\text{NDWI} = (\text{Green} - \text{NIR}) / (\text{Green} + \text{NIR})$$

Les valeurs NDWI correspondent aux plages suivantes :

- 0,2 à 1 : surface de l'eau ;
- 0,0 à 0,2 : inondation, humidité ;
- –0,3 à 0,0 : sécheresse modérée, surfaces non aquéuses ;
- –1 à –0,3 : sécheresse, surfaces non aquéuses.

Résultats

Maâmora

Cartes d'occupation du sol

Plusieurs classes d'occupation du sol ont été déterminées : mare temporaire, forêt, terrain nu (terrain dépourvu de toute intervention humaine) et agriculture. La précision globale obtenue varie de 79 % en 1989 à 86 % en 2019. Le coefficient Kappa varie de 0,68 pour l'année 1989 à 0,80 pour l'année 2019 (tableau 1). Les valeurs, toujours supérieures à 50 %, soulignent la fiabilité de ces classifications (Pontius 2000).

Tableau 1 – Précisions globales et coefficients Kappa pour les différentes dates de classification.

Table 1 – Global details and Kappa coefficients for the different classification dates.

	1989	1999	2009	2019
Precisión global	79 %	87 %	92 %	86 %
Coefficient kappa	0,68	0,78	0,86	0,80

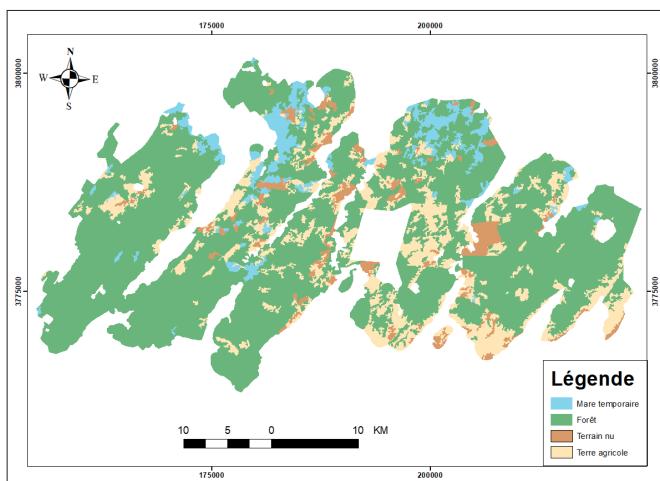


Figure 1 – Carte d’occupation du sol de la suberaie de Maâmora en 1989.

Figure 1 – Land use map of Maâmora cork oak beds in 1989.

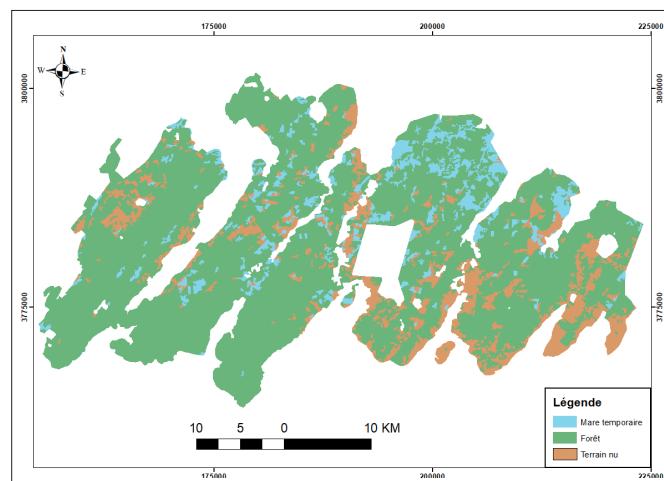


Figure 2 – Carte d’occupation du sol de la suberaie de Maâmora en 1999.

Figure 2 – Land use map of Maâmora cork oak beds in 1999.

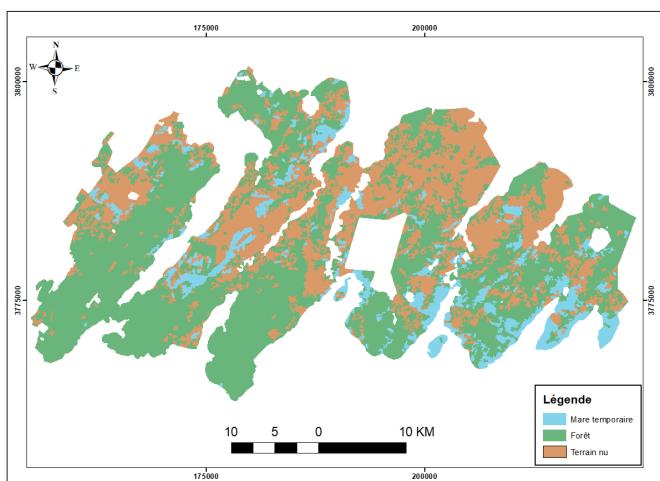


Figure 3 – Carte d’occupation du sol de la suberaie de Maâmora en 2009.

Figure 3 – Land use map of Maâmora cork oak beds in 2009.

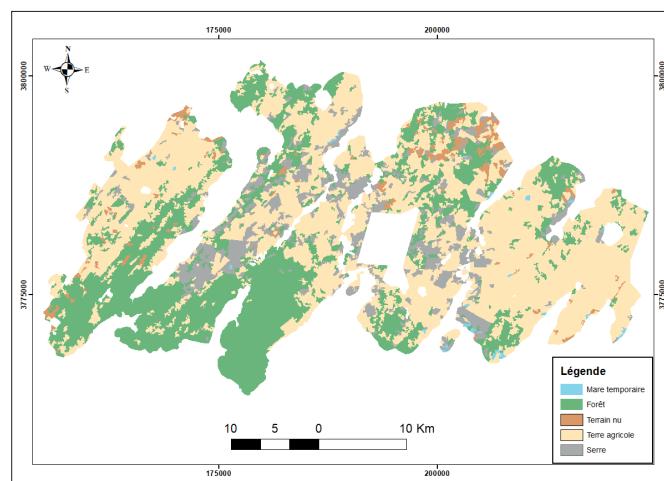


Figure 4 – Carte d’occupation du sol de la suberaie de Maâmora en 2019.

Figure 4 – Land use map of Maâmora cork oak beds in 2019.



La cartographie d’occupation du sol met en évidence une régression de plusieurs classes d’occupation du sol entre les années 1989 et 2019, à savoir: mare temporaire, forêt et terrain nu (figures 1, 2, 3 et 4). Une seule classe a connu une progression, il s’agit de l’agriculture. Entre 1989 et 1999, trois classes d’occupation du sol connaissent une progression : mare temporaire, forêt et terrain nu (figures 1 et 2). Entre 1999 et 2009, deux classes connaissent une progression : mare temporaire et terrain nu. La classe forêt connaît par contre une régression (figures 2 et 3). Entre 2009 et 2019, trois classes d’occupation régressent, il s’agit de mare temporaire, forêt et terrain nu ; l’agriculture elle est marquée par une progression (figures 3 et 4).

Analyse spatiale de la dynamique de l’occupation du sol

Entre 1989 et 2019 (figures 5 et 6, tableaux 2, 3 et 4), les superficies en mares temporaires régressent fortement (94 % sur la période) ainsi que celles en forêt (54 % sur la même période). De même, les terrains nus connaissent une régression (43 % sur la période).

Deux principales pratiques agricoles ont connu un développement en termes de superficie dans la Maâmora (figure 6) : les terrains agricoles avec une progression de 230 % et les serres avec une progression de 100 %. Ces pratiques ont occupé un espace croissant au cours de la période considérée aux dépens des mares temporaires, de la forêt et des terrains nus, qui ont respectivement régressé de 94 %, 54 % et 43 %.

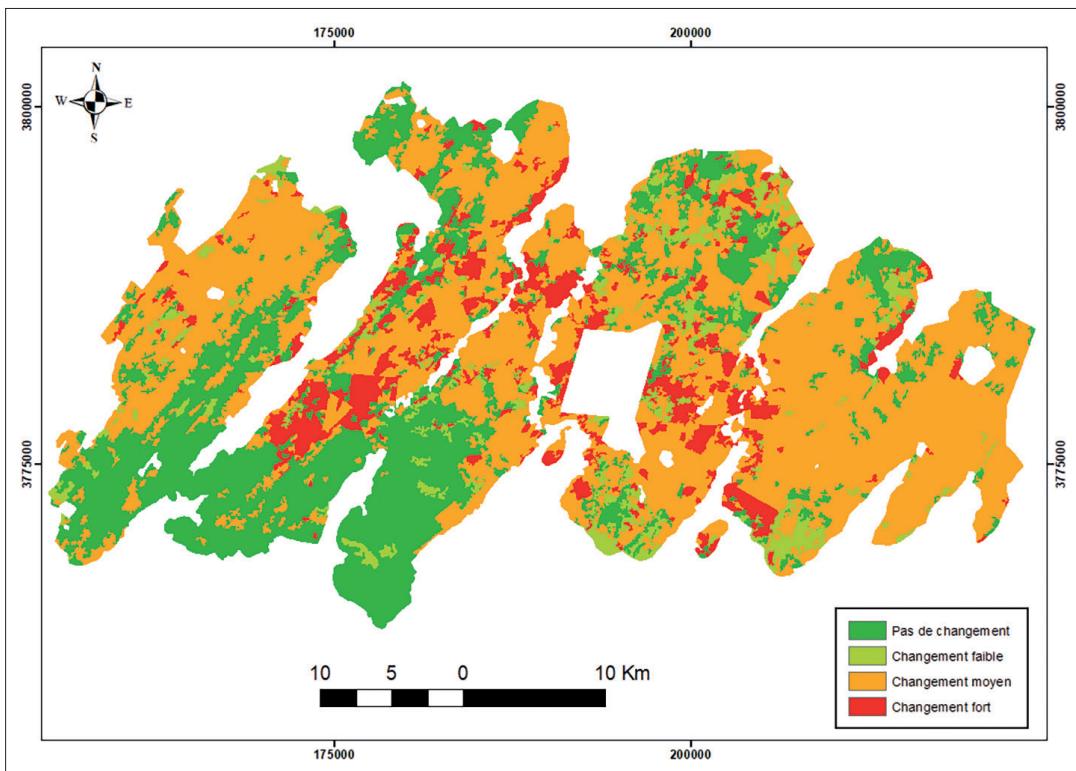


Figure 5 – Carte de changement de l'occupation de Maâmora entre 1989 et 2019.

Figure 5 – Map of change in occupation of Maâmora between 1989 and 2019.

Tableaux 2, 3 et 4 – Taux d'évolution et superficies des types d'occupation du sol entre 1989 et 1999, 1999 et 2009, et 2009 et 2019.

Tg: taux global d'évolution spatiale; Tc: taux moyen annuel d'évolution spatiale; (-): régression; (+) : progression.

Tables 2, 3 and 4 – Rate of change and areas of land use types between 1989 and 1999, 1999 and 2009, and 2009 and 2019.

Tg: global rate of spatial change; Tc: mean annual rate of spatial change; (-): decrease; (+): increase.

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	1989	1999		
Mare temporaire	7758	10 486	+ 35	+ 3
Forêt	97 829	103 784	+ 6	+ 0,59
Terrain nu	5 775	18 223	+ 216	+ 12
Terre agricole	21 132	NA	NA	NA

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	1999	2009		
Mare temporaire	10 486	13 815	+ 32	+ 3
Forêt	103 784	74 700	- 28	- 3
Terrain nu	18 223	43 973	+ 141	+ 9

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	2009	2019		
Mare temporaire	13 815	464	- 97	- 34
Forêt	74 700	44 614	- 40	- 5
Terrain nu	43 973	3 267	- 93	- 26
Terre agricole	NA	69 832	NA	NA
Serre	NA	14 309	NA	NA

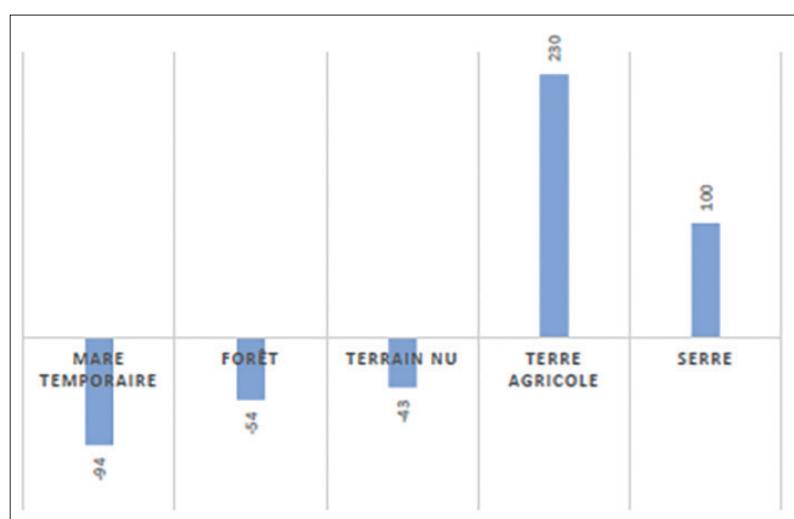


Figure 6 – Évolution de l'occupation du sol entre 1989 et 2019 dans la suberaie de Maâmora (en %).

Figure 6 – Land use change between 1989 and 2019 in the cork oak forests of Maâmora (in %).

Cartes d'indices NDWI

Entre 1989 et 2019, le NDWI connaît une nette diminution caractérisant une présence de milieux en eau de plus en plus réduits au profit des forêts, des terrains nus et de l'agriculture (figures 7, 8, 9 et 10).

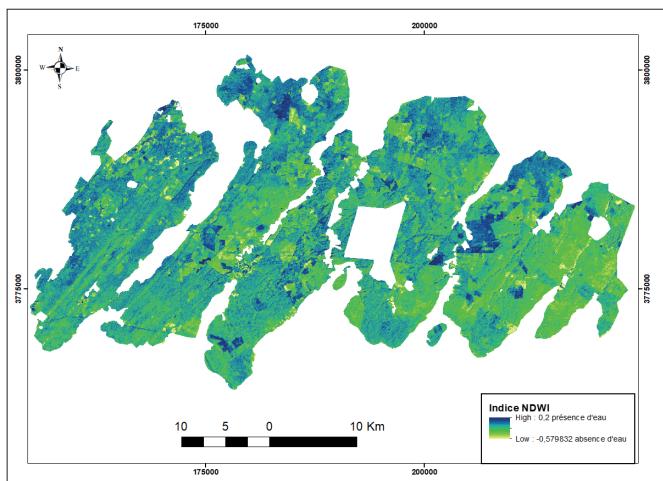


Figure 7 – Carte de NDWI dans Maâmora en 1989.

Figure 7 – Map of NDWI in Maâmora in 1989.

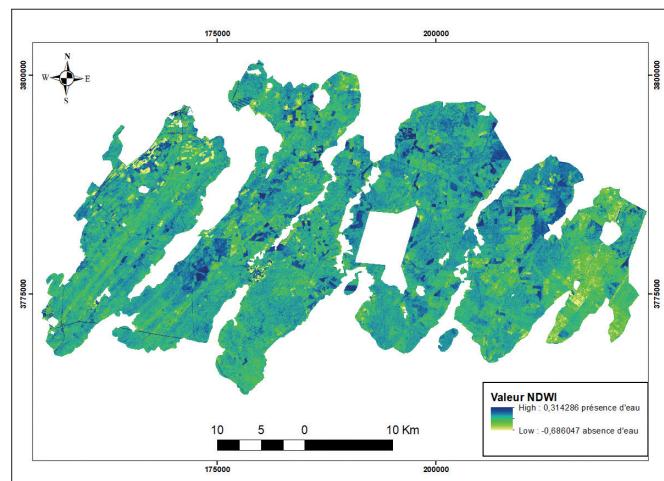


Figure 8 – Carte de NDWI dans Maâmora en 1999.

Figure 8 – Map of NDWI in Maâmora in 1999.

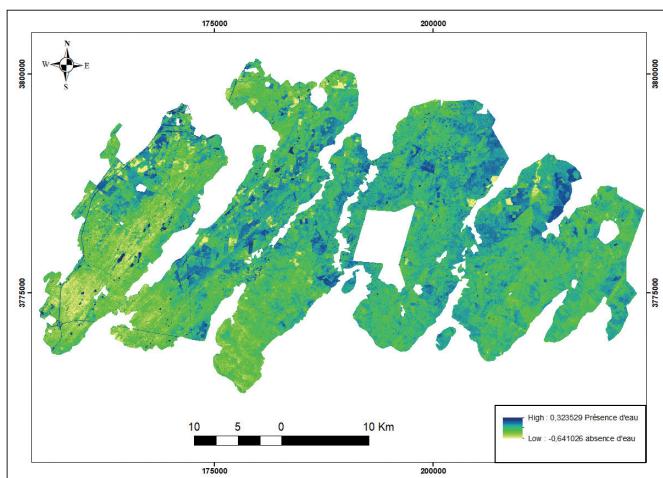


Figure 9 – Carte de NDWI dans Maâmora en 2009.

Figure 9 – Map of NDWI in Maâmora in 2009.

