

THÈSE POUR OBTENIR LE GRADE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE MONTPELLIER

En Ecologie Biodiversité

École doctorale GAIA

Unité de recherche ISEM et MARBEC

IMPACT DES PRESSIONS ANTHROPIQUES ET DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES HERBIERS DE *POSIDONIA* *OCEANICA* EN MEDITERRANEE FRANÇAISE

Présentée par Fabrice HOUNGNANDAN

Le 24 Novembre 2020

Sous la direction de Julie DETER (Directrice de thèse) et Sonia KEFI (co-Directrice de thèse)

Devant le jury composé de

Sylvie GOBERT, Directrice de recherche, STARESO, Université de Liège	Rapporteuse
Joachim CLAUDET, Directeur de recherche CNRS, UMR CRIODE, Université Paris	Rapporteur
Sandra LUQUE, Directrice de recherche, UMR TETIS	Examinaterice
Patrick FROUIN, Maître de Conférence, UMR ENTROPIE, Université de la réunion	Examinateur
Vasilis DAKOS, Chargé de recherche CNRS, UMR ISEM, Université de Montpellier	Examinateur invité
Julie DETER, Maître de Conférence, UMR MARBEC, Université de Montpellier	Directrice de thèse



UNIVERSITÉ
DE MONTPELLIER

IMPACT DES PRESSIONS ANTHROPIQUES ET DE L'ENVIRONNEMENT SUR LES HERBIERS DE *POSIDONIA OCEANICA* EN MEDITERRANEE FRANÇAISE

THESE POUR L'OBTENTION DU DIPLOME DE DOCTORAT DE
L'UNIVERSITE DE MONTPELLIER

Supervisée par Julie DETER et Sonia KEFI

Réalisée par Fabrice HOUNGNANDAN

A PhD is so much more than a degree.
It can break you down into your most vulnerable form, but has the potential
to build you back together to become a resilient, determined, humble,
and knowledgeable researcher.
This process takes time and patience. It's not just about getting the degree.
It's about becoming who you are meant to be.

----- *PhD SOS* -----

AVANT- PROPOS

Cette thèse a été réalisée de Décembre 2017 à Décembre 2020 entre l'UMR ISEM et l'UMR MARBEC au sein de la Faculté des sciences de l'Université de Montpellier.

Elle a été cofinancée par Andromède Océanologie, la région Occitanie et l'Agence de l'Eau Rhône-Méditerranée-Corse.

Cette thèse a été dirigée par Julie DETER (UMR MARBEC) et Sonia KEFI (UMR ISEM), et a bénéficié des conseils des différents membres de mon comité de thèse, en particulier de mon référent de thèse Cédric GAUCHEREL.

REMERCIEMENTS

Incroyable !

Ce mot est sûrement ce qui décrit le mieux le parcours que j'ai réalisé depuis le début de mes études universitaires jusqu'à aujourd'hui où je rédige ces quelques pages de remerciements.

J'ai toujours eu envie d'achever mes études universitaires par la réalisation d'un doctorat.

Pour le garçon issu d'une famille modeste comme la mienne, l'atteinte d'un tel objectif dans une des meilleures universités françaises est vraiment très loin de toutes mes espérances.

J'aimerais donc remercier les gens qui m'ont fait confiance, accompagnés tout le long de ce parcours. Je ne suis pas du tout doué pour exprimer mes émotions et si mes mots ne seront sûrement pas à la hauteur de tout ce qui me traverse, veuillez croire à la sincérité de ces quelques lignes.

En premier je pense à Julie DETER, ma directrice de thèse. Je n'avais jamais travaillé sur le milieu marin et je ne savais même pas que *P. oceanica* existait. Mais tu as choisi de me faire confiance quand même pendant ces trois ans de thèse.

J'aimerais te remercier pour cette confiance vraiment et je pense que tu es une excellente personne humainement et aussi une excellente scientifique qui fait parfaitement le lien entre le monde exploratoire de la recherche et les exigences du monde professionnel.

Tu discutes toujours avec les gens simplement. Tu conseilles s'en imposer ton avis. Très organisée, très directe. Qui corrige assez vite tous les documents que je t'envoie. J'ai vraiment de la chance d'avoir travaillé avec toi.

Sonia KEFI, ma co-encadrante de thèse, merci pour tes conseils, toujours en train de t'inquiéter pour le bien des autres et de vouloir t'assurer de savoir s'ils sont dans les bonnes conditions de travail. Au-delà du côté humain tu es aussi une excellente scientifique dont les conseils et les analyses ont largement contribué à améliorer ce travail de thèse. Ton accompagnement pour moi pendant mes premières années à l'ISEM a vraiment été très important.

Je remercie également à travers ce passage Cédric GAUCHEREL de l'UMR AMAP qui a été mon référent de thèse au niveau de l'école doctorale. Merci pour ta patience, ton investissement et tes nombreux conseils. Tu as toujours été présent pour moi à chaque fois que j'en avais besoin.

Pour parler de l'ISEM, j'aimerais remercier pour commencer tous les membres de « Biodicée » cette belle équipe de recherche. C'est vraiment des gens formidables, de très bons scientifiques avec l'esprit très ouvert. Vincent DEVICTOR qui en une conversation peut t'apprendre beaucoup sur l'écologie. Je pense également à Vasilis DAKOS qui est vraiment de bon conseil. Je pense aussi à Vincent DUFOUR, avec qui j'ai toujours pu discuter d'entreprenariat et ses conseils pour réussir ma thèse. Je suis infiniment reconnaissant à Laure PARADIS. Tu es une personne formidable qui m'a toujours aidé pour la moindre chose dont j'avais besoin en analyse spatiale. J'ai tellement appris en travaillant avec toi.

Comment oublier Claire, tu as été d'une grande aide pour moi en m'aidant pour les petites choses du quotidien. Toujours prête pour la cantine. En trois ans nous avons partagé énormément de discussions. Je pense aussi à Angeles ou encore à Virginia. J'aimerais remercier aussi mes collègues de bureau qui m'ont accueilli (Alain, Alex et Laura) et ceux qui sont arrivés quand j'étais encore présent (Stan, Camille, Aude ...). Farah avec qui j'ai travaillé pour son stage de Master 2 et aussi Anne-Sophie qui nous a bien aidé pour les enquêtes sur le terrain.

Comme j'ai eu la chance de faire ma thèse entre deux laboratoires, je pense aussi à ceux de MARBEC, Sébastien avec qui j'ai partagé de bons moments aussi bien au bureau qu'en dehors et à Marie charlotte toujours très sympathique et attentionnée.

Je pense également à Andromède océanologie dont j'aimerais remercier quelques membres avec qui j'ai collaboré au cours de cette thèse. Je pense à Thomas, un mec super qui était un peu mon référent pour les analyses statistiques. J'espère pouvoir encore tirer quelques conseils de toi. Célia aussi toujours dynamique et très volontaire dans le travail et débordante d'idées. Guilhem aussi qui m'a bien aidé, surtout pour ses conseils et le MOOC d'éthique.

Cette thèse n'aurait pas été possible sans le financement de l'Agence de l'eau Rhône-Méditerranée et de la Région Occitanie. Je remercie donc fortement Laurent MOURAGUES et aussi Pierre BOISSERY qui a apporté ses conseils sur les articles de cette de thèse.

J'aimerais maintenant remercier les membres de ma famille qui ont eu pour moi un impact important pour la réalisation de cette thèse. Je pense à mon oncle Zacharie. Merci pour ton soutien pendant toutes ces années. Tu as toujours répondu présent à chaque fois que j'avais besoin et tu es toujours présent pour moi. Je pense aussi à ma tante Irène qui est pour moi comme une mère en France. Vraiment merci. A toi mon Oncle Pascal, qui a joué un rôle central dans ma venue en France, je te remercie infiniment et je te serais toujours reconnaissant. Je pense aussi à mes cousins qui sont vraiment des gens exceptionnels aux grands cœurs qui m'ont vraiment accompagné à travers les petites choses du quotidien. Je pense à Nadège, Ulrich. Un grand merci à toi Hermann qui est venu me voir chaque année sur Montpellier. Je me souviendrai toujours de ce matin où il pleuvait très fort et que tu m'as accompagné à Montpellier pour la première fois. Merci mon frère.

J'aimerais dire merci à mon père Oscar et ma mère Théodora. Deux braves gens qui essayent de montrer comme ils peuvent le bon chemin de vie à leurs enfants. J'aimerais aussi dire merci à mon petit frère Robert et mes deux petites sœurs Elisabeth et Merveille. Votre excellence dans le travail et votre combativité sont vraiment un exemple.

Pour finir j'aimerais dire un grand merci à tous les membres du jury. Vous avez accepté d'être dans ce jury et cela est vraiment un grand honneur pour moi. Tout particulièrement je suis reconnaissant envers les rapporteurs qui ont bien voulu relire ce manuscrit de thèse et de l'évaluer.

TABLE DES MATIÈRES

AVANT- PROPOS	4
REMERCIEMENTS.....	5
TABLE DES MATIÈRES	7
LISTE DES TABLEAUX.....	11
LISTE DES FIGURES.....	12
I. INTRODUCTION GENERALE.....	14
1. Biodiversité marine et changements globaux.....	16
1.1 Diversité biologique en milieu marin	16
1.2 Biodiversité marine et changement climatique	16
1.3 Biodiversité marine et activités humaines.....	18
2. La mer Méditerranée : Une exception mondiale	20
2.1 Un bassin modèle d'étude du changement global	20
2.2 Un « hotspot » de biodiversité sous pressions.....	21
3. L'herbier à <i>Posidonia oceanica</i> (L.) Delile, 1813, un écosystème clef de mer Méditerranée	
23	
3.1 Biologie et écologie de <i>P. oceanica</i>	23
3.2 Fonctions écosystémiques et importance économique de <i>P. oceanica</i>	26
3. 3 Disparition de <i>P. oceanica</i> : les causes et les conséquences du déclin	28
4. Surveillance de <i>P. oceanica</i> : Bioindicateur de l'état écologique des eaux côtières de	
Méditerranée	31
4.1 Indicateurs biotiques de suivi des écosystèmes marins en Méditerranée.....	32
4.2 Les indices surfaciques ou paysagers (composition et configuration spatiale)	33
5. Cadre réglementaire de la surveillance du milieu marin.....	37
5.1 Contexte environnemental et Directive Cadre Eau (DCE)	37
5.2 Pour un bon état écologique du milieu marin.....	39
6. Problématique et objectifs de la thèse.....	41
II. DONNEES ET METHODOLOGIE.....	46
1. Données de distribution des biocénoses marines (projet DONIA expert)	48
2. Données de facteurs environnementaux	48
3. Modélisation des différentes pressions anthropiques (projet IMPACT).....	49
4. L'estimation des indices biotiques basés sur <i>P. oceanica</i> (projet TEMPO)	51
5. Calcul des indicateurs paysagers pour les herbiers de <i>P. oceanica</i> (projet SURFSTAT).....	54
III. RESULTATS	58
1. A twofold methodology of testimonies and aerial photographs to dig in the past	61
1 Introduction.....	62
2 Materials and Methods	64

2.1 Study area.....	64
2.2 Data Collection through the survey and the participatory mapping	64
2.3 Aerials photographs used to build the ancient distribution map.....	65
3 Results	69
3.1 Results of the surveys	69
3.2 <i>P. oceanica</i> regression according to different maps	69
3.3 <i>P. oceanica</i> fragmentation process in Region Occitanie.....	70
4 Discussion.....	72
4.1 Quantify the <i>P. oceanica</i> seagrass decline and its possible consequences in western part of the French Mediterranean Sea.....	72
4.2 The possible causes of the decline.....	73
4.3 The interest of the methodology mixing current data, participatory maps and aerial pictures.....	74
5 Conclusion	75
2. A hierarchical scale-based approach for inferring the ecological quality of a marine ecosystem from its spatial composition and configuration.....	78
1 Introduction.....	79
2 Methodology	82
2.1 Study area.....	82
2.2 Sampling design and data acquisition.....	82
2.3 Statistical analyses	85
3 Results	87
3.1 Links between the biotic indices.....	87
3.2 Links between biotic and landscape indices.....	87
4 Discussion.....	92
4.1 Link between <i>P. oceanica</i> ecosystem structure (EBQI), habitat condition (BiPo) and the composition index (decline index)	92
4.2 Landscape indices reflect well habitat condition	93
4.3 Which consequences for the strategy of evaluation for marine waters?	93
5 Conclusion	95
3. Identifying key-conservation areas for <i>Posidonia oceanica</i> seagrass beds	98
1 Introduction.....	99
2 Methodology	102
2.1. Study zone and spatial distribution data of <i>P. oceanica</i>	102
2.2. Human pressure data.....	102
2.3. Environmental data.....	103
2.4. Landscape indices	103
2.5. Choice of scale	104

2.6. Estimation of the relative influence of predictive variables on the selected landscape indices	105
2.7. Detection of thresholds and visualization of the results.....	106
2.8. Showing congruences and incongruities between the conservation status and the explaining variables.....	107
3 Results	108
4 Discussion.....	114
4.1 Anthropogenic pressures and environmental variables influence <i>P. oceanica</i> conservation status.....	114
4.2 Thresholds for environmental variables and anthropogenic pressures define <i>P. oceanica</i> conservation status.....	115
4.3 Spatial location of priority areas and localized management actions	116
5 Conclusion	117
4. The conservation status of seagrass beds affects the presence of invasive alien macroalgae	
121	
1 Introduction.....	122
2 Methodology	125
2.1 Study area and occurrence data of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>)	125
2.2 Data on the distribution of <i>P. oceanica</i> seagrass beds and other biocenoses	127
2.3 <i>P. oceanica</i> conservation status: decline index	127
2.3 Human activities and environmental variables.....	129
2.4 Data analysis to explain the presence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>)	129
3 Results	131
3.1 Most important variables to explain the presence/absence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>)	131
3.2 Nature of the relationship between each explanatory variable and the presence/ absence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>).....	132
4 Discussion.....	134
4.1 A bad conservation status of the <i>P. oceanica</i> seagrass favors the presence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>).....	134
4.2 Factors favoring the presence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>).....	134
4.3 Factors limiting the risk of presence of IAM (<i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>).....	135
5 Conclusion	136
IV. DISCUSSION GENERALE	138
1. Retour sur les résultats obtenus dans le contexte actuel dans la littérature scientifique	140
1.1 Approche multidisciplinaire pour caractériser et évaluer la régression de <i>P. oceanica</i> en région Occitanie / Pyrénées-Méditerranée au cours des 70 dernières années	140
1.2 Une approche hiérarchique basée sur plusieurs échelles pour évaluer les liens entre les différents indicateurs basés sur les herbiers de <i>P. oceanica</i> pour surveiller l'état des masses d'eau côtières	142

1.3 Caractérisation de l'état de conservation de <i>P. oceanica</i> pour identifier les zones de conservation prioritaire	143
1.4 L'importance de l'état de conservation de <i>P. oceanica</i> pour le succès d'invasion des espèces exotiques envahissantes.....	145
2. Implications pour les stratégies de surveillance : Comment optimiser les approches de suivi de <i>P. oceanica</i> comme bio indicateur de la qualité des eaux côtières.....	148
2.1 Un suivi efficace et optimisé	148
2.2 La nécessité d'une approche multidisciplinaire face aux grands défis de protection de la biodiversité.....	152
2.3 Les zones prioritaires de conservation	155
3. Quelles futures perspectives pour optimiser les approches de surveillance des herbiers de <i>P. oceanica</i> en Méditerranée française	157
3.1 Prendre en compte la dynamique biologique des herbiers de <i>P. oceanica</i>	157
3.2 Quelques améliorations en cours	158
V. CONCLUSION GENERALE.....	160
Conclusion générale	162
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	164
ANNEXE	196
RESUME	220
ABSTRACT	220

LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1 : Limites des différentes classes pour chaque indice.	32
Tableau 2 : Différents paramètres (« Metric ») utilisés pour calculer les indices (POMI, Valencian CS, PREI et POMI) évaluant la qualité des eaux côtières grâce à la posidonie. De Gerakaris et al (2017).....	33
Tableau 3 : Summary of all surfaces (drawn /matching) between people, aerials photographs and current distribution for <i>P. oceanica</i> maps published in 2014.....	70
Tableau 4 : Criteria and attributes ('indices' in original reference) for the biodiversity-related descriptor D1 as selected by the European Commission (2010) and examples for <i>Posidonia oceanica</i>	80
Tableau 5 : Landscape indices used for the study of <i>P. oceanica</i> seagrass beds configuration.....	85
Tableau 6 : Comparison of the different models (scale) selected on the basis of the correlations showed in Tableau 7.	88
Tableau 7 : Correlation table (Spearman r) between biotic and landscapes indices.....	89
Tableau 8 : Landscape indices used for the study of <i>P. oceanica</i> seagrass beds configuration.	105
Tableau 9 : Summary of percentage of variance explained by Random forest models for each landscape index retained to characterize the spatial configuration of <i>P. oceanica</i> seagrass beds and for each cell dimension.....	108
Tableau 10 : Estimated regression parameters, standard errors, z-values and P-values for the binomial GLM. Asterisks indicate that β (regression coefficient) were significant: * $P<0.05$; ** $P<0.01$, *** $P<0.001$	132

LISTE DES FIGURES

Figure 1 : Cartes de la richesse relative des espèces dans les océans (A, B) (d'après Costello and Chaudhary, 2017).	17
Figure 2 : Modèles globaux d'impacts cumulatifs.....	19
Figure 3 : La mer Méditerranée.....	20
Figure 4 : Congruence spatiale du climat et des impacts humains.	22
Figure 5 : Photographie de prairies de <i>Posidonia oceanica</i>	25
Figure 6 : Rôles écologiques de l'herbier de <i>P. oceanica</i> dans le fonctionnement des écosystèmes littoraux en Méditerranée.	27
Figure 7 : Schéma montrant les facteurs naturels et anthropiques qui influencent un paysage marin de <i>P. oceanica</i> . L'échelle de gauche indique la bathymétrie. D'après Abadie et al. (2018).....	29
Figure 8 : Exemples de pressions anthropiques avec de la gauche vers la droite ; artificialisation du littoral ; pollution urbaine et macro-déchets, et mouillage des bateaux.....	30
Figure 9 : Cartes à mosaïque de points ou à gradient continu.	36
Figure 10 : Coordination de la surveillance du milieu marin en Méditerranée française par l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse (Source : Agence de l'eau RMC)	38
Figure 11 : Les 11 descripteurs du BEE et les différents programmes et réseaux de surveillance qui leurs sont associés (d'après (Deter, 2017)).....	40
Figure 12 : Schéma de structuration du rapport de thèse	44
Figure 13 : Biocénoses marines (Source : Andromède Océanologie)	49
Figure 14 : Pressions du mouillage des grandes plaisances dans la baie d'Ajaccio (Corse).	50
Figure 15 : Matériel de télémétrie.....	53
Figure 16 : Valeur EBQI sur différents sites entre 2014_2020	53
Figure 17: Représentation de l'indice de déclin entre Nice et Monaco.	55
Figure 18 : Map showing the entire study area and the distribution of <i>P. oceanica</i> according aerial photos, survey data and current distribution.....	67
Figure 19 : Overview of the processing steps followed in this study.	68
Figure 20 : Percentage of variation of the landscape indices comparing the ancient and current <i>Posidonia oceanica</i> distribution map for four zones (see table 3) using landscape indices.....	71
Figure 21 : Location of the sampling stations.	84
Figure 22 : Relationship between biotic indices and landscape indices.....	91
Figure 23: ACP graph showing the characterization of 100 x 100 m seagrass cells by landscape indices (114282 cells)	108
Figure 24 : Importance of each explaining variable relative to the seagrass decline index (a) and cohesion Index (b) with the Random Forest model respectively explaining 87 % and 70 % of the variance (grid cell size = 100 x 100 m).....	109
Figure 25 : Influence and response curves of each explaining variable on A) the decline index and B) the cohesion index	110
Figure 26 : Distribution of <i>P. oceanica</i> beds (living and dead matte) according to the threshold of environmental variables. In green: cells where all the environmental variables	112
Figure 27 : Distribution of <i>P. oceanica</i> (100-m grid cells) according to the cohesion index (value >0.5 = good cohesion; ≤0.5 = bad cohesion) and environmental variables.	113
Figure 28 : Overview of the processing steps followed in this study	118
Figure 29 : Map showing the presence and absence of <i>C. taxifolia</i> and <i>C. cylindracea</i>	126
Figure 30 : Graphical abstract	128
Figure 31 : Effect of each explanatory variable on the predicted probability of presence of both invasive alien macroalgae (IAM).	133

I. INTRODUCTION GENERALE

1. Biodiversité marine et changements globaux

1.1 Diversité biologique en milieu marin

L'océan est un habitat vaste et diversifié qui couvre environ 71 % de la surface de la Terre et contient 97 % de l'eau sur la planète ([Poloczanska et al., 2016; Blasiak et al., 2020](#)). Les océans du monde entier abritent 32 des 34 embranchements connus sur Terre et contiennent entre 500 000 et 10 millions d'espèces marines ([Convention on Biological Diversity, 2019](#)). La diversité marine est inégalement répartie : elle est plus grande proche des côtes qu'au large ([Figure 1](#)), bien qu'il existe quelques exceptions comme les monts sous-marins et certains récifs coralliens ([Costello and Chaudhary, 2017](#)). La biomasse animale la plus importante au monde se trouve en milieu marin ([Bar-On et al., 2018](#)). Les océans abritent 50 à 80 % des espèces vivantes de notre planète ([Mora et al., 2011](#)) et génèrent plus de 60 % des services écosystémiques ([Bindoff et al., 2019; Bongaarts, 2019](#)). Pourtant, une grande partie de la biodiversité des océans, en particulier dans les profondeurs, est inconnue et jusqu'à 2000 nouvelles espèces sont décrites chaque année ([Danovaro et al., 2010](#)).

1.2 Biodiversité marine et changement climatique

La température ambiante est très probablement le facteur environnemental influençant le plus la distribution et la diversité de la vie dans les océans. Par conséquent, le changement climatique devrait modifier la biodiversité marine à l'échelle mondiale ([Worm and Lotze, 2016](#)). La manière dont le changement climatique affectera les extinctions de la biodiversité marine et quel sera l'ampleur de ces extinctions est encore incertaine, mais on s'inquiète déjà beaucoup pour certains écosystèmes marins comme les récifs coralliens qui sont simultanément menacés par le réchauffement climatique et l'acidification des eaux ([Pandolfi et al., 2011; McCulloch et al., 2012; Pratchett et al., 2020](#)). Certaines espèces formant des habitats, telles que les herbiers sous-marins ou les mangroves et les « forêts » d'algues, sont également confrontées à des risques d'extinction élevés en raison du réchauffement climatique et de l'élévation du niveau des mers ([Harley et al., 2012; Koch et al., 2013; Ji et al., 2016; Rahman Sunny, 2017; Duarte et al., 2018; Martins et al., 2019](#)), avec des conséquences pour les communautés écologiques qui dépendent de ces habitats.

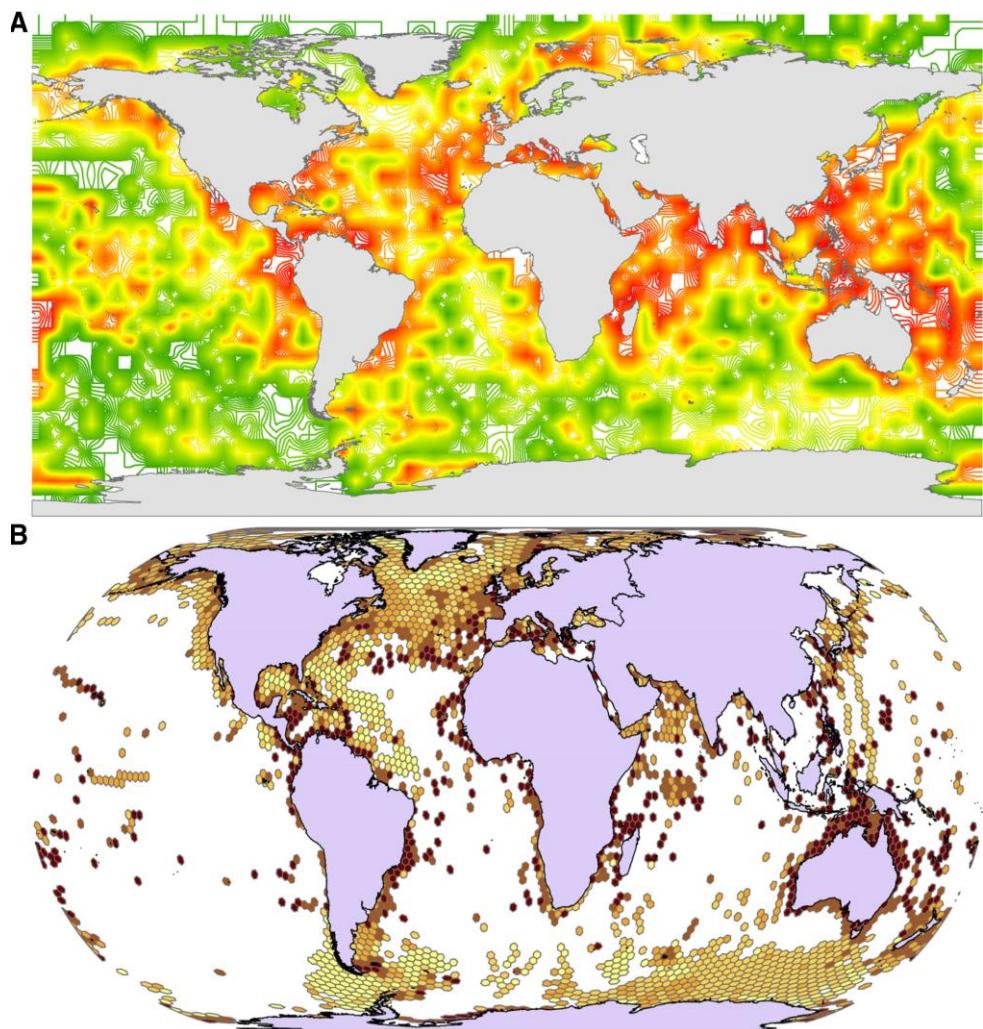


Figure 1 : Cartes de la richesse relative des espèces dans les océans (A, B) (d'après [Costello and Chaudhary, 2017](#)). (A) chaque cellule de latitude-longitude de 5° dérivée d'un ensemble de données de 65 000 distributions d'espèces d'OBIS en 2009 où les noms d'espèces ont été validés par rapport à WoRMS et (B) des hexagones de surface égale provenant de 51 670 espèces d'OBIS en 2015 ([Chaudhary et al., 2017](#)). Couleurs de la carte : (A) rouge = plus, vert = moins, avec des valeurs interpolées comme contours ; (B) foncé = plus, jaune = moins, avec des valeurs réelles par hexagone ; (A, B) blanc = données insuffisantes.

D'autres facteurs influencent aussi la diversité des espèces du milieu marin à l'échelle locale, régionale et mondiale. Par exemple, il a été démontré qu'une variabilité accrue du stress éolien affecte l'intensité des remontées d'eau profonde, entraînant une hypoxie périodique et la mort d'organismes marins ([Chan et al., 2008](#)). La variabilité croissante du climat peut par ailleurs affecter la biodiversité par des événements extrêmes, tels que des tempêtes ou des vagues de chaleur intenses, qui peuvent conduire à des mortalités à grande échelle comme dans le cas des coraux d'eau peu profonde ou des prairies sous-marines ([Reusch et al., 2005; Ehlers et al., 2008](#)).

L'élévation du niveau de la mer provoqué par le changement climatique, associé à une variabilité climatique croissante et à des tempêtes plus fréquentes, peut entraîner une érosion côtière croissante et la perte d'habitats côtiers, ce qui peut affecter la diversité des espèces côtières (Polidoro et al., 2010; Short et al., 2011).

1.3 Biodiversité marine et activités humaines

Les humains dépendent des écosystèmes océaniques pour des biens et services importants et précieux, mais les activités humaines ont également altéré les océans de façon directe et indirecte (Lotze et al., 2006; Holon et al., 2015); en remodelant les communautés biologiques et modifiant le fonctionnement des écosystèmes (Isbell et al., 2017; Komatsu et al., 2019). Le changement climatique, la modification des habitats, l'exploitation des ressources, la pollution et les espèces exotiques envahissantes ont été reconnus comme les causes anthropiques directes les plus importantes et les plus répandues du changement de la biodiversité en milieu marin comme terrestre (IPBES, 2019).

Ces cinq facteurs principaux affectent toutes les facettes de la biodiversité notamment la richesse des communautés, la diversité génétique, la taille des populations d'espèces et le fonctionnement des écosystèmes (Pereira et al., 2012). L'impact cumulé des activités humaines conduit souvent à la dégradation, voire à l'effondrement, de certains écosystèmes (Estes et al., 2011), et les études des écosystèmes marins individuels (par exemple, les récifs coralliens, les forêts de varech, ou les herbiers marins) ont montré une dégradation de l'état de ces écosystèmes en raison de l'augmentation des facteurs de stress anthropiques (Hoegh-Guldberg et al., 2007; Waycott et al., 2009; Filbee-Dexter and Scheibling, 2014).

Halpern et al (2008) ont estimé que 41 % de la surface mondiale des océans était très fortement affectée par les activités humaines. Ces derniers ont aussi récemment montré qu'une grande partie des océans (59 %) subit un impact cumulé des activités humaines en forte augmentation, notamment en raison du changement climatique, mais aussi de la pêche, de la pollution terrestre et du transport maritime (Halpern et al 2019). En effet, la pêche est le principal facteur qui menace la biodiversité des poissons marins (Arthington et al., 2016). Dans la majorité des pays, le taux d'acidification des océans (99 %), de transport maritime (92 %), de pollution lumineuse (90 %) et d'impacts humains directs (70 %) sont en augmentation. Bien que la pollution par les produits chimiques organiques et les nutriments provenant de l'utilisation des terres ait augmenté au niveau mondial, la majorité des pays du monde (65 % et 56 %, respectivement) semble avoir connu une diminution de ces impacts entre 2003 et 2013 (Halpern et al., 2019).

Les écosystèmes côtiers, en particulier les récifs coralliens, les herbiers marins et les mangroves, ont connu le rythme d'augmentation le plus rapide des impacts humains cumulés (« Cumulative Human Impacts », CHI) (*Figure. 2a*) ainsi que le CHI moyen le plus élevé (*Figure. 2b*). Ceci souligne que les écosystèmes littoraux, souvent de moindre étendue spatiale, sont plus vulnérables que les écosystèmes plus grands et plus profonds (Halpern et al., 2019).

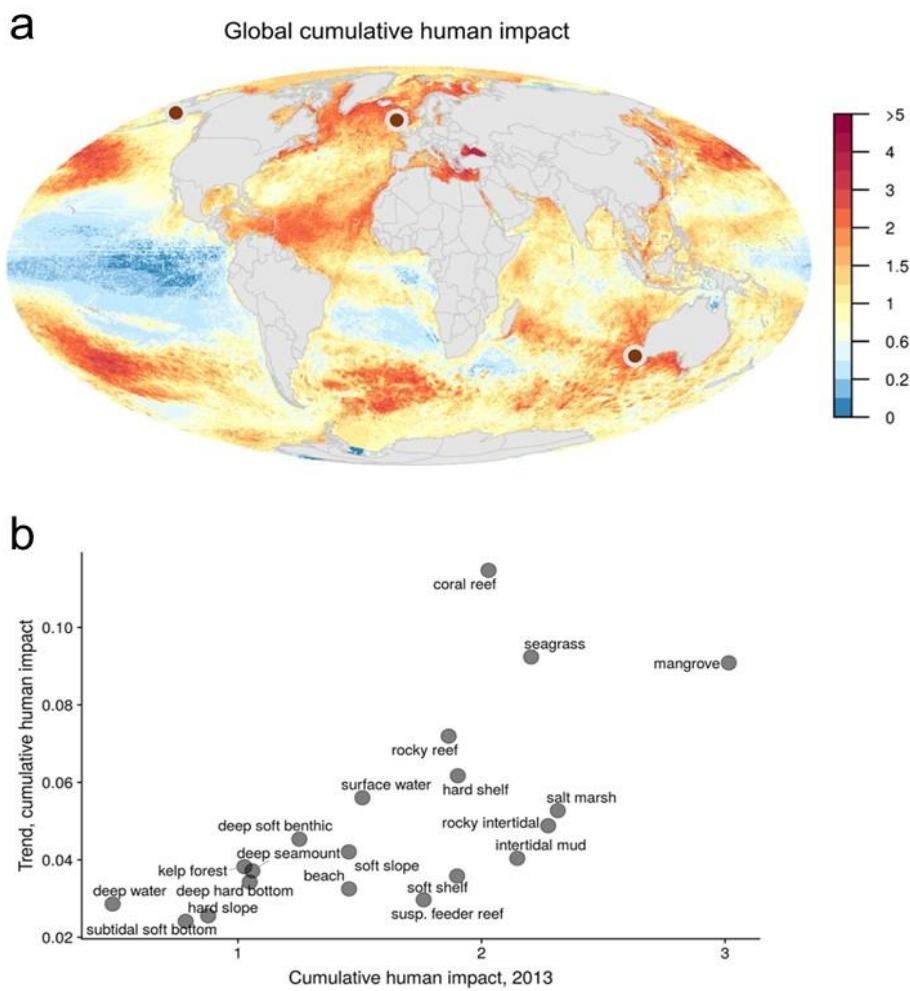


Figure 2 : Modèles globaux d'impacts cumulatifs.
(a) Carte statique de Cumulative Human Impact (CHI) pour l'année 2013 ; (b) Relation entre la tendance annuelle et les impacts cumulatifs actuels (2013) pour chaque écosystème. Données sur la période 2003 à 2013. (Modifier de Halpern et al., 2019).

2. La mer Méditerranée : Une exception mondiale

2.1 Un bassin modèle d'étude du changement global

Mare medi terraneum (en latin) signifie « mer au milieu des terres ». Cette mer presque fermée est la plus grande (2 969 000 km²) (*Figure 3*) et la plus profonde (moyenne de 1 460 m, maximum 5 267 m) des mers fermées sur Terre. À l'échelle régionale, la mer Méditerranée joue un rôle de sentinelle du réchauffement climatique puisqu'elle et son biote réagissent rapidement au changement climatique (Gravili et al., 2013; Boero, 2015; Gravili, 2020; Pisano et al., 2020). Le bassin représente, en effet, un "bassin modèle" (Garrett, 1994) pour tous les océans (Templado, 2014): il est beaucoup plus petit que n'importe quel océan, presque fermé, et avec un taux d'endémisme élevé. Les écosystèmes de type méditerranéen, avec leurs régimes climatiques caractéristiques et uniques d'hivers doux et humides et d'été chauds et secs, ne sont présents que dans cinq régions du monde : en Californie, au Chili central, dans la région du Cap en Afrique du Sud, et dans le sud-ouest et le sud de l'Australie.