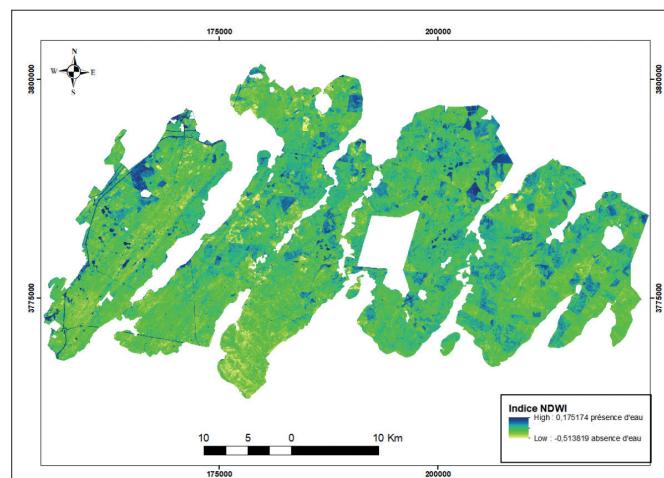


Figure 10 – Carte de NDWI dans Maâmora en 2019.

Figure 10 – Map of NDWI in Maâmora in 2019.

Benslimane

Cartes d'occupation du sol

Plusieurs classes d'occupation du sol ont été déterminées : mare temporaire, forêt, terrain nu, agriculture, habitation, barrages d'eau. La précision globale obtenue varie de 83 % en 1989 à 74 % en 2019. Le coefficient Kappa varie de 0,73 pour l'année 1989 à 0,68 pour

l'année 2019 (tableau 5). Les valeurs, supérieures à 50 %, soulignent la fiabilité de la classification (Pontius 2000).

Entre 1989 et 2019, plusieurs classes d'occupation du sol connaissent une régression de leur superficie, à savoir : mare temporaire, forêt et habitation (figures 11, 12, 13 et 14). Les classes terrain nu, agriculture et barrages d'eau connaissent, elles, une progression.

Entre 1989 et 1999, cinq classes d'occupation du sol sont marquées par une progression : mare temporaire, habitation, barrages d'eau, terres agricoles et plage. Les classes forêt et terrain nu subissent une régression (figures 11 et 12). Entre 1999 et 2009, quatre classes connaissent une progression : forêt, terrain nu, barrages d'eau et plage. Par contre, les classes mare temporaire, habitation et terres agricoles présentent une régression (figures 12 et 13). Entre 2009 et 2019, les superficies de quatre classes d'occupation du sol progressent : habitation, barrages d'eau, terre agricole et aéroport. Par contre, les classes mare temporaire, forêt, terrain nu et plage connaissent une régression (figures 13 et 14).

Tableau 5 – Précisions globales et coefficients Kappa pour les différentes dates de classification.

Table 5 – Global details and Kappa coefficients for the different classification dates.

	1989	1999	2009	2019
Précision globale	83 %	63 %	81 %	74 %
Coefficient kappa	0,73	0,54	0,75	0,68

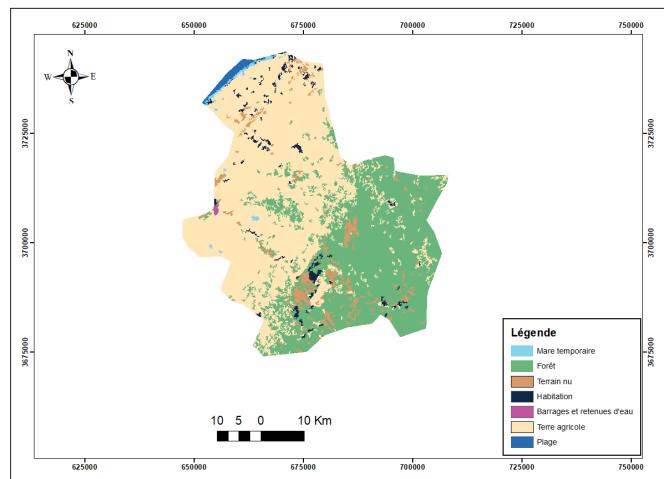


Figure 11 – Carte d'occupation du sol de la province de Benslimane en 1989.

Figure 11 – Land use map of Benslimane province in 1989.

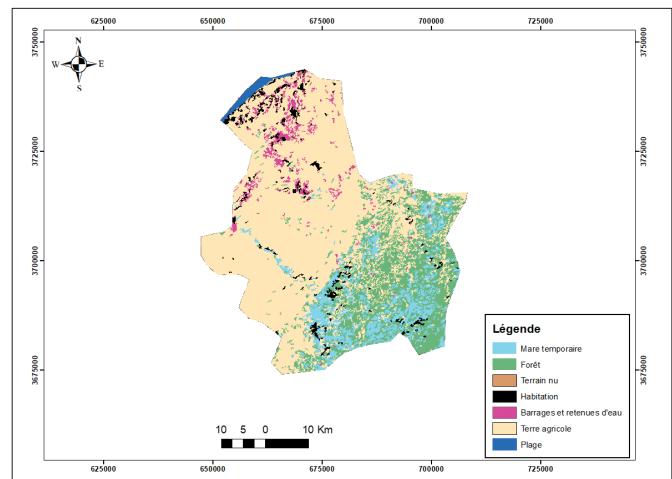


Figure 12 – Carte d'occupation du sol de la province de Benslimane en 1999.

Figure 12 – Land use map of Benslimane province in 1999.

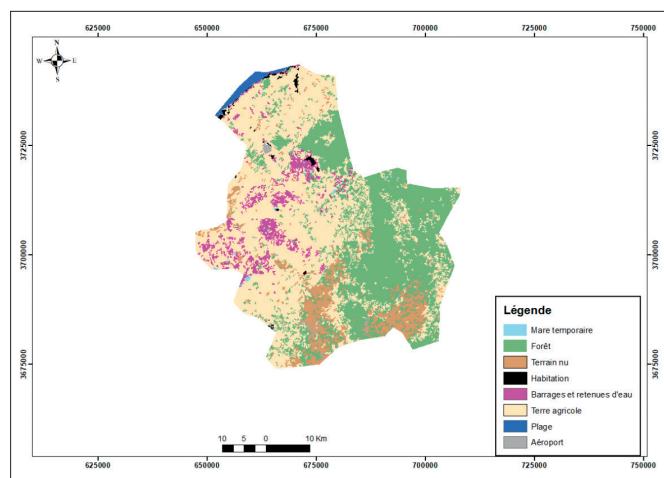


Figure 13 – Carte d'occupation du sol de la province de Benslimane en 2009.

Figure 13 – Land use map of Benslimane province in 2009.

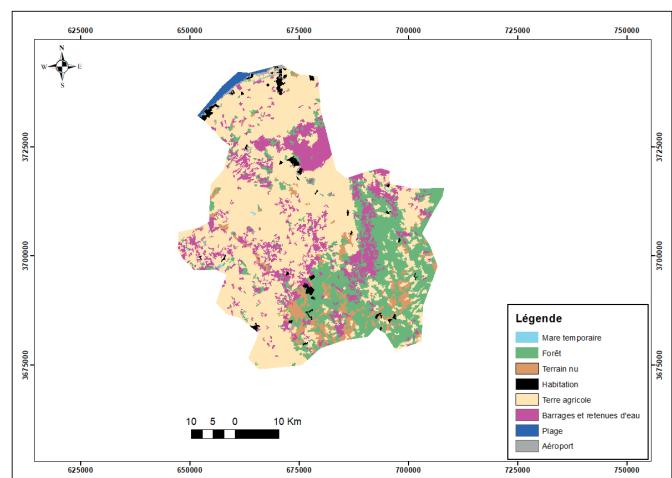


Figure 14 – Carte d'occupation du sol de la province de Benslimane en 2019.

Figure 14 – Land use map of Benslimane province in 2019.

Analyse spatiale de la dynamique de l'occupation du sol

Entre 1989 et 2019 (figures 15 et 16, tableaux 6, 7 et 8), les superficies en mares temporaires régressent fortement (89 % sur la période) ainsi que celles en forêt (45 % sur la même période) et celles occupées par les habitations (22 % sur la période étudiée). À l'opposé, une forte progression est constatée pour les barrages d'eau (17 500 %) et les terrains nus (30 % sur la période), ainsi qu'une faible progression pour les terres agricoles (1 %).

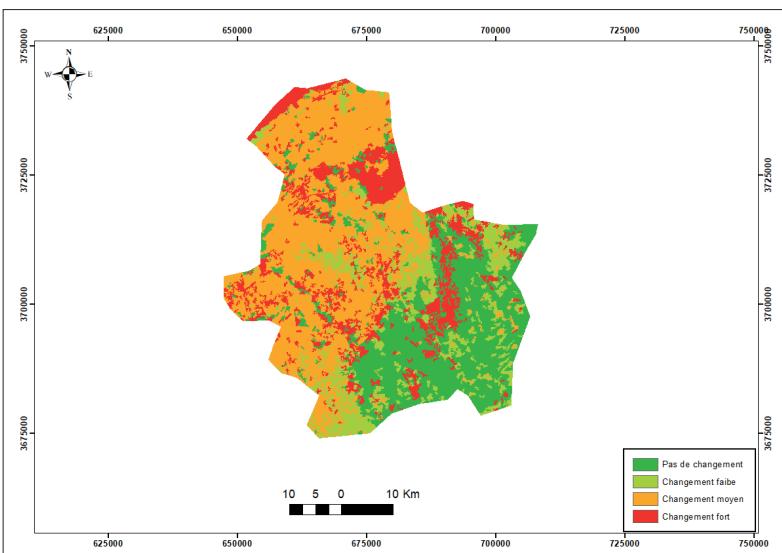


Figure 15 – Carte de changement de l'occupation de Benslimane entre 1989 et 2019.

Figure 15 – Map of change in occupation of Benslimane between 1989 and 2019.

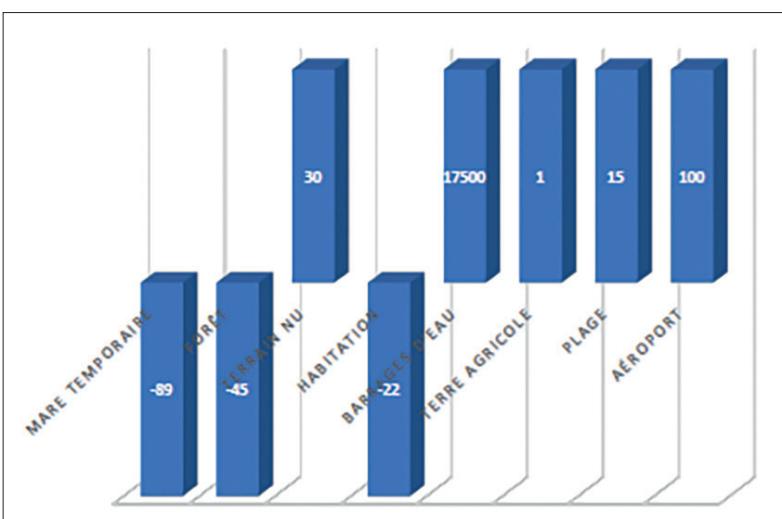


Figure 16 – Évolution de l'occupation du sol entre 1989 et 2019 dans la province de Benslimane (en %).

Figure 16 – Evolution of land use between 1989 and 2019 in the province of Benslimane (in %).

Tableaux 6, 7 et 8 – Taux d'évolution et superficies des types d'occupation du sol entre 1989 et 1999, 1999 et 2009, et 2009 et 2019.

Tg: taux global d'évolution spatiale; Tc: taux moyen annuel d'évolution spatiale; (-): régression; (+) : progression.

Tables 6, 7 and 8 – Rate of change and areas of land use types between 1989 and 1999, 1999 and 2009, and 2009 and 2019.

Tg: global rate of spatial change; Tc: mean annual rate of spatial change; (-): decrease; (+): increase.

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	1989	1999		
Mare temporaire	1436	25965	+ 1707	+ 29
Forêt	97977	48774	- 50	- 7
Terrain nu	10753	31	- 100	- 58
Habitation	4696	7237	+ 54	+ 4
Barrages d'eau	227	8357	+ 3587	+ 36
Terre agricole	136253	160584	+ 18	+ 2
Plage	2011	2400	+ 19	+ 2

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	1999	2009		
Mare temporaire	25965	607	- 98	- 38
Forêt	48774	86454	+ 77	+ 6
Terrain nu	31	22289	+ 70682	+ 66
Habitation	7238	1409	- 81	- 16
Barrages d'eau	8357	12229	+ 46	+ 4
Terre agricole	160584	126189	- 21	- 2
Plage	2400	2435	+ 1	+ 0,14
Aéroport	NA	1737	NA	NA

Type d'occupation	Superficie (ha)		Tg	Tc
	2009	2019		
Mare temporaire	607	154	- 75	- 14
Forêt	86454	53686	- 38	- 5
Terrain nu	22289	14027	- 37	- 5
Habitation	1409	3665	+ 160	+ 10
Barrages d'eau	12229	39899	+ 226	+ 12
Terre agricole	126189	137651	+ 9	+ 1
Plage	2435	2316	- 5	- 0,49
Aéroport	1737	1952	+ 12	+ 1

Trois composantes principales de l'occupation du sol régressent dans la province de Benslimane (figure 16); les mares temporaires avec 89 %, la forêt avec 45 % et les habitations avec 22 %. À l'opposé apparaissent des barrages et un aéroport qui représentent une couverture importante de la superficie de la province de Benslimane.

Cartes d'indices NDWI

Entre 1989 et 2019, le NDWI connaît une nette diminution, la présence de milieux en eau se faisant de plus en plus rare au profit des autres classes (forêts, terrain nu, agriculture, habitation) (figures 17, 18, 19 et 20).

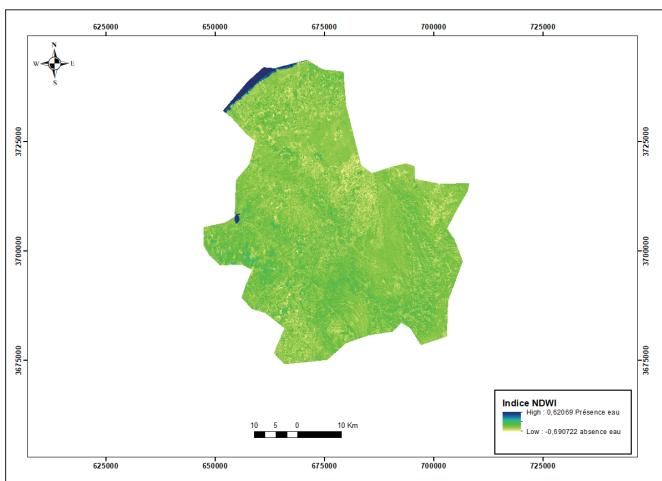


Figure 17 – Carte de NDWI dans Benslimane en 1989.

Figure 17 – Map of NDWI in Benslimane in 1989.

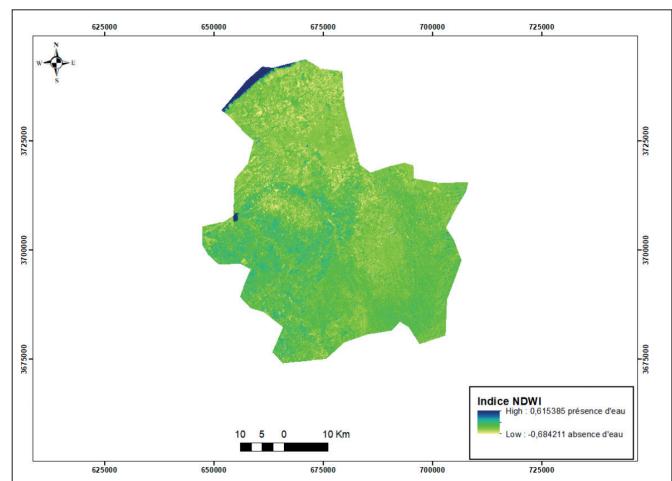


Figure 18 – Carte de NDWI dans Benslimane en 1999.

Figure 18 – Map of NDWI in Benslimane in 1999.

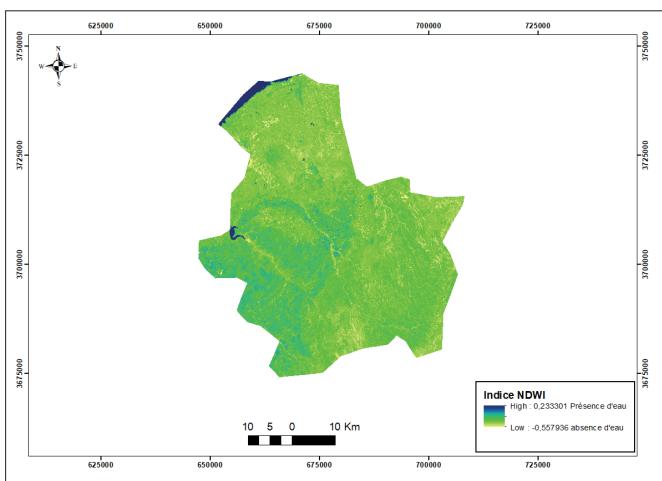


Figure 19 – Carte de NDWI dans Benslimane en 2009.

Figure 19 – Map of NDWI in Benslimane in 2009.

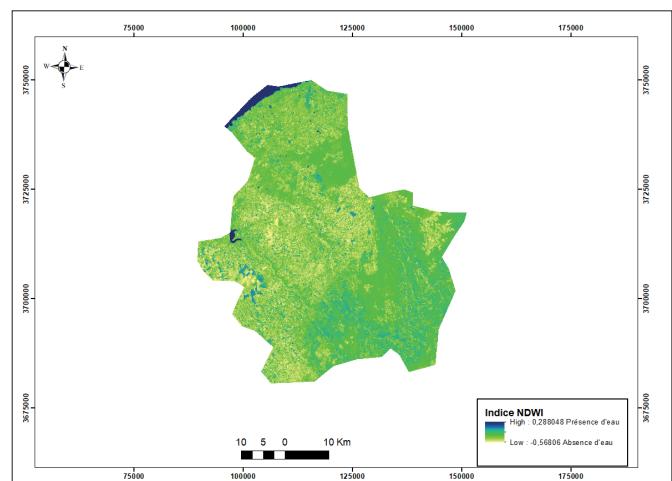


Figure 20 – Carte de NDWI dans Benslimane en 2019.

Figure 20 – Map of NDWI in Benslimane in 2019.

Discussion et conclusion

Cette étude cartographique révèle des changements profonds intervenus dans les deux sites d'étude au cours des trente dernières années. Ainsi, concernant la suberaie de Maâmora, la décennie 1989-1999 correspond notamment à une progression des mares temporaires (+ 35 %), de la forêt (+ 6 %) et des terrains nus (+ 216 %).

La décennie 1999-2009 est, elle, plus particulièrement caractérisée par une progression des mares temporaires (+ 32 %) et des terrains nus (+ 141 %) mais une régression de la forêt (- 28 %) ;

Au cours de la décennie 2009-2019, trois classes connaissent une importante régression : les mares temporaires (- 97 %), les forêts (- 40 %) et les terrains nus (- 93 %).

Pour la province de Benslimane, la décennie 1989-1999 correspond à une régression de la forêt (- 50 %) et des terrains nus (- 100 %) mais à une progression des mares temporaires (+ 1 707 %), habitations (+ 54 %), barrages d'eau (+ 3 587 %), terres agricoles (+ 18 %) et plages (+ 19 %).

La décennie 1999-2009 est, elle, caractérisée par une progression de la forêt (+ 77 %), des terrains nus (+ 70 682 %), barrages d'eau (+ 46 %) et plage (+ 1 %) et par une régression des mares temporaires (- 98 %), habitations (- 81 %) et terres agricoles (- 21 %).

Au cours de la décennie 2009-2019, une régression caractérise notamment les mares temporaires (- 75 %), forêt (- 38 %), terrains nus (- 37 %) et plage (- 5 %) alors que l'habitation (+ 160 %), les barrages d'eau (+ 226 %), les terres agricoles (+ 9 %) et l'aéroport (+ 12 %) connaissent une progression.

Le caractère régressif des classes d'occupation du sol dans la forêt de Maâmora est à mettre en relation avec la croissance des activités socio-économiques sous la pression démographique et certaines formes d'exploitation, qui modifient les équilibres écologiques (Pale 2000; Atta *et al.* 2010). Ainsi que l'ont montré Ech-Chadi *et al.* (2022), cette expansion démographique ne concerne pas seulement la Maâmora mais également d'autres formations forestières comme celles avoisinant la ville de Kenitra au nord-ouest du Maroc.

La régression dans la province de Benslimane concerne surtout la forêt et les mares temporaires, très probablement causée par le développement agricole et différentes formes de pression des activités socio-économiques qui opèrent dans le domaine (exploitation forestière abusive, création de nouvelles plantations, urbanisation, défrichement des terres pour le développement, etc.) (Atta *et al.* 2010). Ainsi, Chillasse & Dakki (2004), Bouahim (2010) et Ichen (2020) considèrent que la croissance démographique et certains modes d'exploitation sont responsables de la dégradation de nombreux milieux, en particulier la détérioration des mares temporaires.

Ce phénomène est particulièrement remarquable en Afrique subsaharienne, où les fortes densités de population et la crise de l'espace agricole poussent les populations à rechercher de nouvelles terres (Abotchi 2002). Cette dégradation a pour conséquence de bouleverser les équilibres écologiques, notamment

dans les zones humides, en majorité très sensibles aux aléas climatiques (Rhazi 2001; Rhazi *et al.* 2006; HCEFLCD 2015).

La conservation des mares temporaires repose, tout d'abord, sur la sensibilisation des sociétés locales, et aussi sur l'investissement des écologues et des environnementalistes afin de limiter la disparition des mares temporaires du Maroc. Une approche multidisciplinaire, écologique et sociale, soutenue notamment par les politiques publiques, doit être rapidement élaborée et se focaliser sur des axes de conservation et de gestion. Dans un premier temps, il s'agira de préciser des objectifs de conservation et de développement/usage de ces milieux et, par la suite, de définir collectivement les objectifs de gestion et les activités de recherche, de valorisation et de contrôle qui y contribuent.

Bibliographie

- Aafi, A., Achhal El Kadmiri, A., Benabid, A. & Rouchdi, M. (2005). Richesse et diversité floristique de la suberaie de la Maâmora (Maroc). *Acta Botanica Malacitana* 30, 127-138.
- Abotchi, T. (2002). Colonisation agricole et dynamique de l'espace rural au Togo : cas de la plaine septentrionale du Mono. *Sciences sociales et humaines* Série B, 4, 97-108.
- Abourouh, M., Taleb, M., Makhloifi, M., Boulmane, M., & Aronson, J. (2005). Biodiversité et dynamique de la végétation dans la suberaie de la Maâmora (Maroc), effet de la durée de clôture. *Forêt méditerranéenne* 26(4), 275-286.
- Atta, S., Achard, F. & Ould Mohamedou, Sidi O.M. (2010). Évolution récente de la population, de l'occupation des sols et de la diversité floristique sur un territoire agricole du sud-ouest du Niger. *Sciences & Nature* 7(2), 119-129.
- Bouahim, S. (2010). *Usage et conservation des mares temporaires méditerranéennes : cas des mares temporaires de la région de Benslimane (Maroc occidental)*. Thèse de doctorat, Université Hassan II Casablanca et Université de Montpellier 2, 143 p.
- Boutin, C., Lesne, L. & Thiery, A. (1982). Écologie et typologie de quelques mares temporaires à isoètes d'une région aride du Maroc occidental. *Ecologia Mediterranea* 8(3), 31-56.
- Caloz, R. & Collet, C. (2001). *Précis de télédétection. Vol. 3. Traitements numériques d'images de télédétection*. Presses de l'Université de Québec et Agence universitaire de la francophonie, Sainte-Foy (Québec), 496 p.
- Ceccato, P., Gobron, N., Flasse, S., Pinty, B. & Tarantola, S. (2002). Designing a spectral index to estimate vegetation water content from remote sensing data: Part 1: Theoretical approach. *Remote sensing of environment* 82, 188-197.
- Chillasse, L. & Dakki, M. (2004). Potentialités et statuts de conservation des zones humides du Moyen Atlas

- (Maroc), avec référence aux influences de la sécheresse. *Sécheresse* 15(4), 337-345.
- Congalton, R.G. (1991). A review of assessing the accuracy of classifications of remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment* 37(1), 35-46.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Naeem, S., Limburg, K., Paruel, J., O'Neill, R.V., Raskin, R., Sutton, P. & Ven den Belt, M. (1997). The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253-260.
- Ech-Chadi, M., Batchi, M., Chabada, M., Ech-Chadi, S., Arouiya, T. & Ouilji, M. (2022). Essai de modélisation cartographique de l'étalement urbain à l'aide du modèle de Markov « cas de la ville de Kénitra ». *Revue TED* 1, 13-26.
- Grillas, P., Gauthier, P., Yavercovski, N. & Perennou, C. (2004). *Les mares temporaires méditerranéennes. Vol. 1 : Enjeux de conservation, fonctionnement et gestion ; Vol. 2 : Fiches espèces.* Station biologique de la Tour du Valat, Arles, 118 p. + 127 p.
- Haut-Commissariat au plan (HCP) (2020). *Monographie de la région de Casablanca-Settat 2020.* Direction régionale de Casablanca-Settat, Haut-Commissariat au plan, 171 p.
- Haut-Commissariat aux eaux et forêts et à la lutte contre la désertification (HCEFLCD) (2015). *Stratégie nationale des zones humides 2015-2024.* Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit (GIZ) GmbH. 56 p.
- Ichen, A. (2020). Contribution à l'inventaire des espèces d'amphibiens vivant dans les mares temporaires des plaines côtières nord-atlantiques du Maroc (subéraies de Maamora et Benslimane). *Bulletin de la Société herpétologique de France* 175, 60-63.
- Ichen, A., Himmi, O. & El Hamoumi, R. (2012). Contribution à la connaissance des oiseaux d'eau des dayas des plaines côtières du Maroc Nord-Atlantique (Maamora et Benslimane). *Go-South Bull.* 9, 152-154.
- Keeley, J.E. & Zedler, P.H. (1998). Characterization and global distribution of vernal pools. In: Witham, C.W., Bauder, E.T., Belk, D., Ferren, W.R., & Ornduff, R. (Eds). *Ecology, Conservation, and Management of Vernal Pool Ecosystems.* California Native Plant Society, Sacramento, CA, USA, 1-14.
- Lorenzoni, C. & Paradis, G. (1997). Description phytosociologique d'une mare temporaire à *Elatine brochonii* dans le sud de la Corse. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*, t. xxviii, 21-46.
- Mathevet, R. (2006). Faut-il en finir avec le développement durable ? Regard sur les zones humides méditerranéennes. *Les Ateliers de l'éthique* 1, 70-84.
- Pale, F. (2000). Le rôle de l'action anthropique dans la dégradation des ressources naturelles à Niaogho-Beguedo. *Berichte des Sonderforschungsbereichs* 14, 521-533.
- Pontius, Jr. R. G. (2000). Quantification error versus location error in comparison of categorical maps. *Photogrammetric Engineering and Remote Sensing*. 66(8), 1011-1016.
- Ramdani, M. (1986). *Écologie des crustacés (copépodes, cladocères et ostracodes) des dayas marocaines.* Thèse de doctorat, Université Marseille I, Marseille, 217 p. + annexes.
- Rhazi, L. (2001). *Étude de la végétation des mares temporaires et de l'impact des activités humaines sur la richesse et la conservation des espèces rares au Maroc.* Thèse de doctorat, Université Hassan II. Faculté des sciences Ain Chok, Casablanca, 190 p.
- Rhazi, L., Grillas, P., Mounirou, Touré, A. & Tan Ham, L. (2001). Impact of land use in catchment and human activities on water, sediment and vegetation of Mediterranean temporary pools. *C. R. Acad. Sc. Paris Sér. III Sci. Vie* 324, 165-177.
- Rhazi, L., Rhazi, M., Grillas, P. & El Khyari, D. (2006). Richness and structure of plant communities in temporary pools from western Morocco: influence of human activities. *Hydrobiologia* 570, 197-203.
- Russel, S. & Norvig, P. (2010). *Intelligence artificielle.* Pearson France, Montreuil, 1216 p.
- Thiéry, A. (1987). *Les crustacés branchiopodes Anostraca, Nodostroaca et Conchostracha des milieux limniques temporaires (Dayas) au Maroc. Taxonomie, biogéographie, écologie.* Thèse de doctorat ès science, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 405 p.

A Holocene history of forest vegetation on the northern slopes of a Mediterranean mountain: the Mont Ventoux, Southeast France

Histoire holocène de la végétation forestière du versant nord d'une montagne méditerranéenne : le mont Ventoux (Vaucluse, France)

Emma GAMBA¹, Sébastien AURELLE², Clémentine VERGNAUD³, Brigitte TALON^{1,*}

1. Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie (IMBE), Aix Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, Aix-en-Provence, France

2. Aix Marseille Université,

3. Université de Bordeaux

* Corresponding author: brigitte.talon@imbe.fr

Received: 7 Nov., 2022; First decision: 28 Nov., 2022; Revised: 16 Dec., 2022; Accepted: 20 Dec., 2022

Résumé

Cette étude vise à reconstituer la composition de la végétation ligneuse passée du versant nord du mont Ventoux en fonction du gradient altitudinal ainsi que l'altitude maximale atteinte par les arbres avant la déforestation des versants, qui fut intense à partir du XII^e siècle, en lien avec des perturbations passées telles que le surpâturage et les feux de gestion sylvo-pastorale. Profitant de la mise en place d'un transect du suivi écolo-gique ORCHAMP en 2019, six fosses pédologiques réparties depuis 925 m (hêtraie sapinière) jusqu'à 1860 m d'altitude (pins à crochets prostrés) ont fait l'objet de prélèvements pédoanthracologiques (identification et datation des charbons de bois du sol). Toutes les fosses contenaient des charbons de bois. La richesse taxonomique diminue signifi-cativement à mesure que l'on s'élève le long du gradient altitudinal. Certains taxons ont été trouvés à des altitudes auxquelles ils sont

aujourd'hui absents, comme le sapin (*Abies alba*) qui s'élevait jusqu'au sommet et formait avec les pins la limite supérieure des arbres. Le hêtre (*Fagus sylvatica*) est bien représenté à basse altitude mais aucun charbon de cette essence n'a pu être trouvé au-delà de 1340 m, alors que l'espèce atteint aujourd'hui 1700 m d'altitude. Les datations montrent que les sols du versant nord du mont Ventoux ont conservé, malgré l'érosion des versants, plus de 4000 ans d'his-toire. La période couverte par les 6 datations ¹⁴C AMS obtenues s'étend de l'âge du bronze (3576-3729 cal BP) à la période moderne (346-460 cal BP), soit avant les reboisements de 1860 (RTM, restauration des terrains en montagne). Cette première étude pédoanthracologique se révèle novatrice et parfaitement complémentaire des études paléoenvironnementales préexistantes mais encore insuffisante pour reconstruire l'his-toire de la végétation passée du mont Ventoux et anticiper son avenir.

Mots-clés: paléoécologie, limite supérieure des arbres, charbons de bois dans les sols, gradient altitudinal, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*.

Keywords: palaeoecology, treeline, soil charcoal, altitudinal gradient, *Abies alba*, *Fagus sylvatica*, radiocarbon dating.

Abstract

This study aims at reconstructing the late Holocene vegetation dynamics and the maximum altitudinal limit of forest trees on northern slopes of Mont Ventoux before the intense deforestation of the 12th century, in relation to natural environmental changes and anthropogenic disturbances including fire history and sylvo-pastoral practices. Six soil pits were studied out along an altitudinal transect from 925m to 1,860m a.s.l. This transect crosses the beech-fir forests in the lower elevations to open woodlands containing the prostrate hooked pine (*Pinus uncinata*) near the summit. The study was performed within the framework of the ecological monitoring program ORCHAMP. Pedoanthracological data (identified charcoals and their ^{14}C ages) were further explored by numerical analyses. Charcoal was found in all pits with concentrations significantly decreasing with altitude, as does the proportion of charcoal of deciduous trees over conifers. Some woody species were found at altitudes where they are absent today, notably fir (*Abies alba*) at high elevations, (up to 1,860m). In contrast to fir, the beech (*Fagus sylvatica*) charcoals were not found beyond 1,340m, although the species currently reaches elevations as high as 1,700m a.s.l. Radiocarbon dating results suggest that the soils on northern slopes of Mont Ventoux have not been significantly eroded since at least 4,000 years ago. The period covered by the six obtained AMS ^{14}C dates extends from the Bronze Age (oldest ^{14}C age: 3576-3729 cal BP / 1779-1626 BCE) to the Modern Era (youngest ^{14}C age: 346-460 cal BP / 1490-1604 CE), all pre-dating the 1860's reforestation projects (RTM, Restoration of Mountain Land). This preliminary pedoanthracological study proved to be promising and complementary to other palaeoecological approaches but is still insufficient to provide a complete picture of the past vegetation history of Mont Ventoux.

Introduction

During the last 10,000 years, climatic changes and human activities have deeply impacted and shaped the mountain landscapes on most of the Earth's surface. The long co-evolution of human societies and these landscapes can partly explain their current diversity and fragmentation (Swenson & Franklin 2000) and particularly the altitudinal and taxonomic variations of the treeline, one of the most important ecotones in mountain environments (Tremblay *et al.* 2016). From a given elevation upward, bioclimatic conditions and particularly the regional temperatures become too constraining for the optimal growth and establishment of tree populations (Holtmeier 1994; Körner 1999; Holtmeier & Broll 2005). However, it has been shown that the treeline was higher

and displayed more tree diversity in most of the European mountain systems (e.g. Pyrenees and the Alps) but lowered almost everywhere due to the agro-sylvo-pastoral pressure (Cunill *et al.* 2013; Finsinger *et al.* 2021; Carnelli *et al.* 2004; Talon 2010). This has particularly been demonstrated by soil charcoal analysis (pedoanthracology) in a number of sites (Carcailliet & Thimon 1996; Di Pasquale *et al.* 2008; Talon 2010). Recently, the agro-pastoral abandonment and global warming have been inducing the upward movement of numerous woody taxa, which were restricted to lower elevations. Lenoir *et al.* (2010) have shown that in the case of French mountains, the altitudinal optimum of several forest trees, such as the common hornbeam (*Carpinus betulus* L.), or the common hazelnut (*Corylus avellana* L.) have elevated by approximately 30m per decade since 1980s. In the Spanish Pyrenees, the beech forest upper limit has moved 70m to higher elevations in only 50 years (Labonne *et al.* 2019).