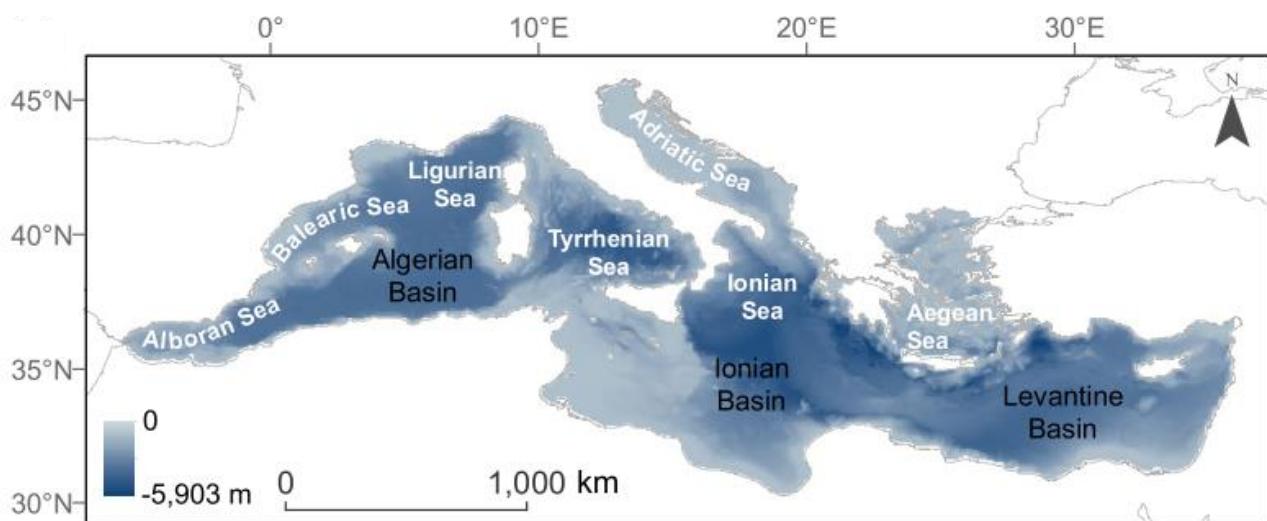


Figure 3 : La mer Méditerranée.

Elle est reliée à l'Atlantique et à l'océan Indien par le détroit de Gibraltar et le canal de Suez. Le détroit de Sicile divise la mer en deux sous-bassins aux conditions océanographiques contrastées, l'un occidental (0,85 million de km²) et l'autre oriental (1,65 million de km²). (modifié de Ramírez et al., (2018)).

Ses côtes longent 21 états qui sont des principales destinations touristiques du monde avec 200 millions de touristes par an. Environ 7 % de la population mondiale vit dans les pays côtiers de la mer Méditerranée, soit 460 millions d'habitants. Avec près de la moitié de cette population vivant près des côtes, le littoral méditerranéen est parmi les zones les plus densément peuplées et les plus fortement urbanisées de la planète ([GREC-SUD](#)). D'ici 2025, ce pourcentage d'occupation des côtes devrait passer de 50 % à 88 %, et l'artificialisation de son littoral de 40 à 50 % ([PNUE/PAM, 2009](#)).

2.2 Un « hotspot » de biodiversité sous pressions

Le bassin méditerranéen représente un des 34 « hot spots » (points chauds) de biodiversité identifiée dans le monde, marqué par une importante diversité spécifique et un fort taux d'endémisme. Il abrite 4 à 18 % des espèces marines identifiées, ce qui est considérable étant donné qu'il ne représente que 0,82% de la surface de l'océan mondial ([Coll et al., 2012; Cramer et al., 2018](#)).

La mer Méditerranée est exposée à des pressions environnementales de nature anthropique et aux changements globaux en cours tels que l'augmentation des températures (atmosphérique et de la mer) de la salinité et de la montée du niveau de la mer ([Kress et al., 2014](#)). Des événements de mortalité massive induits par des anomalies thermiques ont été observés au cours des dernières décennies dans le nord de la Méditerranée ([Garrabou et al., 2009; Verdura et al., 2019; Aurelle et al., 2020](#)). Par ailleurs, la surpêche, la pollution d'origine tellurique, la dégradation ou la perte d'habitats critiques, les introductions d'espèces et le changement climatique sont tous répandus en Méditerranée, et leurs impacts qui peuvent opérer en synergie, entraînent des modifications profondes de la structure, de la stabilité et du fonctionnement des écosystèmes marins ([Coll et al., 2012; Albouy et al., 2014; Boudouresque et al., 2017; Gattuso et al., 2018; Aurelle et al., 2020](#)). La mer Méditerranée est considérée comme un point chaud des changements mondiaux causés par l'activité humaine ([Ramírez et al., 2018; Stock et al., 2018](#)) ([Figure 4](#)).

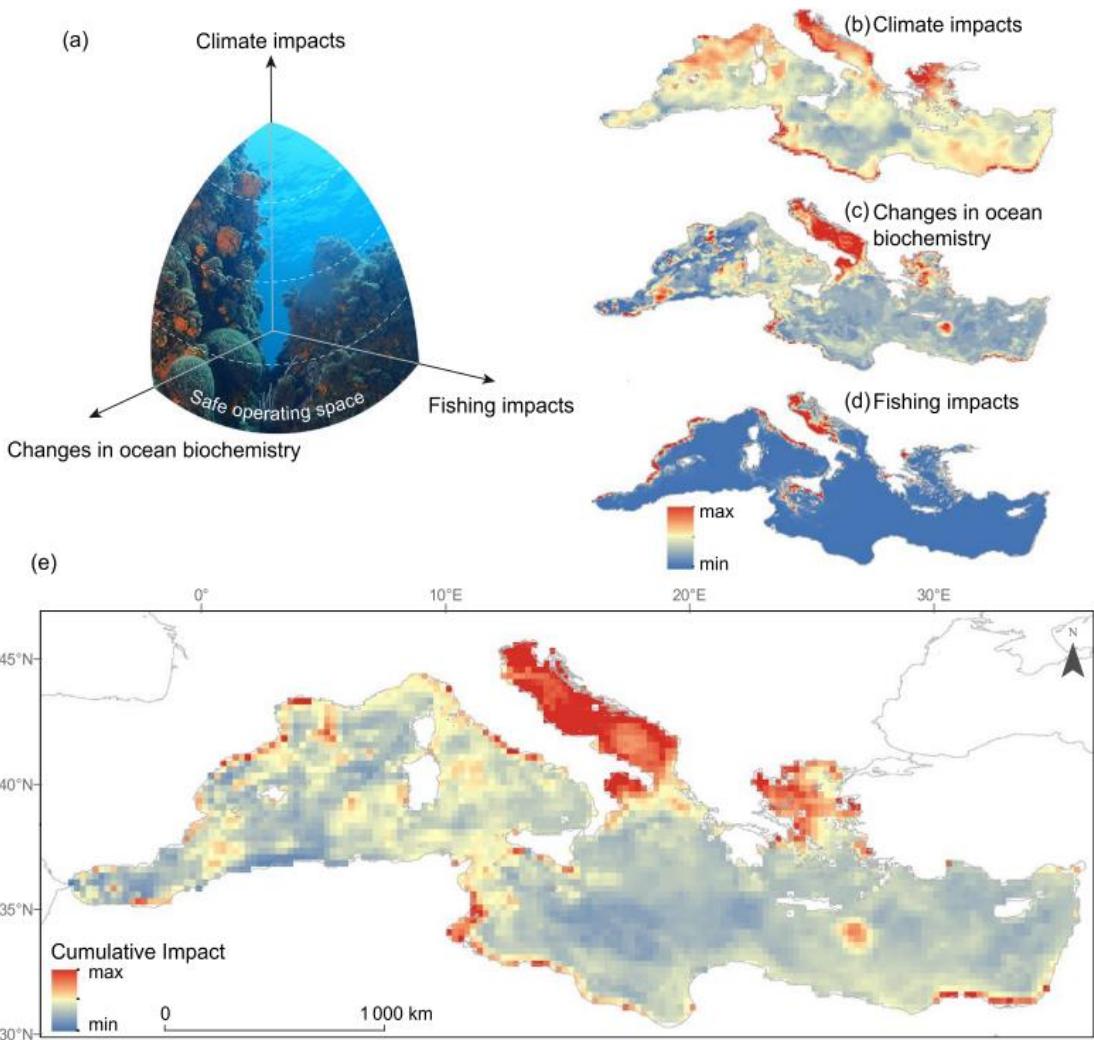


Figure 4 : Congruence spatiale du climat et des impacts humains.

Un SOS pour la mer Méditerranée. Trois dimensions of the «Safe Operating Space» (SOS) pour la mer Méditerranée (a) (image reproduite avec l'autorisation de *Javier Díaz*), reflétant l'intensité (b) du réchauffement de l'océan induit par le changement climatique (température de la surface de la mer, pression partielle de CO₂ et pH), (c) des changements de la biochimie de l'océan probablement causés par des changements d'utilisation des terres (concentrations de nutriments, production primaire nette et concentrations d'oxygène dissous), et (d) des impacts de la pêche. Tous ces facteurs de stress sont combinés dans (e) pour donner un aperçu de l'hétérogénéité spatiale de l'ampleur des changements environnementaux et mettre en évidence les zones marines qui ont subi les plus grands changements récents des conditions environnementales. Le maintien de ces écosystèmes dans un état de conservation et d'utilisation durable souhaitable (en les conservant dans l'espace d'exploitation sûr) à mesure que le changement climatique progresse exige la gestion des facteurs de stress humains en interaction pour les ramener de niveaux excessifs (indiqués par les arcs inférieurs en pointillés, les lignes bleues en -a-) à des niveaux acceptables (arcs supérieurs))(modifié de [Ramírez et al. \(2018\)](#)).

3. L'herbier à *Posidonia oceanica* (L.) Delile, 1813, un écosystème clef de mer Méditerranée

Les herbiers marins sont des plantes à fleurs marines qui ont évolué à partir de monocotylédones terrestres il y a environ 100 millions d'années (Orth et al., 2006; Papenbrock, 2012). Ce groupe écologique polyphylétique compte 60 espèces qui ont développé plusieurs adaptations spécifiques pour la vie en milieu marin (Hartog and Kuo, 2006).

3.1 Biologie et écologie de *P. oceanica*

En mer Méditerranée, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, 1813 est l'espèce d'herbe marine endémique la plus commune. Ses prairies sont présentes dans presque tout le bassin depuis le littoral jusqu'à 40 m de profondeur et sont considérées comme un point chaud de la biodiversité (Boudouresque et al., 2012; Hendriks et al., 2014). *P. oceanica* est considéré comme l'une des plus anciennes espèces sur Terre. Les individus peuvent former des prairies de près de 15 km de large et peut avoir jusqu'à 100 000 ans (Arnaud-Haond et al., 2012) (*Figure 5*).

L'herbier marin de *P. oceanica* est une angiosperme, composée de faisceaux ayant 4 à 8 feuilles, de longueur moyenne comprise entre 20 et 80 cm. Les feuilles de la posidonie sont supportées par des rhizomes, tiges rampantes ou dressées, qui sont généralement enfouies dans le sédiment (Boudouresque et al., 2012). Les sédiments qui se déposent et s'accumulent entre les rhizomes, obligent la posidonie à croître verticalement (rhizomes orthotropes) ce qui entraîne l'élévation du fond de la mer (Boudouresque et al., 2009) causée par la formation d'une structure appelée matte. La matte est un enchevêtrement de rhizomes morts (matte morte) et vivants, et de racines entre lesquelles on retrouve du sédiment. Le rythme de sédimentation est le facteur important dans la formation de la matte. Une grande vitesse de sédimentation peut entraîner l'étouffement des rhizomes en les couvrant de sable; alors, que la sédimentation trop lente peut causer le détachement des rhizomes et donc entraîner la régression de la couverture spatiale de l'herbier (Boudouresque and Meinesz., 1982).

P. oceanica constitue la biocénose la plus complexe de Méditerranée (Boudouresque et al., 1982) et est à la base de la richesse des eaux littorales (Boudouresque et al., 1982; Clarke et al., 1998). C'est une espèce monoïque avec des fleurs hermaphrodites et mâles disposées en épi terminal composés de trois ou quatre épillets fleuris. La production de fleurs et de fruits est considérée comme épisodique (Caye and Meinesz, 1984); sa reproduction est majoritairement végétative et se fait par bouturage (Molinier and Picard, 1952). La saison de reproduction

commence généralement en septembre-octobre dans les peuplements peu profonds, et en novembre dans les peuplements profonds ; la maturation des fruits dure environ 4 mois (Buia and Mazzella, 1991). On a observé que les semis de *P. oceanica* s'établissent principalement sur des substrats fermes et consolidés qui permettent leur enracinement et leur ancrage (Guerrero-Meseguer et al., 2018). Les substrats non consolidés, tels que le sable, sont moins adaptés à l'établissement des plantules de cette espèce (Alagna et al., 2015) car les plantules peuvent être facilement délogées des sédiments par l'action des vagues (Infante et al., 2011). Le taux de croissance des rhizomes est très faible, entre 1,0 et 7,0 cm/an en moyenne (Caye, 1982). C'est une espèce qui croît très lentement et qui met beaucoup de temps à recoloniser les zones où elle a été enlevée, bien qu'il y ait des preuves de recolonisation des sites où elle a été protégée (Pergent et al., 2016). La biomasse moyenne de *P. oceanica* est de 501 g de poids sec par m² en surface et de 1611 g de poids sec par m² en sous-sol (Duarte and Chiscano, 1999). La production primaire de *P. oceanica* se situe entre 400 et 2500 g DW/m²/an; elle diminue avec la profondeur (Boudouresque et al., 2012).

En mer Méditerranée la superficie totale des herbiers de *Posidonia oceanica* a été évaluée à environ 1 224 707 ha (12 247 km²) ; soit 510 715 ha dans la partie ouest du bassin et 713 992 ha dans la partie orientale (Telesca et al., 2015). La posidonie est sensible aux conditions environnementales qui influencent sa croissance et sa répartition spatiale. Elle ne se développe que dans des milieux de salinité moyenne (Sánchez-Lizaso et al., 2008; Capó et al., 2020) et sa distribution et sa densité en fonction de la profondeur est fortement influencée par la disponibilité de la lumière (Elkalay et al., 2003). Ses exigences écologiques par rapport aux conditions environnementales dans son environnement font d'elle une espèce sentinelle (espèce dont la sensibilité sert d'indicateur précoce des changements de l'environnement d'un écosystème donné). Par exemple les changements dans sa distribution spatiale (par exemple une réduction de la limite maximale de profondeur ou une perte de zones couvertes) indique qu'il y a eu un changement de l'état de l'environnement (Orth et al., 2006).



Figure 5 : Photographie de prairies de *Posidonia oceanica*.

Photos illustrant (a) des pousses individuelles (raquettes), (b) paysage formé par des clones sur 15 km. Photographie de @San Fe'lix. D'après [Arnaud-Haond et al. \(2012\)](#)

3.2 Fonctions écosystémiques et importance économique de *P. oceanica*

Les prairies à posidonie sont classées comme habitat d'intérêt communautaire (92/43/CEE Directive Habitats, codes d'habitat 1120 : *P. oceanica*). Elles sont à l'origine de nombreux services écosystémiques (SE), y compris des services culturels (Buonocore et al., 2020; Zunino et al., 2020) qui jouent un rôle fondamental pour le bien-être humain (Boudouresque et al., 2012; Campagne et al., 2015; Thierry de Ville d'Avray et al., 2019) (Figure 6). Les services écosystémiques sont les bienfaits et services que les hommes tirent d'un écosystème. Quelques services écosystémiques importants ont été associés aux herbiers de posidonie à savoir : 1) Une source importante de nourriture, une zone de frayère et de nurserie pour les poissons, 2) l'amortissement de la houle, des vagues et la protection des plages contre l'érosion côtière, 3) La séquestration du carbone à court terme mais aussi sur des centaines de milliers d'années dans la matte, 4) la fixation des fonds meubles et réduction de la turbidité de l'eau 5) La production importante d'oxygène. Costanza et al. (1997) avaient déjà estimé à 19000 USD/ha/an (environ 22500€/ha/an avec l'inflation d'après Campagne et al.(2015)) la valeur économique des services écosystémiques fournis par les herbiers marins à l'échelle globale. D'après Campagne et al. (2015), la valeur économique sous-estimée des biens et avantages tirés de *P. oceanica* se situe au minimum entre 284 et 514 €/ha/an en France et dans les pays méditerranéens, la disparition de 10% en surface sur 100 ans ayant provoqué une perte annuelle d'au moins 1,11 à 2,00 millions d'Euros. Cependant ces chiffres sont inférieurs à ceux trouvés par Vassallo et al. (2013) qui montrent que les services écosystémiques fournis par *P. oceanica* sont estimés à environ 172€/m²/an, ce qui revient à 1.72M€/ha/an. En outre, un ensemble de services écosystémiques générés par *Posidonia oceanica*, dans l'aire marine protégée méditerranéenne « Punta Campanella », située dans le sud de l'Italie a été estimée à 3,05 M €/an (Buonocore et al., 2020). L'ensemble des services écosystémiques rendus par les herbiers à *Posidonia oceanica* rend leur déclin particulièrement préoccupant. Elle est inscrite sur les listes des espèces menacées (Boudouresque et al., 1990), bien que ce ne soit pas l'espèce elle-même qui est concernée mais plutôt l'écosystème qu'elle forme.

Posidonia oceanica est protégée par la loi en France, dans le cadre de la Loi du 10 Juillet 1976 relative à la protection de la nature, par l'arrêté du 19 Juillet 1988 relatif à la liste des espèces végétales marines protégées : il concerne notamment l'interdiction : “de détruire, de colporter, de mettre en vente, de vendre ou d'acheter et d'utiliser tout ou partie” de la plante.

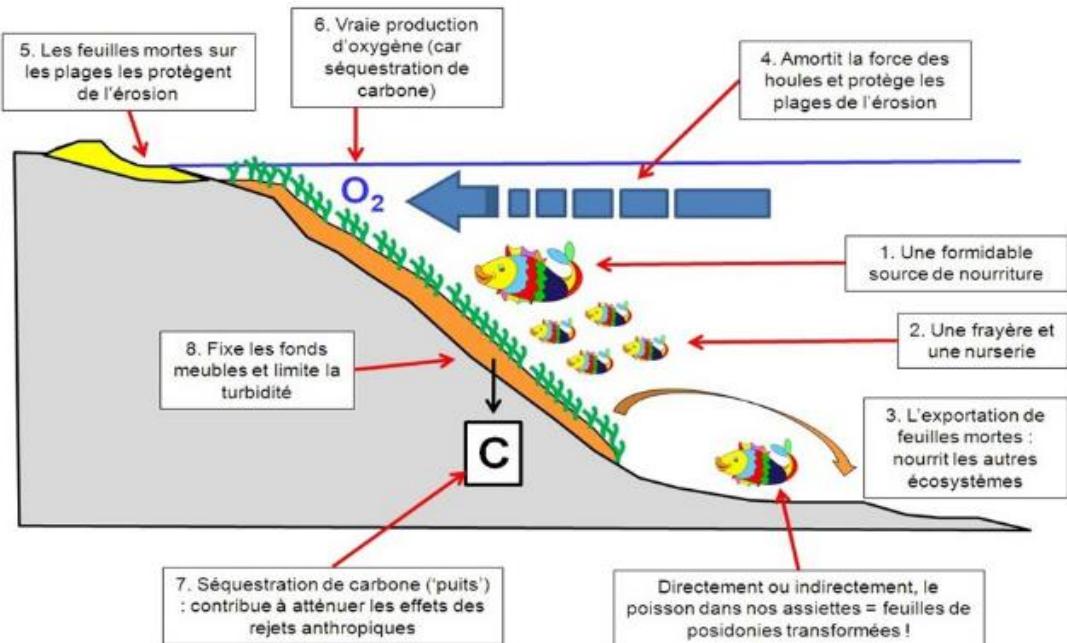


Figure 6 : Rôles écologiques de l’herbier de *P. oceanica* dans le fonctionnement des écosystèmes littoraux en Méditerranée. (GIS Posidonie, 2009 ; modifié d’après la figure originale de [Boudouresque et al. \(2012\)](#))

Lors de la deuxième Conférence sur la Sécurité et la Coopération en Europe (CSCE), tenue à Paris en 1991, les états participants se sont engagés à “prendre acte que les signataires de la Convention de Barcelone s’engagent à adopter toutes les mesures appropriées pour la protection des peuplements de *P. oceanica* et de toutes les autres phanérogames marines qui constituent des végétaux essentiels de l’écosystème méditerranéen, et à contrôler et réglementer la pêche au chalut et les autres activités entraînant la destruction de *P. oceanica* et de toutes les autres phanérogames marines”. Enfin, la Directive de l’Union Européenne du 21 Mai 1992 sur la conservation des habitats naturels et de la faune et de la flore sauvages (dite “Directive habitat”) inclut les herbiers à *P. oceanica* dans son Annexe 1 (Natural habitat types of Community interest whose conservation requires the designation of special areas of conservation), avec la mention “priority habitat type”

3. 3 Disparition de *P. oceanica* : les causes et les conséquences du déclin

P. oceanica est sur la liste rouge des espèces marines menacées de la Méditerranée en « préoccupation mineure » et ses herbiers sont définis comme des habitats naturels prioritaires par l'annexe I de la directive 92/43/CEE du Conseil concernant la conservation des habitats naturels ainsi que de la faune et de la flore sauvages (CEE, 1992). En effet les herbiers de *P. oceanica* sont fortement menacés par des facteurs de stress locaux et globaux, qui interagissent souvent les uns avec les autres. (*Figure 7 et 8*). Ces facteurs de stress comprennent les aménagements intensifs des côtes, la pollution, les espèces exotiques envahissantes, les pratiques de pêche non durables, le tourisme mal planifié (Coll et al., 2012; Katsanevakis et al., 2014; Randone et al., 2017), et les autres causes du changement climatique (Martin et al., 2014; Gaylord et al., 2015; Zunino et al., 2017). En effet, dans le scénario de maintien du niveau d'intensité des pressions anthropiques actuelles (GIEC, 2014), les niveaux observés et projetés des émissions de gaz à effet de serre, de l'acidification des océans et le réchauffement climatique pourraient fortement menacer les herbiers de *P. oceanica* (Gattuso et al., 2015; Chefaoui et al., 2018; Zunino et al., 2019). D'ailleurs le changement du niveau de la mer, les événements météorologiques, les événements exceptionnels tectoniques ou les maladies sont impliqués dans le processus de régression des herbiers de *P. oceanica* (Duarte, 2002; Pergent et al., 2014)). Le développement urbain côtier et les activités humaines sont aussi largement impliqués dans la régression spatiale des herbiers de *P. oceanica* (Boudouresque et al., 2009; Giakoumi et al., 2013). En effet on remarque que les déclins d'herbiers sont principalement situés à proximité des zones urbaines (Tomas et al., 2005; Boudouresque et al., 2012) et sont surtout causés par les activités humaines. Les aménagements côtiers entraînent la destruction de l'herbier de *P. oceanica* directement ou indirectement de trois façons différentes : (1) l'hyper-sédimentation modifie le substrat et étouffe les rhizomes, (2) l'augmentation de la turbidité de l'eau réduit la luminosité et rendra difficile la photosynthèse pour finalement provoquer la disparition de larges portions d'herbiers (Pérez et al., 2008). et enfin (3) une modification de l'hydrodynamisme peut éroder la matte et/ou conduire à un ensevelissement de l'herbier (Bonhomme et al., 2010). La libération accrue de matière organique (excès de nourriture et excréments de poissons) et la réduction en intensité lumineuse (ombrage des cages ; turbidité induite) causés par les fermes piscicoles sont elles aussi responsables de déclins importants (Ruiz and Marta, 2001) tout comme l'ancre des navires (Deter et al., 2017; Abadie et al., 2018;). L'action concomitante de nombreuses pressions (Holon et al., 2018; Hougnandan et al., 2020) affectent donc négativement le statut de conservation de *P. oceanica* en particulier

près des zones urbaines. Il a été montré que le déclin de *P. oceanica* est pour deux tiers (67,6 %) attribué aux impacts physiques d'origine humaine (Marbà et al., 2014). En considérant uniquement les zones pour lesquelles nous avons des informations sur la distribution historique (368 837 ha), un déclin alarmant de *P. oceanica* a été signalé, avec la perte d'environ 34 % de la surface couverte au cours des 50 dernières années (Telesca et al., 2015).

A cela s'ajoutent les dernières estimations de Chefaoui et al.(2018), qui estime que *P. oceanica* pourrait perdre encore 75% de sa couverture d'ici 2050 et toutes ses fonctions écologiques d'ici 2100.

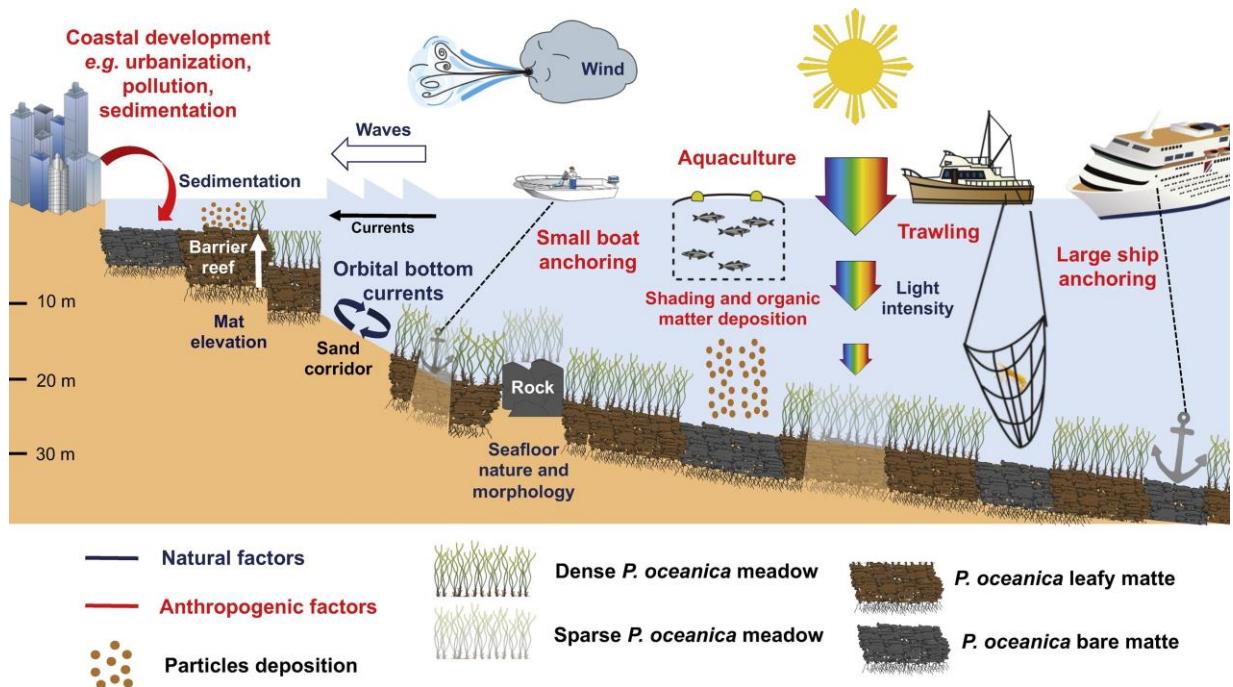


Figure 7 : Schéma montrant les facteurs naturels et anthropiques qui influencent un paysage marin de *P. oceanica*. L'échelle de gauche indique la bathymétrie. D'après Abadie et al. (2018).

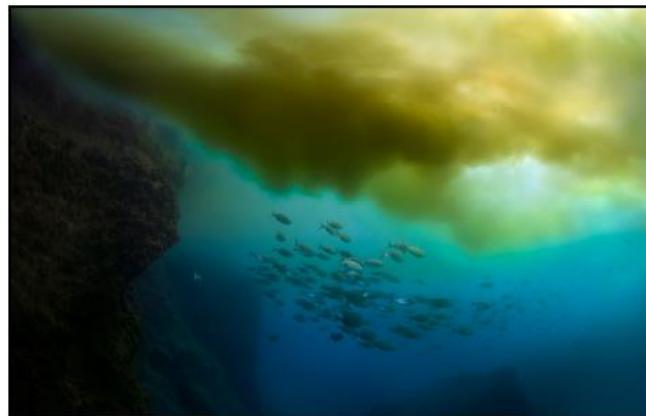


Figure 8 : Exemples de pressions anthropiques avec de la gauche vers la droite ; artificialisation du littoral ; pollution urbaine et macro-déchets, et mouillage des bateaux.
(Source : Andromède Océanologie, 2011)

4. Surveillance de *P. oceanica* : Bioindicateur de l'état écologique des eaux côtières de Méditerranée

En raison de leur abondance, de leur large répartition le long de la côte méditerranéenne de leur sensibilité aux pressions anthropiques et autres facteurs naturels (e.g. diminution de la transparence de l'eau, eutrophisation, érosion et réchauffement climatique) (Pergent et al., 1995; Balestri et al., 2003; Orth et al., 2006; Leoni et al., 2007), mais aussi leur capacité à accumuler des métaux lourds et leur réaction à l'acidification de la mer (Bonanno et al., 2020; de Virgilio et al., 2020; Güreşen et al., 2020a; Mishra et al., 2020) les herbiers de *P. oceanica* sont utilisés comme un indicateur biologique pour évaluer la qualité des eaux côtières. En effet, plusieurs politiques publiques visant à améliorer la qualité écologique marine [Europe : Directive-cadre sur l'eau (DCE, 2000/60/CE) et la directive-cadre "Stratégie pour le milieu marin" (DCSMM, 2008/56/CE) ; États-Unis : Clean Water Act (CWA), National Estuary Programme (www.epa.gov/nep)] utilisent les herbiers marins comme indicateurs pour évaluer la qualité de l'eau (Borja et al., 2012). Les herbiers de *P. oceanica* font donc l'objet de plusieurs programmes de surveillance développés dans de nombreux pays méditerranéens comme l'Espagne, l'Italie, ou la Grèce (Boudouresque and Pergent, 1992). En France, le "Réseau de Surveillance Posidonie" (RSP) a été mis en place en 1984 en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA) (Boudouresque et al., 2007). Il a été par la suite suivi en 2011 par le réseau de surveillance TEMPO tout le long du littoral Français (Delaruelle et al., 2013). Ce dernier a deux objectifs : (1) surveiller à long terme l'évolution de l'état des herbiers à *P. oceanica* ; et (2) utiliser ces herbiers comme indicateur biologique de la qualité globale de l'environnement marin (Delaruelle et al., 2013). L'objet de la surveillance est la répartition (distribution et couverture) et vitalité de l'herbier de *P. oceanica*. Les outils de surveillance des herbiers se situent donc principalement à deux échelles spatiales :

- l'échelle de la plante (micro-échelle) : phénologie (densité des faisceaux, taux de couverture et biomasse des épiphytes), déchaussement des rhizomes ;
- l'échelle de l'habitat : cartographie à base de moyens acoustiques et utilisation de photographies aériennes pour la mesure du recouvrement.

Les deux approches couramment utilisées comprennent donc des indices regroupés sous les noms d'indicateurs biotiques et d'indicateurs paysagers (ou surfacique). A travers ces différentes échelles de suivi de l'herbier, une multitude de paramètres sont mesurés et des

indices sont calculés, nécessitant les uns comme les autres des efforts importants pour l'échantillonnage sur le terrain et en analyses.

4.1 Indicateurs biotiques de suivi des écosystèmes marins en Méditerranée

Plusieurs indices biotiques ont été proposés pour évaluer la qualité écologique des eaux côtières à l'aide de *P. oceanica* : le « *P. oceanica* Multivariate Index » (POMI, Romero et al., 2007), the « Biotic indice based on *P. oceanica* » (BiPo, Lopez y Royo et al., 2010), le “*P. oceanica* Rapid Easy Index” (PREI, Gobert et al., 2009) ou le “PosWare” (souvent cité comme PoSte dans les publications) (Buia et al., 2004) et le “Valencian CS” (Fernandez-Torquemada et al., 2008). Un autre indice basé sur *P. oceanica* mesure l'intégrité écologique de l'habitat (i.e. la structure de l'écosystème ou fonctionnalité) : l' « Ecosystem-Based Quality Index » (EBQI, Personnic et al., 2014). La plupart des indices biotiques de *P. oceanica* sont conformes à la DCE, c'est-à-dire qu'ils répondent à un ensemble de critères requis, notamment (i) l'expression de l'état écologique, appelé « Ecological Quality Ratio » (EQR), sous la forme d'une valeur numérique comprise entre 0 et 1 (*Tableau 1*), (ii) l'existence d'une relation significative entre l'EQR et les pressions anthropiques, et (iii) l'utilisation d'une échelle commune de cinq classes d'état écologique : Élevé, Bon, Modéré, Pauvre et Mauvais. Ces différents indices sont calculés sur la base de plusieurs paramètres mesurés *in situ* (*Tableau 2*), comme : la densité de faisceaux, la charge épiphytaire, la longueur et largeur des feuilles, la surface foliaire, le « Leaf area index », et le déchaussement des rhizomes.

Tableau 1 : Limites des différentes classes pour chaque indice.
EQR (Ecological Quality Ratio), ESC (Ecological Status Class)

EQR	ESC	Colour Code
1 - 0.075	High	Blue
0.774 - 0.550	Good	Green
0.549 - 0.325	Moderate	Yellow
0.324 - 0.100	Poor	Orange
< 0.100	Bad	Red

Tableau 2 : Différents paramètres (« Metric ») utilisés pour calculer les indices (POMI, Valencian CS, PREI et POMI) évaluant la qualité des eaux côtières grâce à la posidonie. De [Gerakaris et al. \(2017\)](#)

Biotic Level	Metric	POMI	Valencian CS	PREI	BiPo
Community	Herbivore pressure (%)		+		
	Epiphytic biomass (mg/cm ²)		+		
	Epiphytic/Leave Biomass (E/L)			+	
	N content in epiphytes (% dw)	+			
Population	Type of lower limit			+	+
	Depth lower limit (m)			+	+
	Meadow cover (%)	+	+		
	Dead matte cover (%)		+		
Individual	Shoot density (shoots/m ²)	+	+	+	+
	Plagiotropic rhizomes (%)	+	+		
	Rhizome baring/burial (cm)		+		
	Shoot leaf surface (cm ² /shoot)	+	+	+	
Physiological - Biochemical	Shoot length (mm/shoot)				+
	Leaf necrosis (% leaves/shoot)	+	+		
	N content in rhizomes (% dw)	+			
	P content in rhizomes (% dw)	+			
	Total n-s carbohydrates (% dw)	+			
	$\delta^{15}\text{N}$ ratio in rhizomes (‰)	+			
	$\delta^{34}\text{S}$ ratio in rhizomes (‰)	+			
	Cu content in rhizomes ($\mu\text{g/g}$)	+			
	Pb content in rhizomes ($\mu\text{g/g}$)	+			
	Zn content in rhizomes ($\mu\text{g/g}$)	+			

4.2 Les indices surfaciques ou paysagers (composition et configuration spatiale)

- L'écologie du paysage

Le paysage est défini en écologie comme le niveau d'organisation supérieur à celui de l'écosystème, composé d'écosystèmes en interaction ([Fahrig et al., 2011](#)). L'écologie du paysage quant à elle est une discipline qui reconnaît que les unités écologiques sont disposées dans l'espace en réponse à des gradients environnementaux, aux interactions biotiques et aux activités humaines. L'arrangement spatial, à son tour, influence de nombreux processus écologiques, tels que les mouvements des organismes, la propagation des perturbations naturelles et anthropiques, et le mouvement de la matière ou de l'énergie. L'écologie du paysage met l'accent sur trois caractéristiques du paysage ([Forman and Gordon, 1986](#)) à savoir :

- La structure : les relations spatiales entre les écosystèmes ou les éléments distinctifs.
- La fonction : les interactions entre les entités spatiales.
- Le changement : l'altération dans la structure et la fonction de la mosaïque écologique au fil du temps.

En écologie du paysage l'activité humaine est le principal facteur qui détermine l'évolution des paysages. Le paysage est organisé de façon que plusieurs écosystèmes sont en interaction.

Les différents modèles de représentation du paysage (habitat-matrice, ou paysage en mosaïque) et l'application des théories de l'écologie du paysage (ex. théorie de la hiérarchie) en milieu terrestre comme marin a permis d'étudier l'organisation ou l'arrangement spatial des écosystèmes terrestres ou marins (*Figure 9*) sur des aspects de composition (pourcentage de recouvrement de l'habitat d'intérêt sur une échelle et types d'occupation du sol, nombres de patchs) ou de configuration (taille, disposition, distance ou encore la forme géométrique des patchs de l'habitat d'intérêt à une échelle). Ce niveau d'organisation spatiale à l'échelle du paysage est caractérisé par une hétérogénéité et une dynamique définie par des perturbations comme les activités humaines d'après ce que stipule la théorie de la hiérarchie (O'Neill et al., 1986; Allen and Starr, 2017). Cette théorie principale en écologie du paysage met également l'accent sur le fait que c'est l'intensité et la vitesse des perturbations qui définissent les niveaux d'organisation spatiale à l'échelle du paysage.