A better understanding of this ecological phenomenon necessitates investigating the long-term dynamics (centennial to millennial) of the upper tree limit in response to climatic variations and human activities. The research presented here belongs to the ORCHAMP monitoring program (www.orchamp.osug.fr). This pluri-disciplinary research project is aimed at studying the links between climate change, land-use and biodiversity along altitudinal gradients in the Alpine territory. ORCHAMP sites are characterized by regularly monitored quadrats located at 200m altitudinal intervals and along an approximately 1,000m-long transect. Monitoring efforts are focused on the fauna (soil DNA), vegetation (flora, forest cover, decaying wood), climate (temperature and relative humidity), and soil (<https://orchamp.osug.fr>).

The imprints of past human activities on the structure and dynamics of current vegetation of mountain forest ecosystems will be particularly investigated. More than 30 transects have already been established along N-S altitudinal gradients over Mont Blanc, Maritime Alps, and the Mediterranean massif of Mont Ventoux with alpine characters. The present study takes advantage of the ecological transect of ORCHAMP established by Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie in 2019 on the northern slopes of Mont Ventoux. In the absence of wetlands and lakes for pollen-based vegetation reconstructions, we explored the soil archives of

the experimental pedological pits and apply pedoanthracology to investigate the history of vegetation in relation to human activities.

The main objectives of this study are to reconstruct (i) the composition of woody taxa in forest vegetation of Mont Ventoux and (ii) the altitudinal position of the upper limit of forest (treeline) on the northern slopes in relation to past human disturbances, such as deliberate landscape burning and tree cutting for sylvopastoral management purposes. We will specifically focus on two forest species, European silver fir (*Abies alba* Mill.) and beech (*Fagus sylvatica* L.), which are characteristic of montane forest belts and form well-established populations on the Mont Ventoux northern slopes as well as the Lure Mountain. Together, they form the southernmost mixed beech-fir populations of Provence region in Southern France. In the face of ongoing global warming, the future of these forests at their southernmost distribution area remains uncertain (Tinner *et al.* 2013; Hendrik *et al.* 2020; Morales-Molino *et al.* 2021). Investigating their history is thus necessary to better predict their current and future ecological trajectories. This study aims at testing two working hypotheses: 1) the floristic composition of the upper forest limit was different in the past from today, 2) the treeline was located in higher altitudes, and 3) both fir and beech forests occupied more extended altitudinal extensions.

Forest vegetation of Mont Ventoux: past and present

Today, a mosaic of forest composed of different coniferous and deciduous species occupies the two slopes of Mont Ventoux, showing a vertical zonation mainly controlled by the altitudinal temperature gradient. The history of the vegetation of Mont Ventoux is very well documented for the Modern and Contemporary Era thanks to available historical archives, notably those of the forestry services. Before the 13th century, forest exploitation was practiced on the northern slopes while the southern flanks were cultivated and grazed. The Great Plague (1347-1348 CE) and the Hundred Years' War (1337-1453 CE) caused demographic decline and agro-pastoral abandonment that favored forest recolonization. Forest clearing was resumed from the 16th century with the increase in population and the growing need for wood (timber, firewood, charcoal) and agro-pastoral lands (Martin-Gousset *et al.* 2019). The deforestation of the mountain continued until the 19th century. The consequences of the ancient deforestation, dating to as early as the Bronze Age, on the current distribution of forest vegetation on the northern slope of Mont Ventoux have been described by L. Martin-Gousset *et al.* (2019) for the Mont Ventoux Biological Reserve (Réserve biologique intégrale du mont Ventoux - RBI-MV) officially created in 2010 by the French National Forestry Office (ONF) (Terracol *et al.* 2017). The RBI-MV (906ha), situated slightly northeast, covers an altitudinal gradient of 1200 m, from supra-Mediterranean to subalpine bioclimatic belts (680-1880 m). The current forest stands are largely the result of the mountain land reforestation program termed RTM (Restauration des Terrains de Montagne) in the 19th to early 20th centuries. Indeed, in the 1860s, the RTM service undertook the reforestation of Mont Ventoux with various coniferous and deciduous species to fight against soil erosion (Ningre 2007).

Thanks to a vertical vegetation zonation scheme within the RBI-MV located to the east of our transect and elegantly drawn and described by C.F. Martins (Martins 1838, in Martin-Gousset *et al.* 2019), it is possible to get an idea about the state of the forest vegetation of the northern slope before the RTM reforestation. On this sketch, while the supra-Mediterranean zone seems to be occupied by lavender and thyme heaths

Study Site

Physical setting

Mont Ventoux (44.172912° N, 5.278177° E) culminates at an elevation of 1,910m. It is 25km long (east-west axis) and 15km wide (north-south axis) and is at the confluence of the Alpine and Mediterranean phytogeographical zones (Rouveyrol & Leroy 2021). The northern slopes, steeper than the southern slopes, are subjected to very harsh ecological conditions. The average annual precipitation (from 1994 to 2007) is 1,270mm at the Mont-Serein meteorological station (1,445m altitude). Characteristic of the Mediterranean-type of climate, the annual precipitation is irregularly distributed along a year and mainly falls in autumn-winter-spring with presence of summer droughts (Cailleret 2007). The average annual temperature is 6.6°C (Ladier 2004).

instead of deciduous oak forests, the montane zone still presents in its lower part (1,000–1,250m) stands of wild maple (*Acer opalus* Miller) and beech, and in the upper part (up to 1,800m), fir, hooked pine (*Pinus mugo* Turra subsp. *uncinata* (Ramond ex DC.) Domin) and common juniper (*Juniperus communis* L. subsp. *nana* (Hook.) Syme). The upper treeline is depicted at 1,650m. From this sketch, the forest above 1,400m is very open. The distinctive silhouette of some of the fir and beech trees in the sketch, which are today considered as relict stands, confirms this graphic representation by C.F. Martins. Their candelabra-like aspect and well-developed low branches indicate conditions of growth without inter-individual competition and thus a certain degree of openness. The oldest stands of the RBI-MV, left to evolve naturally for more than a century, owe their survival to their hardly accessible position above the steep rock cliffs. Indeed, it is in these relic stands that the oldest known trees in Vaucluse are found (> 400-year old firs and 300-year old beech trees) (Terracol *et al.* 2017).

Although the vegetation of the mountain slope corresponding to our transect is not as well documented prior to the 19th century RTM plantations, it is clear that the absence of steep slopes and rock cliffs allowed an easier access to forest stands compared to the RBI-MV. This fact facilitated the deforestation that was much greater there as is evident in the photographs taken at the late 19th century by the agents of the Eaux et Forêts (Collective 2004). In the northern slope of Mont Ventoux, there are numerous caves and cavities in the rock cliffs containing the accumulations of biological remains, which have been used by prehistorians for palaeoenvironmental reconstructions (Crégut-Bonouure *et al.* 2005). For instance, the charcoal assemblages collected in the

infilling of the René Jean cave (1,650m), in particular, also rich in bear bones dated from the Neolithic to the Middle Ages, has made it possible to recognize three species: fir, Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) or hooked pine and birch leaf maple (*Acer opalus*) (Thinon 2007). They indicate wildfires that occurred between 1,650m and the summit, which is equivalent to the topmost part of our transect located one to two kilometers to the west. Only hooked pine is still thriving in this altitudinal belt today. Finally, the last data likely to provide precise spatial information on the forest species that colonized the summit of Mont Ventoux come from an exploratory pedoanthracological study carried out by M. Thinon (1978) on the southern slope. A pit dug in a summit lithosol at 1,810m altitude, on the crest, yielded a beech charcoal, which has not been dated (Thinon 2007). All these works indicate that since at least the Middle Neolithic (Crégut-Bonouure *et al.* 2005), Mont Ventoux, even at its summit, has been covered by forest species such as fir, beech and Scots/hooked pine, which later disappeared mostly as a result of fires at least partly linked to pastoral management. Our study aims to complete this information, both spatially and temporally.

The current forest vegetation covering the northern slopes of Mont Ventoux in which our study transect was set up is the result of both RTM reforestation and spontaneous regeneration of the original species over the last few decades, thanks to the forest cover provided by these reforestations. The species used in plantations are the Austrian black pine (*Pinus nigra* J.F. Arnold subsp. *nigra*), Scots pine (*P. sylvestris*) and downy oak (*Quercus pubescens* Willd.) in the supra-mediterranean and lower montane, Scots pine, loblolly pine (*Pinus mugo* subsp. *uncinata*), and larch

Table 1 – Main tree species observed on the current plots. The star* indicates species remained from RTM plantations.

Tableau 1 – Principales essences arborescentes présentes sur les placettes actuelles. L'étoile* indique les essences issues de plantations RTM.

VTN1 925m	VTN2 1,130m	VTN3 1,340m	VTN4 1,510m	VTN5 1,675m	VTN6 1,860m
<i>Abies alba</i> *	<i>A. alba</i> *	<i>A. alba</i> *	<i>A. alba</i> *	<i>P. mugo</i> subsp. <i>uncinata</i> *	<i>P. mugo</i> subsp. <i>uncinata</i>
<i>Pinus sylvestris</i> *	<i>P. sylvestris</i> *		<i>Pinus mugo</i> subsp. <i>uncinata</i> *		
<i>Juniperus communis</i>					
<i>Quercus ilex</i>	<i>Fagus sylvatica</i>	<i>F. sylvatica</i>	<i>F. sylvatica</i>		
<i>Q. pubescens</i>	<i>B. sempervirens</i>	<i>S. aria</i>			
<i>Buxus sempervirens</i>					
<i>Acer opalus</i>					
<i>Sorbus aria</i>					
<i>Viburnum lantana</i>	<i>V. lantana</i>				

(*Larix decidua* Mill.) in the middle montane, and finally loblolly pine in the upper montane (Martin-Gousset *et al.* 2019).

The main trees and shrub species currently present on our plots are summarized in Table 1.

Materiels and methods

Sampling sites

In 2019, an altitudinal transect containing six permanent plots (VTN1 to VTN6) was established on the northern slopes of Mont Ventoux, from 925 to 1,860m elevation (Figure 1). Within each plot, a 900m² (30m × 30m) quadrat was delimited for applying different monitoring protocols of the ORCHAMP project (<https://orchamp.osug.fr/Protocoles>). A pedological pit was dug outside each permanent plot but at the immediate proximity of one of its four corners in order to describe the physico-chemical properties of soil profile. Once the pedological properties of the six soil profiles were described, we sampled them for our soil charcoal analysis to reconstruct the fire history and woody vegetation dynamics.

Wood charcoals are organic materials with high resistance to biological degradation and once buried in the soil, are preserved for very long periods of time (Thinon 1992, Talon *et al.* 2005; Marguerie *et al.* 2010). After carbonization, wood anatomy is well-preserved making its taxonomic identification possible (Chabal 1997). Despite this, many charcoals are difficult to identify whether because they are covered by different deposits (clays, sands, crystals) or show a vitrified aspect (McParland *et al.* 2010) i.e. the wood structure can be distinguished but the anatomic elements are fused together preventing the identification (Marguerie *et al.* 2010).

The study of charcoals coupled with their AMS radiocarbon dating allows reconstructing the dynamics and composition of vegetation with high spatial precision and on the millennial time scale (Carcaillet & Thinon, 1996; Touflan *et al.* 2010; Robin *et al.* 2013).

Pedoanthracological sampling and laboratory preparation

Soil samples were taken continuously from the bottom to the top of the profile at 10cm-thick levels (Saulnier *et al.* 2015). In total,

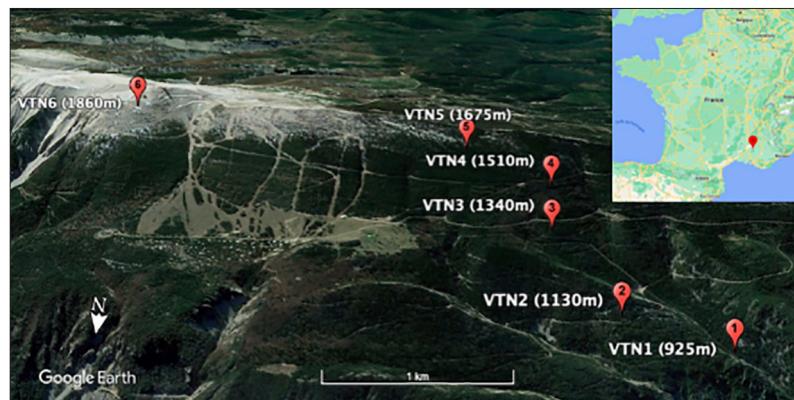


Figure 1 – Map showing the location of the study site and the sample plots located on the ubac of Mont Ventoux (Google Maps and Google Earth).

Figure 1 – Carte de localisation du site d'étude et des placettes d'échantillonnage situées à l'ubac du mont Ventoux (Google Maps et Google Earth).

81 samples weighing about 135kg were taken from the six soil pits and transferred in 34 bags to the laboratory. The sieving protocol is described in a number of papers (e.g. Carcaillet & Thinon 1996, Saulnier *et al.* 2015). The soil samples are dried and then weighed to obtain the dry weight in kg. Each sample is then stirred in water with the addition of a small amount of deflocculant (sodium hexametaphosphate) to facilitate the suspension of organic elements. The supernatant (including plant debris and charcoal) and then the mineral elements are poured onto a column of 4 sieves (1cm, 1.25mm, 800µm, and 400µm), rinsed, and dried in oven (40°C). Coarse material > 1cm is weighed and its weight subtracted from the total soil weight for the calculation of specific anthracomass (SA). In this study, the mineral fractions and the organic fraction between 400 and 800µm were not studied.

Charcoals were picked one by one using flexible forceps under a stereomicroscope and put into micro-tubes labeled by level, fraction (organic or mineral) and size class (e.g. VTN2 20-30 Root > 800µm). For each depth, given the limited time available for this study, 20 charcoals were randomly picked from the largest size class (> 1.25mm). If the considered size class had fewer than 20 charcoals or nothing, the rest of charcoals were picked from the smaller size class (> 800µm). Charcoals were identified using an episcopic microscope (Olympus model BX41) with dark field and magnification range of x100 to x500. Identifications were based on observation of transverse, radial longitudinal, and tangential longitudinal sections and using the available

literature on wood and charcoal anatomy (Jacquot 1955; Schweingruber 1990; Vernet *et al.* 2001) as well as the charcoal reference collection of pedoanthracology of the Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie. The identification of charcoal can be more or less easy because it depends on the state of conservation of the extracted fragments. The worst case is that of indeterminable “vitrified” charcoal. To this should be added the problem of differential identification; some genera or species are more difficult to identify than others, especially on small charcoals, because they are anatomically very close, such as Scots pine and hooked pine or, in the case of juvenile structures, fir and juniper. In such cases, they are named *Pinus sylvestris/uncinata* or *Abies/Juniperus*. In some cases, it may not be possible to go beyond the genus (e.g. *Acer*), family (e.g. Rosaceae) level and even to distinguish the deciduous from coniferous trees.

Radiocarbon dating

The selection of the charcoal pieces to achieve ^{14}C dating was performed according to their significance to the overall charcoal taxonomic spectrum. Six single charcoal fragments weighing at least 2mg were selected for radiocarbon dating from the set of taxonomically identified charcoals and shipped to Poznan Radiocarbon Laboratory, Poland. The radiocarbon ages were calibrated and the probability distribution curves were graphically created in R package “clam” run in RStudio version 4.1.0 (Blaauw 2010; R Core Team 2021) using the IntCal20 calibration curve (Reimer *et al.* 2020). The results are reported in Appendix 2.

Calculation of specific anthracomasses

All the sorted charcoals are weighed in order to calculate the specific anthracomass (SA) and to make the quantities of charcoals comparable from one pit to another. In our study, the specific anthracomass corresponds to the ratio between the mass in mg of extracted coals (fraction $> 800\mu\text{m}$) and the total mass in kg of dry soil (fraction $< 1\text{cm}$), expressed in $\text{mg}.\text{kg}^{-1}$ or in parts per million (ppm). Three types of specific anthracomass were calculated:

The Specific Anthracomass per Profile (SAP) which corresponds to the mass of all charcoals (identified and unidentified) in a pit (in mg), related to the total mass of soil (in kg).

The Specific Anthracomass per Level (SAL), which corresponds to the mass of all the coals contained in a level (in mg), compared to the total mass of soil in that same level (in kg).

The Taxonomic Specific Anthracomass (TSA), which corresponds to the mass of all the charcoal of a given taxon contained in a level or pit (in mg), related to the total mass of soil of this level or pit (in kg).