Il est donc possible d'utiliser des indices paysagers (descripteurs numériques) qui caractérisent la composition et la configuration des habitats d'intérêt (ex : les forêts, les prairies terrestres, les paysages d'herbiers formés par *P. oceanica*) à l'échelle du paysage pour évaluer leurs états de conservation suite aux perturbations induites par l'activité humaine.

D'autres théorie comme par exemple la théorie de l'information a inspiré plusieurs indices paysagers comme l'indice de contagion (Riitters et al., 1996) ou encore l'indice de cohésion des patchs (Schumaker, 1996). La théorie des graphes provenant des mathématiques à elle aussi permis de proposer d'autres alternatives pour approfondir l'étude de la connectivité des paysages et de détecter des niveaux critique de fragmentation élevée à l'échelle d'un paysage (Keitt et al., 1997).

- Le développement des indices paysagers

Aussi paradoxal que cela peut-être, le développement des indices paysagers a commencé bien avant que l'écologie du paysage ne devienne une science entière et complètement reconnue en Amérique du Nord (Frazier and Kedron, 2017). A la suite des travaux de Panton en 1976 sur le développement de l'indice de diversité qui est reconnu comme un des premiers indices du paysage (Patton et al., 2007), il y a eu un engouement qui va entraîner un développement supplémentaire d'indices paysagers. En 1988, O'Neill et al. (1988) publie leur article dans lequel ils développent des nouveaux indices paysagers basés sur la théorie de la hiérarchie et de la dimension fractale et qui reste à ce jour comme un des articles les plus cités de la revue

« *Landscape Ecology* » (Frazier and Kedron, 2017). Les travaux ultérieurs dans le domaine amèneront aux développement de nouveaux indices pour mieux comprendre et mesurer l'hétérogénéité spatiale, à savoir l'indice de cohésion (Schumaker, 1996), l'indice de fragmentation (Jaeger, 2000) d'agrégation (He et al., 2000). McGarigal (1994) fut le premier à mettre en place la liste la plus exhaustive des indices paysagers pouvant servir à évaluer et caractériser l'état de conservation des écosystèmes terrestres et principalement des forêts.

Les écosystèmes d'herbiers marins couvrent de vastes échelles spatiales et se caractérisent par un continuum allant des parcelles fragmentées aux prairies continues. *P. oceanica* est une espèce modèle pour l'étude des herbiers marins car elle est commune en Méditerranée et joue un rôle écologique et économique important (voir précédemment et l'introduction du livre, (Ruiz et al., 2009a; Vassallo et al., 2013)). Généralement denses et continues dans la zone côtière de la surface à 45 m de profondeur (Molinier and Picard, 1954), ces prairies sont néanmoins sujettes au déclin causé par les phénomènes naturels (forts courants marins, tempête) et les activités humaines (développement côtier, pollution, ancrage) (Boudouresque et al., 2012). Afin d'évaluer le rôle joué par l'hétérogénéité des prairies sous-marines sur la structure des écosystèmes, leur fonctionnement et possiblement sur leur état de conservation, ou, au contraire, de dégradation (Simoniello et al., 2006; Sundell-Turner and Rodewald, 2008), une approche paysagère peut être utilisée (Robbins and Bell, 1994). Ardizzone et al. (2006) ont été les premiers à utiliser une approche paysagère pour évaluer sur une large échelle et une longue période, la régression des herbiers marins de *P. oceanica*. En ce qui concerne les indices paysagers, des études comme (Sleeman et al., 2005; Pittman et al., 2011; Abadie et al., 2015; Pittman, 2017; Young et al., 2018) ont montré leur efficacité pour évaluer et suivre l'état de conservation des paysages de prairies formées par les herbiers marins et à comprendre la relation entre les modèles spatiaux et les processus écologiques ainsi que les activités humaines à diverses échelles spatiales et temporelles (Hinchey et al., 2008; Li and Mander, 2009).

Les indices sélectionnés pour ces études doivent cependant respecter 7 critères définis par (Jaeger, 2000; McGarigal et al., 2002) et essentiel aussi bien en milieu terrestre que marin (McGarigal et al., 2002; Opdam et al., 2003; Rutledge, 2003; Sleeman et al., 2005; Cushman et al., 2008; Wang et al., 2014) que nous avons respectés dans le choix des indices paysagers utilisés au cours des travaux de cette thèse à savoir :

- (1) être définis à un niveau de classe ou d'habitat (ex : herbier de posidonie ou sable),
- (2) se rapporter spécifiquement aux phases et processus de fragmentation (ex : perforation, incision, dissection, dissipation, retrait et attrition),

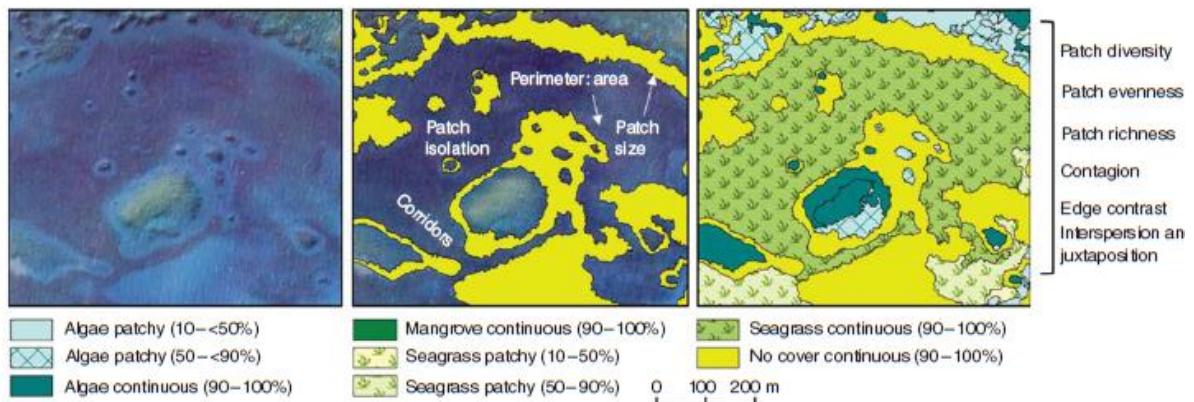


Figure 9 : Cartes à mosaïque de points ou à gradient continu.

Exemples de la manière dont les paysages marins peuvent être représentés sous forme de gradients continus (images en 2D et 3D) (à gauche) et de mosaïques de parcelles (cartes catégorielles en 2D) décrivant des habitats individuels (au milieu) ou une mosaïque entière d'habitats (à droite).

- (3) être relativement insensibles aux problèmes de mise à l'échelle tels que le grain et l'étendue de la carte (afin que les paysages soient comparables quelle que soit l'échelle),
- (4) avoir une faible corrélation avec d'autres indices lorsqu'ils sont utilisés ensemble (pour éviter des mesures répétées),
- (5) avoir une relation avec les processus écologiques pertinents pour l'organisme d'intérêt (c.-à-d. être facilement interprétés dans un contexte écologique),
- (6) être sensibles aux propriétés structurelles importantes telles que les niveaux d'agrégation, de dispersion et d'inégalité,
- (7) pouvoir être calculés dans un format de données raster compatible avec les données de télédétection (pour minimiser les erreurs associées à la conversion de données de systèmes d'information géographique (SIG)).

S'il existe une multitude d'indice paysagers, c'est l'objectif de l'étude et la question à laquelle on cherche à répondre qui doivent guider le choix des indices à utiliser. Ainsi il faut se méfier de tout ce qui peut être calculé, et se contenter de ce qui est utile pour l'étude, qui est simple, qui a du sens et qui est facile à comprendre ou à interpréter ([Gustafson, 2019](#)).

5. Cadre réglementaire de la surveillance du milieu marin

5.1 Contexte environnemental et Directive Cadre Eau (DCE)

La France a eu pour objectif dès les années 50 d'assurer et de protéger la bonne qualité des eaux. Cela s'est manifesté au niveau local par des actions de dépollution de la qualité des eaux de surface ([Vandenbergh, 2010](#)). Le principal secteur abordé pendant les premières années était celui de l'eau potable (Loi 64-1245 du 16 décembre 1964 relative au régime et à la répartition des eaux et à la lutte contre leur pollution). Avec le temps, un intérêt grandissant s'est porté sur la protection des aquifères à travers plusieurs initiatives comme la convention de Barcelone relative à la conservation de la Méditerranée, signée en 1976, ou encore la Convention de Paris pour la prévention de la pollution marine d'origine tellurique, entrée en vigueur en 1978.

L'Union Européenne a instauré en 2000 la Directive Cadre sur l'Eau (2000/60/CE, DCE), qui vise à définir une politique commune quant à la gestion de l'eau, en se basant sur le fait que « Les ressources en eau de surface ou souterraines, indispensables à la vie, doivent être protégées ». Trois objectifs principaux ont été définis à savoir : (1) Atteindre le bon état des eaux à l'horizon 2015 ; (2) Réduire progressivement les rejets, émissions, et pertes pour les substances classées prioritaires ; (3) La suppression des rejets de substances prioritaires dangereuses avant 2021. De manière plus générale cette directive incite à la création de plans de gestion intégrant des actions (i.e. le programme de mesures de la DCE) devant aboutir au bon état de l'eau (à la fois douce, souterraine, lagunaire et côtière). L'objectif principal est l'utilisation durable des ressources en eau. La DCE impose un objectif et une méthodologie commune, mais il revient à chaque état membre de définir ses propres objectifs et moyens d'action.

Le bassin Rhône Méditerranée Corse est l'un des six bassins hydrographiques de France métropole. Ses masses d'eau côtière, découpées à partir de leurs caractéristiques hydrodynamiques et sédimentologiques, bordent tout le littoral méditerranéen français. Depuis la loi sur l'eau de 1992 (loi n° 92-3 du 3 janvier 1992 sur l'eau) chaque bassin hydrographique français est géré selon un Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux (SDAGE) sur 6 ans. Depuis 2000, ils se doivent d'intégrer les objectifs de la DCE. L'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse (RMC) est le principal organisme en charge de la surveillance du milieu marin en Méditerranée française ([Deter, 2017](#)) (*Figure 10*).

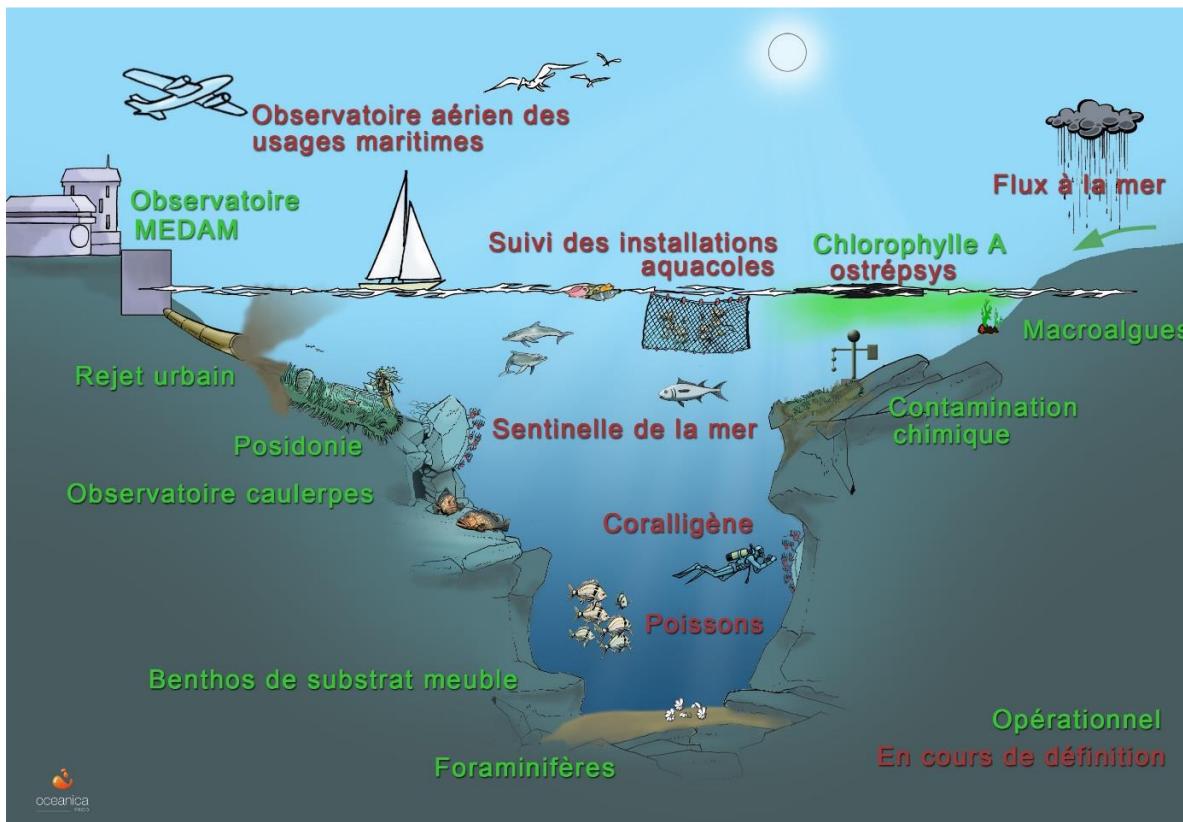


Figure 10 : Coordination de la surveillance du milieu marin en Méditerranée française par l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse (Source : Agence de l'eau RMC)

L’application de la DCE induit la mise en œuvre d’autres directives, de manière à gérer plus spécifiquement chaque secteur lié à l’eau. C’est dans ce cadre que paraît en juin 2008 la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (2008/56/CE, DCSMM) qui établit un cadre et des objectifs communs pour la protection et la conservation de l’environnement marin en Europe d’ici à 2020. L’objectif majeur est défini comme la lutte contre les « nombreuses menaces qui pèsent sur le milieu marin, tels que l’appauvrissement ou la dégradation de la diversité biologique et les modifications de sa structure, la disparition des habitats, la contamination par les substances dangereuses et les substances nutritives, et les répercussions du changement climatique ». La mise en œuvre concrète de cette directive pour la France nait en 2009 sous la forme du Plan d’Action pour le Milieu Marin (PAMM) géré par les préfets maritimes des quatre régions (Manche-Mer du Nord, mer Celtique, Golfe de Gascogne et mer Méditerranée occidentale) (Deter, 2017).

5.2 Pour un bon état écologique du milieu marin

Le PAMM détaille les caractéristiques d'un bon état écologique pour chaque région et les actions à mettre en œuvre pour l'atteindre. Le Bon Etat Ecologique (BEE) est atteint lorsque « les masses d'eaux conservent la diversité écologique et le dynamisme d'océans et de mers qui soient propres, en bon état sanitaire et productifs et que l'utilisation du milieu marin soit durable, sauvegardant ainsi le potentiel de celui-ci aux fins des utilisations et activités des générations actuelles et à venir » (arrêté du 17/12/2012, conformément à l'article R. 219-6 du code de l'environnement).

Le programme de surveillance, 4^{ème} quatrième élément du PAMM, décrit l'ensemble des dispositifs de suivi à mettre en œuvre. Son élaboration est sous la responsabilité des préfets coordonnateurs de la région sous-marine (dans le cas de la région marine Méditerranée il s'agit du préfet de la région Provence Alpes Côte d'Azur (PACA) et du préfet maritime de Méditerranée). Le programme de surveillance doit permettre de déterminer si le programme de mesures répond aux objectifs environnementaux du BEE. Pour cela, des réseaux de surveillance liés à 13 programmes de surveillance thématiques sont mis en place ([Deter, 2017](#)) (*Figure 11*). Ces réseaux permettent de récolter des données relatives aux 11 descripteurs de l'état écologique et ainsi de caractériser l'état écologique global d'un site. A plus long terme, les réseaux de surveillance ont pour but d'accroître les connaissances concernant les écosystèmes marins.

La France a choisi de mettre en œuvre le programme de surveillance selon une approche systémique. Cette stratégie de surveillance prend en compte :

- l'approche spatiale : zone d'étude, couverture géographique d'un descripteur ;
- l'approche temporelle : période d'acquisition des données ;
- le lien état/pression : concordance avec les mesures prises en termes de gestion ;
- l'organisation matérielle et la capacité à faire : utilisation d'opérateurs pérennes et facilement mobilisables, émergence de nouveaux acteurs.

Les données obtenues grâce aux réseaux de surveillance doivent ensuite être mutualisées et comparées. Pour cela, les données obtenues pour chaque élément de qualité sont comparées aux valeurs de référence pour cette région. Le rapport entre les deux définit le « Ratio de Qualité

Ecologique » (RQE) compris entre 0 (mauvais état) et 1 (très bon état) (Deter, 2017)

Descripteurs du BEE	Programmes de surveillance thématiques	Réseaux de surveillance associés
1 Diversité biologique	Oiseaux	MEDOBS, SAMM, OBSMER,...
4 Réseau trophique marin	Mammifères & tortues	MEDOBS, REPCET, OBSMER,...
6 Intégrité des fonds marins	Poissons et céphalopodes Habitats pélagiques Habitats benthiques et fonds marins	RECOR, RESPIRE, VIDEOBIOMER,... SOMLIT, PALAGOS, RESOMAR... CARLIT, TEMPO, RECOR, Surfstat, RESOMAR...
2 Espèces non indigènes	Espèces non indigènes	REPAMO, MEDOBS-SUB,...
3 Espèces exploitées	Espèces commerciales	Pêcheurs sentinelles, PELMED, SIH, SIPA...
5 Eutrophisation	Eutrophisation	MEDFLUX, BD Hydro,...
7 Conditions hydrographiques	Changement hydrographiques	CANDHIS, MARCATOR, REPHY,...
8 Contaminants	Contaminants	CONTAMED, RINBIO, REMTOX...
9 Questions sanitaires	Questions sanitaires	REPHY, PSPC, REMI,...
10 Déchets marins	Déchets marins	CONTAMED, RINBIO, REMTOX...
11 Energie marine	Bruit des installations	MEDOBS, SURPECHE,...

Figure 11 : Les 11 descripteurs du BEE et les différents programmes et réseaux de surveillance qui leurs sont associés (d'après (Deter, 2017)).

6. Problématique et objectifs de la thèse

Les changements globaux, en grande partie induits par les activités humaines, affectent négativement l'ensemble de la vie sur terre et en mer. Le rythme des extinctions dans le règne animal comme végétal est déjà très inquiétant, pourtant les différents scénarios climatiques ne présagent pas d'amélioration, mais bien une aggravation de la situation actuelle.

La réponse des écosystèmes marins aux changements globaux a longtemps été relativement peu étudiée en raison de l'absence de données historiques et de la difficulté d'acquérir des données dans ces écosystèmes. Les avancées technologiques et les recherches de ces dernières décennies ont mis en lumière l'ampleur de la catastrophe dans le milieu marin avec des intensités de pressions humaines très fortes, en particulier près des côtes. La Méditerranée, en raison de sa localisation géographique, est soumise à de multiples pressions anthropiques, au point d'être considérée comme un parfait modèle d'étude des changements globaux ([Garrett, 1994](#)). D'autre part, la Méditerranée est un hotspot important de biodiversité, marqué par un fort taux d'espèces endémiques.

P. oceanica, une des espèces endémiques de Méditerranée, a une grande importante écologique et économique. Elle est pourtant soumise à des pressions anthropiques qui ont fortement dégradé son statut de conservation et réduit son étendue spatiale. Si l'impact direct des activités humaines est clairement pointé du doigt comme facteur principal du déclin de *P. oceanica*, l'importance des facteurs naturels et l'effet indirect des activités humaines doivent aussi être pris en compte pour comprendre plus précisément comment *P. oceanica* réagit face à ces pressions. Par ailleurs, il reste des zones où la tendance (déclin, stabilité, progression) n'a encore jamais été estimée, comme la région Occitanie. La conséquence de la dégradation d'un écosystème clé comme *P. oceanica* et le lien avec les invasions biologique restent aussi mal compris alors qu'il a été montré que l'ensemble de la Méditerrané ainsi que l'herbier de *P. oceanica* sont respectivement une mer et un écosystémiques fortement impacté par cette menace. La capacité de *P. oceanica* à répondre rapidement au moindre changement de condition environnementale a fait d'elle une espèce sentinelle, utilisée comme bio indicateur dans le suivi de la qualité des masses d'eau côtières ([Borja et al., 2012](#)). C'est pour cette raison qu'une multitude d'indicateurs biotiques et paysagers basés sur *P. oceanica* ont été développés dans le cadre de divers projets de suivi et d'évaluation de la qualité écologique des eaux marines, même si la question de la cohérence entre ces indices est toujours posée.

Le principal objectif de ce projet de thèse est l'amélioration des réseaux de surveillance et de gestion basés sur des écosystèmes endémiques sentinelles comme *P. oceanica*. Cela implique

d'évaluer et de prédire l'état des herbiers de *P. oceanica* grâce à de nouvelles approches méthodologiques pour mieux comprendre l'influence relative des pressions anthropiques côtières et de l'environnement sur son état de conservation en Méditerranée française. De façon plus spécifique, les objectifs visés au cours de cette thèse s'inscrivent pour certains dans les objectifs plus généraux de divers projets de suivi de l'herbier de *P. oceanica* en Méditerranée française qui sont portés par l'entreprise Andromède océanologie (www.andromede-ocean.com):

- IMPACT, pour la modélisation des différentes pressions anthropiques qui affectent les côtes et impactent entre autres *P. oceanica* (https://medtrix.fr/portfolio_page/impact/)
- TEMPO, réseau de surveillance biologique des herbiers de posidonie(https://medtrix.fr/portfolio_page/tempo/)
- SURFSTAT, réseau d'analyse surfacique des habitats marins (https://medtrix.fr/portfolio_page/surfstat/)

Les données et résultats de ces différents projets sont consultables sur la plateforme cartographique Medtrix : <https://plateforme.medtrix.fr> (accès après inscription gratuite).

Cette thèse vise à apporter des réponses des scientifiques sur *P. oceanica* dans le cadre de son suivi en contexte de changements globaux. Cette thèse s'appuie donc sur les données issues de ces différents projets ainsi que sur les données cartographiques de biocénoses marines du programme DONIA expert (https://medtrix.fr/portfolio_page/donia-expert/) également porté par Andromède océanologie. Les travaux réalisés durant cette thèse de doctorat ont été effectués dans l'optique de répondre aux questions suivantes :

- 1) Quelle est la relation entre l'état de conservation des herbiers de *P. oceanica* et trois composantes des changements globaux à savoir : le changement climatique, les activités humaines et les invasions biologiques ?**
- 2) Comment utiliser une approche multidisciplinaire pour évaluer les changements de distribution de *P. oceanica* en région Occitanie depuis l'artificialisation de sa côte ?**
- 3) Quels liens y-a-t-il entre les différents indicateurs biotiques et paysagers basés sur *P. oceanica* ?**

Ce présent manuscrit de thèse s'articule en différentes parties autour de ces trois interrogations (*Figure 12*). Dans la première partie du document, j'ai posé le contexte dont découle ce projet de thèse. Dans une seconde partie, je reviendrai sur l'origine des données utilisées, leur méthode d'acquisition et les principes de calcul des indices paysagers et de leur applicabilité dans le

domaine marin. Ensuite la partie résultats compile l'analyse des résultats de l'ensemble des travaux sous forme de quatre chapitres correspondants à quatre articles scientifiques publiés ou en révision :

- **Chapitre 1** : Une double méthodologie de témoignages et de photographies aériennes pour creuser dans le passé
- **Chapitre 2** : Une approche hiérarchique basée sur l'échelle pour déduire la qualité écologique d'un écosystème marin à partir de sa composition et de sa configuration spatiale
- **Chapitre 3** : Identification des zones de conservation clés de *P. oceanica* en Méditerranée française
- **Chapitre 4** : L'état de conservation de *P. oceanica* influence le succès d'invasion des algues marines envahissantes

Une dernière partie fait ensuite la synthèse de l'ensemble de ces résultats et discute de ce qu'ils apportent à l'état des connaissances et à la conservation tout en abordant les forces et faiblesses du travail. Enfin, cette thèse/ce document finit par les perspectives de recherche qui découlent de ces travaux.

1. INTRODUCTION GÉNÉRALE

- Contexte du projet de thèse
 - Problématique
 - Objectifs

2. DONNÉES ET MÉTHODOLOGIE

- Source des données
- Principe méthodologique

3. RÉSULTATS

(Présentation sous formes de 4 chapitres qui sont des articles)

Estimation et caractérisation du déclin de *P. oceanica* en Occitanie

Liens entre indicateurs de suivi basé sur *P. oceanica*

Zone clé de conservation de *P. oceanica*

Statut de conservation de *P. oceanica* et espèces exotiques envahissantes

4. DISCUSSION GÉNÉRALE

- Retour sur les résultats obtenus
- Implications en matière de surveillance et gestion
 - Perspectives de recherche

5. CONCLUSION GÉNÉRALE

- Apport final de cette thèse en recherche et conservation des herbiers de *P. oceanica*

Figure 12 : Schéma de structuration du rapport de thèse

II. DONNEES ET METHODOLOGIE

1. Données de distribution des biocénoses marines (projet DONIA expert)

Les données de distribution de *P. oceanica* proviennent de la carte des biocénoses côtières de Méditerranée française publiée en 2014 (Andromède Océanologie) et disponible sur la plateforme MEDTRIX (www.medtrix.fr) au sein du projet DONIA expert. Cette carte est basée sur la synthèse et l'homogénéisation des informations présentes dans la bibliographie et complétée par de la collecte de données (analyses d'images aériennes, acquisitions par sonar et sondeur multifaisceaux) lors de différents programmes de cartographie. Ces informations sont ensuite vérifiées de visu lors de plongées tractées et/ou ponctuelles sur des points de vérité-terrain. Lors de ces transects de plongée, d'autres informations géoréférencées sont notées en parallèle comme la présence/absence d'espèces exotiques envahissantes (*Caulerpa taxifolia* (M. Vahl) C. Agardh, 1817 et *Caulerpa cylindracea*, Sonder, 1845) qui sont les espèces d'algues les plus invasives de la Méditerranée avec des conséquences importantes sur les herbiers de *P. oceanica*.

Ainsi, une couche cartographique, d'une résolution égale à 10 m, identifie 11 habitats différents, dont les herbiers de *P. oceanica* et les surfaces de matte morte (qui persiste au fond parfois pendant des siècles après la mort de la posidonie). Chacun des pixels de cette carte renseigne sur l'habitat majoritaire retrouvé sur celui-ci (*Figure 13*).

2. Données de facteurs environnementaux

Sensible aux pressions anthropiques, la distribution des herbiers de *P. oceanica* est aussi influencée par les variables environnementales qui se doivent donc d'être prise en compte. Les variables environnementales utilisées dans le cadre de ce projet de thèse regroupent la bathymétrie, acquise à l'aide d'un sondeur multifaisceaux par Andromède océanologie lors des programmes de cartographie pour préciser celle du SHOM (pixel de 1 m au lieu de pixel de 25 m), mais aussi la salinité de l'eau de mer de surface, la température de surface de la mer, la chlorophylle A et la turbidité. Ces dernières données proviennent du projet MARC « Modélisation et Analyse pour la Recherche Côtière » (disponible sur <http://marc.ifremer.fr/>).



Figure 13 : Biocénoses marines (Source : Andromède Océanologie)

3. Modélisation des différentes pressions anthropiques (projet IMPACT)

En 2015, plusieurs pressions anthropiques côtières ont été identifiées et cartographiées (pixels de 20 m de côté, une couche SIG par pression) sur les côtes méditerranéennes françaises (Holon et al., 2015), en fonction d'un modèle prenant en compte leurs points sources, la distance à ces points et la bathymétrie. Seules les pressions sur lesquelles les décisionnaires locaux peuvent influer sont prises en compte sur cette carte, soit : 1) l'artificialisation du linéaire côtier (ports, plages artificielles, épis, polders), 2) le mouillage des navires (nombre et taille des navires durant l'été) (Figure 14), 3) l'aquaculture (surface totale des fermes aquacoles), 4) les rejets urbains (capacité et rejets des infrastructures d'épurations), 5) urbanisation (Les zones urbaines), 6) l'agriculture (surface des terres agricoles), 7) l'érosion côtière (surface de zones érodées), 8) la population côtière (nombre et densité des habitants résidant sur la côte), et 9) la pêche récréative et artisanale (surface des zones de pêche traditionnelles et récréatives).

Ces pressions, qui ont été modélisées par Florian Holan au cours de sa thèse ([Holon, 2015](#)) ont été mises à jour en 2019, avec la modélisation de nouvelles pressions comme le tourisme ou encore le transport maritime ([Andromède Oceanologie, 2018](#)) dans le cadre du projet IMPACT développé par Andromède Océanologie (données disponibles sur Medtrix).

Les données concernant l'origine et l'intensité de ces pressions sont disponibles dans des bases de données publiées : MEDAM, CORINE land cover, INSEE, MEDOBS mais ont également été fournies par l'Agence de l'Eau RMC et Ifremer complétées par une analyse des images satellites et aériennes et de données non publiées (Andromède Océanologie). Les modèles de l'étendue spatiale des pressions ont été construits à l'aide d'ArcGIS 10 (ESRI) avec une matrice de distance de 20 m. La modélisation de chaque pression s'est faite en appliquant une courbe de pression (type $y=ae^{-bx}$) en considérant la distance à la source avec une forme exponentielle négative comprise entre 100 % (origine) et 0 % (plus d'impact existant) ([Annexe A](#)). Cette approche de modélisation est inspirée de ce qui a été fait par ([Halpern et al., 2008, 2015](#)), qui a modélisé l'impact des pressions anthropiques cumulées sur les écosystèmes marins dans tous les océans dans des cellules de 1°.

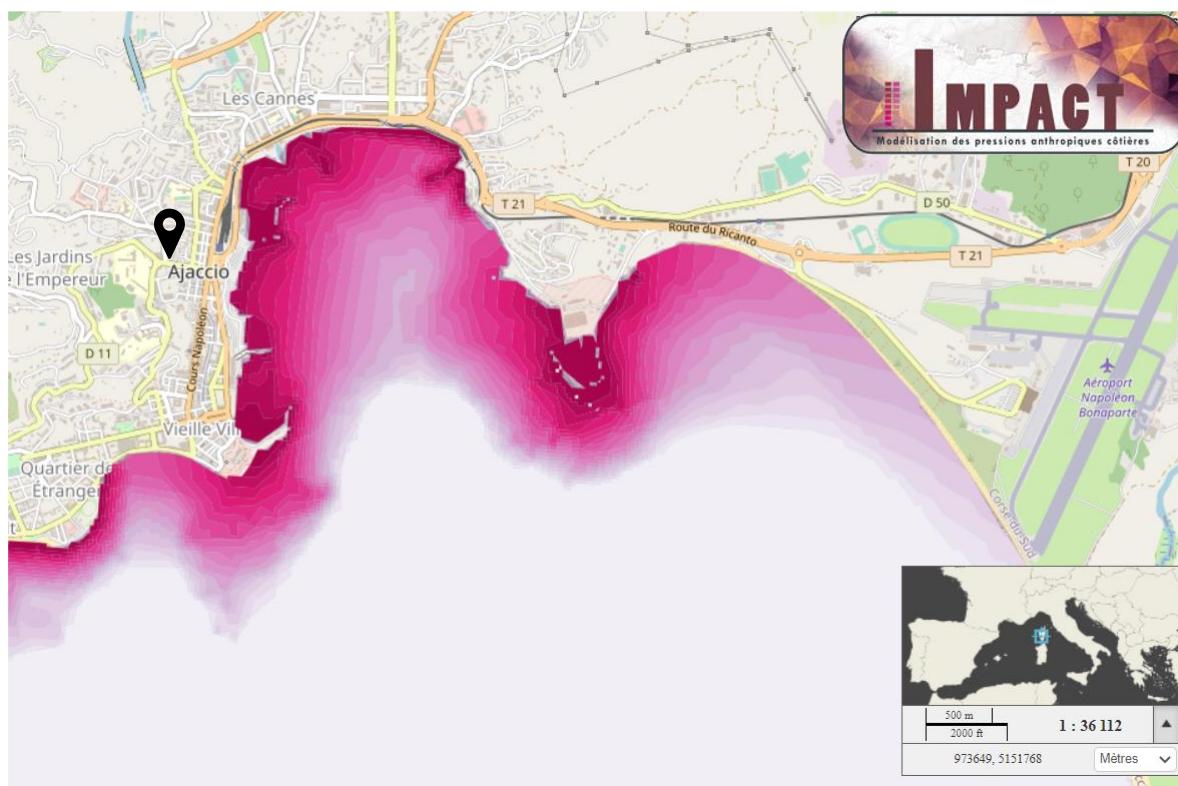


Figure 14 : Pressions du mouillage des grandes plaisances dans la baie d'Ajaccio (Corse).
Plus la couleur est foncée et plus l'intensité de la pression est forte. (*Source : Andromède Océanologie*)

4. L'estimation des indices biotiques basés sur *P. oceanica* (projet TEMPO)

Les données utilisées dans le cadre de ce projet de thèse proviennent des travaux de terrain réalisés par l'entreprise d'Andromède Océanologie pour le suivi de l'état de santé des herbiers à *P. oceanica* en plongée sous-marine.

Plusieurs mesures et descriptions sont réalisées sur les herbiers à deux endroits (deux sites) stratégiques de l'herbier de *P. oceanica* à savoir : la limite inférieure (LI) c'est-à-dire la profondeur maximale atteinte par l'herbier, et la profondeur intermédiaire (PI), c'est-à-dire – 15 m. Chaque site à la PI est situé dans l'alignement du site en LI correspondant car le calcul de certains indicateurs intègre des données recueillies en LI de l'herbier de *P. oceanica*. Au total, 47 sites sont suivis depuis 2014 dans le cadre du réseau de surveillance biologique TEMPO (voir fig. 15) avec un tiers des sites suivis chaque année, soit l'intégralité des sites suivis tous les trois ans.

→ Mesure en limite inférieure (LI)

En limite inférieure, les informations et mesures suivantes sont relevées :

- i) Les informations générales du site : date d'acquisition des données, la température de l'eau, la visibilité, la nature du fond, les coordonnées GPS du site et les pressions observées (perturbations physiques, biologiques, pollutions).
- ii) Une cartographie fine (ordre du cm) de la LI de *P. oceanica* sur une centaine de m², avec la méthode de télémétrie acoustique, basée sur le principe d'interférométrie acoustique 3D ([Descamp et al., 2011](#)).
- iii) Des mesures de vitalité en LI de *P. oceanica* : (1) type de la limite inférieure, selon la classification de Meinesz et Laurent (1978): progressive, franche, régressive ou clairsemée; (2) la profondeur de la LI ; (3) densité de faisceaux (nombre de faisceaux/m²), estimée dans 30 quadrats de 20x20cm disposés aléatoirement dans l'herbier de *P. oceanica* ([Pergent-Martini and Pergent, 1996](#); [Charbonnel et al., 2000](#)); et (4) déchaussement des rhizomes, évalué à partir de dix mesures (x3 réplicas) effectuées au sein des quadrats. Une échelle d'évaluation (faible, moyen, important) est suivie. L'ensemble de ces paramètres de vitalité permet le calcul d'un **EQR** (Ecological Quality Ratio) et la détermination du statut écologique de chaque site en LI : 'Mauvais' (EQR=0-0.1), 'Médiocre' (>0.1-0.325), 'Moyen' (>0.325-0.55), 'Bon' (>0.55-0.775) et 'Très bon' (>0.775-1).

→ Profondeur intermédiaire (PI)

Les indices biotiques calculés sur *P. oceanica* à la PI sont le PREI, BiPo et l'EBQI ([Figure 15 et 16](#)), utilisés pour estimer la qualité des masses d'eau côtières ou pour l'EBQI, l'état de conservation de l'écosystème « herbier de posidonie ».

- Le **PREI** (*Posidonia oceanica* Rapid Easy Index ; [Gobert et al., 2009](#)).

Il est défini comme indice de référence pour les masses d'eau côtières de Méditerranée dans l'arrêté du 25 janvier 2010 relatif aux méthodes et critères d'évaluation de l'état écologique, de l'état chimique et du potentiel écologique des eaux de surface. Les paramètres mesurés pour chaque site sont : (1) profondeur (m) et (2) type de limite inférieure ; (3) densité de faisceaux (nb de faisceaux/m²) (PI) estimée dans 20 quadrats de 40 x 40 cm (Fig.11) ; (4) surface foliaire (cm²/faisceau) (PI) et (5) charge épiphytaire (PI) : calculée sur 20 faisceaux orthotropes de *P. oceanica* prélevés aléatoirement. Le protocole PREI permet de calculer un indice de qualité écologique **EQR** (Ecological Quality Ratio) basé sur ces cinq paramètres. (La méthodologie complète est détaillée en Annexe B).

- Le **BiPo** (Biotic index based on *P. oceanica*; [Lopez y Royo et al., 2010](#))

Cet indice est calculé sur la base de quatre paramètres : (1) profondeur (m) et (2) type de limite inférieure ; (3) densité de faisceaux (nb de faisceaux/m²) (PI) ; (4) longueur moyenne des feuilles (cm) (PI) d'après 20 mesures espacées de 1 à 5 m sur l'ensemble du site (Fig.13). L'EQR pour le protocole BiPo est calculé en faisant la moyenne des quatre EQR', un EQR' par paramètre mesuré.

- L'**EBQI** (Ecosystem-Based Quality Index ; [Personnic et al., 2014](#))

Ce dernier permet d'évaluer de façon globale la qualité de l'herbier ainsi que son écosystème. Il est basé sur 13 compartiments marins fonctionnels (“box” ou “boîtes”) dont le protocole d'acquisition est détaillé en (Annexe C) ; accompagné du calcul de l'EBQI : (1) faisceaux et rhizomes de *P. oceanica* ; (2) feuilles de *P. oceanica* : (a) densité de faisceaux et (b) pourcentage de recouvrement ; (3) et (4) Epibiontes des feuilles ; (5) densité de *Pinna nobilis* ; (6) HOM (indicateurs haut niveau en matière organique - a) et LOM (indicateurs haut niveau en matière organique - b) ; (7) litière ; (8) holothuries ; (9) herbivores : (a) densité d'oursins et (b) indice de broutage par les saupes ; (10, 11 et 12) téléostéens³, (13) oiseaux marins et (9-12) Specific relative Diversité Index (SRDI).

Pour chacune de ces box différents paramètres sont mesurés permettant d'attribuer un statut noté entre 0 (mauvais) et 4 (très bon). Seuls les box 2, 3, 4, 5, 6, 8 et 9 sont évalués en 2017 et 2020 en raison de la durée d'acquisition des données en plongée. De plus, le compartiment ‘poissons’ (box 10-11-12 & 9-12) de l’EBQI est suivi via un autre réseau de surveillance indépendant : PISCIS (disponible sur Medtrix).



Figure 15 : Matériel de télémétrie.

Il est équipé d'une antenne pour le positionnement de la limite inférieure de l'herbier de posidonie (en haut) ; Quadrats de comptage (20 x 20cm en LI & 40 x 40cm en PI) et plongeur en cours de comptage pour l'estimation de la densité de faisceaux de posidonie à -15 mètres (en bas). (Source : Andromède Océanologie, 2014)

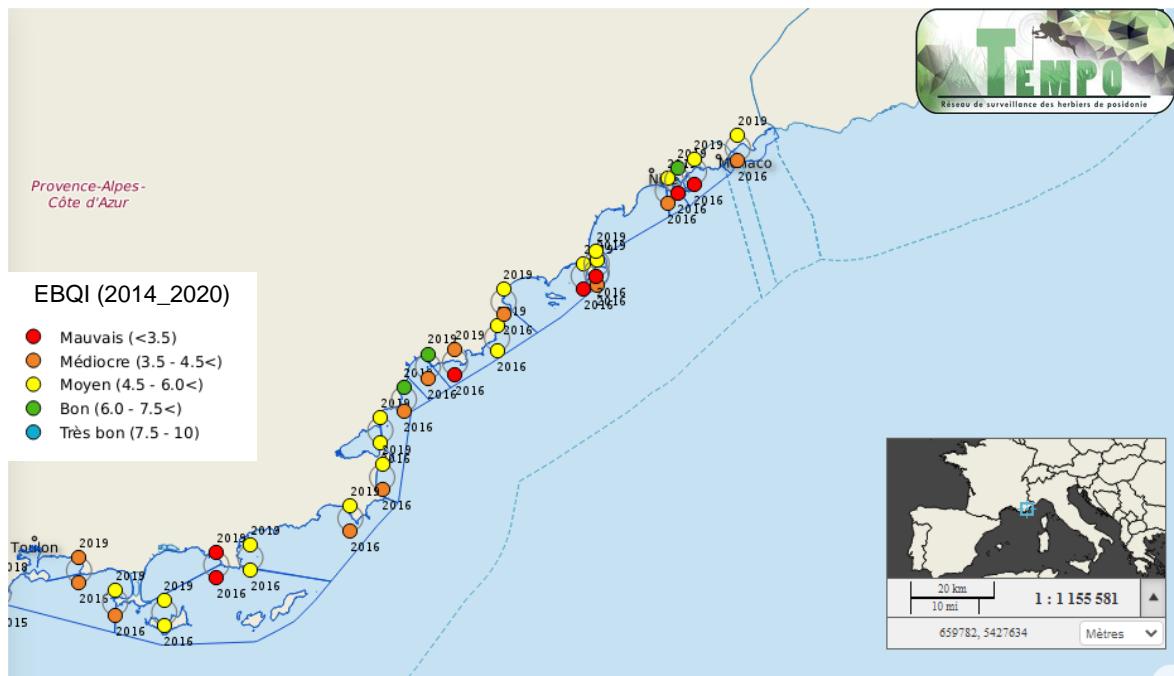


Figure 16 : Valeur EBQI sur différents sites entre 2014_2020
(Source : Andromède Océanologie)

5. Calcul des indicateurs paysagers pour les herbiers de *P. oceanica* (projet SURFSTAT)

→ Le choix de tels indices

Les **indices paysagers** sont définis comme étant des (descripteurs numériques) permettant de représenter les caractéristiques des entités paysagères à travers leur composition et leur configuration.

Les unités écologiques étant disposées dans l'espace en réponse à des gradients environnementaux, aux interactions biotiques et aux activités humaines, ces descripteurs renseignent sur la structure des écosystèmes, leur fonctionnement, leur état de conservation, ou, au contraire, de dégradation (Simoniello et al., 2006; Sundell-Turner and Rodewald, 2008).

L'utilisation de tels descripteurs pour suivre les herbiers de *P. oceanica* sur toute leur surface de recouvrement le long du littoral est donc un moyen de surveillance logiquement utilisé par Andromède Océanologie dans le cadre de son projet SURFSTAT. La cartographie des herbiers de *P. oceanica* disponible (DONIA Expert) rend cet objectif possible car les indices paysagers sont calculés sur la base des cartes de distribution de *P. oceanica*.

Les descripteurs paysagers peuvent être estimées au niveau de la tâche (patch), de la classe (= habitat = herbier à posidonie ici) et du paysage (assemblage des habitats). Au niveau de la classe et du paysage, certains descripteurs quantifient la composition du paysage, tandis que d'autres quantifient la configuration du paysage. Un des indices importants qui a été développé durant la thèse de Florian Holon (Holon, 2015) et largement utilisé est l'indice de déclin de l'herbier de *P. oceanica* qui s'inspire des travaux de (Moreno et al., 2001). L'indice de déclin (*Figure 17*) est un indice de composition en ce sens qu'il évalue le pourcentage de l'herbier vivant à une échelle donnée. Il correspond à la surface de la matte morte sur la somme de la surface de la matte morte et la surface de l'herbier de *P. oceanica*. Cet indice est donc un indice de classe, alors que dans le cadre de cette thèse de doctorat, nous avons également voulu inclure et tester à large échelle d'autres indices et notamment les indices de configuration dans l'étude des herbiers de *P. oceanica*. L'ensemble des autres indices qui seront utilisés dans cette thèse hormis l'indice de déclin sont donc des indices proposés par (McGarigal and Marks, 1995) qui peuvent être calculés avec le logiciel FRAGSTAT version 4.2 développé par le même auteur Kevin McGarigal.

Au cours de nos travaux nous avons surtout utilisé le Package SDMtools ([Vanderwal et al., 2019](#)) du logiciel R ([R Core Team, 2018](#)) qui permet aussi de calculer certains de ces indices paysagers.

Les descriptions (paramètres, formule de calcul) et les justifications relatives au choix de chaque indice seront abordées dans les différents articles où ils ont été utilisés pour éviter la redondance ici. Nous avons déjà abordé plus haut dans la section précédente les critères essentiels que doivent respecter les indices à utiliser.

→ L'importance de la notion d'échelle de calcul

En écologie spatiale, l'échelle se réfère à l'étendue spatiale des processus écologiques et à l'interprétation spatiale des données ([Dale and Fortin, 2014](#)). L'échelle est une considération critique dans toutes les études d'écologie du paysage pour plusieurs raisons :

- Lorsqu'on change d'échelle, les contrôles sur les modèles et les processus changent,
Lorsqu'une échelle change, les systèmes peuvent passer de "fermés" à "ouverts",
- Lorsqu'une échelle change, les relations statistiques peuvent changer,
- Lorsqu'on change d'échelle (et de contexte), la relation modèle-processus peut changer.

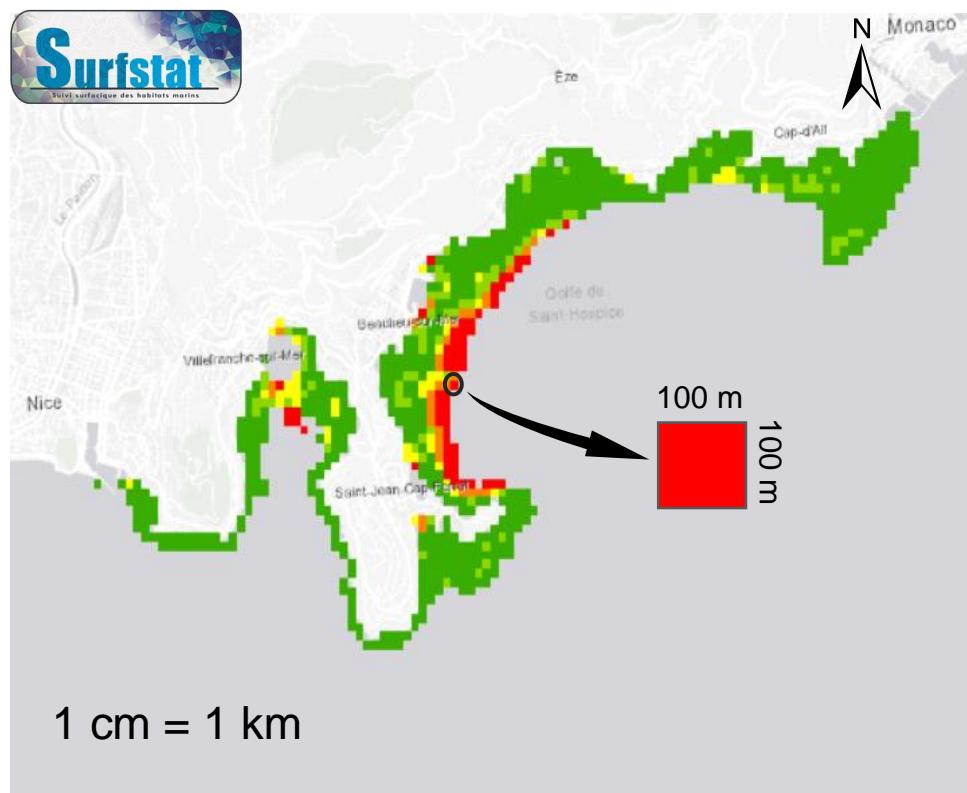


Figure 17: Représentation de l'indice de déclin entre Nice et Monaco.
Vert = moins de déclin ; et Rouge = plus de déclin. Taille des cellules = 100 x 100 m.

En fin de compte, ce qui constitue une ou plusieurs échelles appropriées dépend des questions que l'on se pose et du phénomène considéré. Il faut pour cela :

- Reconnaître la relation entre l'échelle spatiale et temporelle des phénomènes écologiques et mener des enquêtes d'échelle en conséquence,
- Adopter un cadre hiérarchique pour mettre l'accent sur l'échelle,
- Utiliser des données écologiques pour déterminer l'échelle (les échelles) fonctionnellement pertinente(s).

C'est au regard de toute ces considérations que la notion d'échelle pertinente est restée centrale au cœur de cette thèse. A travers une approche hiérarchique, nous avons testé plusieurs échelles dans nos différentes études pour rendre nos résultats les plus pertinents possibles.

III. RESULTS



III

RESULTATS / CHAPITRE 1

@Andromède Océanologie

A twofold methodology of testimonies and aerial photographs to dig in the past

Objectifs

- Evaluer le déclin de *P. oceanica* en région Occitanie

Résultats

- Régression globale de 64% sur 70 ans
- Les aménagements du littoral, la pollution, et le mouillage sont les principales causes
- Une perte de la biodiversité des poissons comme conséquence majeure

1. A twofold methodology of testimonies and aerial photographs to dig in the past

Article en préparation avec Farah Benhabacheche, Pierre Hardy, Antonin Guilbert,
Anne-Sophie Tribot et Julie Deter
Statut actuel : Encore non soumis dans un journal

Abstract

Human activity has strongly influenced the spatial distribution of seagrass in the Mediterranean Sea over the last decades, leading to a high magnitude of decline. However, it remains many regions for which information are lacking because the historical distribution state reference is unknown. For the first time, this study focused on the western part of the French Mediterranean (200 km of coastline) to study the distribution of the endemic and protected *Posidonia oceanica* seagrass species over the period 1946 - 2014. Using an approach mixing participatory mapping, old aerial photographs and current maps, we showed that the *P. oceanica* declined in mean of 64 %, and up to more than 80 % in some zones. This degradation process over 70 years was characterized by a decrease in the number of patches and cohesion between the patches and a high fragmentation at the landscape scale, with important consequences on the local biodiversity. While the causes of this decline became more understandable, the persistence of remaining *P. oceanica* seagrass beds considering its weak resilience, raised questions for seagrass beds conservation.

Keywords: Good Environmental Status, Aquatic Submerged Vegetation (ASV), anthropogenic pressure

1 Introduction

Coastal and transitional ecosystems have been, are being, and will continue to be adversely affected by global climate change in many ways (Elliott et al., 2019). These changes include increasing temperatures and sea levels (Day and Rybczyk, 2019). In addition to climate changes, coastal and transitional ecosystems are increasingly subject to other types of environmental degradation, not least from increased industrialization, urbanization (urban development), and agricultural and aquacultural expansion (Elliott et al., 2015). The combination, the severity and frequency of these different factors lead to profound changes in the composition of marine communities on a large spatial scale (Bianchi et al., 2014; Defriez et al., 2016). Seagrass meadows are one of the most threatened ecosystem in the world (Egea et al., 2018; Mazarrasa et al., 2018), despite they are recognized as key ecosystems, generally built by a specific species which provide a numerous ecosystem services (Costanza et al., 1997). Seagrass meadows are highly productive coastal ecosystems (Duarte and Chiscano, 1999; Hemminga and Duarte, 2009). The value of the services provided by a hectare of seagrass is estimated at \$19,004 per year (Costanza et al., 1997), ranking this habitat as the most valuable on the planet, in terms of services and goods, just behind estuaries and marshes. Despite their proven importance in the world and the increase in protection and management measures, an annual recession of 2-5% of their surface area is reported at the global level (Duarte et al., 2008), amounting to more than 33,000 km² since the 1980s (Green et al., 2003).

To understand the impact of the coastal development on marine ecosystems and particularly *seagrass beds*, necessitates to be able to compare the status and current distribution of this ecosystem with pre-development data. Historical data and long time series are important for assessing the magnitude and change in the long-term evolution of ecosystems (Ellingsen et al., 2017), and help define the basis for ecological management (Gatti et al., 2015, 2017). The use of historical information is also recommended to establish baselines for restoring the good environmental status of marine ecosystems under the European Community Marine Strategy Framework Directive (Borja et al., 2012).

The most common seagrass species in the Mediterranean Sea is *Posidonia oceanica* (L.) Delile, a protected, endemic species which forms extensive marine grasslands and is a habitat of community interest (92/43 / EEC Habitats Directive, habitat codes 1120: Posidonia) (UNEP / MAP, 2009). *P. oceanica* meadows are established on the major part of the Mediterranean coastal line, between 0 and -40 m deep. They occupy 1-2% of the seabed (Pasqualini et al.,

1998), i.e. a total area of 1,224,707 ha (Telesca et al., 2015). These seagrass meadows contribute to most of the biodiversity, productivity and ecosystem services of the Mediterranean coast and provide valuable services, such as protection against coastal erosion, contribution to fisheries by supporting food webs or the absorption of pollutants by water filtration (Waycott et al., 2009). *P. oceanica* is also a sentinel species, i.e. a species whose sensitivity serves as an early indicator of changes in the environment: any change in the state of the environment leads to changes in their spatial distribution (e.g. a decrease of the maximum depth limit, or a loss of covered area) (Orth et al., 2006). Despite its importance, *P. oceanica* is directly threatened by coastline artificialization (Boudouresque et al., 2012; Holon et al., 2018) and human activities such as boat anchoring (Deter et al., 2017), and indirectly by human activities (Bax et al., 2003; Keller et al., 2011; Boudouresque et al., 2012; Katsanevakis et al., 2016).

At the whole Mediterranean scale Marbà et al. (2014) reviewed about 42 studies and estimated an overall decline of *P. oceanica* about 13% to 50% in covered area over 142 years, while in the Eastern French Mediterranean Sea, Holon et al. (2015) showed that human activity has led to a 73% decline of the upper part of the meadows over 85 years . Similarly, Bonacorsi et al. (2013) estimated in the Corsican Cape region, a decline about 23% over the last 15 years. These different studies estimated the *P. oceanica* magnitude decline using old aerials photographic data to map the past distribution and comparing them to current maps based on sonar, echosounder and field validation. However, this methodology cannot be applied everywhere as old aerial photos are sometimes nonexistent or too much fragmentary. For instance, the past experiences of native population can be used to complete the data.

In ecology, scientists have understood the importance of indigenous knowledge in assessing the state of biodiversity degradation (Hellier et al., 1999; Luizza et al., 2016; Brown et al., 2017; Skroblin et al., 2020). This knowledge is also now being used to set up marine protected areas (Strickland-Munro et al., 2016, 2015) as well as in fishery management (Macnab, 2002; Hall-Arber et al., 2009) and in Marine Spatial Planning (Sullivan et al., 2015; Trouillet et al., 2019).

Here our main objectives are to investigate the reference status of *P. oceanica* seagrass beds and evaluate the magnitude of their decline for the first time in the French Western Mediterranean, in a region that has known a high development during the last half century.

For this purpose, we use a multidisciplinary approach combining f, participatory mapping, and the analysis of old aerials pictures in order to compare with an available current map. During these surveys, we also investigated the causes and consequences of the changes perceived by interviewees.

2 Materials and Methods

2.1 Study area

The western part of French Mediterranean (Occitanie region) has never been investigated for *P. oceanica* magnitude decline although the region has been confronted during the last half century to a very high rate of coastal development which has started with the RACINE development program in the 1963 and the highest demographic growth in France (between 1982 and 2012). In addition, the coastal region is under the direct influence of the Rhone River presenting the highest river flow in the Mediterranean Sea building the so called ‘Gulf of Lion’. The Rhone water quality has severely decreased until the 2000’s because of the urban and industrial development of the Rhone valley but is now benefiting from the results of restoration efforts giving hope for a river 100% in a good ecological status by 2027, see www.plan-rhone.fr. *P. oceanica* seagrass beds in Occitanie region currently cover a small surface and are classified in medium to poor condition ([TEMPO monitoring network](#)) + relate to environmental conditions and patch cohesion index ([Hougnandan et al., 2020](#)).

This study was carried out along 200 kilometers of the French Occitanie region, in the Gulf of Lion, especially from the Grau-du-Roi to Cap d’Agde ([Figure 18](#)). Because of the plume, these are the first *P. oceanica* seagrass beds located west of the Rhone River.

2.2 Data Collection through the survey and the participatory mapping

A participatory mapping approach was used to find out the historical distribution of *P. oceanica* meadows within the entire study area. The survey targeted people who had a good knowledge of the distribution of seagrass beds in this area (fishermen, divers) between the 1950s and 1980s. This target persons were searched within our personal and professional network but also by contacting the local communities, associations, professional groups and companies in each of the municipalities concerned: tourist information offices, town halls and elected officials to the environment and fishing, fishing companies, diving and submarine hunting centers and associations, fishermen's labour tribunal, local fishing committees, local "environment" and "marine" non-profit associations. Based on these contacts, appointments were organized for the surveys. People were surveyed through 34 semi-structured questions, 19 open-ended questions and a map ([Figure 19](#) for follow process in this study).

These questions were detailed and mainly concerned:

- (a) Personal data concerning the age, past and current activity, and hobbies

(b) Their knowledge degree about *P. oceanica* and other seagrass beds within the study area,
(c) The historical location of *P. oceanica* (before the developments of the Racine mission). Respondents were invited to draw the areas that were covered by *P. oceanica* in the past (a period or year had to be given by the respondent with historical marks). A printed SHOM map (French Service Hydrographique et Océanographique de la Marine) usually used by sea users, on which we had added the current distribution of living seagrass beds and dead matte (what remains after the death of the plant), was used. Thus, they drew a map of unknown lost *P. oceanica* beds areas. Paper drawing was preferred to more modern means (tablets) due to the advanced age of the people surveyed (over 60 years old).

The current spatial distribution data of *P. oceanica* beds and dead matte came from the 1:10 000 map of 11 marine biocenoses available on the MEDTRIX platform

(<https://plateforme.medtrix.fr>, Project DONIA expert, see [Holon et al. \(2015\)](#) for details concerning data (2014) and map building). According to the responses, a map showing lost areas covered by *P. oceanica* beds was built; only the intersection areas drawn by different people on similar areas were kept.

(d) The major changes (developments and areas covered by *P. oceanica*) that have affected the coastline and their impacts on the seagrass and underwater fauna (fish in particular).

And finally, (e) their proposals to reduce the observed impacts.

The surveys were carried out by two people, one asking the questions and the other taking notes between April and June 2018, in 7 towns.

2.3 Aerials photographs used to build the ancient distribution map

We used a data set of 97 geo-referenced ancient aerial photographs (1946, 1953, 1945, 1967, 1968, 1978, 1986, 1989s, 1992) made available by DREAL Occitanie and OSU OREME. Only one picture (the oldest one) was kept for each place. They were provided after undergoing geometric corrections allowing to eliminate image distortions with BD-ORTHO® ©IGN. Photographs were exported with 5×5 km grid into a CAD software at 1:20000 with a 1000 dpi resolution. They were then processed for quality improvement: colors, contrast, sharpness, and noise filtration. Finally, the identification of the areas covered by the *P. oceanica* seagrass beds had been done as described by [Holon et al. \(2015\)](#). Seagrass meadows were interpreted from sudden changes in hue and lightness in a semiautomatic way. At a 1:5000 scale, the image was automatically segmented, and the technician validated every single segment of seagrass patch within polygons. Additional polygons were sometimes manually

delineated when they were visible but not recognized by the segmentation tool. Only seagrass beds with distinct contours, growing on identified substrates has been considered for the rest of the work. Aerial photographs generally permit a mapping of *P. oceanica* distribution up to 20 m depth (Holon et al., 2015; Pasqualini et al., 1998).

2.5 Comparison between the maps

The *P. oceanica* distribution map obtained from old aerial pictures was compared to the participatory map obtained from the surveys to analyze concordances and discordances where it was possible. Both maps were then mixed to build a most complete as possible, single map of lost areas covered by *P. oceanica*. This latter was compared to the current distribution map of *P. oceanica* and dead matte to analyze the spatial changes that occurred over the last 20 to 70 years (see *Figure 19* to overview of follow process in the study).

Spatial changes were considered in covered areas but also in configuration of the patches using landscape indices on ancient and current distribution map.

Following the recommendations of Sleeman et al. (2005), five (5) metrics were chosen for the analysis of the seascapes patchiness: the mean patch area (AREA), the area-weighted perimeter-area ratio (PARA AM), the landscape division index (DIVISION), the number of patches (NP). The same metrics were chosen for the patch type (class). At the seascapes level the cohesion index (COHESION) was also calculated because it accurately reflects the process of ecological degradation in landscape (Rutledge, 2003), and assess its conservation status (Opdam et al., 2003; Hougnandan et al., 2020).

These landscapes indices were calculated using The FRAGSTATS software version 4.2 , first developed by (McGarigal and Marks (1995), at class and seascapes level using an eight cells neighborhood rule coupled with no specific sampling strategy to consider the whole part of meadow selected (Abadie et al., 2015). Maps were built and compared using ArcGIS software version 10.3.

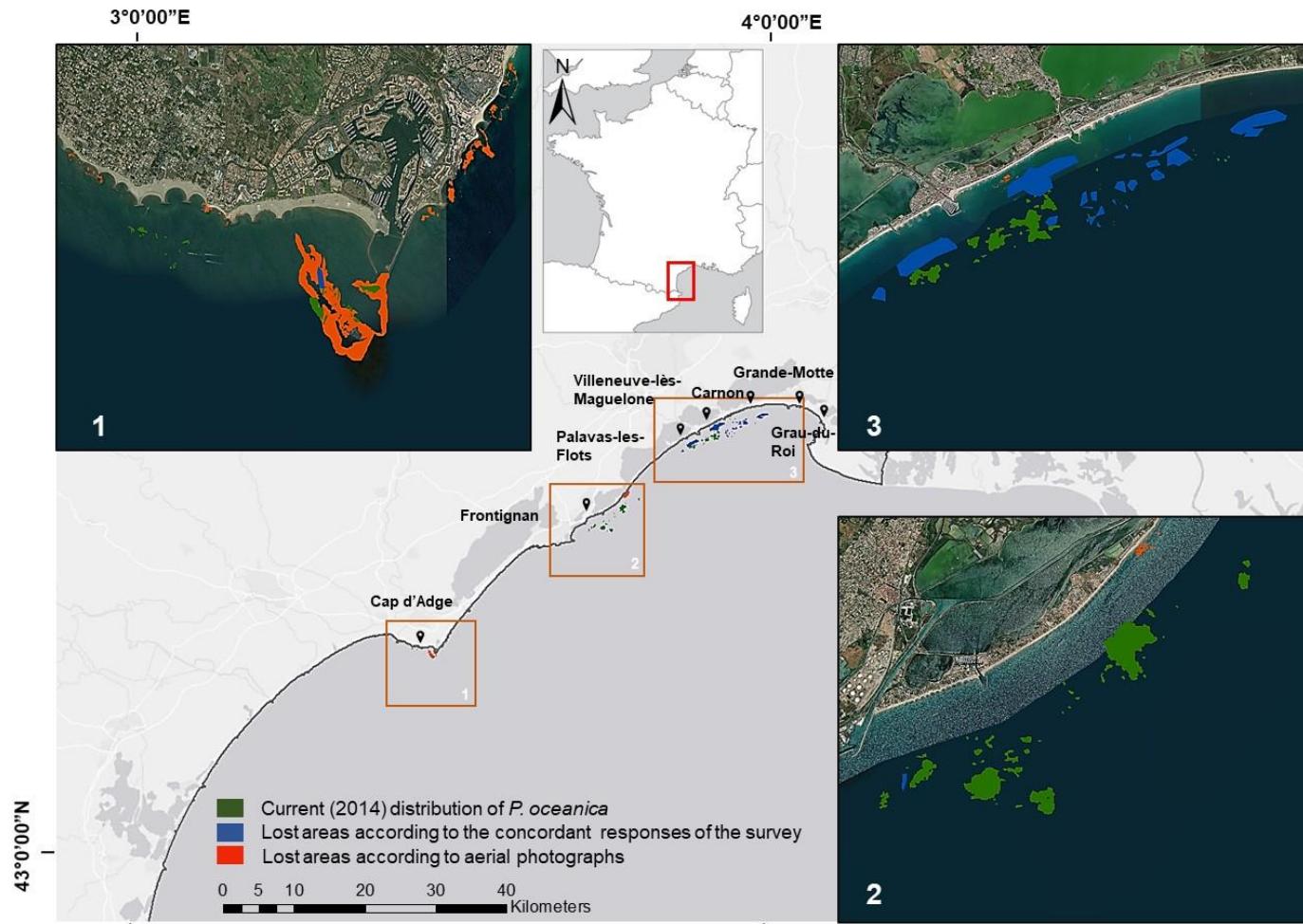


Figure 18 : Map showing the entire study area and the distribution of *P. oceanica* according aerial photos, survey data and current distribution. Data concerning the current distribution were obtained from the MEDTRIX platform (<https://plateforme.medtrix.fr>, Project DONIA expert)

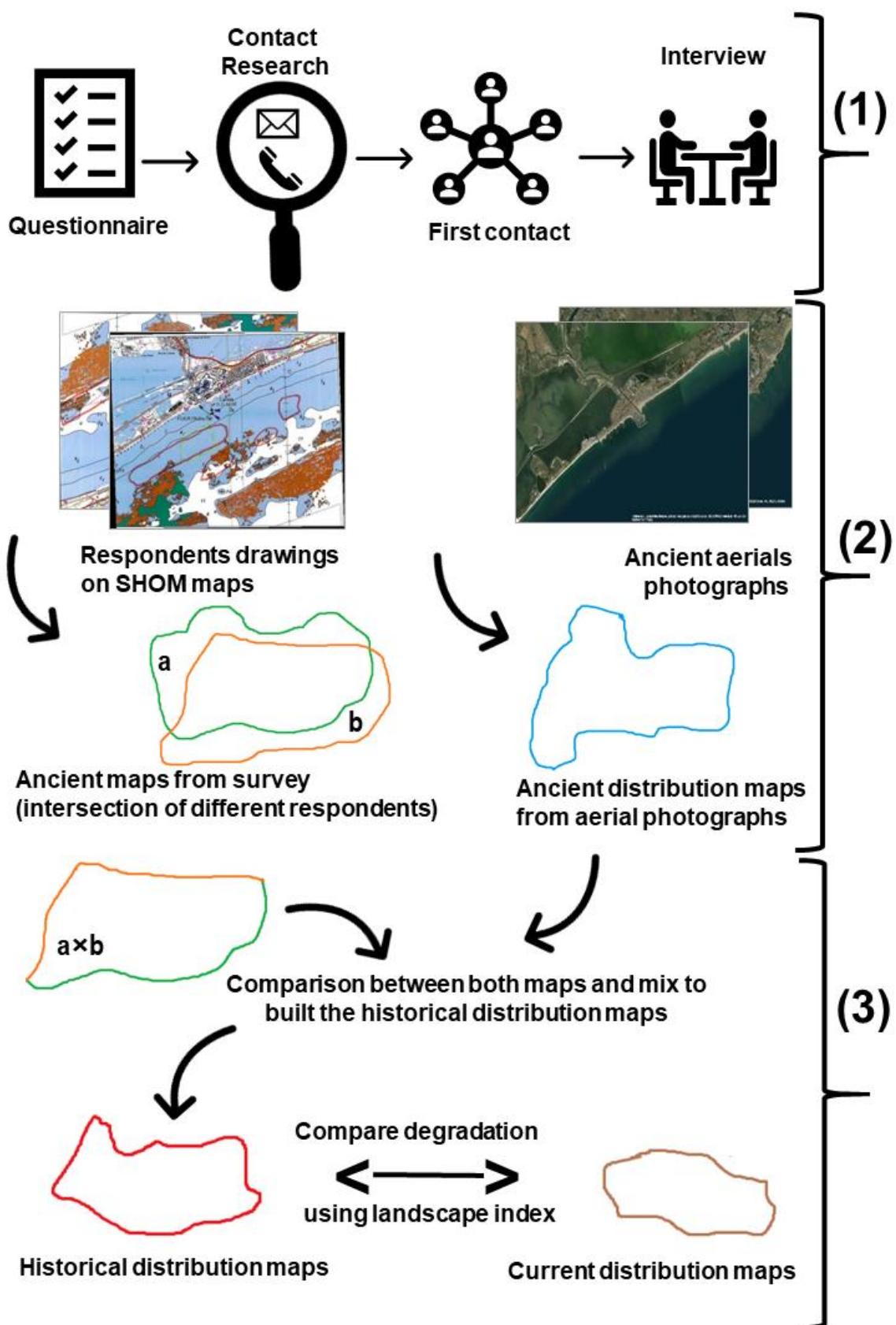


Figure 19 : Overview of the processing steps followed in this study.

The step (1) describes the preparation, step (2) the obtention of the ancient distribution of *Posidonia oceanica* based on the combination between the surveys and aerial photographs, and step (3) the comparison between the ancient and current distribution using landscapes indices.

3 Results

3.1 Results of the surveys

Our sample was composed of 22 respondents between 49 and 91 years old (mean age: 68). The main activity carried out in the past by the respondents was scuba diving (81 %), fishing (27 %) and spearfishing (27 %). Most of them started their activity in the 1960s. All of the respondents proclaimed that seagrass beds were in good condition until the mid-1960's (Fig. 2). If for all, the areas covered by seagrass beds had strongly decreased since 1965, there was a weak increase ("natural regeneration of the meadow") in some places for 5 % of the respondents (one person). Around 70 % of the respondents estimated that the decline began with the Racine mission in 1965 and that the storm of 1982 was a natural cause that strongly helped. The main causes of the observed *P. oceanica* decline according to the respondents were: boat anchoring (41 %), marine water pollution (25 %), and coastline development (18 %). All the respondents mentioned a reduction in fish abundance that was linked, according to them, firstly to overfishing (35 %), poor water quality (31 %), and the decline of *P. oceanica* (16 %) in third place.

3.2 *P. oceanica* regression according to different maps

Based on the participatory maps and depending on the different respondents, 4.25ha to 825 ha of *P. oceanica* seagrass area were lost in the entire study area (*Tableau 3 and Figure 20*). The concordance of the drawn areas between all the respondents gave an estimated total lost area of 334.16 ha. Considering only aerial photographs, the estimated total lost area was 60 ha excluding Carnon and La-Grande-Motte where aerials photographs were lacking. With a total area of *P. oceanica* seagrass on the current maps of 253.235 ha, the percentage of *P. oceanica* decline over the entire study area was then 60%. For each zone, the percentage was respectively: 70 % in Cap d'Agde and Rochelongue, 0.03 % in Frontignan and Aresquiers, 51 % in Palavas-les-Flots, 51 % in Villeneuve-lès-Maguelone and 99 % in Carnon.

3.3 *P. oceanica* fragmentation process in Region Occitanie

For all areas, the landscape indices showed a process of fragmentation of *P. oceanica* seagrass between 1954 and 2014 that was characterized by the reduction in the number of patches (-5 to -64%), the average patch area (the average patch area (-5 to -96%)), as well as the cohesion between patches has also decreased for (0 to -36%)

On the other hand, the fragmentation of the seagrass beds was described by an increase in the complexity of the shape of the patches (0 to 85%) and a higher fragmentation of the landscape (0 to 63%) (*Figure 20*).

Tableau 3 : Summary of all surfaces (drawn /matching) between people, aerials photographs and current distribution for *P. oceanica* maps published in 2014.