Statistical tools

The results of the identifications, expressed as TSA, were processed graphically using C2 data analysis software, version 1.7.7, developed by Steve Juggins, in order to present them as anthracological diagrams. A logarithmic scale was applied to the SA values in order to compare them more easily. The dataset resulting from this study is partly based on qualitative data of the “Presence/Absence” type for charcoal identifications as well as for the current vegetation surveys (carried out as part of the ORCHAMP protocol in 2019) on all plots. Two Correspondence Analysis (CA) were conducted to compare the diversity of woody species currently present on the plots with the taxonomic composition of the anthracological results. The data are expressed in “Presence/Absence”. Beforehand, as regard charcoal data, taxa encountered several times on all the plots and so-called “rare” taxa, i.e. those identified only in one plot, must be distinguished. These rare taxa are included in the analyses as additional qualitative variables. The CA function of the “FactoMineR” package (Le *et al.* 2008) was used to perform these analyses. The package was run in RStudio version 4.1.0 (R Core team 2021). Diversity measures on the surveys are summarized as measures of taxonomic richness. Specific diversity was assessed on the anthracological data. Indeed, the sum of taxa present as charcoal for each soil level in each pit was calculated. In order to test the variation of the number of taxa with altitude, a one-factor ANOVA followed by a Bonferroni test. The objective was to compare two-to-two plots and to demonstrate a significant difference or not in the number of taxa against the altitude.

Results

Anthracological diagrams

A total of 458 charcoals were identified and attributed to 15 woody taxa (Appendix 1, Figure 7): *Abies*, *Abies/Juniperus* sp., *Juniperus* sp., *Pinus sylvestris/uncinata*, *Pinus* sp., *Taxus baccata*, *Fagus sylvatica*, *Acer* sp., *Prunus* sp., *Amelanchier* sp., *Sorbus* sp., Rosaceae, *Quercus* sp., *Betula* sp., *Fraxinus* sp. Analysis of the soil charcoals revealed great diversity in the anthracological record between pits, both quantitatively and qualitatively. Charcoal was found in all pits and in all levels, with a clear decrease in taxonomic diversity towards higher elevations. Conifers were identified along the entire transect. Fir is the most represented and frequent conifer in terms of quantity: it is found in all pits. At 1,860m (VTN6), it is even the only taxon identified. Yew (*Taxus baccata* L.) was identified twice, in the deepest level of VTN1 (90-110cm) at 925m, and at the middle of VTN4 profile (30-40cm) located at 1,510m. No hardwood was identified above 1,340m elevation (VTN3). In terms of quantitative values, beech remains the most represented hardwood, particularly in VTN1 where it is found throughout the profile.

Statistical analysis of qualitative data

The correspondence analysis (CA) of the soil anthracological results (Figure 2) differentiates the pits according to the taxa identified. The CA axes 1 and 2 explain 72.45% of the variability of the data set (48.88% for axis 1 and 23.57% for axis 2). The CA scatter plot spatially separates pits located below 1,510m (VTN1, VTN2 and VTN3) from those higher than 1,510m (VTN4, VTN5 and VTN6). Above 1,510m of altitude (VTN4), the taxa found are mostly conifers such as fir, pine, yew and juniper. Below this altitude, charcoal from deciduous trees such as beech, oak (*Quercus* sp.), maple (*Acer* sp.), ash (*Fraxinus* sp.), birch (*Betula* sp.) and Rosaceae (*Rosoideae* and *Maloideae*) are more abundant. In a more specific way, we were able to identify taxa such as *Taxus* at 925m and *Pinus* up to 1,340m as well as *Juniperus*, and *Pinus sylvestris/uncinata* up to 1,510m. Note also the significant proportion of vitrified charcoals present in all pits. Small in size and mostly cylindrical in shape, these charcoals

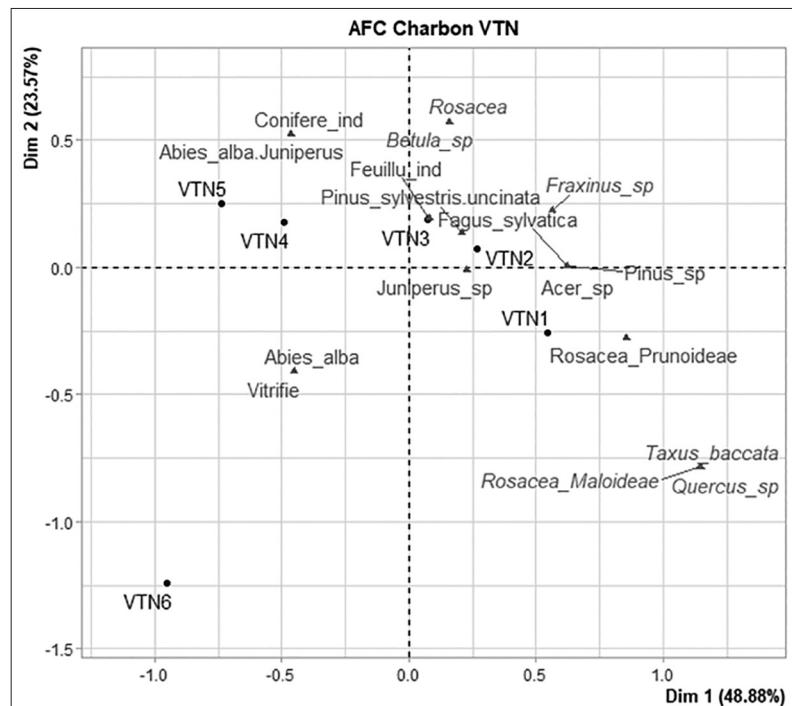


Figure 2 – Scatter plot of the Correspondence Analysis (CA) performed on identified charcoals data per pit (presence/absence per pit). The pits are shown in black, the identified charcoals in grey and the “rare” taxa in italic. VTN = Ventoux Nord. Inertia percentages: 48.88% (axis 1) and 23.57% (axis 2).

Figure 2 – Diagramme de dispersion de l’Analyse factorielle de correspondance (AFC) réalisée à partir des données d’identification de charbons par fosse (présence/absence par fosse). En noir sont représentées les placettes; en gris, les charbons de bois identifiés; en italique les taxons « rares ». VTN = Ventoux Nord. Pourcentages d’inertie : 48,88 % (axe 1) et 23,57 % (axe 2).

seem to result from the carbonization of very small diameter twigs, perhaps from micro-chamaephytes (5-15cm).

The second CA applied to modern vegetation data also helps to distinguish between plots (Figure 3). The two CA axes account for 95.27% of the variability in the dataset (68.72% for axis 1 and 26.55% for axis 2). The three lower altitude plots are spatially separated from the three higher altitude plots. Nevertheless, plots VTN3 and VTN4 are relatively close. This proximity is due to the presence of beech and fir in both plots. According to these surveys, deciduous trees are mainly present at lower elevations and become less abundant from 1,510m upward. Species not shown on the scatter plot are those present only in plot VTN1 i.e. common juniper (*Juniperus communis*), false cherry (*Prunus mahaleb* L.), holm oak (*Quercus ilex* L.), downy oak (*Quercus pubescens*), glossy buckthorn (*Rhamnus alaternus* L.), alpine buckthorn (*Rhamnus alpina* L.), sessile-leaved laburnum (*Cytisophyllum sessilifolium* (L.)

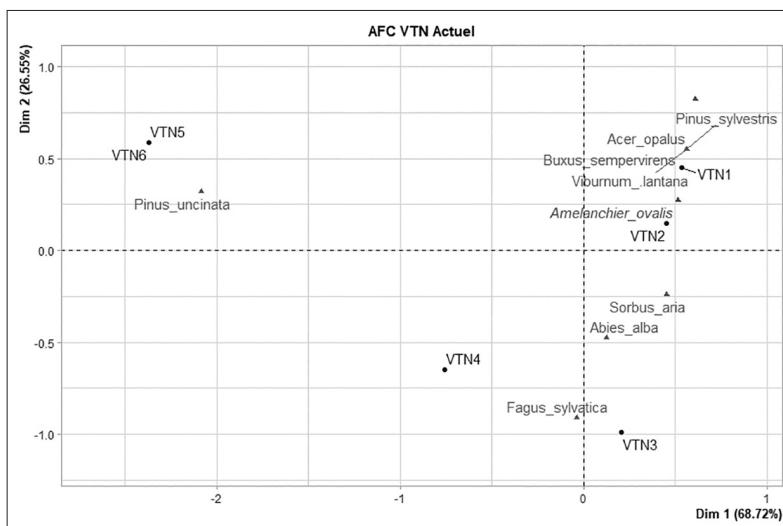


Figure 3 – AFC performed on modern floristic data per plot (presence/absence per plot). The plots are shown in black, the species in grey and the 'rare' taxa in italic. VTN = Ventoux Nord. Inertia percentages explained by two axes are 48.88% for Axis 1 and 23.57% for Axis 2.

Figure 3 – AFC réalisée à partir des données d'identification de végétation actuelle par placette (présence/absence par placette). En noir sont représentées les placettes; en gris, les espèces identifiées; en italique les taxons « rares ». VTN = Ventoux Nord. Pourcentages d'inertie: 68,72 % (axe 1) et 26,55 % (axe 2).

O. Lang), daphne laurel (*Daphne laureola* L.), and hedge honeysuckle (*Lonicera xylosteum* L.) up to 1,130m (VTN2) and birch leaf maple (*Acer opalus*), boxwood (*Buxus sempervirens* L.), wayfarer (*Viburnum lantana* L.), oval-leaved serviceberry (*Amelanchier ovalis* Medik.), and Scots pine were recorded. Whitebeam (*Sorbus aria* L.) is present up to 1,340m (VTN3). Conifers were present on all plots, such as common juniper (VTN1), Scots pine (VTN1 and VTN2) and fir (VTN1 to VTN4). Plots VTN5 and VTN6 are very different from the others in terms of factors. They are distinguished by the fact that they are occupied only by hooked pine. It is possible to interpret axis 2 as a gradient of closure of the environment. It distinguishes closed environments (VTN3, VTN4) from more open environments (VTN1, VTN2, VTN5, VTN6).

Radiocarbon dates

The soils of the northern slope of Mont Ventoux have recorded nearly 4,000 years of vegetation history (Appendix 2). The earliest radiocarbon dates back to the Bronze Age (VTN2, 3903-4088 cal BP / 1953-2138 BCE) and the latest one to the Modern Era (VTN2, 346-460 cal BP / 1604-1490 CE). Fir charcoal was dated to the Bronze Age (VTN2 and VTN3) and the Middle Ages (VTN4), pine to the Bronze Age (VTN2), and beech to the Modern Era (VTN2). The time distribution of the ages is illustrated in Figure 4 as the probability distribution curves which represent the calibrated ages with 2-sigma errors. The total absence of radiocarbon ages dating to the Iron Age and Classical and Late Antiquity is also noted.

Discussion

The anthracological analysis of the ORCHAMP transect plots on the northern slopes of Mont Ventoux revealed the presence of charcoal in all pits from 925m (VTN1) to 1,860m (VTN6) and at all depth levels. Our interpretation is that the erosion following the historical deforestation of the slopes of Mont Ventoux could not wash away the entire soil cover. In fact, the dates obtained in this study all predate the RTM plantations of the late 19th and early 20th centuries. The scree deposits clearly visible on RTM photographs from the

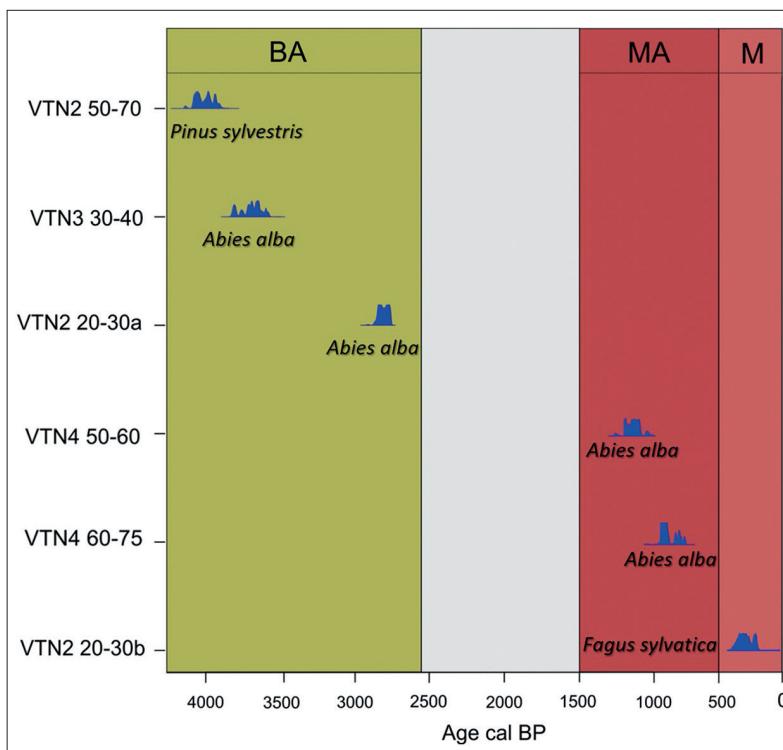


Figure 4 – Temporal distribution of the probability distribution curves of the six identified and dated charcoals against the main historical periods. (AB) Bronze Age (4200-2750 BP); (MA) Middle Age (1500-500 BP); (M) Modern Era (450-150 BP). The historical periods are based on the chronology adopted by INRAP (www.inrap.fr).

Figure 4 – Distribution temporelle des courbes de distribution de probabilité des six charbons identifiés et datés par rapport aux principales périodes historiques. (AB) Âge du bronze (4200-2750 BP); (MA) Moyen-Âge (1500-500 BP); (M) Période moderne (450-150 BP). Voir l'INRAP pour la chronologie (www.inrap.fr).

beginning of the 20th century (Collectif 2004) have protected the relatively deep, charcoal-rich soils. Woody species (phanerophytes to chamaephytes) have thus reached as high as the 1,860m elevation corresponding to the top of our transect but slightly lower than the summit (1,910m). Numerous similar studies have demonstrated the presence of charcoal up to very high altitudes, in currently open montane steppes and grasslands mostly under grazing (e.g. Carcaillet & Thinon 1996; Tinner & Theurillat 2003; Ali *et al.* 2005; Talon 2010, Cunil *et al.* 2012). These results help to illustrate the important role of fire, both natural and anthropogenic in the establishment of current ecosystems and the current position of the altitudinal tree line (Theurillat & Guisan 2001).

To clarify the elevation at which the upper forest limit was located on this slope of Mont Ventoux prior to its deforestation, we compared the total charcoal richness of different pits, and more specifically, the decrease in general specific anthracomass (GSA) with increasing elevation (Talon 2010; Cunill *et al.* 2012). The comparison of GSAs shows a significant decrease from 1,675m (VTN5) upwards. Combining qualitative (taxonomic composition) and quantitative (SA) data allows us to suggest that the upper forest limit on the north slope of Mont Ventoux was around 1,510m (VTN4) and that the tree limit reached 1,860m (VTN6). While the upper limit of the forest is higher today, largely due to RTM plantations, the upper limit of the trees is essentially the same.

Comparing the specific SA values of conifers and hardwoods, the latter becomes less abundant from 1,130m and the maximum SA value of conifers is encountered at 1,510m (VTN4). These results are consistent with the current ecological distribution pattern of hardwoods and softwoods along an altitudinal gradient. Indeed, as temperature decreases with altitude (about 0.55°C every 100m), it directly affects the physiology and biology of mountain woody species (Ozenda 1985). With regard to the modern vegetation of Mont Ventoux, the pedoanthracological results accurately reflect the current distribution between deciduous and coniferous trees according to altitude. Indeed, from 1,675m (VTN5) upward, the number of taxa decreases significantly: averagely, four taxa are reduced to one in the topmost pits located in the summit. This decrease corresponds to the transition from the montane zone (1,100 to 1,600m) to

the subalpine zone (1,600 to 1,800m) on the northern slopes of Mont Ventoux (according to Gobert & Pautou 1968). The data also shed light on the role played by beech and fir.

Comparison of the current surveys (woody vegetation only) (Table 1) of the VTN1 and VTN2 plots with the corresponding anthracological assemblages reveals a good agreement between taxonomic diversity, despite the fact that the anthracological identifications (Appendix 1) often stop at lower taxonomic levels (genus or family e.g. Rosaceae). For plots VTN1 and VTN2, *Buxus* and *Viburnum* are the only taxa not identified at all in the charcoal assemblages. On the contrary, plot VTN3 appears to have had higher taxonomic richness in the past than present. In this plot we found *Acer* and *Betula*, which are absent from the modern vegetation. These preliminary results suggest that some species have had different altitudinal ranges than today.

Beech is currently present in the vegetation of plots VTN1 to VTN4, up to 1,510m elevation (Table 1). However, it was not found in the anthracological assemblages of VTN4, but only in those of plots VTN1 to VTN3. Considering that a larger sampling effort (> 20 charcoals) might have revealed it in VTN4, before publishing this work, we randomly picked up another 20 charcoals (> 1.25mm). But we did not find any beech. However, we did find yew. Since beech is currently present in plot VTN4, represented by a few old individuals scattered throughout the stand and formerly exploited in coppicing mode, we can assume that there has been no fire for several centuries (indeed, the dates obtained for this pit do not go back beyond the Middle Ages) or that the fire, if there was any, did not affect the beech trees. The last hypothesis is that there were no beech trees on this plot at the time of the last fire events. Only conifers provided charcoal. The absence of beech charcoal does not mean that beech was absent on the plot. In pedoanthracology, as in all paleoecological disciplines, the absence of a taxon may not mean a true absence of the taxon in the landscape and must always be interpreted with great caution (Birks & Tinner 2016)

The presence of yew charcoal is more surprising. This gymnosperm, a component of the beech-fir forest, is present today occasionally in association with beech in the communal forest of Beaumont-du-Ventoux, west of the Grand Vallat (Martin-Gousset *et al.* 2019), i.e.,

in our study area, but not at this altitude. It is also found further east, in the cliffs of the RBI as well as on the southern slopes. Yew (*Taxus baccata*) must therefore have played a more important role in vegetation in the past than today. Palynological and archaeoanthracological data show that yew expanded rapidly in Provence around 5500-5000 BC, when the agro-pastoral economy of the Neolithic period was being established but rapidly after, it started declining perhaps because of human intervention to cut it for its toxicity (Martin & Thiébault 2010). Unfortunately, the few charcoals found in Mont Ventoux do not allow us to go further than confirming its presence on the slope in the past.

These first results indicate that, in the past, beech and yew, along with fir, occupied an altitudinal range between 900 and 1,300m altitude on the northern slopes of Mont Ventoux. The absence of old radiocarbon dates makes it difficult to propose the exact timing of the establishment of this “beech-fir forest” on Mont Ventoux. On the basis of palynological data, beech was present in Provence in low- and mid-altitude areas as early as the Atlantic period with a strong expansion in the Subboreal period, as early as 4,700 years BP (Andrieu-Ponel *et al.* 2000; Azuara *et al.* 2018). However, the location of these beech forests in Provence could never be accurately specified by palynologists due to the regional character of pollen data and good pollen dispersal of beech. At 1,130m elevation (VTN2), we identified a beech charcoal dated to the Modern Era (346-460 cal BP / 1490-1604 CE). This date, although recent, confirms the presence of beech on Mont Ventoux before the 1860s reforestation activities. It is thus supposed that the species was truly present in Mont Ventoux as suggested by Andrieu-Ponel *et al.* (2000). However, in the absence of more radiocarbon-dated beech charcoals, it is not still possible to confirm its presence on Mont Ventoux since the Atlantic period.

Fir tree has been found at all altitudes, from 925m to 1,860m. It represents about 35% of the identifications. Its presence up to 1,860m (VTN6) indicates that its upper limit was higher than today which does not exceed 1,510m (VTN4). The four dates obtained on fir fragments reveal that it was present on the northern slope of Mont Ventoux between 3,729 cal BP (Bronze Age) and 900 cal BP (Middle Ages), at an altitudinal range of 1,130m to 1,340m. The fragments found in VTN6 are too small to be dated. Therefore,

it is not known when fir tree occupied the highest elevation of the transect (1,860m). It is also not known whether it occupied this slope well before the Bronze Age although this is quite possible. Indeed, the presence of fir in southern France dates from the end of the last glaciation (Younger Dryas) (Terhürne-Berson *et al.* 2004). One of the charcoals found in the René Jean cave (but not identified), between an upper level dated to the Middle Ages and a base level dated to the Middle Neolithic, has been dated to 3025 ± 40 BP, i.e. the Middle Bronze-Final Bronze transition (Cregut-Bonnoure *et al.* 2005). The fir charcoal found in this same cave infill can therefore be attributed to this period (Thinon 2007). Fir pollen has been recorded in Provence as early as the Atlantic period at low altitude in the Baux marshes (Andrieu-Ponel *et al.* 2000), but the geographical provenance of its pollen has never been elucidated. As *Abies* pollen is very heavy, it seems unlikely that it comes from the fir trees on the north face of the Ventoux, 60km away; it could rather come from the neighbouring Alpilles area. Multiplying the pits supported by additional radiocarbon dates will allow us to complete the phytogeographical history of these two species in Provence.

We have not obtained any date posterior to the reforestation of the 19th century (RTM). The soils have not therefore been totally eroded despite successive deforestations, and still retain a lot of paleoecological information. However, this information is not chronostratified. Three of the six dates come from the same pit (VTN2): the beech and fir extracted from the same sample (20-30cm) however, are of very different ages (Modern Era and Bronze Age, respectively), while the fir and pine, both dated to the Bronze Age, come from two very different depths (20-30cm and 50-70cm, respectively). This observation common in most of pedoanthracological studies (e.g. Brasseur *et al.* 2022), reminds us that the existence of a chronostratigraphy for soil profiles that might spontaneously come into mind is far from obvious (Appendix 1 Figure 7). The pedological analysis carried out within the framework of the ORCHAMP protocol, in particular the granulometric analysis, could contribute to a better understanding of the burial patterns of charcoal in the soils.

Conclusion

Although being exploratory and preliminary, this study contributed to improve our understanding of the long-term vegetation history on the northern slopes of Mont Ventoux. Despite heavily impacted by intensive deforestation since the 13th century and particularly in Modern Era, most of the soils developed under the former forest vegetation have survived centuries of torrential erosion. Their charcoal content has thus been preserved and can be used to depict the fire history linked to the natural and anthropogenic processes.

Fir trees occupied the entire slope from 925m (VTN1) to the summit (VTN6) at 1,860m. Today, they do not exceed the altitude of 1,600m. The presence of charcoal of this taxon in the highest pit suggests that the summit cap, currently occupied by a few scattered prostrate hooked pines, would have had a more closed canopy than today. It is worth to recall that a beech charcoal was also found on the summit ridge (Thinon 2007). The upper tree line, today composed of only hooked pine, would have thus been more diverse (with fir and beech) and the treeline position was higher than today. Our results also confirm that the forest species such as beech and fir that have been growing spontaneously in the 1860s RTM plantations, particularly in the understory of the VTN4 hooked pine, are those that occupied this altitudinal zone before the deforestation. The upper altitudinal limit of the forests was higher in the past, around 1,510m (VTN4), and consisted of stands of fir and yew (VTN4).

The spatial resolution of pedoanthracology thus appears to be relevant for reconstructing the altitudinal fluctuations of the upper vegetation boundary of Mont Ventoux as well as its floristic composition. Wood charcoal and its dating provide much valuable information about the important role of forest fires in establishing present-day vegetation patterns. Higher spatial resolution of pedoanthracological data is however needed to confirm this: use replicates at similar elevation and sample every 100m of elevation instead of 200m, but this was the grid of the Orchamp protocol.

It remains to study how the woody vegetation of Mont Ventoux, in particular beech and fir, will react to ongoing global warming. Some authors predict a progression of fir towards higher altitudes, but with a more restricted range (Cailleret & Davi 2008). Our work

shows that fir has already colonized the upper part of the slope in the past, so it is natural that it will return there regardless of the climate warming. Beech has probably also colonized the upper part. The analysis of the pit transect on the southern slope (ORCHAMP VTS) will certainly provide answers to these questions. This work has allowed us to take a step back on the potential of the forest species to understand the future. It is necessary to continue this work, particularly with other dating methods (dendrochronology) and obtaining further radiocarbon dates, in order to correctly and more precisely retrace the history of the past vegetation of Mont Ventoux.

Acknowledgments

The authors wish to thank Maryse Alvitre for her technical assistance in laboratory analyses and Dr. Emmanuel Gandouin for his thoughtful advice in statistical data analysis. They also thank the entire field team that participated in the ORCHAMP soil-anthracology sampling campaign (Lenka Brousset, Brunetto William, Raphaël Gros, Frédéric Guiter, Quentin Lambert and Yoann Pinguet). Thanks to Bruno Fady and Frederic Guibal for their advice in the reflection of this work. This work was supported by a Master thesis student grant awarded by French Government (France 2030 perspective) through “l’Initiative d’Excellence d’Aix-Marseille Université” and in the frame of the research consortium for ecological transition entitled l’Institut méditerranéen pour la transition écologique (ITEM, A*MIDEX AMX-19-IET-01). Radiocarbon dating was supported by the program “Zone Atelier Alpes” financed by CNRS-INEE.

References

- Ali, A.A., Carcaillet, C., Talon, B., Roiron, P., & Terral, J.F. (2005). *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present treeline: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *J. Biogeogr.* 32, 1659-1669.
- Andrieu-Ponel, V., Ponel, P., Jull, A. J., de Beaulieu, J. L., Bruneton, H., & Leveau, P. (2000). Towards the reconstruction of the Holocene vegetation history of Lower Provence: two new pollen profiles from Marais des Baux. *Veg. Hist. Archaeobot.* 9, 71-84.

- Azuara, J., Lebreton, V., Peyron, O., Mazier, F. & Combouieu-Nebout, N. (2018). The Holocene history of low altitude Mediterranean *Fagus sylvatica* forests in southern France. *J. Veg. Sci.* 29, 438-449.
- Birks, H.J.B., & Tinner, W. (2016). Past forests of Europe. In: San-Miguel-Ayanz J., de Rigo D., Caudullo G., Houston Durrant T., Mauri A.(eds) European atlas of forest tree species. Publication Office of the European Union, Luxembourg, pp. 36-39.
- Blaauw, M., (2010). Methods and code for “classical” age-modelling of radiocarbon sequences. *Quat. Geochronol.* 5, 512-518.
- Brasseur, B., Ertlen, D., & Robin, V. (2022). Soil Archives: Where Soilscape History Meets Present-day Ecosystems. *Historical Ecology: Learning from the Past to Understand the Present and Forecast the Future of Ecosystems*, 85-97.
- Cailleret, M., (2007). *Dendroécologie comparée du sapin pectiné et du hêtre commun le long d'un gradient altitudinal*. Mémoire de Master 2 Systèmes écologiques : fonctionnement et modélisation des écosystèmes terrestres, 34 p.
- Cailleret, M., & Davi, H. (2008). Impact potentiel du changement climatique sur la croissance et la répartition de deux espèces en co-occurrence sur le mont Ventoux : le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) et le hêtre commun (*Fagus sylvatica* L.). Résumé. In: 9^e Journées d’écologie fonctionnelle, La Grande Motte, France. 1 p.
- Carcaillet, C. & Thinon, M. (1996). Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palynol.* 91, 399-416.
- Carnelli, A.L., Theurillat, J.P., Thinon, M., Vadi, G. & Talon, B. (2004). Past uppermost tree limit in the Central European Alps (Switzerland) based on soil and soil charcoal. *Holocene* 14, 393-405.
- Chabal, L. (1997). Forêts et sociétés en Languedoc (Néolithique final, Antiquité tardive) : L’anthracologie, méthode et paléoécologie. Maison des sciences de l’Homme. Collectif (2004). *Restaurer la montagne, photographies des eaux et forêts du xix^e siècle*, Catalogue d’exposition. Musée Arlaten, Somogy, Paris.
- Crégut-Bonnoure, E., Argant, A., Argant, J., Ayache-Donat, B., Billiou, D., Bocherens, H., ... & Thinon, M. (2005). Les cavités karstiques du mont Ventoux (Vaucluse, France) : des ours bruns (*Ursus arctos* L.) et des milieux d’altitude à l’Holocene. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse* 141, 5-18.
- Cunill, R., Soriano, J. M., Bal, M. C., Pèlachs, A. & Pérez-Obiol, R. (2012). Holocene treeline changes on the south slope of the Pyrenees: a pedoanthracological analysis. *Veg. Hist. Archaeobot* 21, 373-384.
- Cunill, R., Soriano, J.M., Bal, M.C., Pèlachs, A., Rodriguez, J.M., & Pérez-Obiol, R. (2013). Holocene high-altitude vegetation dynamics in the Pyrenees: a pedoanthracology contribution to an interdisciplinary approach. *Quat. Int.* 289, 60-70.
- Di Pasquale, G., Marziano, M., Impagliazzo, S., Lubritto, C., De Natale, A. & Bader, M.Y. (2008). The Holocene treeline in the northern Andes (Ecuador): first evidence from soil charcoal. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 259, 17-34.
- Finsinger, W., Vanel, Q., Ribolini, A., & Tinner, W. (2021). Early to late Holocene vegetation and fire dynamics at the treeline in the Maritime Alps. *Veg. Hist. Archaeobot.* 30, 507-524.
- Gobert, J. & Pautou, G. (1968). Carte de végétation Feuille XXXI-40 - Vaison - In: *Doc. Carte Vég. Alpes*, tome VI.
- Hendrik, D., François, C., Christian, P., William, B., Florence, J., Arnaud, J. & Nicolas, M. (2020). Les effets de la sécheresse et de la sylviculture sur la croissance des sapins, hêtres et cèdres au mont Ventoux. *Rendez-vous techniques de l’ONF* 63, 22-24.
- Holtmeier, F.-K. (1994). Ecological aspects of climatically-caused timberline fluctuations. Review and outlook. In: *Mountain environment in changing climates* (ed by Beniston M.). Routledge, London, pp. 220-233.
- Holtmeier, F.-K., & Broll, G. (2005). Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 14, 395-410.
- Inrap. (2021). *Inrap*. available at <https://www.inrap.fr/>. Last access dated to 14 June 2021.
- Jacquot, C. (1955). *Atlas d'anatomie des bois des conifères*. Centre technique du bois. Paris, 2 t.
- Körner, C. (1999). *Alpine plant life*. Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Labonne, S., Cordonnier, T., Kunstler, G. & Fuhr, M. (2019). Forêts de montagne et changement climatique : impacts et adaptations. *Sci. Eaux & Territoires* 28, 38-43.
- Ladier J. (2004). *Les stations forestières des Préalpes sèches, définition, répartition, dynamique, fertilité*. ONF, Direction territoriale Méditerranée, Aix-en-Provence.
- Le, S., Josse, J. & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software* 25(1), 1-18.
- Lenoir, J. R. M. H., & Gégout, J. C. (2010). La remontée de la distribution altitudinale des espèces végétales forestières tempérées en lien avec le réchauffement climatique récent. *Revue forestière française* 62(3-4), 465-476.
- Marguerie, D., Bernard, V., Begin, Y., & Terral, J.F. (2010). *Anthracologie et dendrologie. La dendroécologie : principes, méthodes et applications*. Presses de l’Université Laval, Québec.
- Martin-Gousset, L., Terracol, J., & Roux, J.P. (2019). Habitats et dynamiques de végétation en ubac du mont Ventoux – Étude de la Réserve biologique intégrale. *Naturae* 5, 113-164.
- Martin L. & Thiébault S. (2010). L’if (*Taxus baccata* L.): histoire et usage d’un arbre durant la Préhistoire récente. L’exemple du domaine alpin et circum-alpin. *Anthropobotanica* 1(4), 3-20.
- McParland, L.C., Collinson, M.E., Scott, A.C., Campbell, G., Veal, R. (2010). Is vitrification in charcoal a result of high temperature burning of wood? *J. Archaeol. Sci.* 37, 2679-2687.
- Morales-Molino, C., Steffen, M., Samartin, S., van Leeuwen, J. F., Hürlimann, D., Vescovi, E., & Tinner, W. (2021). Long-term responses of Mediterranean mountain forests to climate change, fire and human activities in the Northern Apennines (Italy). *Ecosystems* 24, 1361-1377.
- Ningre, J.M. (2007). Le reboisement du Ventoux au xix^e siècle : techniques et travaux. *Forêt méditerranéenne* 28, 319-326.
- ORCHAMP (2021). Available at <https://orchamp.osug.fr/>. Last access dated to 14 June 2021.
- Ozenda, P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.