The number in brackets after each zone name is the number of people who drew. In column 4 of the table, the year of the aerial photograph that was used is presented in the brackets

Zones (number of respondents who drew)	Area (ha) of lost <i>P. oceanica</i> based on participatory maps depending on respondent	Concordant areas (ha) between respondents of the survey	Areas (in ha) of lost <i>P. oceanica</i> based on aerial photographs (year of the photograph)	Area (in ha) currently (2014) covered by living <i>P. oceanica</i>
Cap d'Agde and Rochelongue (4)	0.7 to 9.41	1.34	54 (1954)	6
Frontignan and Aresquiers (2)	0.1 to 192	2.18	2 (1962)	135
Palavas-les-Flots and Villeneuve-lès-Maguelone (12)	0.1 to 217	90.64	4 (1946)	110
Carnon and Grande Motte (14)	0.1 to 407	297	-	2.35
Total	1 to 825,41	391.16	60	253.35

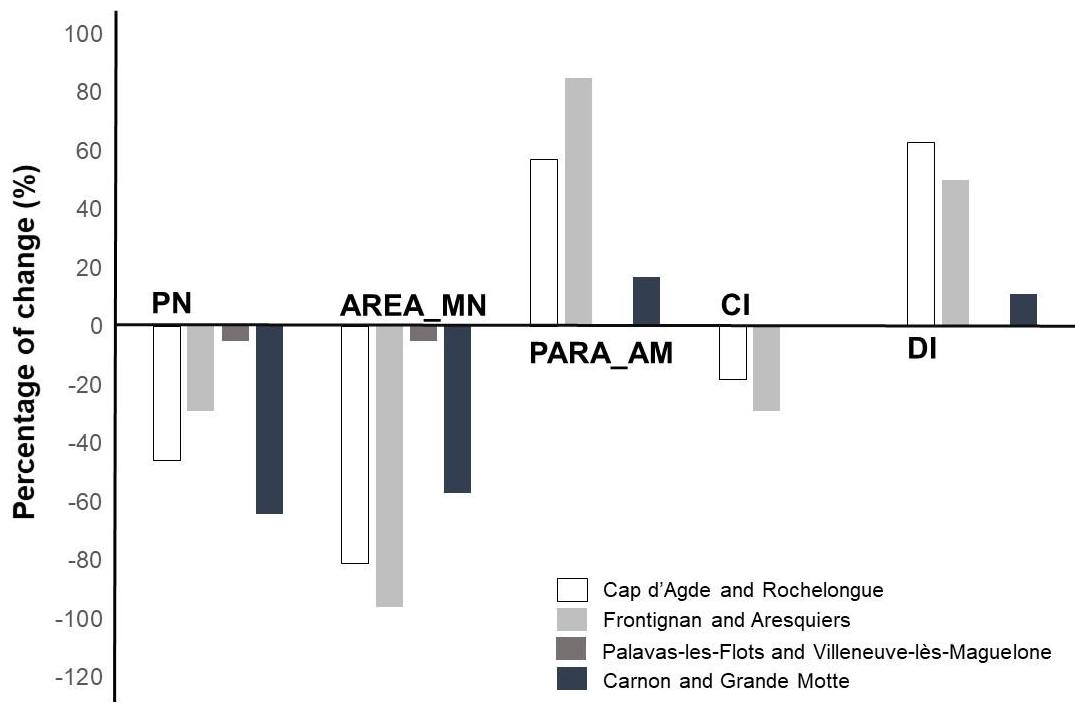


Figure 20 : Percentage of variation of the landscape indices comparing the ancient and current *Posidonia oceanica* distribution map for four zones (see table 3) using landscape indices.
 PN (patch number), AREA_MN (Shape Mean patch area), PARA_AM (Perimeter area weighted mean ratio), CI (Cohesion Index), DI (Landscape division index)

4 Discussion

4.1 Quantify the *P. oceanica* seagrass decline and its possible consequences in western part of the French Mediterranean Sea

Our results showed for the first time that *P. oceanica* was anciently well developed in the region. Our study made it possible to quantify its upper distribution along 200 km of the western French Mediterranean coastline. The decline in covered area was huge: 64 % in mean (0.03 to 99 % depending on the zones) in 60 years for the upper part of the meadows i.e. 396.16 ha.

This percent is similar to that estimated by (Holon et al., 2015), i.e. 73 % in 85 years, estimated in the eastern French Mediterranean coastline for the upper part of the meadows also.

However, it is more than the global decline (13-38%) found by a comparative study in Mediterranean

(Marbà et al., 2014) . In addition to the reduction of the covered area, this process of degradation, was also manifested in terms of configuration by a decrease in the number of patches, cohesion between the patches, changes in shape and an increased fragmentation. This confirms the usefulness of habitat fragmentation indices to detect the decline of habitats (Sleeman et al., 2005; Cushman et al., 2008; Abadie et al., 2015; Hougnandan et al., 2020).

Such a fragmentation and huge lost in covered area should have produce important ecological and economic consequences given the essential roles of *P. oceanica* (see the introduction). The 22 respondents of this present study all agreed to affirm that according to their personal experience, fish abundance (number, size and weight) had decreased as confirmed by Chaboud et al. (2015). Moreover, respondents cited the loss of seagrass beds as the third cause of fish biodiversity loss after overfishing and water quality in accordance with literature that highlighted these causes (Sala and Knowlton, 2006; Orth et al., 2006; Sala et al., 2018). In addition, the decline of *P. oceanica* beds could explain the increased coastal erosion observed over the last decades in the region (Boudouresque et al., 2012) like for example in the bay of Aigues-Mortes where a significant attenuation of the waves was measured where *P. oceanica* seagrass was still present (Leredde et al., 2016).

If the lost surface area and the percentage of decline is very important in our study and if *P. oceanica* seagrass seems to be in bad ecological condition, the last observations in Mediterranean sea according to de los Santos et al. (2019) more generally showed a stable state in several zones and even a growth in others where conservation efforts were done. In the same way, Bevilacqua et al. (2020) showed that 80% of *P. oceanica* seagrass studied sites in the Mediterranean sea were in good to very good ecological condition.

4.2 The possible causes of the decline

Natural causes to explain the decline was cited only once by the respondents with disease or the storm of 1982. A violent storm actually occurred in November 1982, ([DREAL 2011](#)) and caused severe damages to the coastline and may indeed have damaged the seagrass beds known to be sensitive to these extreme events ([Short and Neckles, 1999](#); [Björk et al., 2008](#)). However, anthropogenic causes were mostly cited (80%) in accordance with previous scientific studies carried out along more eastern Mediterranean coastlines, in France ([Marbà et al., 2014](#); [Holon et al., 2015](#)). Moreover, some causes generally act in synergy ([Boudouresque et al., 2012](#)), which makes it difficult to separate them such as pollution, development (urban/tourism/port) and agriculture, for example.

Previous studies ([Boudouresque et al., 2012](#); [Marbà et al., 2014](#); [Holon et al., 2018](#)) showed that coastal development (coastal urban development) remained one of the main causes and the artificialization of the coast was also the first cause of decline recognized by the respondents despite they were not familiar with scientific literature. The region has undergone major development with the drying up of wetlands (and mosquito control by insecticides) and the construction of seaside resorts, which has led to an increase in the human population and therefore in urban effluents. The waters would have taken up suspended particles, nutrients and organic matter leading to a decrease in water transparency and clarity and directly degrade the health of the meadows until their disappearance. This hypothesis is supported by direct observations of disappearance in other regions following their costal development ([Ruiz, 2000](#)) and experiments by ([Ruiz and Romero, 2001](#)), who showed that a 70% decrease in illumination causes in 3 months the death of nearly 90 % of the plants. Moreover, sedimentary inputs and currents have changed a lot over the last fifty years with the construction of protective facilities for new seaside resorts such as dikes, groins, riprap and breakwaters and the construction of dams on the Rhône river. *P. oceanica* seagrass is very sensitive to these changes: while a 5-7cm/year exceed of sedimentation rate leads to the death of vegetative points ([Boudouresque and Jeudy de Grissac, 1983](#)), nil or negative sediment rate (sediment departure) produces the unsetting of the rhizomes that become then vulnerable and very sensitive to breakage (hydrodynamics, anchors, trawling, etc.) ([Boudouresque et al., 1984](#)).

Anchoring and fishing (trawling) were secondary cited as causes of degradation of the meadows. The impact of anchoring can be significant since "about 30% of the habitats between 0 and 80 m deep are impacted by anchoring and *P. oceanica* are the most affected marine habitat in the French Mediterranean in terms of duration"([Deter et al., 2017](#)). Anchoring is for example

responsible of 68,000 bundles removed per year in the Elbu marina (Boudouresque et al., 1995), 88,000 in the Calanque de Monasterio near Marseille (Charbonnel, 1996). Even if the study area did not figure among the current anchoring hotspots (Deter et al., 2017), supposing that habits did not change, several zones are currently frequently used by vessels for anchoring: Rochelongue-Agde, Villeneuve-lès-Maguelone and Palavas-les-Flots (“Medobs” and “mouillage” data available on). Like anchors, trawling scrapes the seabed without any differentiation, while tearing off the beams, causing the regression of large areas covered by *P. oceanica* meadows: up to 12 % in Corsica (Pasqualini et al., 2000), or 23 % west of our study area (Pergent-Martini, 2000), almost 50 % the Alicante Spanish region (Ramos-Esplá and McNeill, 1994). The respondents that were ancient fishermen even admitted that they often brought up *P. oceanica* in their fishing trawls and the Gulf of Lion is the region of French Mediterranean that is the most exploited for fishing with the highest number of trawlers.

4.3 The interest of the methodology mixing current data, participatory maps and aerial pictures

While the use of aerial photographs was already demonstrated to assess the decline and degradation status of seagrass beds (Holon et al., 2015a; Rickards, 2018; Nahirnick et al., 2019; Román et al., 2020), the present study showed the interest to mix with a survey approach in order to complete the data. Although the old photographs were too patchy to allow complete mapping because their acquisition program focused on lagoons and coastlines and not on seagrass beds, they confirmed and filled in the gaps in the participatory maps. Moreover, the cartographic recollections of the interviewees were surprisingly accurate and consistent. However, the estimated lost *P. oceanica* seagrass area, can be questioned because by choosing to take only the intersection of the respondents draws, we may have greatly underestimated the information provided by the surveys in areas where we did not have many respondents. The importance of this participatory approach is therefore particularly informative and complementary in areas where we have many respondents.

This study thus confirms the value of using the knowledge, even non-scientific, of the users of nature to study historical trajectories on the scale of a human life.

Given the age and experience of the people, it is important to have this kind of information that could have been lost. The low number of people in the sample showed the rarity of the data and the importance of having this participatory mapping.

5 Conclusion

In this study, we evaluated the decline of *P. oceanica* over the last 70 years in terms of covered areas along 200 km of coastline. Considering a current distribution map, ancient aerial images and a survey, we showed that percent of loss was very high and similar to the one reported on the other side of the Rhône river. Even if multiple factors probably acted in synergy, the decline was probably mainly due to a coastal development of historic proportions and intense fishing. The question now is whether the conditions are now in place / will one day be in place again to allow the natural or assisted return of *P. oceanica* within the region.



III

RESULTATS / CHAPITRE 2

A hierarchical scale-based approach for inferring the ecological quality of a marine ecosystem from its spatial composition and configuration

Objectifs

- Faire le lien entre les différents indicateurs environnementaux basés sur *P. oceanica*

Résultats

- Redondance entre indice biotiques basée sur *P. oceanica*
- La composition et la configuration des herbiers de *P. oceanica* (indices paysagers) sont influencées par leur état de santé écologique (indices biotiques)
- Les indices paysagers permettent de suivre efficacement et rapidement l'état écologique des herbiers de *P. oceanica* à large échelle

2. A hierarchical scale-based approach for inferring the ecological quality of a marine ecosystem from its spatial composition and configuration

Article en collaboration avec Célia Fery, Thomas Bockel, Pierre Boissery, Gwenaëlle Delaruelle, Sonia Kéfi et Julie Deter

Statut actuel : Article précédemment soumis dans « Ecological indicators » et actuellement en cours de correction pour une nouvelle soumission dans un autre journal

Abstract

To “conserve and sustainably use the oceans, seas and marine resources” is one of the 17 sustainable development goals of the United Nations. Numerous indices exist to measure changes in marine water quality and evaluate the achievement of these objectives, some of them focusing on seagrass beds, which are key marine ecosystems. The aim of this work was to analyze the relationships between different indices used to evaluate the environmental status of marine waters. We therefore used data from an endemic and protected seagrass beds in the Mediterranean Sea, which is known to be an indicator of water quality: *Posidonia oceanica*. This habitat was monitored by several aggregative indices describing the habitat quality (BiPo and PREI), the ecosystem quality (EBQI), and its spatial distribution through one spatial composition index (the decline index) and three configuration indexes (patch cohesion, landscape shape and landscape division). Biotic indices (habitat and ecosystem quality) can be measured at monitoring stations while the landscape indices (spatial composition and configuration index) can be calculated for the entire seabed covered by this ecosystem in scale of different sizes. We found a strong and significant linear relationship between both biotic indices. PREI was the only biotic indice, which had a strong and significant relationship with all landscape indices. The ecosystem quality index, EBQI, explained the composition and configuration of *P. oceanica* at small scales. These results allow to propose a way to optimize the acquisition efforts and the sampling strategy for the evaluation of the environmental status of marine waters using seagrass data beds.

Keywords:

Ecological indicators, Habitat condition, Decline index, Conservation status, submerged aquatic vegetation, Good environmental status

1 Introduction

Human activity is the first major driver of current biodiversity loss worldwide (Coll et al., 2012; Jungblut, 2020). A growing world's population (+ 83 million people every year, United Nation, 2019) and increasingly destructive lifestyles threat all oceans and seas (Halpern et al., 2019, 2015) and lead to a global marine life decline. It is therefore urgent to effectively track the environmental status of ecosystems, in order to detect, stop, and if possible, reverse these losses by appropriate management actions (Millennium Ecosystem Assessment, 2005; Martínez-Crego et al., 2010). Biological diversity of course, but also hydrographical conditions, concentration of contaminants and energy (including noise) are all descriptors that can be used to assess the environmental status of marine waters according to the European Marine Strategy Framework Directive (MSFD, 2008/56/EC). The MSFD aims at reaching a good environmental status (GES) in marine waters following an ecosystem-based approach. It focuses on 11 descriptors related to ecosystem features, human drivers and pressures, subdividing them into 29 criteria and 56 associated «attributes», which more specifically determine which ecosystem features should be considered for the assessment of the environmental status. Among the six criteria of the descriptor “Biological Diversity”, three of them concern the species/population, three the habitat (which can be a species in the case of an engineer species) and one the ecosystem structure (*Tableau 4*). Certain species are more particularly studied because they are representative, key species and/or ecosystem engineers. This is the case of seagrass beds that are key ecosystems generally built by a specific species. Seagrass beds are recognized as key ecosystems in shallow coastal waters because of the numerous ecosystem services they provide (Costanza et al., 1997). Monitoring programs aiming at assessing the health of seagrass meadows are proliferating worldwide (Orth et al., 2006; Short et al., 2006; Martínez-Crego et al., 2008;). They use a wide diversity of indices representing different structural, functional and trophic levels and different spatial scales (Marbà et al., 2013).

The seagrass beds of the Mediterranean are particularly exposed to human pressures because this semi-enclosed basin concentrates 40 % of the world's population (Bengtsson and Oki, 2006) and a wide range of human uses (Halpern et al., 2008). *Posidonia oceanica* (L.) Delile is the dominant endemic seagrass (Boudouresque et al., 2012) which forms extensive meadows from the surface up to 40-45m deep according to the light availability (Buia et al., 2004).

Tableau 4 : Criteria and attributes ('indices' in original reference) for the biodiversity-related descriptor D1 as selected by the European Commission (2010) and examples for *Posidonia oceanica*.
No examples are given for population/species criteria because of the redundancy between *P. oceanica* species and the monospecific *P. oceanica* habitat. Table modified from Berg et al.(2015).

MSFD Descriptor	Criterion	Attribute	Index	Reference
D1 Biological diversity	1.1 Species distribution	1.1.1 Distributional range 1.1.2 Distributional pattern within range 1.1.3 Area covered by the species (for sessile/benthic species)		
	1.2 Population size	1.2.1 Population abundance and/or biomass		
	1.3 Population condition	1.3.1 Population demographic characteristics 1.3.2 Population genetic structure		
	1.4 Habitat distribution	1.4.1 Distributional range 1.4.2 Distributional pattern	Decline index	Holon et al. (2018); Moreno et al. (2001)
	1.5 Habitat extent	1.5.1 Habitat area 1.5.2. Habitat volume	Cohesion index, Landscape shape index, Landscape division Index, Covered area	Moore et al. (2011) ; Prada et al. (2008), Teixidó et al. (2007) ; McGarigal (1994) ; Sleeman et al. (2005)
	1.6 Habitat condition	1.6.1 Condition of the typical species and communities 1.6.2 Relative abundance and/or biomass 1.6.3 Physical, hydrological and chemical conditions	POMI, BiPo, PREI Cover percent	Romero et al. (2007) ; Lopez y Royo et al. (2010); Gobert et al. (2009)
	1.7 Ecosystem structure	1.7.1 Composition and relative proportions of ecosystem components	Deciduous height, measurement of chemical status, EBQI	Personnic et al. (2014)

The substrate constituted by live and dead intertwined rhizomes, together with the sediment which fills the interstices, is named 'matte'. When *P. oceanica* dies, the matte persists (hereafter 'dead matte'), since the decay of the rhizomes proceeds extremely slowly (Boudouresque et al., 2012). *P. oceanica* meadows constitute one of the most productive and valuable habitats of Mediterranean's ecosystems (Boudouresque et al., 2012). Due to their abundance, wide distribution along the Mediterranean coast and sensitivity to anthropogenic pressures (Pergent

et al., 1995; Balestri et al., 2003; Ruiz and Romero, 2003; Leoni et al., 2007), *P. oceanica* meadows is a Biological Quality Element used to assess the coastal water quality in the European Union Water Framework Directive (WFD; EU, 2000).

Therefore, a first approach consists in using a diversity of European indices based on the condition of the population of *P. oceanica* such as, for example, the *P. oceanica* Multivariate Index (POMI, Romero et al., 2007), the biotic indice based on *P. oceanica* (BiPo, Lopez y Royo et al., 2010), the *P. oceanica* Rapid Easy Index (PREI, Gobert et al., 2009) or the PosWare (cited as PoSte in some publications) (Buia et al., 2004). Another indice measures the ecological integrity of the habitat (i.e. the ecosystem structure or functionality): the Ecosystem-Based Quality Index (EBQI, Personnic et al., 2014). A second approach consists in measuring the areas covered by seagrass beds, based on maps on which landscapes indices i.e. configuration and composition index, can also be calculated: the Decline index (Moreno et al., 2001; Holon et al., 2018; Hougnandan et al., 2020), the Cohesion index (Prada et al., 2008; Moore et al., 2011), the Landscape shape index (Teixidó et al., 2007) and the Landscape division Index (McGarigal, 1994; Sleeman et al., 2005). The indices of the first approach provide a punctual synthetic measure of ecological quality, based on a combination of local metrics. In contrast landscape indices allow a large-spatial scale assessment. They can be calculated on the complete spatial distribution of the species if the maps are available.

Both approaches present advantages and inconvenient, although each one requires significant implementation efforts. However, the abundance of existing indice makes it difficult for managers and stakeholders to choose the best one to assess the ecological quality of water bodies. The cost-efficiency ratio is logically considered in a context of limited means in men and/or money. The time needed for data acquisition differs depending on the indices: for instance, almost 600 min/ monitoring stations under water are necessary to obtain the data involved in the EBQI calculation, not counting lab time (Personnic et al., 2014). The PREI and BiPo calculations include a lower number of parameters to be used, protocols are thus easier and faster to implement in scuba diving (120 min/monitoring stations) but the time in laboratory for the PREI is much more substantial (3-4h). It is therefore important to know the redundancy or the complementarity of those different indices, and to investigate whether the combined and simultaneous applications of some of them could help optimize sampling strategies. While indices related to habitat/species conditions seem to be linked with each other because they typically use similar parameters (Lopez Y Royo et al., 2011; Gerakaris et al., 2017), the work describing the EBQI did not find any correlation between habitat/species condition indices and EBQI (Personnic et al., 2014). According to the authors, this result was not unexpected because

these indices “mainly assess the health of the seagrass, linked to e.g. the water quality, while EBQI measures the status of the ecosystem, linked not only to water quality but also to e.g. overfishing”. Differences can thus be due to “impacts other than the water quality, e.g. artisanal and recreational overfishing and anchoring of pleasure boats”. To our knowledge, no study has ever explored the strength and nature of the relationships between all these biotic, and landscape indices for *P. oceanica*.

The objective of this work was to analyze the relationships between biotic indices and landscape indices used to evaluate the environmental status of marine waters. We took the case of *P. oceanica*, a species and marine habitat for which various indices have been surveyed along the French coastline since 2014 and an entire 1:10000 distribution map was available to calculate landscape indices. Landscape indices were calculated in different scale around 47 study stations in order to identify the scale at which the correlation was the best. We aimed at contributing to a better understanding of the links between the different indices, to optimize the acquisition efforts and the sampling strategy for the evaluation of the environmental status of marine waters. Indeed, if landscape indices reflect biotic indices well, they could be used at the scale of the entire habitat distribution and increase the information about this habitat.

2 Methodology

2.1 Study area

This study was carried out along the 1700 kilometers of French Mediterranean coastal areas including the Corsica Island (see [Figure 21](#)). Three regions, composing the French *P. oceanica* distribution area were surveyed: (i) Occitanie, (ii) Provence-Alpes-Côte d’Azur (PACA) and (iii) Corse, regions, between 0 and 40 m depth which is the bathymetric growth limit of *P. oceanica* seagrass in France ([Boudouresque et al., 2012](#)).

2.2 Sampling design and data acquisition

2.2.1 Biotic indices for habitat condition and ecosystem structure

As part of the TEMPO program (data on <https://plateforme.medtrix.fr>), PREI, BiPo and EBQI monitoring ([Tableau 5](#)) are conducted every year during June in one of the three regions. Three consecutive years are thus needed to obtain comparable data for the entire monitored area. We used data from 2014 to 2019 which corresponded to one year of survey per region. During this period, a total of 47 stations were surveyed at -15 m along the French Mediterranean coast ([Figure 21](#)). Note that six boxes (2, 3-4, 5, 6, 8 and 9) among the 13 proposed have been

measured *in situ* and then considered for the EBQI calculation because of technical constraints. For each index, values are expected to vary according to the conservation status of the habitat ([Tableau 5](#)).

2.2.2 Landscape indices based on habitat distribution

The spatial distribution data of *P. oceanica* beds and dead matte (which is what remains of the plant after its death) come from the 1:10 000 map of 11 marine biocenoses available on the MEDTRIX platform (<https://plateforme.medtrix.fr>, Project DONIA expert, see [Holon et al. \(2015\)](#) for details concerning data and map building). Briefly, after compiling a bibliographic synthesis, data were gathered and homogenized from 1:10 000 habitat maps; these data were collected by different organizations and programs (see Acknowledgements). Campaigns were led between 2005 and 2014 using classical methods: aerial or satellite photography, side-scan sonar survey, multiband echo sounder survey and validation through direct observations (“ground-truth points”) based on classical dives and/or towed dives. The raster of 11 marine biocenoses was reclassified into three biocenoses, namely: 1 = *P. oceanica*, 2 = dead matte and 3 = nine other habitats.

Around each sampling station, we defined joined cells of identical size using the ArcGIS software, version 10.07. Six different scale (i.e. cells dimensions) were used for the analyses: 100 × 100 m, 200 × 200 m, 400 × 400 m, 600 × 600 m, 800 × 800 m and 1000 × 1000 m.

Four landscape indices were calculated from the rasters of the three marine biocenoses maps to characterize the landscape configuration of *P. oceanica* using the different scale: i) Landscape division index, ii) Landscape shape index iii) Cohesion index and iv) Decline index ([Tableau 5](#)). These indices were computed with the SDMtools package ([Vanderwal et al., 2019](#)) using the “R” statistical software (R Core Team, 2018). For each index, values are expected to vary according to the conservation status of the habitat ([Tableau 5](#)). The decline index was calculated in “R” statistical software (R Core Team, 2018) based on ([Moreno et al., 2001](#); [Holon et al., 2018](#); [Hougnandan et al., 2020](#)), who used this index to estimate the degradation status of the seagrass beds.

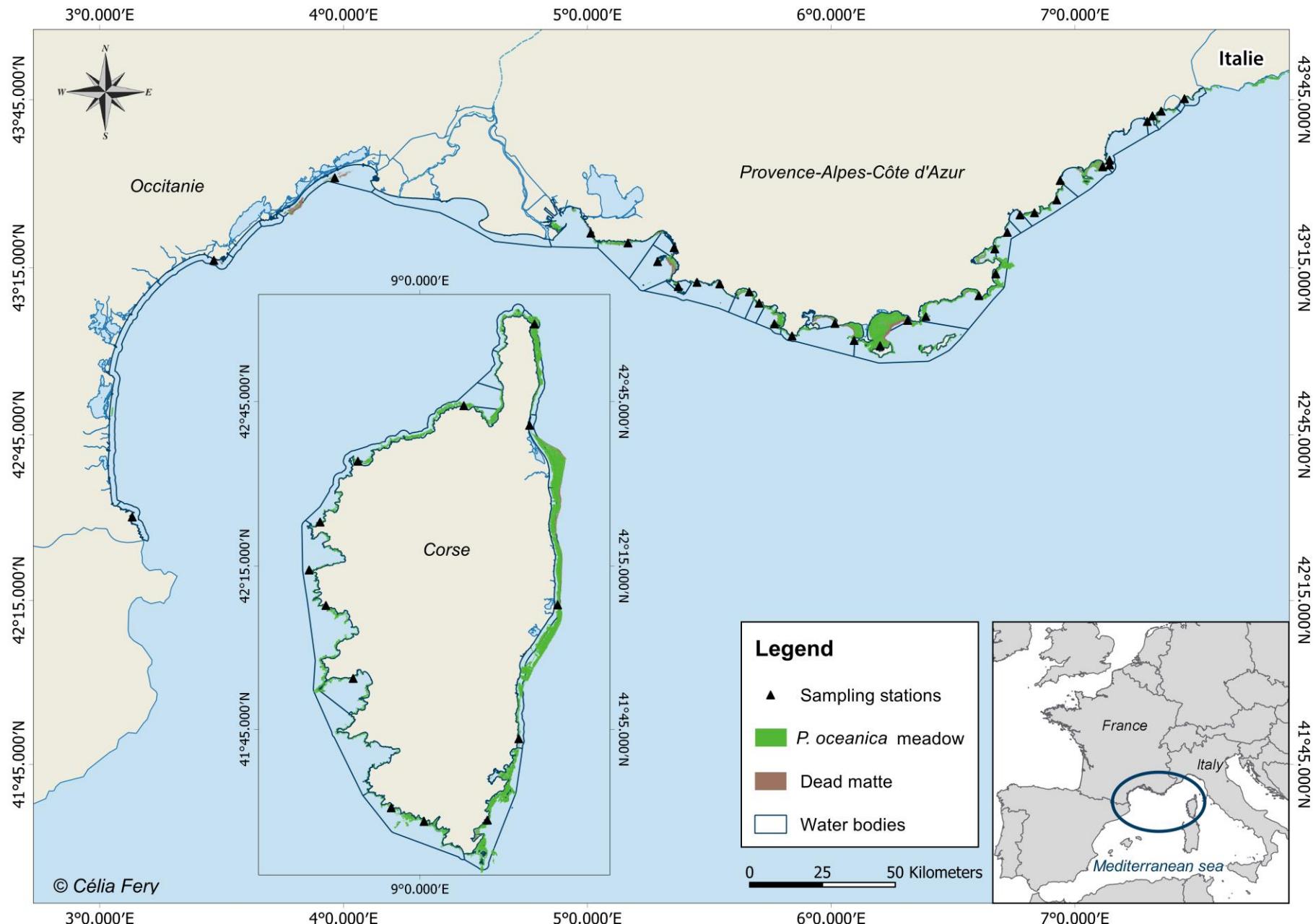


Figure 21 : Location of the sampling stations.

Tableau 5 : Landscape indices used for the study of *P. oceanica* seagrass beds configuration.
 See ¹Lopez y Royo et al.(2010), ²Personnic et al. (2014), ³Gobert et al., (2009), et (McGarigal and Marks (1995), Moreno et al. (2001) and Rutledge (2003) for the detailed protocols and expected values for a habitat in a good conservation statuts.

Landscape indices	Formula	Components	MV
BiPo (Biotic index based on <i>P. oceanica</i>)¹	$\frac{EQR'_{LLdepth} + EQR'_{LLtype} + EQR'_{LLDensity} + EQR'_{shoot_leaf_surface}}{4}$	EQR': Ecological Quality Ratio; LLDepth: Lower Limit depth; LLDensity: Lower Limit density	1
EBQI (Ecosystem Based Quality Index)²	$\left[\sum_{i=1}^{13} (Wi \times Si) \right] / \left[\sum_{i=1}^{13} (Wi \times Smax) \right] \times 10$	Wi is the weighting of the box i, Si the status of the box i, Smax the highest possible grade (=4) for a box and i is the number of the box (1 to 13)	10
PREI (<i>P. oceanica</i> Rapid Easy Index)³	$EQR' + 0.11 / 1 + 0.10$	EQR' based on values of density, leaf surface area, the mass of epiphytes and the type of lower limit.	1
Decline index	$\frac{Am}{Am+Ap} \times 100$	A _m : Area of the dead matte; A _p : <i>P. oceanica</i> patches area	0
Landscape Division Index	$\left[1 - \sum_{i=1}^n \left(\frac{a_{pi}}{A_p} \right)^2 \right]$	a _{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a cell A _p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and other patches in a cell	100
Landscape Shape Index	$\frac{0.25 \times \sum_{i=1}^n e''_{in}}{\sqrt{A_p}}$	A _p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a cell, e'' _{in} : sum of <i>P. oceanica</i> patch edge lengths	>1
Landscape Cohesion Index	$\left[1 - \frac{\sum_{i=1}^n p_{pi}}{\sum_{i=1}^n (p_{pi} \times \sqrt{a_{pi}})} \right] \times \left[1 - \frac{1}{\sqrt{A_p}} \right]^{-1} \times 100$	P _{pi} : perimeter of each <i>P. oceanica</i> patch; a _{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat; A _p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a quadrat	100

2.3 Statistical analyses

2.3.1 Correlations between landscape and biotic indices at different scales

A Pearson correlation was used to assess the relationship between the different biotic indices because the data fitted a Gaussian distribution, while a Spearman correlation was used to assess the relationship between landscape indices calculated in different scale and biotic indices, because the distribution between them did not fit a particular distribution and were not Gaussian. As each station had been monitored for two different years, we only considered the biotic indices values corresponding to the time closest to the year the map was created. The strengths of the correlations (Pearson and Spearman) were evaluated as recommended by (Akoglu, 2018; Schober and Schwarte, 2018). The cell dimension for which we identified the strongest correlation between two different indices, and for which this correlation was the most significant in terms of P-value (<0.05), was used to explore the nature of the relationship (see below). Correlations with values inferior to 0.4, were not further considered.

2.3.2 Use of the landscape indices to predict the biotic indices of the meadow

The relationships on the one hand between the ecosystem structure index (i.e. EBQI, variable to be predicted) and habitat condition indices (PREI and BiPo), and on the other hand between biotic indices (variables to be predicted, BiPo, PREI, EBQI) and landscape indices were explored using simple linear regression models and non-linear models, i.e. polynomial regressions, and Generalized Additive Models (GAM). We used these different regression models and compared them in order to choose the one that best fitted our data in each case and based on the best scale (i.e. cell dimension). The choice of the best model was based on the AIC (Akaike Information Criterion) estimated by maximum likelihood method. The AIC is defined as: $AIC = -2 \log(L) + 2K$; where L is the maximized likelihood and K is the number of free parameters in the model. With this criterion, the model deviation is penalized by twice the number of free parameters. The best model is the one with the lowest AIC ([Parzen et al., 1998](#)).

3 Results

3.1 Links between the biotic indices

The Pearson correlation between PREI and BiPo was strong and highly significant ($r=0.76$; $P\text{-value}=2.1\times10^{-4}$), while EBQI was moderately and significantly correlated with BiPo ($r=0.42$; $P\text{-value}=3.3\times10^{-2}$). In contrast, EBQI was moderately and non-significantly correlated with PREI ($r=0.40$; $P\text{-value}=0.104$). A polynomial (respectively linear) regression best described the strong and positive relationship between PREI and BiPo (respectively between BIPO and EBQI) (*Tableau 6 and Figure 22a and 22b*). BiPo was a particularly good predictor of PREI ($R^2=0.75$, Fig. 2a).

3.2 Links between biotic and landscape indices

3.2.1 Correlations and scale

The analysis of the correlations between biotic indices and landscape indices for all the scale tested showed that PREI was the only biotic indice, which was significantly correlated with all landscape indices (*Table 7*). Moreover, these correlations were all found for the 1000 m x 1000 m scale, except for the decline index were the high and significant correlation is found for 200 x 200 m. Also, the BiPo presented moderate and significant correlations with all landscape indices except the landscape shape index. These correlations were found for 600 x 600 m scale and 800 x 800 m scale (*Tableau 7*). Finally, the EBQI only presented a moderate and significant correlation with the decline index for 200 x 200 m scale (*Tableau 7*).

Tableau 6 : Comparison of the different models (scale) selected on the basis of the correlations showed in Tableau 7. Best models (with the lowest AIC) in bold were selected to be presented in the Figure 22.