- R Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Reimer, P.J., Austin, W., Bard, E., Bayliss, A., Blackwell, P. G., Ramsey, C. B., ... & Talamo, S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0-55 cal kBP). *Radiocarbon* 62, 725-757.
- Robin, V., Knapp, H., Bork, H.R. & Nelle, O. (2013). Complementary use of pedoanthracology and peat macro-charcoal analysis for fire history assessment: illustration from Central Germany. *Quat. Int.* 289, 78-87.
- Rouveyrol, P., Leroy, M. (2021). *L'efficacité du réseau Natura 2000 terrestre en France*, UMS PatriNat (OFB/CNRS/MNHN), Paris.
- Saulnier, M., Talon, B., & Édouard, J.L. (2015). New pedoanthracological data for the long-term history of forest species at mid-high altitudes in the Queyras Valley (Inner Alps). *Quat. Int.* 366, 15-24.
- Schweingruber, F.-H. (1990). *Anatomie europäischer Hölzer. Anatomy of European woods*. Eidgenöss. Forschungsanst für Wald, Schnee und Landschaft, Birmensdorf. Verlag Paul Haupt, Bern.
- Swenson, J.J., & Franklin, J. (2000). The effects of future urban development on habitat fragmentation in the Santa Monica Mountains. *Landsc. Ecol.* 15, 713-730.
- Talon, B. (2010). Reconstruction of Holocene high-altitude vegetation cover in the French southern Alps: evidence from soil charcoal. *Holocene* 20, 35-44.
- Talon, B., Payette, S., Filion, L., & Delwaide, A. (2005). Reconstruction of the long-term fire history of an old-growth deciduous forest in Southern Québec, Canada, from charred wood in mineral soils. *Quat. Res.* 64, 36-43.
- Terhürne-Berson, R., Litt, T., & Cheddadi, R. (2004). The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data. *Veg. Hist. Archaeobot.* 13, 257-268.
- Terracol, J., Blanc, G., Micas, L., Diaz, É., Gruhn, G., & Voiry, H. (2017). La Réserve biologique intégrale du mont Ventoux, un espace d'étude des écosystèmes forestiers hors sylviculture. *Naturae* 5, 1-28.
- Theurillat, J. P., & Guisan, A. (2001). Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: a review. *Clim. Chang.* 50, 77-109.
- Thinon, M. (1978). La pédoanthracologie : une nouvelle méthode d'analyse phytochronologique depuis le Néolithique. *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 287, série D : 1203-1206.
- Thinon M. (1992). *L'analyse pédoanthracologique. Aspects méthodologiques et applications*. Thèse de doctorat ès sciences de l'Université Aix-Marseille III.
- Thinon, M. (2007). La végétation du mont Ventoux au cours des derniers millénaires. *Forêt méditerranéenne* 28, 289-294.
- Tinner, W., & Theurillat, J.P. (2003). Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecocline in the Swiss Central Alps during the past 11,500 years. *Arct., Antarc., Alp. Res.* 35, 158-169.
- Tinner, W., Colombaroli, D., Heiri, O., Henne, P. D., Steinacher, M., Untenecker, J., ... & Valssecchi, V. (2013). The past ecology of *Abies alba* provides new perspectives on future responses of silver fir forests to global warming. *Ecol. Monogr.* 83, 419-439.
- Touflan, P., Talon, B., & Walsh, K. (2010). Soil charcoal analysis: a reliable tool for spatially precise studies of past forest dynamics: a case study in the French southern Alps. *Holocene* 20, 45-52.
- Treml, V., Šenfeldr, M., Chuman, T., Ponocná, T., Demková, K. (2016). Twentieth century treeline ecotone advance in the Sudetes Mountains (Central Europe) was induced by agricultural land abandonment rather than climate change. *J. Veg. Sci.* 27, 1209-1221.
- Vernet, J.-L. et al. (2001). *Guide d'identification des charbons de bois préhistoriques et récents Sud-ouest de l'Europe: France, Péninsule ibérique et îles Canaries*. CNRS Éditions, Paris.

Appendix

Appendix 1 – Anthracological diagrams. Figures 1 to 7: depth (m) on the ordinate and specific anthracomass in logarithmic scale on the abscissa. Hardwoods in green and conifers in red. ASN: Specific Anthracomass by Level and ASP: Specific Anthracomass by Profile/Pit.

Annexe 1 – Diagrammes anthracologiques. Figures 1 à 7 : profondeur (m) en ordonnée et anthracomasse spécifique en échelle logarithmique en abscisse. Feuillus en vert et conifères en rouge. ASN : Anthracomasse spécifique par niveau et ASP : Anthracomasse spécifique par profil/fosse.

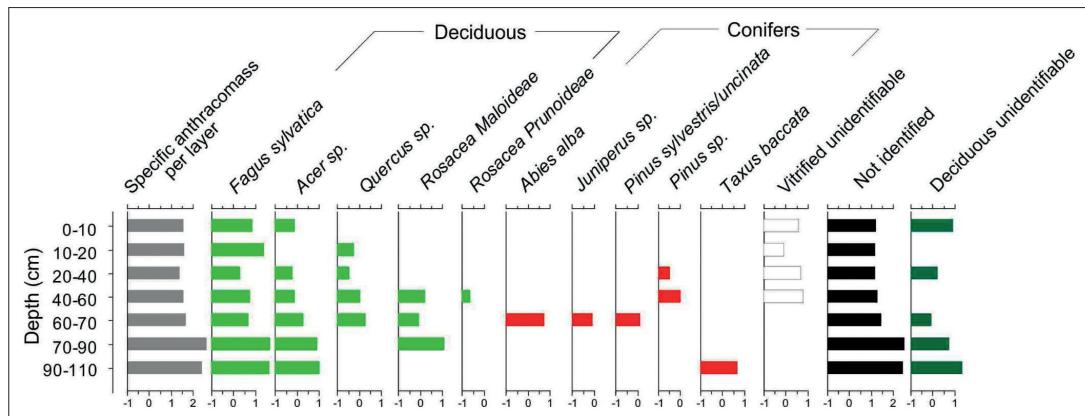


Figure 1 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN1 (925m). The number of identified charcoals represents 25% of total charcoals.

Figure 1 – Diagramme anthracologique de VTN1 (925m) (25 % de charbons identifiés).

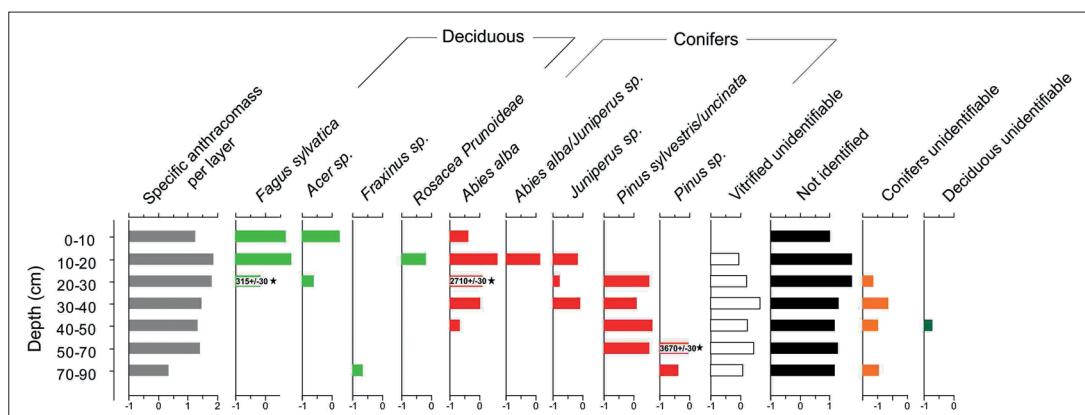


Figure 2 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN2 (1,130m). The number of identified charcoals represents 22% of total charcoals.

Figure 2 – Diagramme anthracologique de VTN2 (1 130m) (22 % de charbons identifiés).

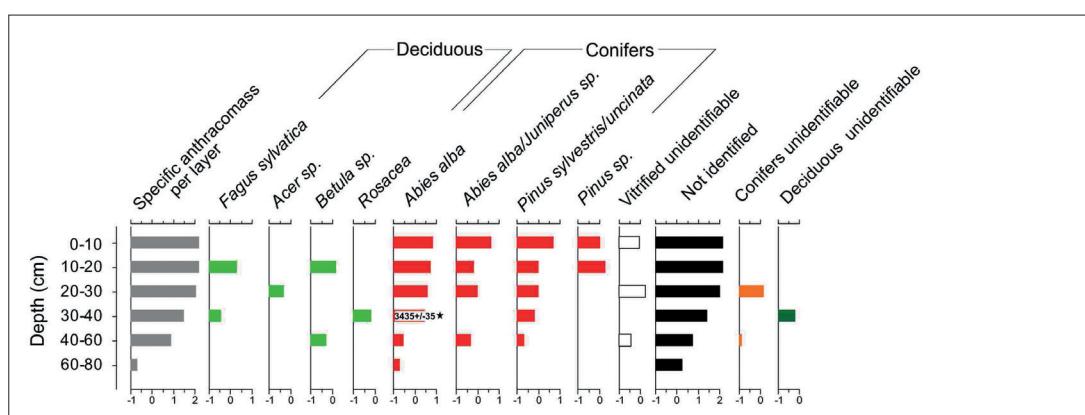


Figure 3 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN3 (1,340m). The number of identified charcoals represents 10% of total charcoals.

Figure 3 – Diagramme anthracologique de VTN3 (1 340m) (10 % de charbons identifiés).

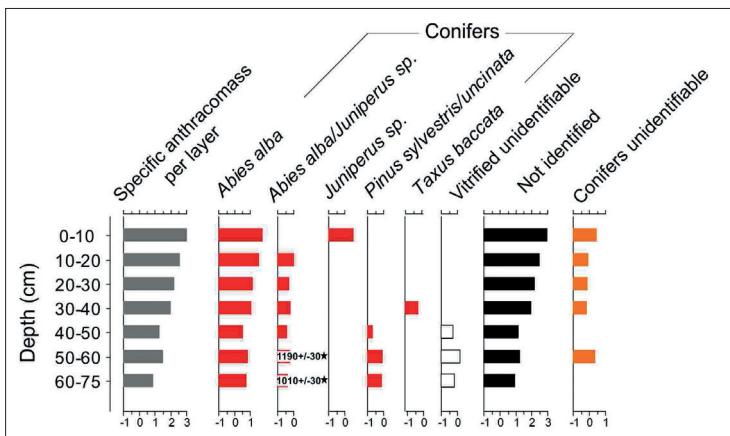


Figure 4 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN4 (1,510m).
The number of identified charcoals represents 9% of total charcoals.

Figure 4 – Diagramme anthracologique de VTN4 (1 510m) (9 % de charbons identifiés).

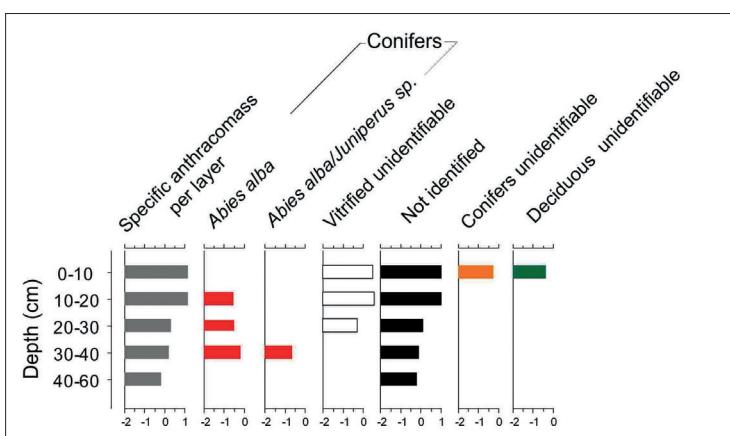


Figure 5 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN5 (1,675m).
The number of identified charcoals represents 27% of total charcoals.

Figure 5 – Diagramme anthracologique de VTN5 (1 675m) (27 % de charbons identifiés).

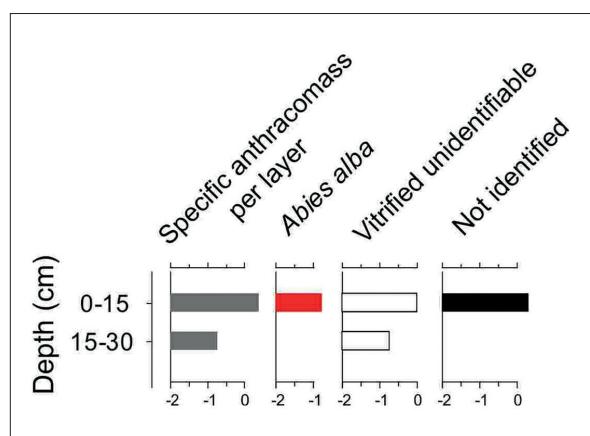


Figure 6 – Pedoanthracological diagram of the soil pit VTN6 (1,860m).
All extracted charcoals of the profile are identified and presented in the diagram.

Figure 6 – Diagramme anthracologique de VTN6 (1 860m) (100 % de charbons identifiés).

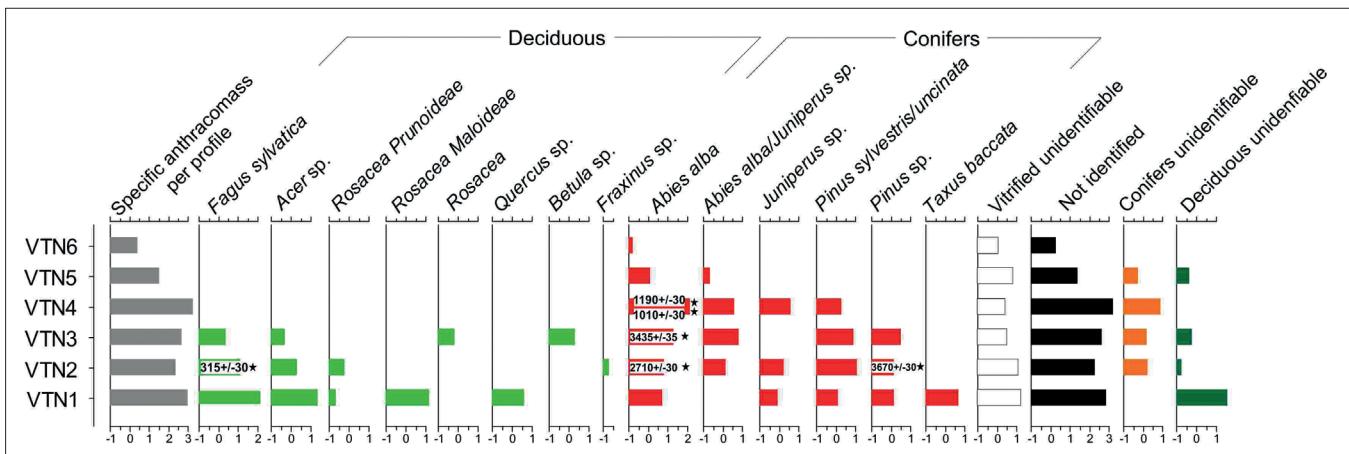


Figure 7 – Pedoanthracological diagram of all the soil pits. The pits are arranged in order of increasing altitude.

Figure 7 – Diagramme anthracologique toutes fosses confondues. Les placettes sont rangées par altitude croissante.

Appendix 2 – Radiocarbon dates (Poznan Radiocarbon Laboratory). Calibrated in calendar years using the “clam” package of the R software. BP = before present = before 1950 ; BC = before christ = before our era ; AD = Anno Domini = 1950-BP (inrap.fr).

Annexe 2 – Datations radiocarbones (Poznan Radiocarbon Laboratory). Calibrées en années calendaires à l'aide du package « clam » du logiciel R. BP = before present = before 1950 ; BC = before christ = avant notre ère ; AD = Anno Domini = 1950-BP (inrap.fr).

Pit	Depth (cm)	mg	Taxa	Lab. no.	Age ^{14}C	Calib BCE/CE	Calib BP	Time period
VTN 2	20-30	3,7	<i>Abies alba</i>	Poz-136796	2710 ± 30 BP	908-808 cal BCE	2757-2857 cal BP	Bronze Age
VTN 2	20-30	1,7	<i>Fagus sylvatica</i>	Poz-136797	315 ± 30 BP	1489-1604 cal CE	346-460 cal BP	Modern period
VTN 2	50-70	2	<i>Pinus sp.</i>	Poz-136798	3670 ± 30 BP	2139-1954 cal BCE	3903-4088 cal BP	Bronze Age
VTN 3	30-40	2	<i>Abies alba</i>	Poz-136800	3435 ± 35 BP	1780-1627 cal BCE	3576-3729 cal BP	Bronze Age
VTN 4	50-60	5,8	<i>Abies alba</i>	Poz-136158	1190 ± 30 BP	774-895 cal CE	1055-1176 cal BP	Middle Age
VTN 4	60-75	4,7	<i>Abies alba</i>	Poz-136801	1010 ± 30 BP	992-1048 cal CE	902-958 cal BP	Middle Age

Résumés de thèses

Pierre MALLET

2022

Rôle des infrastructures et des pratiques agroécologiques pour la conservation de la biodiversité dans les systèmes de grandes cultures en Camargue

Thèse de doctorat d'Avignon Université, soutenue le 14 octobre 2022.

Jury – Cécile ALBERT (Chargée de recherche, CNRS), Sandrine PETIT-MICHAUT (Directrice de recherche, INRAE), rapporteurs ; Thierry DUTOIT (Directeur de recherche, CNRS), Florence MATUTINI (Ingénierie de recherche, OFB), examinateurs ; François MESLEARD (Professeur Tour du Valat et Avignon Université), Arnaud BECHET (Directeur de recherche, Tour du Valat) co-directeurs, Thomas GALEWSKI (Chargé de recherche), Clélia SIRAMI co-encadrants.

L'intensification de l'agriculture est une menace majeure pour la biodiversité. L'homogénéisation des paysages et les changements de pratiques réduisent la quantité et la qualité des habitats disponibles. Dans ce contexte, l'écologie des paysages peut être utilisée dans le but de proposer des modes de gestion agroécologique favorables à la biodiversité. Dans cette thèse, j'ai étudié les effets des interactions entre les bordures de parcelles et les pratiques agricoles ainsi qu'entre les bordures de parcelles et les milieux semi-naturels. J'ai pris pour modèle d'étude les paysages rizicoles du delta du Rhône en Camargue. Les paysages camarguais se caractérisent par de grands espaces de zones humides protégés en réserve, des zones de pâturage extensif et de marais à vocation cynégétique et des parcelles de grande culture. Selon leur localisation, ces cultures sont entourées de milieux semi-naturels ou de paysages d'openfields. Comme il s'agit d'une zone humide majeure du bassin méditerranéen, il existe dans le delta du Rhône des enjeux de conservation de la biodiversité très importants. La Camargue est donc une zone d'étude intéressante pour travailler sur des modes de gestion agroécologique qui permettent de concilier la production alimentaire et la conservation de la biodiversité. En étudiant l'effet de l'hétérogénéité du paysage le long d'un gradient d'intensité d'utilisation de produits phytopharmaceutiques, je montre que la présence de milieux semi-naturels surfaciques et de bordures de parcelles a un effet positif plus important pour la biodiversité dans les paysages agricoles intensifs. Ces milieux sont utilisés comme des zones refuges par différentes espèces. J'ai

ensuite étudié l'effet des surfaces de bordures de parcelles le long d'un gradient de surface de milieux semi-naturels dans des paysages en agriculture biologique. J'ai ainsi mis en évidence le rôle d'habitat de substitution que peuvent avoir les bordures de parcelles pour les oiseaux nicheurs ainsi que leur utilisation comme habitat complémentaire pour les oiseaux hivernants. Cependant, la diversité des niches des espèces rencontrées dans les milieux agricoles camarguais induit des réponses contrastées aux variations de la quantité des différents types d'infrastructures agro-écologiques. Afin de prendre en compte ces variations, j'ai modélisé l'effet de la plantation de haies dans le but d'optimiser la conservation de la biodiversité et la fourniture de services écosystémiques. En conclusion, l'intensification agricole est une menace majeure pour la biodiversité, mais l'adoption de pratiques agroécologiques peut permettre de réduire ces impacts et même d'offrir des milieux favorables aux espèces. La prise en compte des milieux agricoles dans les programmes de conservation de la biodiversité en Europe est donc nécessaire.

Houssam SHAIBAN

2022

Using nurse species as a potential nature-based solution for the rehabilitation of quarry plant communities and soils in Lebanon. Results from ex situ mesocosm experiments

Utiliser des espèces nurses comme solution basée sur la nature pour la réhabilitation des sols et des communautés végétales au Liban. Résultats d'expériences en mésocosmes ex situ

Thèse de doctorat d'Avignon Université, soutenue le 04 novembre 2022.

Jury – Grégory MAHY (Professeur, Université de Liège, Belgique), Freddy REY (Directeur de recherches, Inrae, Grenoble), rapporteurs; Isabelle LAFFONT-SCHWOB (Professeure, LPED, Aix-Marseille

Université), Élise BUISSON (Maîtresse de conférences HDR, IMBE, Avignon Université), examinatrices; Carla KHATER (Directrice de recherches, CNRS, Liban), Thierry DUTOIT (Directeur de recherches CNRS, IMBE, Avignon Université), codirecteurs.

Keywords: nurse plant, facilitation, competition, hydroseeding, degraded environment, reference environment, *Trifolium subterraneum*, *Melica inaequiglumis*, neighbor plants, quarry restoration, semi-arid Mediterranean environment, priority effect.

Mots-clés: plante nurse, facilitation, compétition, hydroensemencement, écosystème dégradé, écosystème de référence, *Trifolium subterraneum*, *Melica inaequiglumis*, plantes voisines, restauration de carrière, environnement méditerranéen semi-aride, effet de priorité.

General introduction

The Mediterranean Basin, including Lebanon at its eastern end, is considered a hot spot of biodiversity with a high diversity of habitats accumulating around 25,000 plant species, of which half are considered endemic. Modern human colonization of the basin 10,000 years ago led to permanent modification in the ecosystem. This pressure has since not relented, particularly in Lebanon, where quarries are one of the most severe and pressing environmental issues, with approximately 1,300 quarries scattered throughout. After a literature review on the relevancy and limits of hydroseeding as a restoration practice in degraded semi-arid Mediterranean areas, the general goal of the Ph.D thesis is to propose an alternative practice based on the possibility of using potential nurse plants as a nature-based ecological tool for quarry restoration. To start, a general introduction with an extensive literature review encompassing various research concerning the theory of facilitation vs. competition in plant communities and a thorough examination of the nurse plant concept as a facilitation tool is proposed. Then, the used methodological approach is also presented, highlighting the purpose of experimenting in an ex-situ setting, and illustrating why and how various measurements have been calculated. The first chapter is an extensive literature review of the pros and cons of adopting the hydroseeding technique as a restoration tool in semi-arid Mediterranean environments. The second chapter focuses on the potential role of a native legume, *Trifolium subterraneum* L., as a potential nurse plant to assist various saplings of native plants to establish in degraded areas. The third chapter evaluated yet another nurse plant, *Melica inaequiglumis*, a tussock perennial grass to aid saplings of native plant species. Following these chapters, a third, and final section, sums up the thesis by highlighting perspectives, delivering a general discussion, and eventually summing up various suggestions for any projected future work.

Chapter 1

Is the Hydroseeding technique suitable for restoring degraded semi-arid Mediterranean environments? What are the challenges facing it? What are some recommendations for its utilization in such a harsh environment?

A literature review (spanning the last three decades 1990–2020 and covering about 100 of the most relevant published papers) assessed that hydroseeding is not a suitable restoration technique in semi-arid Mediterranean Environments (Shaiban *et al.*, 2021. *Lebanese Science Journal*). Several variables, either biotic or abiotic factors, hindered its success. In the discussion, those variables are dissected further into natural-environmental or human-influenced. Several of those restrictions were related to slope aspects and steepness, water problems (high runoff and its availability), mixing solutions used, and the high implementation costs.

Chapter 2

Can *Trifolium subterraneum*, a native legume, play the role of a nurse plant by assisting other plants for restoration purposes?

The outcomes of chapter one raised a legitimate question of whether ecological restoration in semi-arid Mediterranean environments could employ a more suitable nature-based solution. Accordingly, in the second chapter, a natural restoration technique was investigated – the nurse plant. The assessment, undertaken in an ex-situ setting, analyzed the contribution of a potential nurse plant to various soil properties and to neighbor plants established in soil collected from a quarry and a nearby reference grassland ecosystem. With *T. subterraneum* as the suggested nurse plant, a proposed hypothesis assessed its potential in improving the properties of degraded soil vs. reference soil. The same experiment was repeated the following season after incorporating the nurse plant dried biomass (being an annual) in both soil types. Soil physical and chemical properties were tested, at various stages, to evaluate whether neighbor plants benefited from the treatments. The results revealed that after incorporating *T. subterraneum* dried organic matter into degraded soil, there was a significant increase in its carbon, nitrogen, and phosphorus contents, along with an increase in C.E.C and the C:N ratio. Still, this improvement in the degraded soil was not enough to attain the levels present in the reference soil. Another important finding revealed that although competition dominated the interaction between *T. subterraneum* and various target plants, especially in degraded soil, significant facilitation of *T. subterraneum* as a nurse plant towards *T. subterraneum* as target plants was evident in both degraded and reference soils.

Chapter 3

To further approach a natural plant community setting, another set of questions was developed: What is the effect of neighbor plants on two different nurse plants? At three varied community complexity levels? When planted in two different soil types? At varying planting dates?

Having tested the potential nurse plant *T. subterraneum* in assisting the growth of neighbor plants of the same species, a step forward would be investigating a setup resembling more natural plant communities. This proposal was approached by assessing the effect of neighbor plants on two potential nurse plants (the leguminous *T. subterraneum* and the grass

Melica inaequiglumis), questioning the impact at different densities (low, medium, and high plant concentrations), in two diverse soil types (reference and degraded type), along with the variation in planting time, testing the “priority effect concept”. Results revealed that plant biomass (the tested parameter) with respect to soil type (reference or degraded) and planting dates (sown together or 45 days apart) indicated that *T. subterraneum* was negatively affected due to the presence of neighbor plants, especially in reference soil when *T. subterraneum* was planted simultaneously with neighbor plants. Other results also showed *M. inaequiglumis* significantly reduced in biomass, particularly when both nurse and neighbor plants were established on reference soil at the same date vs. 45 days later.

General discussion

Several outcomes emerged from this thesis: A better contribution and understanding of the quarries status in Lebanon, enabling better tackling of this chronic environmental problem. Furthermore, a profound comprehension of the challenges facing hydroseeding practices in restoring semi-arid Mediterranean environments was accentuated, practical solutions to aid in its improvement were proposed. Another outcome was an in-depth discussion of facilitation and competition among plants. Where facilitation, as a mechanism, has been noted to shift roles with competition amidst a variation in environmental stresses, with facilitation prevailing in communities under high-stress factors, and on the contrary, competition dominating in relatively benign conditions with less pressure. Also, the role and means by which various nurse plants assist other plant species to flourish were extensively discussed. Furthermore, another outcome was evaluating the use of native plant species as potential nurse plants in restoring degraded quarries by investigating the use of two plant species, a legume (*Trifolium subterraneum* – Fabaceae) and a grass (*Melica inaequiglumis* – Poaceae). The experiment, accomplished in a semi-controlled interspecific interaction, demonstrated that competition, rather than facilitation, dominated the interaction amongst the studied nurse plants species, confirmed through measurements of various indicative traits.

Implications for practice

The outcomes of this study could be utilized in practical restoration practices, as a soil restoring technique, by capitalizing on the “priority effect concept” through creating a time window of one growing season between plantings. The nurse plants are to be established in the first year independently, to be later incorporated as dried biomass into the topsoil. As a second step, the seed mixture intended for restoration be introduced at the beginning of the next growing season.

Kurt VILLSEN

2022

Les relations entre le régime alimentaire d'un prédateur, son habitat et la communauté de ses proies : des perspectives pour la conservation de l'apron

Thèse de doctorat d'Aix-Marseille Université, soutenue le 16 décembre 2022.

Jury – Jean-Nicholas BEISEL (Professeur, École nationale du génie de l'eau et de l'environnement de Strasbourg), Elsa BONNAUD (Maître de conférences, Université Paris Sud), rapporteurs ; Jacques LABONNE (Chargé de recherche, INRAE), Diane ZARZOSO-LACOSTE (Maître de conférences, Université de Picardie), Christine ARGILLIER (Chargée de recherche, INRAE), Leah BECHE (Docteur, EDF - Centre d'ingénierie hydraulique environnement & société), examinatrices ; Alexander ERESKOVSKY (Docteur, CNRS), directeur ; Vincent DUBUT (Docteur, ADeNeko), codirecteur.

Dans le contexte de l'augmentation des facteurs de stress anthropiques sur les poissons d'eau douce, il est essentiel de mieux comprendre leur écologie trophique pour guider les actions et les politiques de gestion et de conservation. Cette thèse vise à améliorer la compréhension des processus à l'origine des variations de la niche trophique d'une espèce menacée d'extinction, l'apron du Rhône (*Zingel asper* L.). J'ai ainsi relié la variation des traits trophiques individuels à l'ontogénie et à la compétition intraspécifique. En combinant 1) des données robustes de régime alimentaire obtenues par metabarcoding, 2) un échantillonnage et une caractérisation détaillés de la communauté de proies et de la structure de l'habitat, et 3) des approches de modélisation et simulation individu-centrées, j'ai pu mettre en évidence les relations complexes liant la variation intra-spécifique aux changements spatio-temporels des opportunités écologiques et de la structure de l'habitat. L'approche bayésienne et les analyses causales ont permis d'identifier et de caractériser les liens de causalité entre variation temporelle et spatiale des opportunités écologiques et de la structure de l'habitat et la variation intraspécifique des traits trophiques de l'apron. Alors que les proies préférées de l'apron sont le moteur principal de la variation de sa largeur de niche individuelle, les analyses causales ont révélé que la variation de niche inter-individuelle est déterminée principalement par la structure de l'habitat. Enfin, à partir de cette base de connaissances nouvelles, j'ai développé un indice de qualité de la ressource trophique pour orienter la gestion et la conservation de l'apron.

Réalisation, fabrication :

Transfaire /naturalia
PUBLICATIONS

04250 Turriers

www.transfaire.com

www.naturalia-publications.com

Achevé d'imprimer : mars 2023

Editors-in-Chief: Dr Élise Buisson
et Dr Brigitte Talon
UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Editorial Board

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

ISSN 0153-8756

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

Guidelines for authors

ecologia mediterranea publishes original research reports and syntheses in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except for descriptive articles or articles about systematic. The editors of *ecologia mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, marine biology, population biology, community ecology, forest ecology, marine ecology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, restoration ecology, plant and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology. The journal also publishes reviews, short communications, book reviews, Ph. D. thesis abstracts and comments on papers recently published in the journal. *ecologia mediterranea* invite conference organizers to get in touch with the editors for special issues as part of conference/symposium proceedings. Manuscripts are peer-reviewed by appropriate referees. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the editors. To submit a paper, please send an electronic version of your paper to ecologia.mediterranea@imbe.fr (doc(x) or rtf). Please read the following guidelines to prepare your manuscript. When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 2 months. After this deadline, the manuscript will be considered as a new submission.

TYPES OF MANUSCRIPTS

Please, mention the type of manuscript you are submitting on the first page of your submission.

Research article: research report of broad scope that is an original contribution to science. The typical length of research papers is about 6,000 to 8,000 words.

Short communication: brief report of new observations or of important findings that deserve publication before broader studies are completed. The typical length of short communications is about 3,000 to 4,000 words.

Reviews: critical appraisal of broad areas of investigation or re-search in Mediterranean ecology. The typical length of reviews is about 6,000 to 8,000 words.

Commentaries: opinion on topics recently published in *ecologia mediterranea* or essays on topics of general interest in Mediterranean ecology. The typical length of short communications is about 1,000 to 3,000 words.

Book review: critical appraisal of a Book interesting to the readers of *ecologia mediterranea*. Editors who wish to see their book reviewed in *ecologia mediterranea* should get in touch with the editors of the journal.

Ph. D. thesis abstracts: abstract of the Ph. D. thesis recently defended in the fields covered by *ecologia mediterranea*. Author, Year, Title, University (e.g. Ph. D. thesis defended on April, 4th 2014 at University of California, Irwin, USA, Lab xxx), Composition of board, Keywords, Abstract (1,000 words max.).

MANUSCRIPT PREPARATION

Manuscripts (typewritten Times 12, with double line spacing) must be written in English or in French. If the language is not English, you should join an English short version and English titles of figures and tables. The manuscript must be complete: e.g. title in English and French, author(s) and address(es), abstract in English and French, an English short version (if English is not the language used in the article), keywords in English and French, text, acknowledgements, references, figures and tables (one / page). For the submission, figures and tables are integrated in the word document and not sent separately. For research papers, the

text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion which are not numbered. Subtitles are not be numbered either:

Introduction
Methods
Study site
Experimental design
Statistical analyses
Results
Discussion

Use lower-case letter type for names in the text and in the reference section. Do not underline any word. In English, there is one blank after any punctuation, never before. Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

FIRST PAGE

The first page contains:

- 1) the type of manuscript (research paper, short communication, etc.);
- 2) the title of the article;
- 3) the names of the authors;
- 4) the address of each author + an email at least of the corresponding author;
- 5) the total number of words from the introduction to the references included.

ABSTRACTS, KEYWORDS AND SHORT VERSION

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

REFERENCES

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

Article

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

Book

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

Book chapter

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

Thesis, Report

Jaouadi, W. (2011). *Écologie et dynamique de régénération de l'Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan var. raddiana dans le parc national de Bouheden (Tunisie)*. Thèse de doctorat de l'Institut national agronomique de Tunisie, 180 p.

Website

Météo-France (2020). *Données climatiques de la station de Marignane, normales*. Available at: <http://www.meteofrance.com/climat/france/marignane/13054001/normales>. Last accessed 21.4.2020

IN-TEXT CITATIONS

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

ABBREVIAVES, NOMENCLATURE AND LATIN WORDS

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

FIGURES AND TABLES

All illustrations should be included in the word document after the section "References". Once the paper is accepted for publication, illustrations should be sent separately (3,000 dpi). All the illustrations should be cited and should have a legend.

REPRINTS

A pdf version will be supplied free of charge for each paper.

SUBSCRIPTION (contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 year = 2 issues

	Subscription	Postage	Total
France	60 €	6 €	66 €
Europe	60 €	12 €	72 €
World	60 €	16 €	76 €

Mail this subscription to:
SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
F-04250 TURRIERS

Bank: CA SISTERON
IBAN: FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062
BIC: AGRIFRPP891

Sommaire – Contents

<i>Editorial – Éditorial</i>	3
Constat de la propagation d'un arbre envahissant, l'Ailante (<i>Ailanthus altissima</i> (Mill.) Swingle), dans le parc national de Chréa (Algérie) Y. KACIMI, M. SBABDJI	5
Estimating the demographics of an ocellated lizard (<i>Timon lepidus</i> Daudin, 1802) population through photo identification capture-recapture M. BELAUD, A. BERTOLERO, M. CHEYLAN	23
Comparative approach of multivariate statistics to decipher trade off in temporal datasets L. BABOIN, S. BERTON, D. DUNAND, Q. M. DUTERTRE, S. GILARDI, J.-B. R. GUY, B. LEYS ...	33
Évolution de l'occupation du sol des mares temporaires dans la suberaie de Maâmora et la province de Benslimane (Maroc) M. OULGHAZI, M. EL MALKI, A. GHouldan, M. NACIRI, A. ICHEHEN	41
A Holocene history of forest vegetation on the northern slopes of a Mediterranean mountain: the Mont Ventoux, Southeast France E. GAMBA, S. AURELLE, C. VERGNAUD, B. TALON	53
Résumés de thèses – Ph. D summaries P. MALLET, H. SHAIBAN, K. VILLESEN	69

Revue indexée dans Pascal-Cnrs et Biosis