Correlations	Models	AIC
(a) PREI and BiPo $r=0.76^{***}$ (18 stations)	Linear Regression	-41.29
	Polynomial Regression	-40.37
	General additive models	-41.29
(b) EBQI and BiPo $r=0.42^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	124.13
	Polynomial Regression	125.56
	General additive models	124.13
(c) PREI and Decline index (200 m) $Rho=-0.47^{***}$ (18 stations)	Linear Regression	94.00
	Polynomial Regression	96.00
	General additive models	78.00
(d) PREI and Patch cohesion index (1000 m) $Rho=0.64^{**}$ (18 stations)	Linear Regression	134.00
	Polynomial Regression	136.00
	General additive models	131.00
(e) PREI and Landscape shape index (1000 m) $Rho=0.53^*$ (18 stations)	Linear Regression	48.16
	Polynomial Regression	44.63
	General additive models	45.01
(f) PREI and Landscape division index (1000 m) $Rho=-0.68^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	172.72
	Polynomial Regression	166.30
	General additive models	165.89
(g) BiPo and Decline index (800 m) $Rho=-0.48^{***}$ (47 stations)	Linear Regression	401.34
	Polynomial Regression	396.38
	General additive models	396.23
(h) BiPo and Patch cohesion index (600 m) $Rho=0.42^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	370.14
	Polynomial Regression	372.04
	General additive models	370.14
(i) BiPo and Landscape division index (600 m) $Rho=-0.40^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	453.25
	Polynomial Regression	457.69
	General additive models	453.25
(j) EBQI and Decline index (200 m) $Rho=-0.47^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	385.58
	Polynomial Regression	387.56
	General additive models	385.58
(k) EBQI and Patch cohesion index (100m) $Rho=0.35^*$ (47 stations)	Linear Regression	411.81
	Polynomial Regression	413.64
	General additive models	411.81
(l) EBQI and Landscape division index (100m) $Rho=-0.40^{**}$ (47 stations)	Linear Regression	447.50
	Polynomial Regression	449.33
	General additive models	447.50

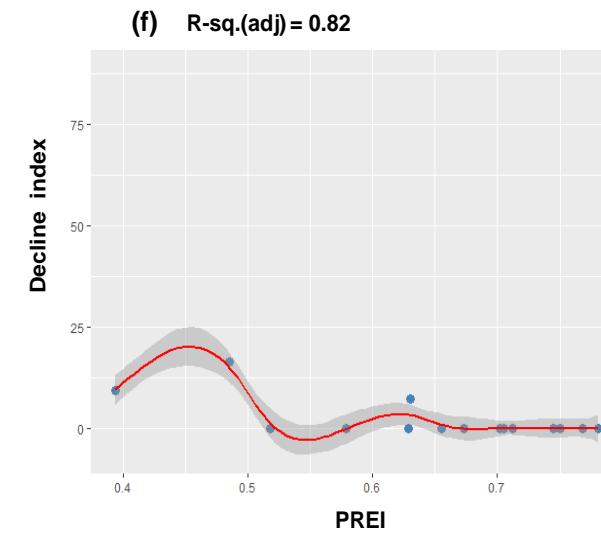
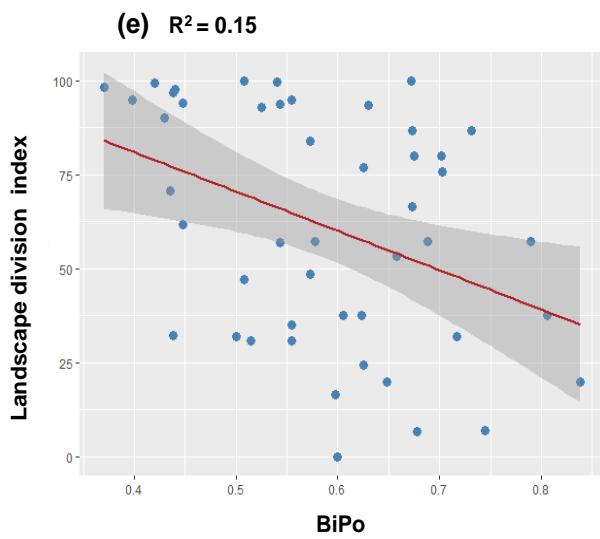
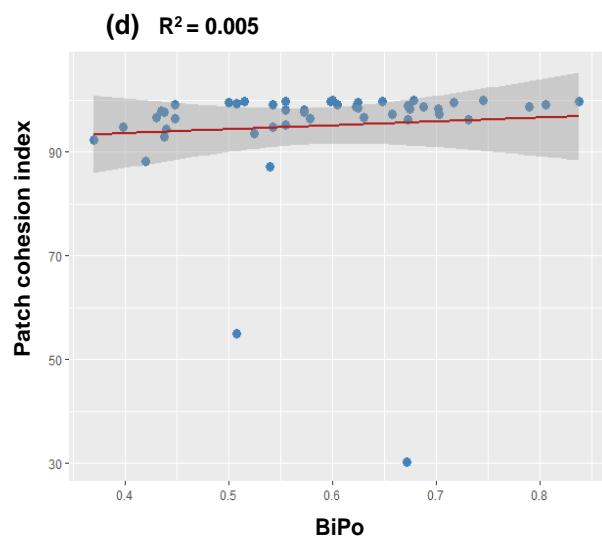
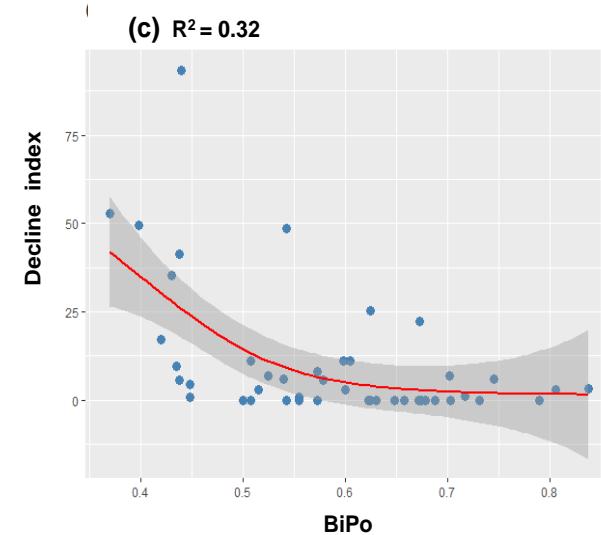
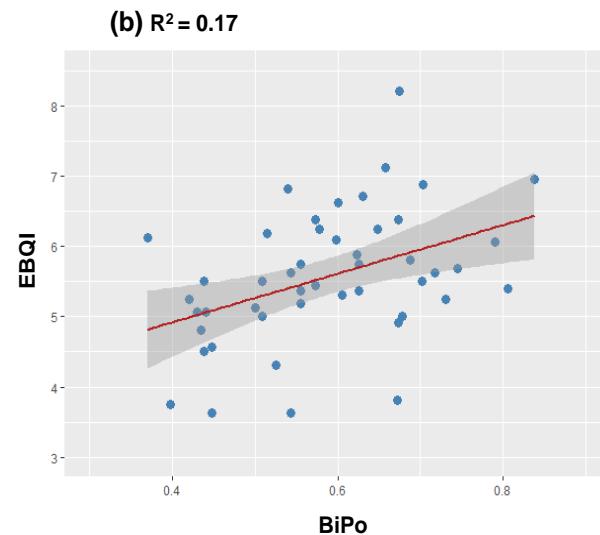
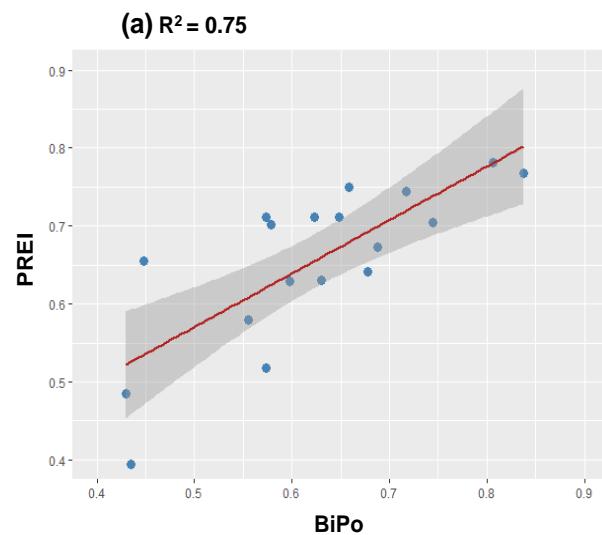
3.2.2 Nature and strength of the relationships

The nature of the selected relationships between the different indices can be visualized in ([Figure 22](#)). All the biotic indices showed increasing values with decreasing decline index and landscape division index values. On the contrary, the values of the patch cohesion index and of the landscape shape index increased with biotic indices values. The strongest predictions were observed for the PREI to explain on one hand the decline index in 200 x 200 m scale (adjusted R²=0.82) and on the other hand the patch cohesion index in 1000 x 1000 m scale (adjusted R²=0.48). The lowest explained variance (R²=0.0006) was between BiPo and the patch cohesion index in 600 x 600 m scale.

Tableau 7 : Correlation table (Spearman r) between biotic and landscapes indices.

Asterisks (*) refer to the P-value (P) significance associated to the correlation test with P*<0.05, P**<0.01, P***<0.001.

Landscape indices	Cell dimension (m)	BiPo	PREI	EBQI
Decline	100x100	-0.13	-0.30	-0.32*
	200x200	-0.48**	-0.58*	-0.47**
	400x400	-0.42**	-0.52*	-0.19
	600x600	-0.44**	-0.47*	0.014
	800x800	-0.48***	-0.42	-0.27
	1000x1000	-0.38**	-0.30	-0.19
Patch cohesion index	100x100	0.33*	0.001	0.40*
	200x200	0.04	-0.19	0.09
	400x400	0.23	0.19	-0.08
	600x600	0.42**	0.36	0.21
	800x800	0.25	0.16	0.21
	1000x1000	0.24	0.64**	0.06
Landscape shape index	100x100	-0.19	0.13	-0.20
	200x200	-0.11	0.009	-0.03
	400x400	-0.17	0.17	0.01
	600x600	-0.07	0.23	-0.18
	800x800	-0.01	-0.26	-0.02
	1000x1000	0.19	0.53*	0.11
Landscape division index	100x100	-0.38*	-0.04	-0.40**
	200x200	-0.12	0.16	-0.11
	400x400	-0.34*	-0.22	-0.015
	600x600	-0.40**	-0.54*	-0.20
	800x800	-0.22	-0.01	0.33*
	1000x1000	-0.29*	-0.68**	-0.16



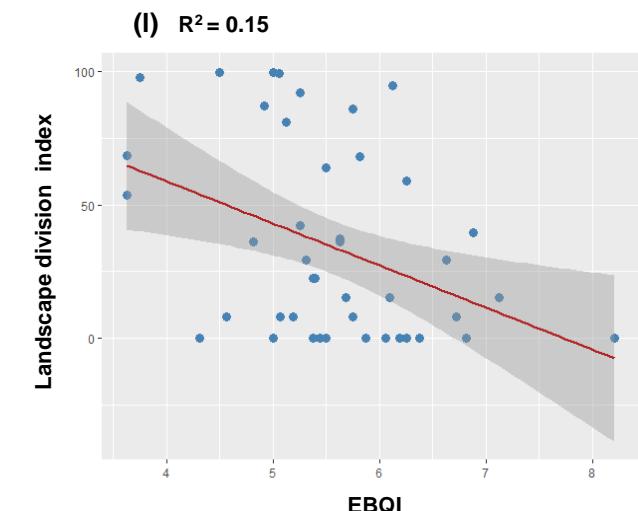
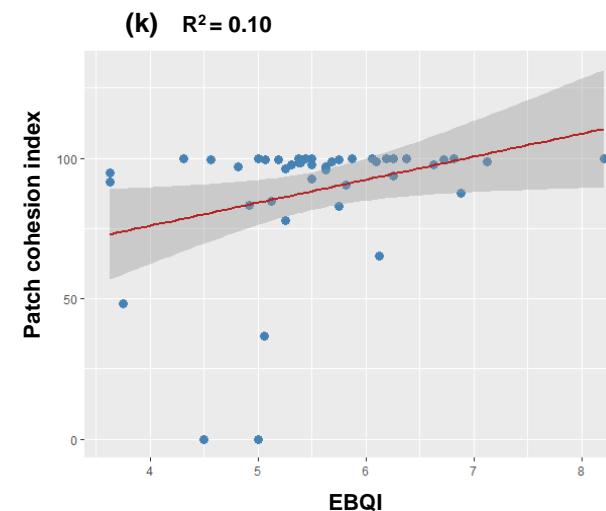
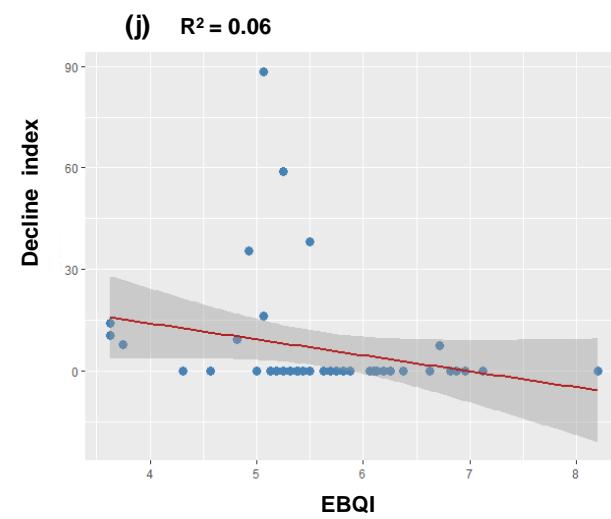
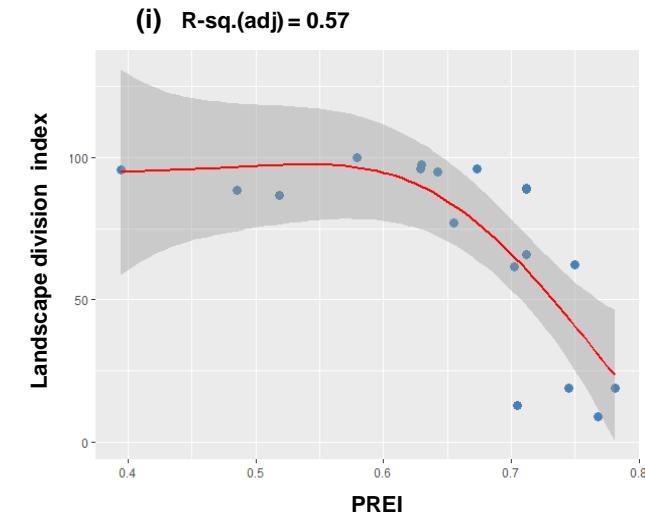
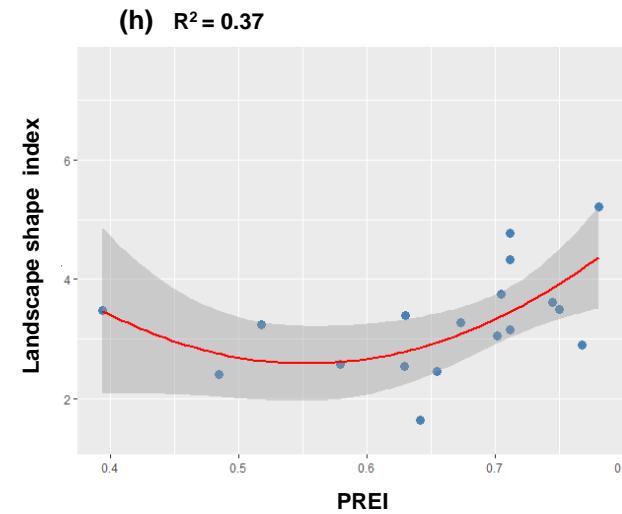
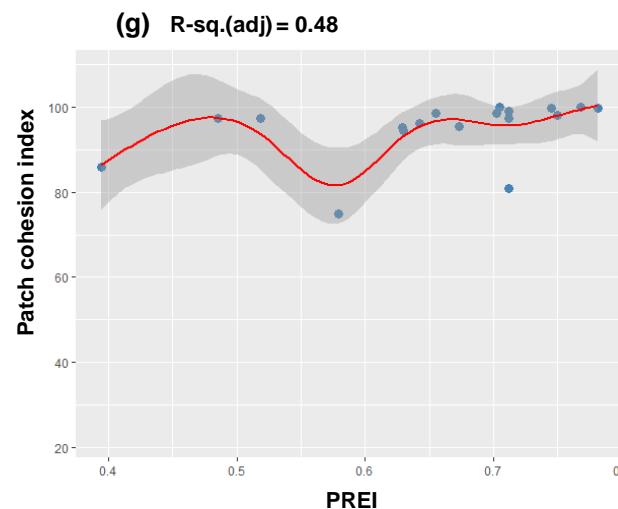


Figure 22 : Relationship between biotic indices and landscape indices.

R^2 and adj. R^2 respectively correspond to the variance and the adjusted variance explained by the model. The grey area represents the confidence interval. Note that to improve visualization, the Y axis scale is adapted to each variable. For each model see Table 6.

4 Discussion

4.1 Link between *P. oceanica* ecosystem structure (EBQI), habitat condition (BiPo) and the composition index (decline index)

The objective of this study was to quantify the strength and nature of the relationships between landscape indices estimated at different scales (scale) and biotic indices calculated for the key species *P. oceanica* seagrass.

First, as expected, EBQI was not correlated with PREI but weakly and significantly correlated with BiPo, contrary to previous results obtained by (Personnic et al., 2014). This difference might be due to the incomplete calculation that we used in our study. Indeed, EBQI is based on a conceptual model of the functioning of the whole ecosystem from primary producers to top predators (Personnic et al., 2014; Ruitton et al., 2014; Boudouresque et al., 2015). Here, not all the compartments (boxes), especially the fishing boxes, were taken into account for the estimation of the EBQI and those missing boxes have an important weight in the EBQI estimation (Personnic et al., 2014). We can thus assume that the present EBQI values were more correlated with the habitat condition than with the whole ecosystem and/or that BiPo reflects only part of the ecosystem structure in addition to the habitat condition.

The ecosystem structure through the EBQI was linked to a single landscape index: the decline index. This result means that the composition index calculated in 400 x 400 m scale reflected well the functioning of the whole ecosystem. Actually, the decline index is the proportion of dead seagrass beds (dead matte) and thus directly represents the response of the habitat to a global degradation of the environment. However, it is questionable whether any other landscape (configuration) index was related to EBQI, which nevertheless reflects according to Personnic et al., (2014), the ecological integrity of the habitat. Numerous studies showed that the landscape configuration can influence ecosystem functioning, and more and more landscape indices such as the covered area (Appeldoorn et al., 2011; Kendall et al., 2011; Zajac et al., 2013), the Landscape shape (Teixidó et al., 2007) and the Cohesion (Prada et al., 2008; Moore et al., 2011), are being used in seascape ecology to assess the conservation status of seagrass beds. The possibility to complete the values of EBQI in the future for the missing “fish” boxes (that are too time-consuming) should also be studied using other monitoring data focusing on biological sounds (Di Iorio et al., 2018; Gervaise, C., Lossent, J., Di Iorio, L., Boissery, 2018, Bolgan et al., 2020k), or environmental DNA (Stat et al., 2019). In fact, as mentioned in the introduction, the monitoring of biodiversity requires a synergy between different devices, each one with its proper constraints, in particular how to define a general quality based on several indices.

4.2 Landscape indices reflect well habitat condition

Composition (decline index) and configuration (patch cohesion index, landscape shape index, landscape division index) reflected well the *P. oceanica* habitat condition estimated by PREI and BiPo mostly using relatively large scale (800 x 800 m to 1000 x 1000 m). The significance of the correlations as well as the different explained variances in the models showed that these indices are all capable of estimating the degradation of the seagrass beds, making it possible to monitor their ecological status. This means that we could calculate these landscape indices over large study areas, actually everywhere where the distribution map is available, and thereby obtain information on the habitat condition, taking into account the scale and resolution which are very important in ecology because they influence ecological processes and statistical relationships ([McGarigal et al., 2002](#)).

Moreover, if we have clearly demonstrated here the complementarity between spot monitoring (on stations) and surface monitoring as well as the importance of coupling them in order to improve our knowledge, the indices used must above all be correlated with the pressures. Indeed, the link with pressures is an essential element of the WFD for the choice of indices of ecological quality of coastal waters. The PREI has been intercalibrated under the WFD even if the intercalibration only highlighted the link with large agglomerations ([Boissery, Pers. Comm.](#)). The landscape division index and decline index have already been shown to be linked with human activities ([Holon et al., 2018; Hougnandan et al., 2020](#)). It is therefore very important for the assessment of marine ecosystems to adapt large-scale indicator estimation, to ensure that the parameters influencing biological and functional status are well represented.

4.3 Which consequences for the strategy of evaluation for marine waters?

The two indices estimating habitat condition (BiPo and PREI) were consistent with each other. Similar results were shown by ([Gerakaris et al., 2017](#)) in the Aegean Sea. These results were expected given that PREI and BiPo integrate distinct but similar metrics such as lower limit characterization and phenological parameters. Due to their redundancy, using BiPo instead of PREI could be preferred especially where seagrass beds are the most damaged. Indeed, PREI is more time-consuming in terms of laboratory work and, more importantly, requires the destructive sampling of 20 shoots (but see [Gobert et al., \(2012\)](#);unpublished work, for a new non-destructive protocol). Moreover, even if its correlation and explained variance were only moderate, BiPo could be partly used to reflect ecosystem structure in the cases where EBQI can't be used because of time and/or financial constraints. However, PREI was better

predicted by landscape indices (configuration or composition), especially the decline index in 200 x 200 m scale and the landscape division index in 1000 x 1000 m scale. This means that the entire depth band around -15 m could be assessed for habitat condition with these configuration indices. This would make it possible to multiply the information compared to the few stations currently being monitored, as station monitoring is very demanding in terms of both time and human resources.

Even if these results are promising for future management objectives, we have to highlight that we used a fine resolution map of *P. oceanica* (1:10 000) and only worked at -15 m, the depth studied for the biotic indices. This study should thus be extended to other bathymetric ranges -- which means collecting information on *P. oceanica* health at depths other than -15m -- and to other study areas where data are available, in order to draw more general conclusions. It is important as well to notice that no large habitat map survey has been done since 2011 in France. In light of our results and the importance of those data, they should be updated more regularly, to enable the regular calculation of landscape indices and thus to study how the latter vary over time with biotic indices.

5 Conclusion

Because of the multitude of indices used to assess the status of coastal marine ecosystems and their possible redundancy, we quantified in this study the strength and nature of the relationships between biotic and landscape indices using a data set of *P. oceanica* seabeds in the Mediterranean Sea. Several statistical models were used to select models that best described these relationships. We showed that landscape indices calculated from *P. oceanica* maps distribution can well reflect the seagrass bed condition, and even the ecosystem structure to some extent. Our results, obtained around -15 m along the entire French coastline, would need to be confirmed in other countries and depths. This study further underlines the complementary nature of the data acquired within the framework of the WFD and the multiple descriptors and criteria targeted by the MSFD to assess the coastal water quality and environmental status of marine waters. Management objectives place a very different set of requirements whether it is an assessment of the ecological status of coastal waters (environmental water-related indices) under the WFD - and part of the MSFD (eg EBQI) - or an assessment of the ecosystem structure and function (habitat, nursery) under the MSFD. It is therefore important to really understand the whys and wherefores of these several indices. As a result, and given the present state of knowledge, the « perfect, unique indicator » does not seem to exist. The simultaneous use of several indices with complementary information in different *P. oceanica* studies seems to be the best strategy to meet different management purpose.



III

RESULTATS / CHAPITRE 3

@Andromède Océanologie

Identifying key-conservation areas for *Posidonia oceanica* seagrass beds

Objectifs

- Identifier des zones de conservation clés de *P. oceanica* à partir des réponses aux variables environnementales et aux pressions anthropiques

Résultats

→ La combinaison des variables environnementales et des pressions anthropiques explique respectivement à 70 et 85% la cohésion et le déclin de *P. oceanica*

→ Les seuils identifiés permettent de classer les herbiers *P. oceanica* en fonction de 4 catégories de gestion prioritaire

3. Identifying key-conservation areas for *Posidonia oceanica* seagrass beds

Hougnandan, F., Kéfi, S., Deter, J., 2020. Identifying key-conservation areas for *Posidonia oceanica* seagrass beds. Biol. Conserv. 247, 108546. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108546>

Abstract

The configuration of a habitat often reflects its conservation status and, to be effective, the conservation actions to be implemented must be adapted to local environmental conditions and human activities. Here, we take advantage of a fine resolution map (1:10 000) of marine habitats to study the spatial configuration of *Posidonia oceanica* seagrass beds, a marine habitat of great ecological and economic importance. Six different composition and landscape descriptors were calculated at different resolutions (grid cells of 400m x 400m, 200m x 200m and 100m x 100m) between 0 and 40 m deep along 1700 km of French Mediterranean coastline (mainland and Corsica). A Random Forest approach was applied to relate these landscape descriptors to anthropogenic and environmental factors and to assess their relative importance. The best predictive power of the Random Forests models was obtained for 100m x 100m grid cells with models explaining 87 % of the variance of the decline index and 70 % of the variance of the cohesion index. The identification of threshold points for all environmental variables allowed to localize seagrass beds in either good or bad environmental conditions. We also identified sites whose spatial configuration is degraded despite good environmental conditions. These are sites with greater influence from human activities that could benefit from proactive conservation measures.

Keywords: Submerged aquatic vegetation (SAV), Human activities, Landscape indices, Random Forest

1 Introduction

Human activities have strongly modified the environment: global warming, sea level rise and loss of biodiversity are signs of this global impact (Limam, 2008, Khare et al., 2019). Major climate and ecological changes affect the world's oceans leading to a number of responses including increasing water temperatures, changing weather patterns, shrinking ice-sheets, temperature-driven shifts in marine species ranges and the disappearance of species (Jagers et al., 2019). In addition to being impacted by climate change, marine biodiversity is strongly impacted by other human activities and their consequences, mainly fishing, chemical pollution and eutrophication, physical degradation of habitats and invasion of alien species (Amara, 2011; Glover and Smith, 2003).

The Mediterranean Sea, because of its location, is strongly affected by climate change and by many anthropogenic factors. At the crossroads of Africa, Europe and Asia, the Mediterranean coasts have experienced the apogee and decline of many civilizations. The region has always been an important route for merchants and travelers, allowing trade and cultural exchange. Human influence has been present in the Mediterranean for several millennia but it has become increasingly important with technological advances (Coll et al., 2010). Its coastline stretches 21 states and is one of the main tourist destinations in the world, with 200 million tourists a year. Mediterranean-type ecosystems, with their characteristic and unique weather patterns of mild, wet winters and hot, dry summers, are present only in five regions of the world: in California, central Chile, the Cape South Africa, and in southwestern and southern Australia. It is therefore a unique geographical, cultural, historical and economic context. About 7 % of the world's population lives in the Mediterranean coastal countries, i.e. 460 million inhabitants.

The Mediterranean coasts and the ecosystems they shelter are therefore subject to some of the most important human pressures on the planet even though it is a marine diversity hotspot with approximately 17 000 species listed (Coll et al., 2010). One ecosystem is particularly recognized to contribute to most of the biodiversity, productivity and ecosystem services of the French Mediterranean coast: *Posidonia oceanica* (L.) Delile seagrass beds meadows (UNEP / MAP, 2009). The extensive marine grasslands constituted by *P. oceanica*, recognized as being a habitat of community interest (92/43 / EEC Habitats Directive, habitat codes 1120: Posidonia).

Seagrass bed ecosystems play an essential ecological role (Cullen-Unsworth et al., 2014) and provide valuable services such as protection against coastal erosion, contribution to fisheries by supporting food webs or the absorption of pollutants by water filtration (Waycott et al.,

2009). Seagrass beds are sentinel species (i.e. species whose sensitivity serves as an early indicator of changes in the environment of a given ecosystem): any change in their spatial distribution (e.g. a reduction in the maximum depth limit, or a loss of covered areas) reflects a change in the state of the environment (Orth et al., 2006). Because of global changes, seagrass bed ecosystems have shown a widespread decline over the last decades (Selig et al., 2014; Waycott et al., 2009). For *P. oceanica*, a protected, endemic and most common seagrass bed species in the Mediterranean (Boudouresque et al., 2012), the loss of cover is estimated to be about 10% over the last 100 years with a 50 % decrease in density over the last 20 years (Marbà et al., 2014; Telesca et al., 2015). *P. oceanica* declines are mainly observed near urban areas (Boudouresque et al., 2012; Holon et al., 2018) and are mainly related to human activities: 67.6% of the cover decreases are attributed to physical impacts from human activities (Boudouresque et al., 2009; Marbà et al., 2014), and its degradation status is explained at 71 % by anthropogenic pressures (Holon et al., 2018). *P. oceanica*, spatial extent and density are also influenced by light (Elkalay et al., 2003). Moreover, *P. oceanica* suffers from desalination (i.e. water salinity less than 33 psu) (Ben Alaya, 1972) and does not bear extreme temperatures (less than 9.0 °C and more than 29.2 °C (Augier et al., 1980). The seascapes made of *P. oceanica* are thus strongly influenced by natural and anthropogenic factors that determine their shape and functioning at different spatial scales (Abadie et al., 2018).

The trajectory of seagrass beds in Europe since 1869 has shown a serious trajectory of decline but a recent study (de los Santos et al., 2019) recently revealed a weak reversal of trend in their extent and density, especially for *P. oceanica* (increase of 0.5 % in area) (de los Santos et al., 2019). This seagrass bed recovery was mostly (68%) attributed to management actions (de los Santos et al., 2019).

One of the challenges in seagrass bed conservation is getting accurate information about their health condition (Unsworth et al., 2018). However, spatial and temporal data on seagrass bed extent and density are normally scattered or scarce in most regions, as well as disparate in terms of the metrics of change assessed. Another challenge is to adapt and prioritize management actions as well as possible to the local conditions since local environmental conditions and human activities influence the spatial extent and density of *P. oceanica* seagrass beds (see above). The present work aims at addressing these challenges and investigates how to link the spatial configuration of *P. oceanica* to anthropogenic pressures and environmental conditions to more systematically assess its conservation status and better orientate management actions. Previous studies have assessed the influence of anthropogenic pressures and changes in environmental conditions on the ecosystem conservation status or degradation status trough a

landscape approach (Abadie et al., 2015; Pittman, 2017). Several landscape indices have been proposed to study the spatio-temporal configuration, fragmentation and connectivity of seagrass beds (Sleeman et al., 2005). Most studies so far have focused on the impact of particular pressures on seagrass beds, such as fish farming (Cancemi and Falco, 2003; Espinardo et al., 1999), the introduction of foreign nutrients into the environment (Hughes et al., 2018), and the damage caused by 10-m-long anchors on the structural characteristics and spatial dynamics of *P. oceanica* (Abadie et al., 2019). Holon et al. (2018) estimated the cumulative effect of several coastal anthropogenic pressures on the degradation status of *P. oceanica* along the French Mediterranean coastline. However, direct environmental factors, such as salinity, temperature, turbidity or chlorophyll A, known to influence the distribution and ecological status of seagrass beds (Boudouresque et al., 2006; Telesca et al., 2015; Montefalcone et al., 2016), have not been taken into account in this previous study. Holon et al. (2018), showed that the influence of anthropogenic pressures on degradation was not linear: thresholds were detected and passing these thresholds could put *P. oceanica* in a critical management status. Studies have shown that once certain thresholds of various global stressors (Hughes et al., 2018) or of external elements (nutrient enrichment (Connell et al., 2017) are passed, seagrass beds could completely change their conservation status. However, to our knowledge, no study has investigated so far the impact of several anthropogenic and environmental variables simultaneously on the seagrass bed conservation status.

The aim of this present study is to assess the relative influence of multiple anthropogenic pressures and environmental factors on the conservation status of *P. oceanica* along the French Mediterranean coast. Therefore, different landscape indices related to the conservation status of *P. oceanica* were calculated at different spatial scales in order to select the most representative ones. The threshold values found for anthropogenic pressures and environmental variables were used to classify the seagrass beds according to their conservation status. This allowed a fine-scale definition of priority areas that required special attention in conservation measures. We focused on the French Mediterranean, which represents 1700 km (of which about 700 km for Corsica; Source: www.shom.fr) of the 46 000 km of Mediterranean coastline.

2 Methodology

2.1. Study zone and spatial distribution data of *P. oceanica*

This study was carried out along the 1700 kilometers of French Mediterranean coast (including Corsica), between 0 and 40 m depth which is the bathymetric growth limit of *P. oceanica* in France (Boudouresque et al., 2012). The distribution data of *P. oceanica* and dead matte (which is what remains of the plant after its death) come from the 1:10000 map of 11 marine biocenoses available on the MEDTRIX platform (www.medtrix.fr, Project DONIA expert, see Holon et al. (2015) for details concerning data and map building). Briefly, after compiling a bibliographic synthesis, data were gathered and homogenized from 1:10000 habitat maps; these data were collected by different organizations and programs (see Acknowledgements). Campaigns were led between 2005 and 2014 using classical methods: aerial or satellite photography, side-scan sonar survey, sonar survey and validation through direct observations (“ground-truth points”) based on classical dives and/or towed dives. The raster of 11 marine biocenoses was reclassified into three biocenoses, namely: 1 = *P. oceanica*, 2 = dead matte and 3 = nine other habitats. We divided our study area into cells of identical and joined size using the QGIS software version 18.02.16. Three data sets were built depending on the dimensions of the cells, i.e. 100 m × 100 m, 200 m × 200 m or 400 m × 400 m. Landscape indices, pressures and environmental values (see after) were calculated for each cell of different dimensions from their respective raster previously transformed into points; the average value was extracted using the software ArcGIS 10.3.1. Smaller cell dimensions were not used because they did not permit to properly compute all the landscape indices.

2.2. Human pressure data

We used the map of anthropogenic pressures made by Holon et al. (2015) at a resolution of 20 m along the French Mediterranean coasts and available on the MEDTRIX platform (www.medtrix.fr, Project IMPACT). Nine pressures (based on quantitative data), on which local decision-makers can have an influence, were considered: human-made coastline (big harbours / harbours / artificial beaches, ports of refuge / pontoons, groynes, land- fills and seawalls areas), urbanization (Number of people per municipality), costal population (size and density considering the inhabitants-residents), aquaculture (total area of aquaculture farms), agriculture (land cover), coastline erosion (land cover), urban effluents (capacity, output), boat

anchoring (number and size of boats observed during summer), and fishing (traditional and recreational fishing areas). These pressures have an impact on seagrass beds by changing the clarity of the water and / or the water current and / or directly causing irreparable physical damages (Boudouresque et al., 2012). Indeed, urban and industrial discharges, coastal erosion or shoreline artificialization contribute to the supply or re-suspension of the mineral and organic matter (Waycott et al., 2009), while agricultural areas can increase erosions and phytoplankton production when leaching nitrogen and phosphorus inputs. This induces an increase in water turbidity and contributes to the reduction of light diffusion in the water column (Waycott et al., 2009). However, accessibility to light has a direct impact on the survival capacities and metabolism of *P. oceanica*. Secondly, pressures such as fishing and mooring have more immediate and localized destructive effects, since anchors, seines and trawls (trawling which has been prohibited over seagrass beds by the European Regulatory Council since 2006) can deteriorate or tear up the seagrass beds (Boudouresque et al., 2012), almost irreversibly. Data about the origin and the intensity of these pressures came from published databases (MEDAM, CORINE land cover, INSEE and MEDOBS) and from the Water Agency RMC and IFREMER. Satellite images and unpublished data from Andromède Océanologie were also analyzed.

2.3. Environmental data

The environmental variables considered for this study were: seawater salinity, sea surface temperature, chlorophyll A, and turbidity. They were provided by the PREVIMER weather-France project (available on <http://marc.ifremer.fr/>). We used annual average values for 2010-2012 years.

2.4. Landscape indices

Six landscape indices were calculated from the raster of the three biocenoses maps to characterize the landscape configuration of *P. oceanica*: i) the average area of patches, ii) the percentage of seabed coverage, iii) the fragmentation index, iv) the aggregation index, v) the cohesion index and vi) the decline index (*Table 8*). The computation of the five first landscape indices recommended by Sleeman et al. (2005) for the monitoring of seagrass beds fragmentation was done with the SDMtools package (Vanderwal et al., 2019), using R statistical software (R Core Team, 2018). For each index, values are expected to vary according to the conservation status of the habitat (*Tableau 8*). The decline index was calculated with R based

on Holon et al. (2018), who used it to estimate the degradation status of the seagrass beds. A principal component analysis (ACP) was then done to visualize how the meadows were characterized according to the landscape indices. Following this ACP, we retained for further analyses the indices that were not correlated and better characterized the seagrass beds.

2.5. Choice of scale

The collinearity between the pressures was tested through the calculation of the Inflation Factors of Variance (VIF), realized with the package 'usdm' (Naimi, 2017). Variables with a VIF greater than a threshold value of 5 ($VIF > 5$) were considered to generate collinearity and were excluded from the analysis. Each landscape index selected by ACP was modelled according to anthropogenic pressures and environmental variables using Random Forests (called RF thereafter) as previously described by (Breiman, 2001). RF is a machine learning method that builds a set of classification or regression trees. RF have been found to be ideally suited to ecological data as they do not require linear relationships, they effectively model variable interactions, can handle missing data and correlated variables, are more stable than traditional regression trees to minor changes in input data and have high predictive power (Breiman, 2001; Catherine et al., 2010; Cutler et al., 2007; Holon et al., 2018; Parravicini et al., 2012).

Random Forests were built using 1000 trees to stabilize the ‘out-of bag’ error and allow for random testing of three potential splitting variables at each node. For each dataset (dimensions of, 100 m × 100 m, 200 m × 200 m, 400 m × 400 m), a model was built and the predictive capacities of the three models were compared using the percentage of explained variance. The scale (cell dimension) producing the highest explained variance was used thereafter.

Tableau 8 : Landscape indices used for the study of *P. oceanica* seagrass beds configuration.
See ([L. McGarigal and Marks, 1995](#); [Rutledge, 2003](#)) for the expected landscape index values for a habitat in a good conservation status.

Landscape indices	Formula	Components	Maximum expected value for an habitat in a good conservation status
Average area of patches	$\frac{\sum_{i=1}^n a_{pi}}{n_p}$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat n_p : number of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat	—
Percentage of seabed coverage	$\frac{\sum_{i=1}^n a_{pi}}{A_p} \times 100$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and other patches in a quadrat	100
Fragmentation	$1 - \sum_{i=1}^n \left(\left(\frac{a_{pi}}{A_p} \right)^2 \right)$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a quadrat	0
Aggregation index	$\left(\frac{g_p}{\max(g_p)} \right) \times 100$	g_p : number of contacts between <i>P. oceanica</i> pixels	100
Cohesion index of patches	$\left[1 - \frac{\sum_{i=1}^n p_{pi}}{\sum_{i=1}^n (p_{pi} \times \sqrt{a_{pi}})} \right] \times \left[1 - \frac{1}{\sqrt{A_p}} \right]^{-1} \times 100$	p_{pi} : perimeter of each <i>P. oceanica</i> patch a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a quadrat	100
Decline index	$\frac{A_m}{A_m + A_p} \times 100$	A_m : Area of the dead matte A_p : <i>P. oceanica</i> patches area	0

2.6. Estimation of the relative influence of predictive variables on the selected landscape indices

In RF, the relative importance of a predictive variable is quantified by comparing the accuracy of the model's predictions using the original variable with the accuracy of the same model using a randomly permuted variable ([Siroky, 2009](#)). We used “IncNodePurity”, which is the average total decrease in node impurity attributed to splitting on each measured variable using the residual sum of squares; it provides an indication of node prediction accuracy attributed to each variable. Partial dependence diagrams of the random forest were used to visualize the influence (importance, slope value, shape) of each variable on each selected landscape index, while taking into account the average effects of all interactions with other explanatory variables.

2.7. Detection of thresholds and visualization of the results

Thresholds (i.e. points at which the statistical properties of a sequence of observations change abruptly) were searched for each of the environmental variables and anthropogenic pressures using the package "strucchange" (Leisch et al., 2019). According to Zeileis et al. (2015), the research and test of existing thresholds (breakpoints) is based on a dynamic programming approach based on Bellman's principle (Bellman, 2008). More details on this dynamic programming algorithm can be found in Bai and Perron (2003). The main computational effort is to compute a triangular RSS (Residual Sum of Squares) matrix, which gives the sum of the residual squares for a series of observations starting at observation i and ending at i' with $i < i'$. From a simple linear regression model, the "breakpoints" function of the package calculates an object of type "breakpointsfull", which contains all the possible threshold points. This contains in particular the rectangular matrix of the sum of the residual squares and the functions making it possible to extract an optimal segmentation. A summary of this object gives the threshold points for all segmentations as well as the associated RSS and the associated BIC test statistic (Bayesian Information Criteria) (Leisch et al., 2019).

A threshold value can be interpreted as the value (of an environmental variable or anthropogenic pressure) above or below which the spatial configuration of *P. oceanica* (and thus its conservation status) would change radically. In case where thresholds are identified, we can thus distinguish two categories of sites for each environmental variable or human pressure considered depending to whether it is above or below the threshold identified. A first map was built to show *P. oceanica* (living and dead matte) classified into two categories: i) cells where a threshold is exceeded for any of the environmental variables and ii) cells where the threshold is exceeded for at least one environmental variable. Depending on the spatial configuration of *P. oceanica* characterized by landscape index, these values were expected to be linked with *P. oceanica* in more or less good conservation status (see Table 8). Second, we built a map to identify the cells of low correspondence between the landscape index (and conservation status) and the environmental variables within the previous categories.

The map consequently showed cells in four categories: i) cells where the environmental variables and the landscape index are “good”, ii) cells where environmental variables are good (under the threshold) and the landscape index is not in favor of a good conservation status, iii) environmental variables are bad (threshold crossed) but the landscape index is in favor of a

good conservation status and iv) environmental variables (threshold crossed) and the landscape index are not in favor of a good conservation status.

The limit threshold for each landscape index was fixed at 50.

2.8. Showing congruences and incongruities between the conservation status and the explaining variables

The cohesion index was used to represent the conservation status of the *P. oceanica* at the study scale and its links with the environmental variables depending on the threshold measured. This index that measures the connectivity between *P. oceanica* patches well reflects the processes of ecological degradation within a landscape (Rutledge, 2003), and assesses well its state of conservation (Opdam et al., 2003).

Using the cohesion index calculated on each grid cells, we associated the location of *P. oceanica* with respect to the environmental conditions and the *P. oceanica* cohesion index. We defined that cells with cohesion Index ≤ 50 are in a bad conservation status whereas cells with a cohesion Index >50 are in a good conservation status. We classified all cells in four categories namely: 1) *P. oceanica* patches are in good environmental conditions and present a good cohesion, 2) *P. oceanica* patches are in good environmental conditions but present a bad cohesion, 3) *P. oceanica* patches are in poor environmental conditions but present a good cohesion, 4) *P. oceanica* patches are in poor environmental conditions and present a poor cohesion. For each of these four categories, different conservation actions were defined, ranging from inaction to urgent restoration measures. (*Figure 28* for follow process in this study)

3 Results

All anthropogenic pressures and environmental variables were kept for the analyses because the collinearity test showed that they all had a VIF value weaker than 5. The principal component analysis was performed with the six landscape indices for all cell sizes and explained 92.7 % of the total inertia with the first two axes. Cells characterized by only the presence of dead matte were very noticeable in the PCA because they were far removed from other cells on both axes of the PCA. The first axis alone explained 75.8 % of the total inertia. Independent of the cell size chosen, the first axis clearly contrasted two landscape indices, namely the decline index and the cohesion index (see [Figure 23](#)). Both of these indices were retained to characterize the configuration of the seagrass beds for all further analyses. The other landscape indices were therefore removed from the analyses.

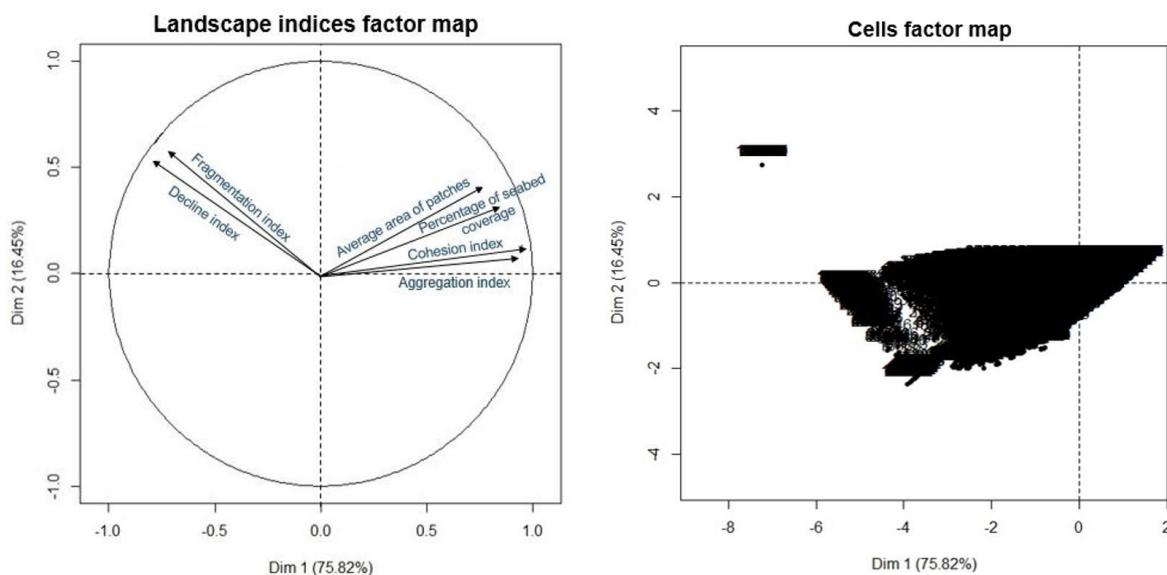


Figure 23: ACP graph showing the characterization of 100 x 100 m seagrass cells by landscape indices (114282 cells)

The RF models showed that the scale of 100 x 100 m was associated with the highest explained variance: 87% for the decline index and 70% for the cohesion index ([Tableau 9](#)).

Tableau 9 : Summary of percentage of variance explained by Random forest models for each landscape index retained to characterize the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds and for each cell dimension.

Cell dimension	Decline index			Cohesion index		
	100 m	200 m	400 m	100 m	200 m	400 m
Percentage of variance explained	87 %	82 %	75 %	70 %	42 %	48 %

For both landscape indices, environmental variables were more strongly linked to the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds than anthropogenic pressures with, in order of importance: temperature, salinity, turbidity and then chlorophyll A ([Figure 24](#)).

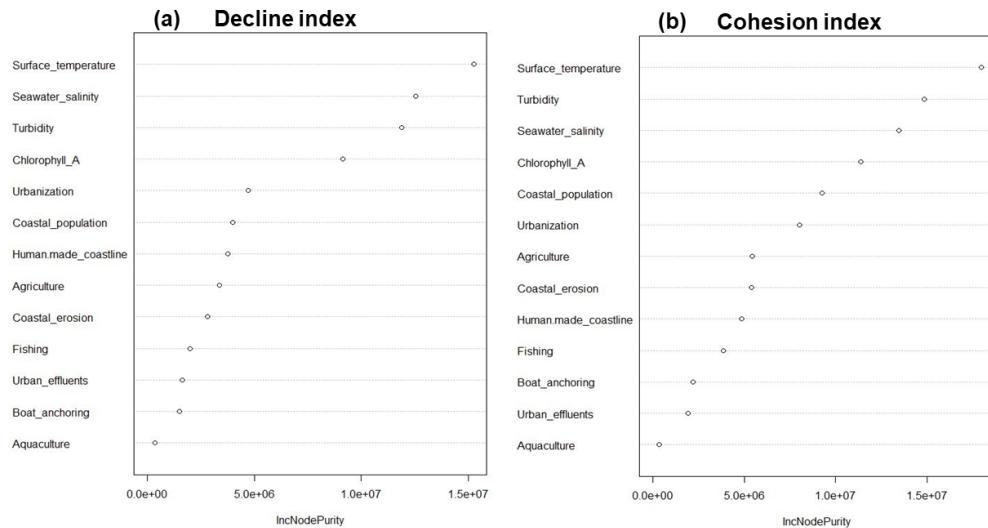
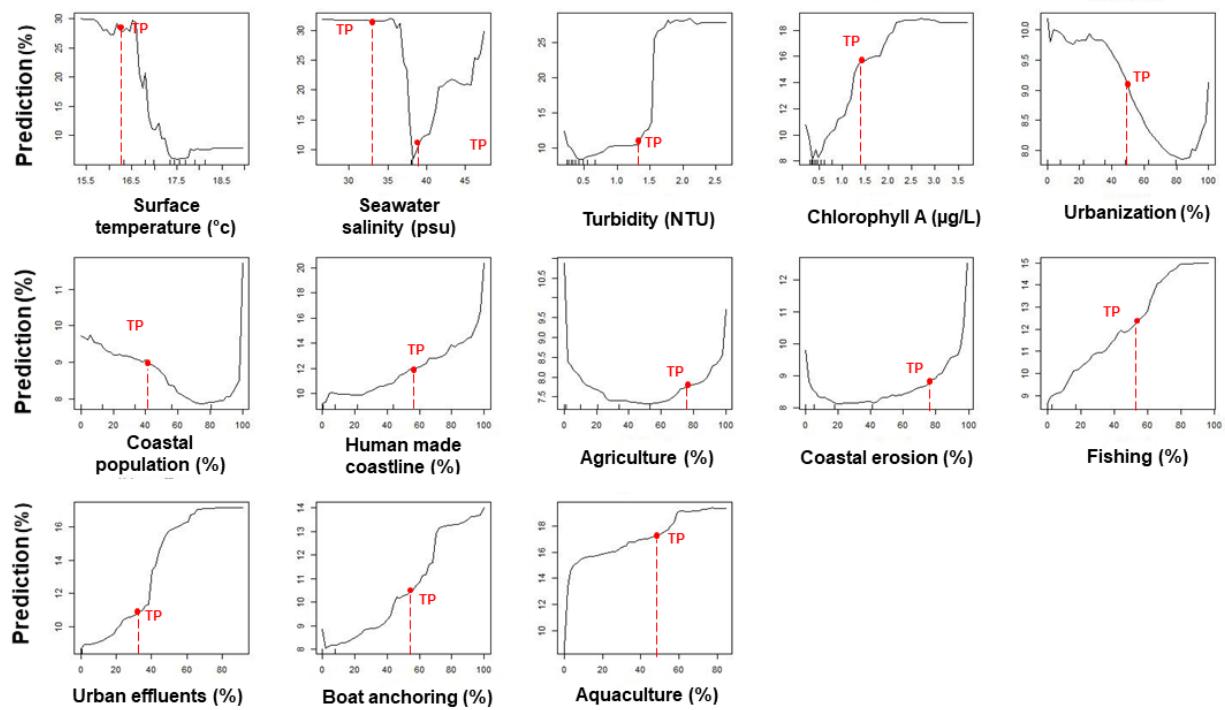


Figure 24 : Importance of each explaining variable relative to the seagrass decline index (a) and cohesion Index (b) with the Random Forest model respectively explaining 87 % and 70 % of the variance (grid cell size = 100 x 100 m)

A grid cell size of 100 x 100 m and the associated data set were thus retained for the following analyses. The partial dependence curves of the decline index as a function of the different explaining variables all exhibited non-linear relationships ([Figure 25](#)). This means that thresholds can be identified for all of them. Over the thresholds value, the decline index decreased with the temperature, increased with increasing values of turbidity and chlorophyll A, and was weak between two values of salinity ([Figure 25](#)). The decline index also globally increased with increasing anthropogenic pressures through non-linear patterns. Similarly, the partial dependence plots for the model explaining the cohesion index showed non-linear patterns and thresholds were detected for all variables. Patterns were opposite to the ones observed for the decline index.

(A) Decline index



(B) Cohesion index

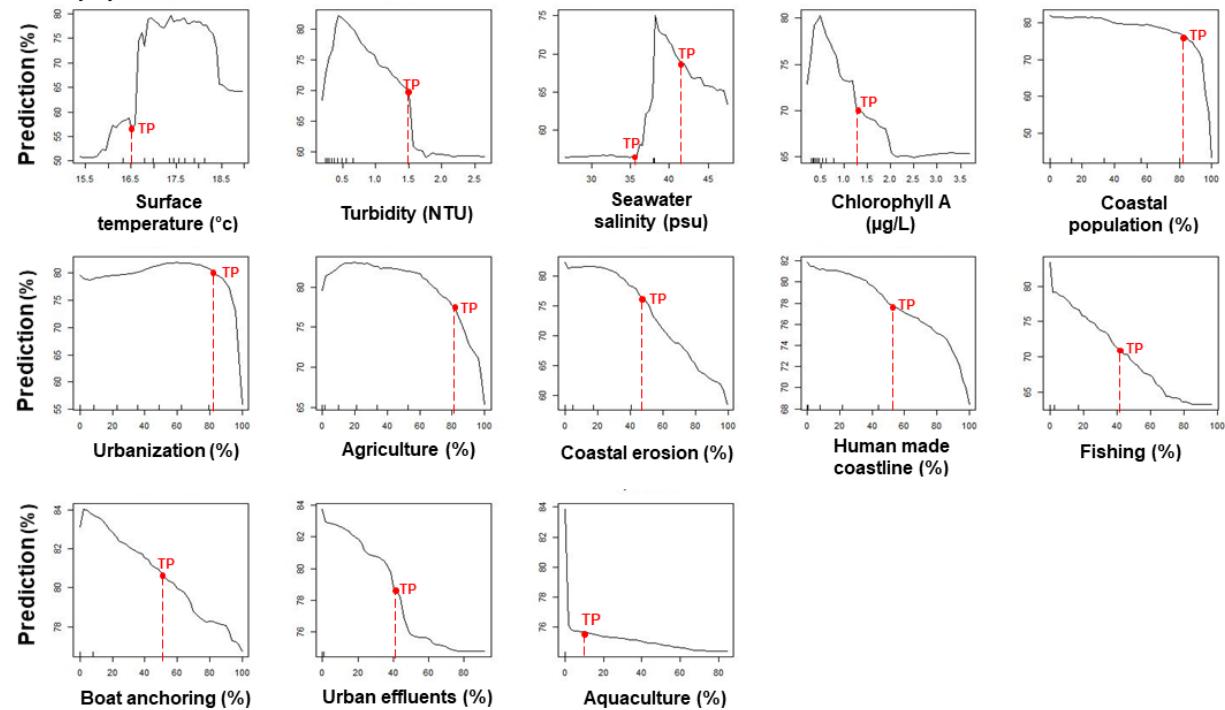


Figure 25 : Influence and response curves of each explaining variable on A) the decline index and B) the cohesion index for *P. oceanica* seagrass beds through the Random Forest model with 100 x 100 m cells.

Thresholds (TP) are indicated in red. Note that to improve visualization, the Y axis scale is adapted to each variable. The graphs are ordered according to the influence of the different factors on the indices (see Figure 24)

Regardless of the landscape index considered question, the detected thresholds for environmental variables values were similar. Landscape indices were in favor of *P. oceanica* being in good conservation status (low decline index, high cohesion index) for temperatures superior to 16.5 °C, salinity between 33 psu and 41 psu, turbidity inferior to 1.5 NTU and chlorophyll A below 1.7 µg/L. These values were used to visualize on a map of living *P. oceanica* beds and dead matte localized in areas below or above one, two, three or four of the environmental thresholds (*Figure 26*). This map suggests that almost all *P. oceanica* located east of the longitude 6° E (Cap Carqueiranne) were associated to good environmental conditions. Urbanization and coastal population were the two anthropogenic pressures most related to the decline of *P. oceanica* with a decline, which, beyond a threshold, decreased as urbanization and population size increased (*Figure 24 and 25*). In comparison with other anthropogenic pressures - i.e. human-made coastline, coastal erosion, fishing, urban effluents, boat anchoring and aquaculture - the decline of *P. oceanica* increased linearly when these different pressures were high (see thresholds on *Figure 25*).

For all anthropogenic pressures, the cohesion between *P. oceanica* patches decreased linearly when the pressures increased. Cohesion was thus used to visualize where the good conservation status of *P. oceanica* based on the cohesion index (linearly linked with anthropogenic pressures) matched good or bad environmental conditions (*Figure 27*).

The erroneous matches were the most interesting to locate; they were between 5° (around the Rhône River) and 7° E and especially between 5° and 6° E. In this region, cohesion was good despite of bad environmental conditions, and the values of the anthropogenic pressures were more important, except for aquaculture and agriculture, than in the regions where environmental conditions were good and the cohesion bad.

On the contrary, in the Eastern part, some areas presented good environmental conditions but a bad cohesion. In these areas, the average value of some pressures such as human-made coastline, coastal population, fishing, urban effluents, coastal erosion aquaculture where higher than in areas presenting good environmental conditions but a good cohesion (P-value ≤ 2.2.e-16 associated to Wilcoxon Test).

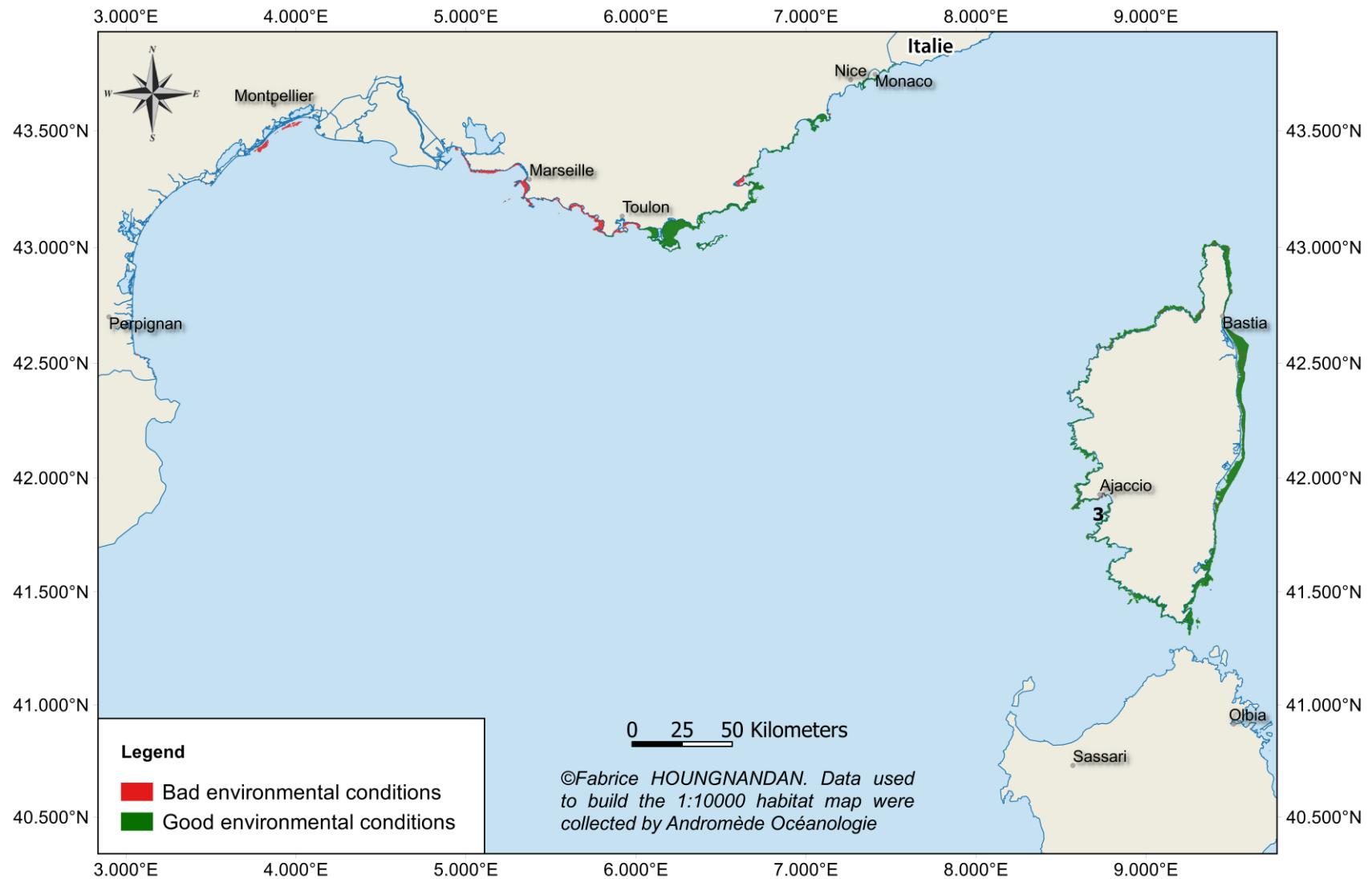


Figure 26 : Distribution of *P. oceanica* beds (living and dead matte) according to the threshold of environmental variables. In green: cells where all the environmental variables (Temperature, salinity, turbidity and chlorophyll A) are good.
In red: cells where the threshold is exceeded for at least one environmental variable.

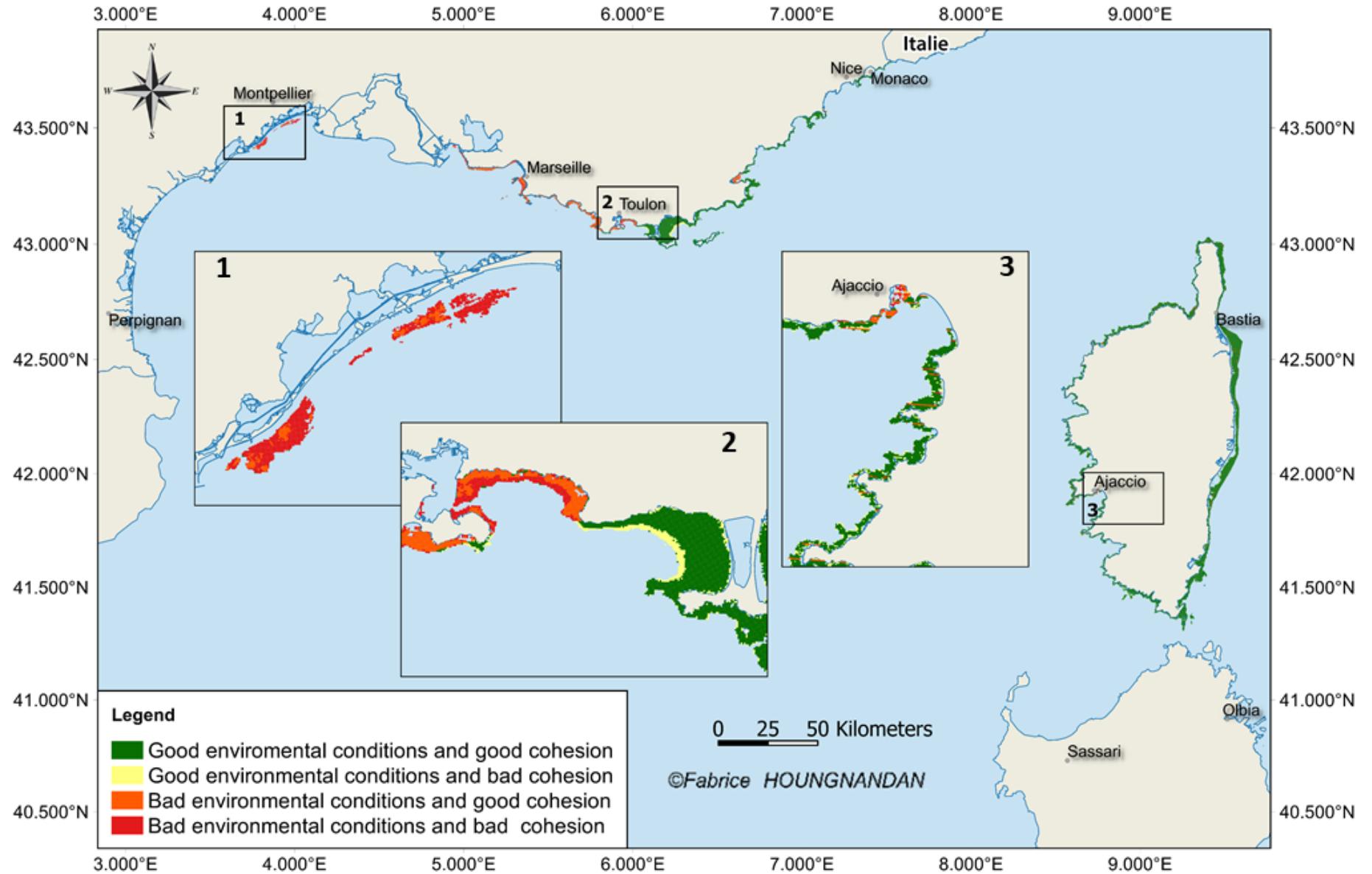


Figure 27 : Distribution of *P. oceanica* (100-m grid cells) according to the cohesion index (value >0.5 = good cohesion; ≤ 0.5 = bad cohesion) and environmental variables. Value above the threshold for at least one environmental variable = bad environmental conditions; value under the threshold for all environmental variables = good environmental conditions

4 Discussion

4.1 Anthropogenic pressures and environmental variables influence *P. oceanica* conservation status

Using data from the 1700 km French Mediterranean coastline (including Corsica), the aim of this study was to assess the relative influence of multiple anthropogenic pressures and environmental factors on the conservation status of *P. oceanica* seagrass beds through using their spatial configuration, and then to use these results to classify the seagrass beds according to management needs. In the study area, the conservation status defined by the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds was better characterized by two opposite landscape indices: the decline index and the cohesion index. The first index measures the spatial coverage of *P. oceanica* in a cell and the second one measures the connectivity between *P. oceanica* patches. A reduction in patch cohesion can occur if *P. oceanica* suffers a significant direct physical impact, which subsequently reduces its spatial coverage in synergy with the effect of several other pressures. The decline of *P. oceanica* is therefore a progressive process that follows the reduction of connectivity between the *P. oceanica* patches.

Mixing anthropogenic and environmental pressures, our model was able to explain *P. oceanica* landscape indices, especially the decline index, with excellent performances (87 % of the variance explained). A similar model with only anthropogenic pressures accounted for 71.3 % overall variance of the decline index (Holon et al., 2018). As expected, the decline index increased with increasing anthropogenic pressures, contrary to the cohesion index which showed an opposite pattern. Among these anthropogenic pressures, urbanization and population density were the most important variables to explain the landscape indices. Our results also showed a more direct influence of environmental factors on the conservation status of *P. oceanica*. This is strengthened by the fact that even if almost no seagrass beds is free of physical impacts due to human activities (Marbà et al., 2014), environmental conditions, and especially temperature, still remain the most important constraints for the conservation status of *P. oceanica*. Our results are in agreement with recent studies, which highlighted that the rise in sea temperature caused by climate change was one of the main reasons for the global decline of seagrass beds, and particularly *P. oceanica*, in the French Mediterranean (Marbà and Duarte, 2010; Pergent et al., 2014).

4.2 Thresholds for environmental variables and anthropogenic pressures define *P. oceanica* conservation status

Thresholds were identified for the influence of each anthropogenic pressure and environmental variable on the decline index and the cohesion index of *P. oceanica*. The values of anthropogenic pressures and environmental variables above the thresholds represent the areas at most risk of decline for *P. oceanica* in the French Mediterranean.

The threshold values identified by our models for all the environmental variables were very similar to those found in the literature for temperature ($\leq 10^{\circ}\text{C}$) (Boudouresque et al., 2012) and salinity (≤ 33 psu and ≥ 41 psu) (Ben Alaya, 1972). *P. oceanica*'s absence from the Levantine coast (eastern Mediterranean) and its scarcity in the northern Adriatic and along the French western coastline was already assumed to be due to respectively summer and winter temperatures (Boudouresque and Meinesz, 1982). Moreover, our results showed that the decline of *P. oceanica* increased linearly with high turbidity and chlorophyll A levels in the water column although no threshold value was clearly reported in the literature. The thresholds identified in the present study were 1.5 for turbidity and 1.7, for chlorophyll A. The increases in turbidity and chlorophyll A result in a decrease in illumination and then a reduction in the cover and density of seagrass beds leading to the death of *P. oceanica* (Ruiz and Romero, 2003). Threshold values obtained for anthropogenic pressures compared with those found by Holon et al. (2018), who used another detection method, are in the same range especially for human-made coastline, coastal population, erosion, and urban effluents. The largest differences were found for local pressures, certainly highly influenced by the grid size used; the grid size was smaller (50 x 50 m) with Holon et al. (2018) who only focused on anthropogenic pressures. The direct negative impact of local pressures, like aquaculture and anchoring, is recognized but limited in space (Cancemi and Falco, 2003; Ganteaume et al., 2005; Pasqualini et al., 2000; Ruiz and Romero, 2001), even if the impacted areas could be higher than previously thought (Deter et al., 2017). The direct action of anchors, by tearing out *P. oceanica* shoots or sections of "matte", reduces the cover of the meadow, and encourages the forming of erosive "intermattes" that can later spread (because of hydrodynamism) and join together, thus fragmenting the meadow (Pasqualini et al., 2000). The anchoring of big ships (cruise ships, warships) provokes particularly spectacular ploughing of the "matte" (Ganteaume et al., 2005).

4.3 Spatial location of priority areas and localized management actions

Regarding the environmental variables, the Rhône river, often assumed to be the origin of the poor development of *P. oceanica* in its Western part ([Boudouresque et al., 2012](#)) because of its influence on water turbidity, seemed not to be such an important barrier for the spatial configuration of existing seagrass beds. Our results showed that the border is more East: so-called “Cape of Carqueiranne”.

On the eastern part of the cape of Carqueiranne, environmental conditions were good and should permit seagrass beds with a good cohesion and a poor decline, whereas the western part of cap de Carqueiranne presented one of four bad environmental conditions, that should not permit seagrass beds in a good conservation status. *P. oceanica* located in the eastern part of the cape of Carqueiranne were in a best conservation status (higher cohesion index and weakest decline index) than the ones located on the Western part.

Despite their localization in good environmental conditions, some seagrass beds still presented a bad conservation status that could be due to human activities. The area between 5° (around the Rhône River) and 7° E and especially between 5° and 6° E was particularly interesting because of the high concentration of mismatch between landscape indices and environmental values. Where cohesion was good despite the bad environmental conditions, historical data (if they exist) would be needed to test the existence of a delay effect with either environmental data (environmental conditions are becoming better and better explaining the good cohesion) or cohesion (the cohesion is still good despite the environmental data getting bad). On the contrary, at the Eastern part, where the environmental conditions were good but the cohesion was bad, the anthropogenic pressures should be targeted and rehabilitation or restoration might be possible.

It is also important to stress the fact that, at a human scale, unlike disturbances which are reversible (oil spills), the disappearance of a *P. oceanica* can be considered irreversible because natural recolonization takes centuries ([Boudouresque et al., 2012](#)). It is therefore a priority to protect this species in order to avoid any destruction. There are direct and indirect protection measures. *P. oceanica* is already directly protected by international conventions ratified by most Mediterranean countries. The Habitats Directive particularly benefits *P. oceanica*, a species resistant to disturbances but with an extremely low recovery capacity ([O'Brien et al., 2018](#)).

Many indirect measures also protect the *P. oceanica*: Marine Protected Areas (Boudouresque et al., 2004) and measures intended to curb pollutant discharge. Some management measures to improve water quality have reversed the decline of seagrass beds. For example in the Provence-Alpes-Côte d'Azur region (French Mediterranean), the *P. oceanica* Monitoring Network (RSP) has reported an increase in the number of progressive meadow limits since almost all the waste water has started going through treatment plants (Boudouresque et al., 2000). In Denmark, reduced nutrient inputs in fjords has led to an increase in the depth limit of eelgrass (Riemann et al., 2016). In Portugal, the decrease in nitrogen inputs to an estuary in 1998 reversed the decreasing trajectory of *Z. noltei* after severe eutrophication events in the 1980s and early 1990s (Cardoso et al., 2010). Along the Catalonia coasts in Spain, it resulted in significant improvements of water quality and of the biochemical indicators of *P. oceanica* (Roca et al., 2015).

The importance of the regression of seagrass beds, coupled with the slow rate of natural recolonization, has led to the idea that it may be necessary to carry out reimplantation of *P. oceanica* (Calumpong and Fonseca, 2001). It may be necessary in areas where there has been a considerable decline in seagrass beds. Of course, it must first be ascertained that the causes of the regression of the seagrass beds have ceased to act. Considering local constraints and the conservation status of seagrass meadows, our results can help to target these areas.

5 Conclusion

In this study, we evaluated the relative influence of environmental factors and anthropogenic pressures on the conservation status of *P. oceanica*, which is one of the most important ecosystems of the Mediterranean Sea. Our statistical models explained the spatial configuration of *P. oceanica* beds with excellent performances. Environmental conditions, before anthropogenic pressures, mostly influenced the conservation status of this marine plant. Combining thresholds identified for the environmental variables with cohesion index, we established a descriptive map that helps making conservation decisions. This map showed four categories of seagrass beds, i.e. four sectors, in totally different conditions that should now be targeted for further studies interested in understanding the functioning of this ecosystem, the local human impacts or rehabilitation possibilities.

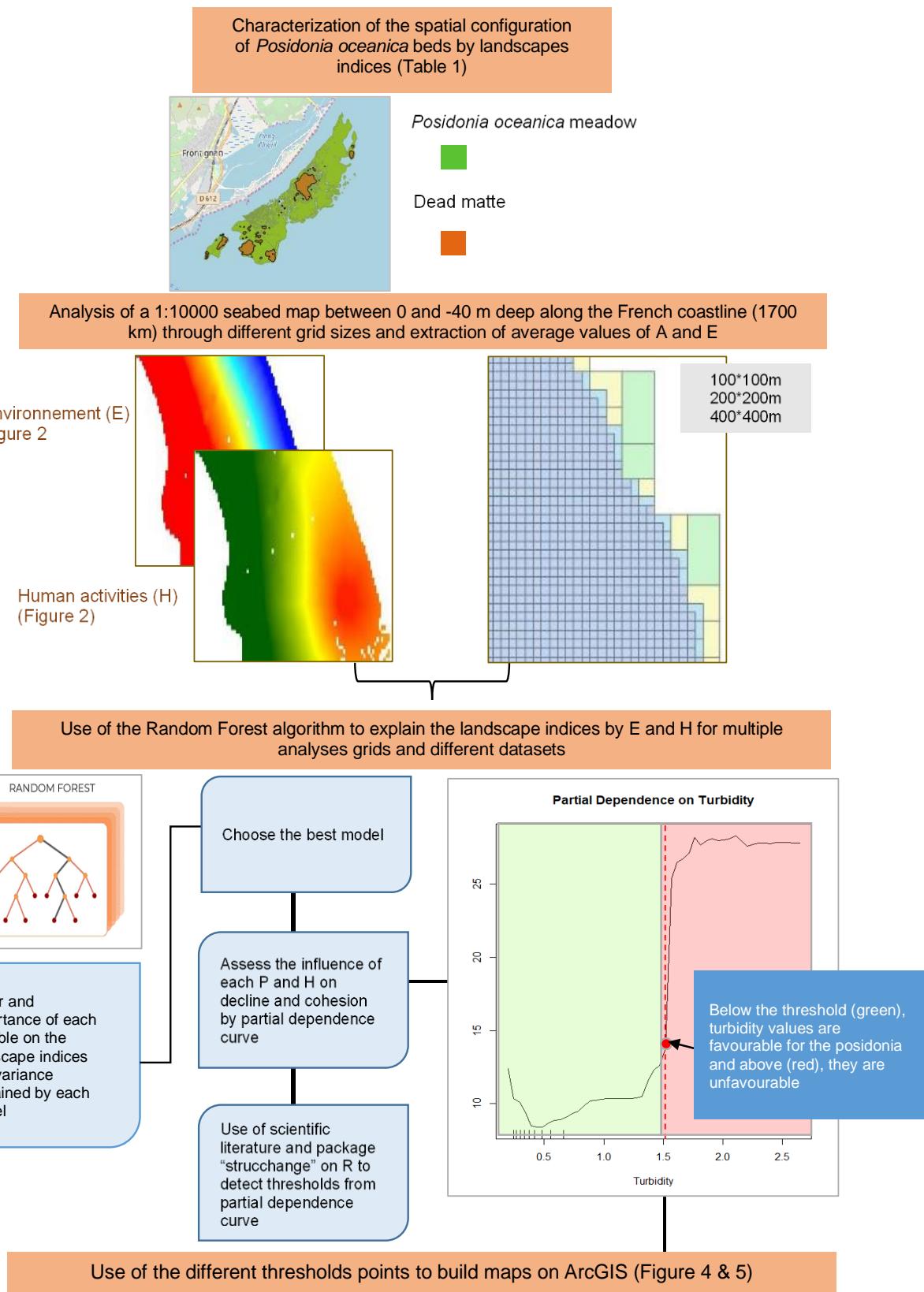


Figure 28 : Overview of the processing steps followed in this study



© N. Hobgood

III

RESULTATS / CHAPITRE 4

The conservation status of seagrass beds affects the presence of Invasive Alien Macroalgae (IAM)

Objectifs

- Etudier la relation entre l'état de conservation de *P. oceanica* et l'invasion des IAM

Résultats

- Le mauvais état de conservation de *P. oceanica* favorise significativement les invasions des IAM
- Le mouillage est le facteur de dégradation majeur qui favorise les invasions

4. The conservation status of seagrass beds affects the presence of invasive alien macroalgae

Article en collaboration avec Célia Fery, Thomas Bockel, Pierre Boissery, Gwenaelle Delaruelle, Sonia Kéfi et Julie Deter

Statut actuel : Article soumis dans « Biological invasions » et actuellement en cours de correction pour une nouvelle soumission dans ce même journal

Abstract

Degraded local ecosystems are often assumed to play a role in the invasion success of alien species. *Caulerpa taxifolia* and *Caulerpa cylindracea* are two green macroalgae that are ranked among the most invasive alien macroalgae (IAM) in the world. Their introduction in the Mediterranean Sea threatens *Posidonia oceanica* seagrass beds, a protected and endemic habitat of great ecological and economic importance. We investigated the effect of the conservation status of *P. oceanica* beds, four anthropogenic pressures and four environmental factors on the presence/absence of these IAM along 336 km of French Mediterranean coastline (159 691 ha of seabed). Binomial logistic regression models showed that the worse the conservation status of *P. oceanica* beds, the higher the risk of the presence of IAM. The presence of both IAM were also favored by higher sea surface temperature and large boat anchoring, and they were negatively affected by human activities, such as fish farming and urban effluents.

Keywords: *killer algae*, landscape indices, decline index, degradation status, submerged aquatic vegetation, causes of invasion, warming.

1 Introduction

The Convention on Biological Diversity (CBD) defines an invasive alien species (IAS) as a species whose introduction and spread threatens biological diversity. IAS are estimated to be the fourth major driver of current biodiversity loss worldwide after anthropogenic activities, land-use change, and species overexploitation (Borges and Gabriel, 2019; Frick et al., 2019). IAS have significant impacts on biodiversity levels but also on landscapes and entire ecosystems (Baskin and Blaustein, 2002; Fuller, 2013; Grosholz, 2002; Mack et al., 2000). They can replace native species, resulting in complex changes in the structure and function of host ecosystems (Galil, 2009, 2007). Habitat fragmentation and human disturbance are suspected to increase the terrestrial and marine ecosystem vulnerability to biological invasions or increase the impacts of IAS (Williamson, 1999; Byers, 2002; Marvier et al., 2004; Born et al., 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007; Simberloff, 2014; Aplikioti et al., 2016; Shakman et al., 2017; Di Martino et al., 2018). Marine ecosystems are mostly threatened by the overexploitation of their resources, habitat destruction, pollution and climate change, all of which contribute to the loss of biodiversity, but the most insidious threat is probably that caused by marine (Invasive Alien Macroalgae) IAM (Jungblut, 2020; IUCN). Marine IAM are considered to be one of the main causes of biodiversity loss in the Mediterranean Sea (Coll et al., 2010; Galil, 2007). They represent a growing problem given their increasing and unprecedented rate of introduction (Zenitos et al., 2010). This is a widespread phenomenon that extends to all regions of the Mediterranean Sea (Galil, 2009, 2007; Zenitos et al., 2010). Currently, the Mediterranean sea has the largest number of marine algae introduced in the world: more than 60 macroalgae have already been introduced, and eight or nine of them are considered to have become invasive (Verlaque et al., 2003; Piazzi and Balata, 2009). Most of the IAM that colonized the south-eastern Mediterranean basin entered via the Suez Canal (81%), 13% were introduced by vessels and 3% by aquaculture (Vlachogianni, Vogrin, 2014). In the north-western basin and the Adriatic sea, aquaculture and maritime activities are the dominant means of introduction for these species (Vlachogianni, Vogrin, 2014). Human activities are thus a major factor leading to the introduction and spread of IAM (Keller et al., 2011; Bax et al., 2003), which is accelerating in the Mediterranean Sea due to changes in water thermal regime (Hellmann et al., 2008; Gritti et al., 2006).

Most IAM often negatively affect the ecosystem functions and native species and (Katsanevakis et al., 2014) while some IAM are engineers which fundamentally alter habitats by altering their

physical or chemical properties (Berke, 2010). The most famous marine IAM is *Caulerpa taxifolia* (M. Vahl) C. Agardh, 1817. It is a circumtropical macroalgae species that was accidentally introduced in the Mediterranean Sea through an aquarium release along the French and Monaco coastline in 1984 (Jousson et al., 1998). Then, it has successfully colonized many intertidal habitats along the coasts of Monaco, France, Croatia, Spain, Italy and Tunisia, and it continues to spread in the Mediterranean Sea. *C. taxifolia* is very invasive. It exhibited an exponential expansion phase from 1984 to 2000 followed by an apogee in 2007 for the French and Monaco coastlines (Meinesz et al., 2010) and then a decrease in its dispersal speed. Local eradication operations (Creese, 2004a), a natural regulation, the arrival of another more competitive IAM and/or a change in the environmental conditions (Klein and Verlaque, 2008) could be at the origin of this slowdown. According to Katsanevakis et al. (2016), the IAM, with the highest sum of impact score in the Mediterranean sea is *Caulerpa cylindracea*, Sonder, 1845. It was observed for the first time in the Mediterranean sea in Tunisia in 1985 (Hamza et al., 1995; Sghaier et al., 2016).

The primary introduction of *C. cylindracea* into the Mediterranean Sea remains speculative; ship traffic (ballast water, ship hull fouling) and aquaria were possible vectors. Since 1990, it has invaded the entire Mediterranean Sea (Klein and Verlaque, 2008), where it is capable of forming continuous dense meadows in different photophilic and sciaphilic benthic assemblages. The most common seagrass species in the Mediterranean Sea is *Posidonia oceanica* (L.) Delile (UNEP / MAP, 2009), a protected, endemic species which forms extensive marine grasslands and is a habitat of community interest (92/43 / EEC Habitats Directive, habitat codes 1120: Posidonia). These seagrass meadows contribute to most of the biodiversity, productivity and ecosystem services of the French Mediterranean coast and provide valuable services, such as protection against coastal erosion, contribution to fisheries by supporting food webs or the absorption of pollutants by water filtration (Waycott et al., 2009). *P. oceanica* is also a sentinel species, i.e. a species whose sensitivity serves as an early indicator of changes in the environment: any change in the state of the environment leads to changes in their spatial distribution (e.g. a decrease of the maximum depth limit, or a loss of covered area) (Orth et al., 2006). Despite its importance, *P. oceanica* is directly threatened by coastline artificialization (Boudouresque et al., 2012; Holon et al., 2018) and human activities such as boat anchoring (Deter et al., 2017), and indirectly through IAM favored by human activities (Bax et al., 2003; Keller et al., 2011; Boudouresque et al., 2012; Katsanevakis et al., 2016).

The IAM *C. taxifolia* is able to colonize almost all types of substrates, in particular "dead matte" (i.e. what remains after the death of *P. oceanica*) and *P. oceanica* seagrass beds (C.

Boudouresque et al., 1995). The presence of *C. taxifolia* profoundly alters the functioning of *P. oceanica* seagrass beds (Gravez et al., 1995; Personnic et al., 2014) with a significant change in morphology (De Villele and Verlaque, 1995). Several case studies have shown that *C. taxifolia* can take advantage of degraded seabeds to settle, and once installed, it can locally contribute to the degradation of the colonized habitat (De Villele and Verlaque, 1995; Ceccherelli and Cinelli, 1999a). Conversely, denser *P. oceanica* seagrass beds are locally more resistant to biological invasions (Ceccherelli and Cinelli, 1999b). *C. cylindracea* does not seem to be able to penetrate into dense *P. oceanica* meadows, while it has often been found creeping on the rhizomes at the margins or in sparse meadows (Tsirika and Haritonidis, 2005). Relatively high *C. cylindracea* growth rates were observed in *P. oceanica* with weak shoot density (Ceccherelli et al., 2000). Moreover, studies indicate a decrease in the total number of species and total macrophyte cover in presence of *C. cylindracea* (Piazzi et al., 2005).

The main objective of this present work is to understand the way different factors (environmental factors and human activities) influence the probability of presence of two invasive alien macroalgae. Therefore, we analyzed a dataset obtained from seabed mapping campaigns to investigate, for the first time at such a large scale (336 km of coastline, 0-46.5m deep), the presence/absence of *C. taxifolia* and *C. cylindracea* in relation with the degradation status of *P. oceanica* seagrass beds.

2 Methodology

2.1 Study area and occurrence data of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

The study area includes the eastern part of the French Mediterranean coast (336 km of coastline between the depth of 0 and 46.5 m, see ([Figure 29](#)) and covers a total of 159 691 ha of seabed. A 100 m x 100 m analysis grid corresponding to contiguous squares spread over the entire range of the study area was applied: 5075 cells.

Presence/absence of *C. taxifolia* and *C. cylindracea* in each of the 100 m x 100 m cells (Fig. 1) were obtained from the different seabed mapping campaigns, especially the "ground truth points" by classical and towed dives (see below) and spatio-temporal monitoring of TEMPO stations (TEMPO project, www.medtrix.fr) using classical dives. All presence points corresponded to medium to high densities, easily detected by divers, but no quantitative data was available. The data set includes data from 2006 to 2018 and was composed of 15 250 points with 1 100 points of presence (596 presence points for *C. taxifolia* and 504 points for *C. cylindracea*) and 14 150 points of absence. For each of these points, the geographical coordinates, the substrate (marine biocenoses) on which it was observed, and the depth were recorded.

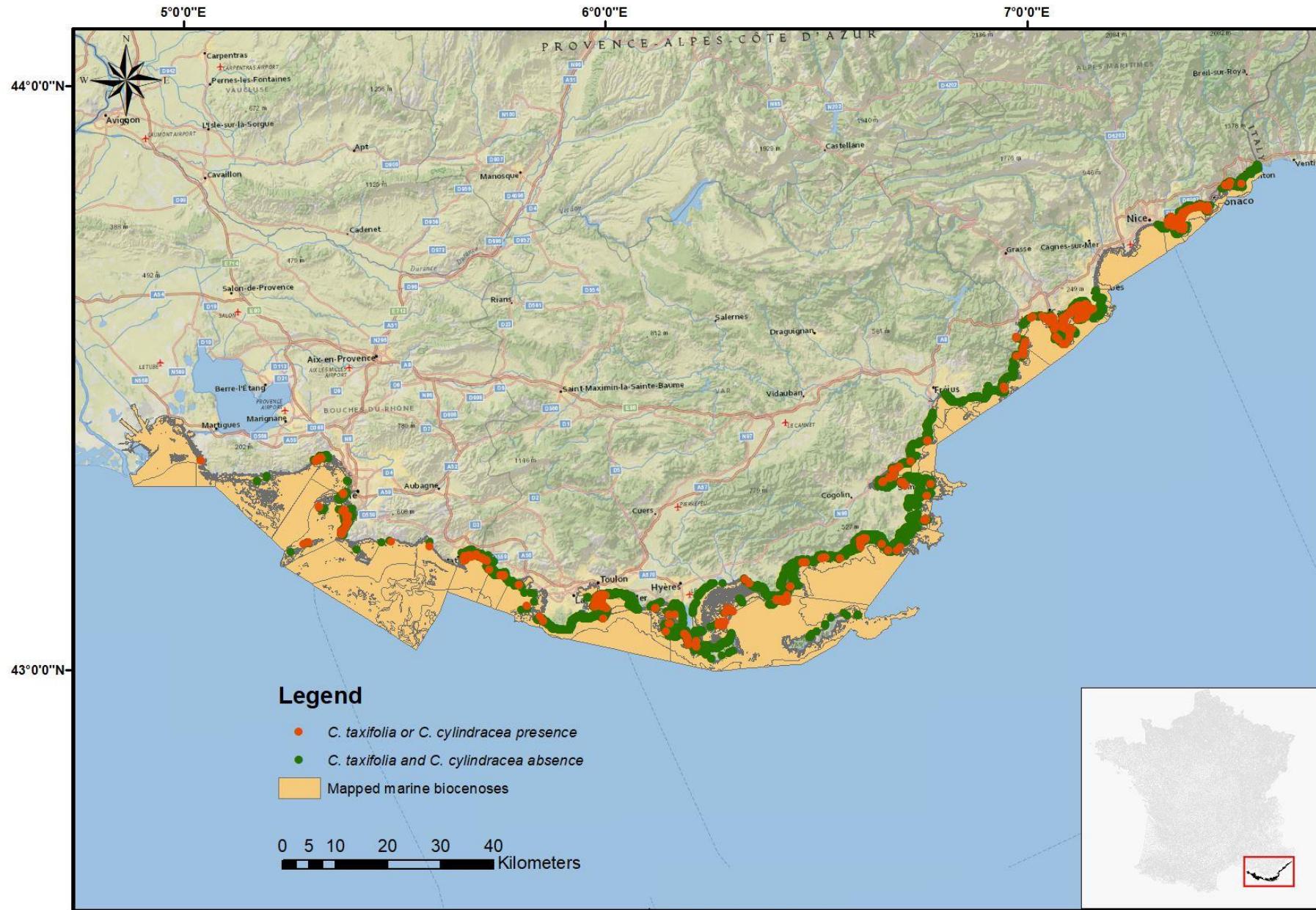


Figure 29 : Map showing the presence and absence of *C. taxifolia* and *C. cylindracea*.
Two invasive alien macroalgae (IAM) in 100 x 100 m grid cells in the study area (east part of the Mediterranean French coastline)

2.2 Data on the distribution of *P. oceanica* seagrass beds and other biocenoses

The marine biocenoses data used in this study were taken from the 1:10 000 map of the 11 marine biocenoses available on the MEDTRIX platform (www.medtrix.fr, DONIA expert project, see ([Holon et al., 2015](#)) for details on data and map construction). Briefly, after the compilation of a bibliographic synthesis, data were collected and homogenized from habitat maps at a scale of 1:10000. These data were collected by different agencies and programs (see Acknowledgements). The campaigns were conducted between 2005 and 2014 using conventional methods: aerial or satellite photography, side-scan sonar, multibeam echosounder and validation by direct observations ("ground truth points") from conventional and/or towed dives. The data include 11 biocenoses, namely: *Cymodocea nodosa* seagrass, *Zostera marina* and *noltii* seagrass, *Posidonia oceanica* seagrass, dead matte, infralittoral shingle, infralittoral soft bottoms, photophilous algae association, coralligenous assemblages, circalittoral soft bottoms, artificial habitats, offshore rocks. The major habitat (cover percent) present in each 100 x 100 m cell was kept as the habitat of the cell. As less than ten presence points were detected for *C. taxifolia* and *C. cylindracea* in biocenoses other than *P. oceanica*, soft bottom, artificial habitats and dead matte, these seven other biocenoses were thus grouped in a class called « other biocenoses ».

2.3 *P. oceanica* conservation status: decline index

The conservation status of *P. oceanica* seagrass beds was inferred from their spatial composition ([Boudouresque et al., 2012](#)) characterized by, the decline index ([Moreno et al., 2001](#)). The decline index used by [Holon et al. \(2018\)](#) is the dead matte area divided by the total area covered by dead and living *P. oceanica*; it estimates the decline of *P. oceanica* seagrass.

$$\text{Decline index} = \frac{A_m}{A_M + A_p} \times 100$$

A_m: Area of the dead matte
A_p: Area of *P. oceanica*

The decline index varies from 0% (minimum: only *Posidonia oceanica*) to 100 % (maximum: only dead matte = totally dead seagrass bed) and thus inversely varies with the conservation status. It was calculated using the R statistical software (2018) in each 100 m x 100 m grid cell.

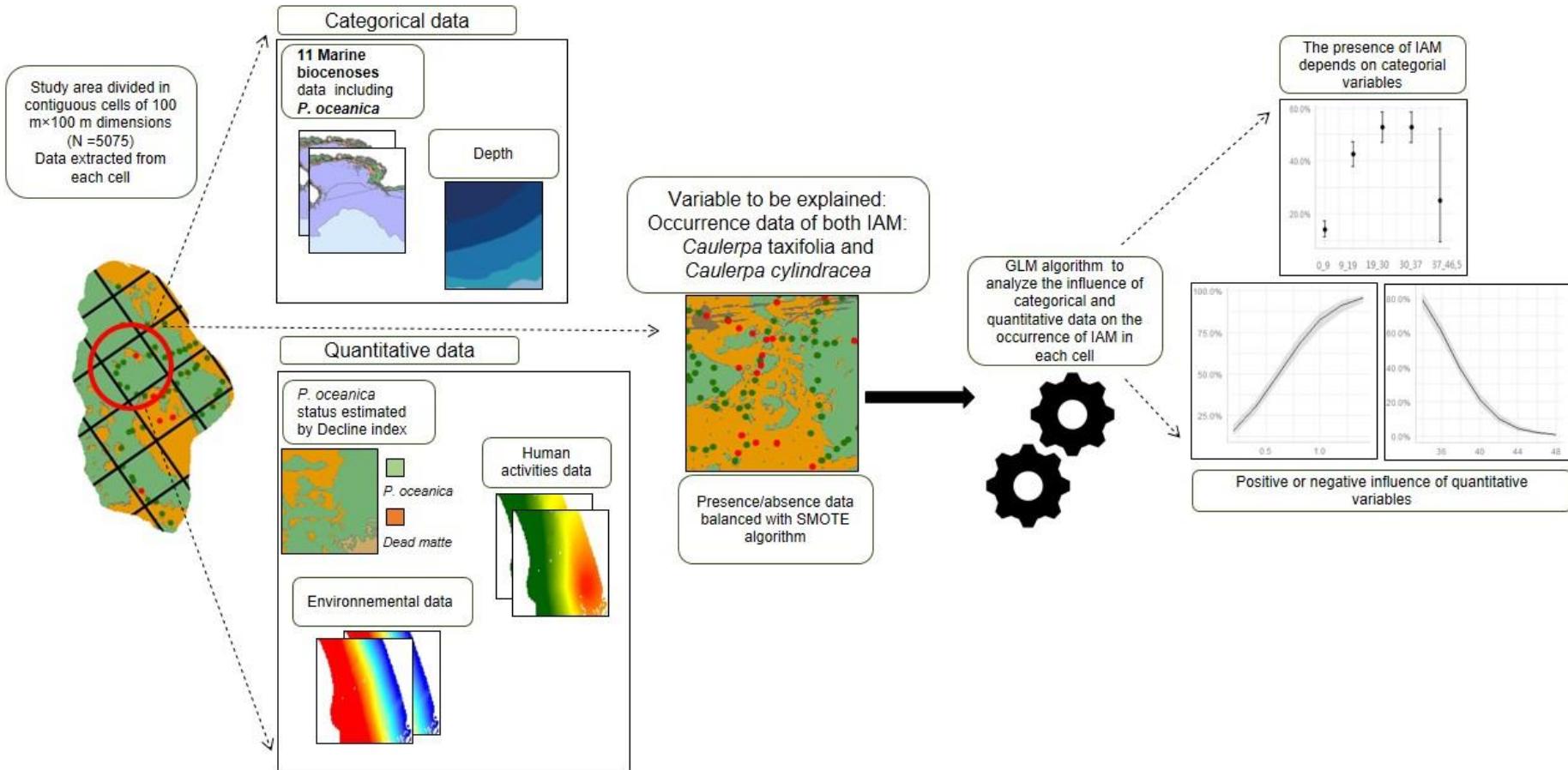


Figure 30 : Graphical abstract

2.3 Human activities and environmental variables

Human activities are known to facilitate the introduction and spread of invasive species (Bax et al., 2003; Keller et al., 2011), while environmental conditions determine their settlement and spread (Occhipinti-Ambrogi, 2007). Four human activities (based on quantitative data given as raster format; 20m resolution), on which local decision-makers can have an influence, were considered through existing data available in the IMPACT project (www.medtrix.fr): fish farming (total area of aquaculture farms), urban effluents (capacity, output), large boat anchoring (number and size of big boats observed during summer), and small boat anchoring (number and size of small boats observed during summer). See Holon et al. (2015) for more information about the source data and the modeling. The mean value of each pressure within each 100 x 100 m cell was calculated. The environmental variables taken into account for this study were: seawater salinity, sea surface temperature, chlorophyll A and turbidity (raster format; 20 m resolution). They were provided by the PREVIMER weather-France project (available on <http://marc.ifremer.fr/>). We used annual average values for the years 2010-2012 calculated in each 100 x 100 m cell. The depth data (raster format; 20m resolution) came from the mapping campaigns (multibeam echosounder), and the mean value was calculated for each 100 x 100 m cell.

2.4 Data analysis to explain the presence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

Occurrence data of *C. taxifolia* and *C. racemosa* were pooled (hereafter referred to as Invasive alien algae, IAM) to increase the statistical power of the analyses, but also because they are comparable in terms of their capacity to colonize an alternative assemblages (Klein and Verlaque, 2008) and because they have similar life strategies, growth, reproduction and physiological adaptations (Piazzi and Ceccherelli, 2002). The imbalance between the number of presences and absences (a factor 13 between both) was handled by randomly under-sampling absence and over-sampling presence (200 samples for each). This was done with the “SMOTE” package, see Wacharasak (2019) for more information about this algorithm.

Then, we tested the influence of *P. oceanica* conservation status, marine biocenoses, depth categories (four equal categories in number of cells), environmental variables and human pressures in 100 x 100 m cells on the presence/absence of *C. taxifolia* and *C. cylindracea* using a Generalized Linear Model (GLM). GLM is a regression model that extends ordinary regression to include non-normal response distributions and modeling functions (Agresti,

2002). Here a logistic function was used because of the binary data that were analyzed (presence/absence) (Agresti, 2002). The choice of metrics conserved in the model was based on the AIC (Akaike Information Criterion) estimated by a maximum likelihood method. The AIC was defined by: $AIC = -2 \log(L) + 2K$; where “L” is the maximized likelihood and “K” the number of free parameters in the model. With this criterion, the model deviation is penalized by twice the number of free parameters. The best model is the one with the lowest AIC (Parzen et al., 1998). A cross-validation process was performed to assess model accuracy as well as specificity and sensitivity. We used 70 % of the dataset to train the model and 30 % to test the model. We plotted the effect of each variable of the best model on IAM presence using the "ggeffects" package (Lüdecke, 2018). (*Figure 30*, for process follow in this study).

Before the GLM, the collinearity between quantitative explanatory variables was tested by calculating the variance inflation factors (VIFs) using the “usdm” package (Naimi, 2017). Variables with a VIF greater than a five (VIF>5) were considered as collinearity generators and were excluded from further analyses. This analysis showed that all the variables have a VIF weaker than 5; therefore, all variables were kept for the analyses. All the analyses were performed using R statistical software (R Core Team, 2018).

3 Results

3.1 Most important variables to explain the presence/absence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

The selected model to explain the presence/absence of IAM contained all the explanatory variables and had an overall accuracy of 73 %, a specificity of 72 % and a sensitivity of 79 %. The decline index of *P. oceanica* seagrass beds, the depth and all the environmental variables had a highly significant effect on the presence/absence of IAM. In addition, there was a very significant influence of all pressures except for fish farming. The most important and significant pressure impact was found for large boat anchoring ($\beta = 9.63$, Z-value = 4.71, P-value < 2.48e-06) ([Tableau 10](#)).

The biocenoses did not have any significant effect on the presence of IAM, whatever the substrate, i.e. *P. oceanica* seagrass, soft bottoms, dead matte, artificial habitats, or other biocenoses (*Cymodocea nodosa* seagrass, *Zostera marina* and *Zostera noltii* seagrass, infralittoral shingle, photophilous algae association, coralligenous assemblages, circalittoral soft bottoms, artificial habitats, offshore rocks) ([Tableau 10](#)).

Tableau 10 : Estimated regression parameters, standard errors, z-values and P-values for the binomial GLM. Asterisks indicate that β (regression coefficient) were significant: *P<0.05; **P<0.01, ***P<0.001.
The depth factor levels “(-0.05m_9m]”, and “Other biocenoses”, were considered as reference in the binomial GLM,

	Estimate (β_{I-n})	Std. error	Z-value	P-value
Intercept	-5.79***	1.68	-3.44	0.000
Decline index	1.52***	0.11	13.61	< 2e-16
Soft bottoms	0.59	0.80	0.74	0.45
Artificial habitats	-11.44	148.9	-0.07	0.93
Dead matte	0.87	0.80	1.09	0.27
<i>Posidonia oceanica</i>	0.08	0.79	0.10	0.91
Depth (9m_19m]	1.51***	0.10	14.07	< 2e-16
Depth (19m_30m]	1.92***	0.12	15.94	< 2e-16
Depth (30m_37m]	1.92***	0.13	13.99	< 2e-16
Depth (37m_46.5m]	0.72	0.60	1.187	0.235
Surface temperature	1.07***	0.08	12.98	< 2e-16
Turbidity	-1.34***	0.28	-4.69	2.68e-06
Seawater salinity	-0.43***	0.03	-14.28	< 2e-16
Chlorophyll A	3.99***	0.28	13.85	< 2e-16
Fish farming	-2.96**	1.07	-2.76	0.005
Small boat anchoring	1.54***	0.21	7.14	8.84e-13
Large boat anchoring	9.63***	2.04	4.71	2.48e-06
Urban effluents	-2.96***	0.29	-10.18	< 2e-16

3.2 Nature of the relationship between each explanatory variable and the presence/ absence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

The regression coefficient (β) ([Table10](#), [Figure 31](#)) estimated for each explanatory variable taken independently without any interaction effect showed that the risk of presence of IAM significantly increased with increasing values of chlorophyll A, sea surface temperature, very large boat anchoring, small boat anchoring, and the decline index of *P. oceanica* beds. On the contrary, the risk of presence of IAM decreased with increasing values of water turbidity, water salinity, urban effluents, and depend on the area around and under the fish farming. Both IAM were significantly more present between 9 and 37 m deep than in shallower areas (0 to 9 m deep) ([Table10](#), [Figure 31](#)). Both IAM also tended to be more observed in dead matte, in living *P. oceanica* seagrass beds, in other habitats and on soft bottom but less observed in artificial habitats although these trends were not significant ([Table10](#)).

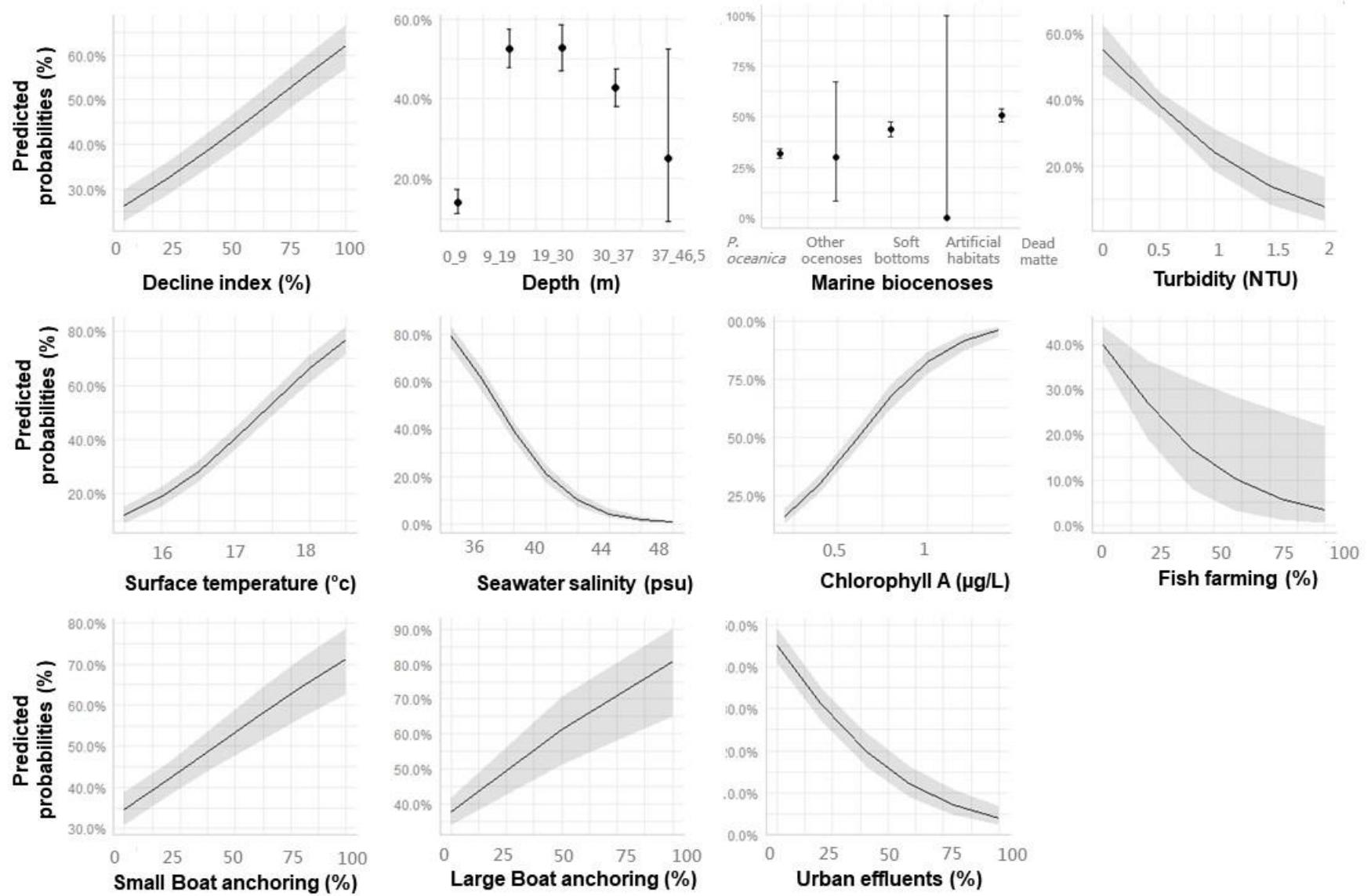


Figure 31 : Effect of each explanatory variable on the predicted probability of presence of both invasive alien macroalgae (IAM).

The grey area represents the confidence interval. Note that to improve visualization, the Y axis scale is adapted to each variable. For human pressures, the X axis scale is given in scaled values (percentage of the maximum value, for the corresponding usable units)

4 Discussion

4.1 A bad conservation status of the *P. oceanica* seagrass favors the presence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

This study aimed at explaining the presence/absence of two IAM in the Mediterranean Sea, *C. taxifolia* and *C. cylindracea*, using information about the conservation status of endemic seagrass beds, anthropogenic pressures and environmental variables. For the first time at such a large spatial scale (336 km of coastline), our work showed that the presence of both of these IAM was associated with the conservation status of *P. oceanica* seagrass beds, which are endemic and protected ecosystems. A poorer conservation status of these seagrass beds (i.e. a higher decline index) was significantly associated with a higher risk to find both IAM, which is consistent with local observations (De Villele & Verlaque, 1995; Ceccherelli et al., 2000; Relini et al., 2000) and expert knowledge (Personnic et al., 2014). It is therefore clear that degraded local ecosystems highly favored the installation and invasion of IAM.

4.2 Factors favoring the presence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

Among human activities, boat anchoring was the most important risk factor for the presence of IAM. Boat anchoring causes direct and indirect damages to sensitive ecosystems through deployment and retrieval of the anchor and the movement of the attached chain/rope (Milazzo et al., 2004). *P. oceanica* seagrass beds are the most impacted habitat in terms of duration and are, proportional to their presence, the most impacted habitats by the anchoring of large boats: around 10% of impacted areas consisted of living seagrass beds and around 11 % consisted of dead seagrass beds (dead matte) along the French coastline (Deter et al., 2017). Anchoring makes holes in the seagrass beds and creates conditions that facilitate the settlement of both IAM as well as their dispersion by removing fragments of IAM that can survive and will be disseminated when the anchor is released. *C. taxifolia* is an opportunistic hitchhiker and new colonies are able to start from small segments of this seaweed (Lowe et al., 2000). Similarly, dispersal mechanisms of *C. cylindracea* in the Mediterranean Sea, such as zygotes, fragments or propagules, dispersed by shipping (ballast water, anchor gear), fishing (dredging, trawling, bottom nets and traps) and/or currents may play a major role in its dispersion (Ruitton et al., 2005; Žuljević and Antolić, 2005).

Our results also showed that a high sea water temperature favored the presence of the two IAM. Even if its capacity to adapt to low temperatures has been demonstrated (Jousson et al., 2000), *C. taxifolia* is still a tropical species, therefore having a preference for warm climates. The

general increase in temperature according to the predictions of the [IPCC \(2019\)](#) could therefore increase the development and invasion of *C. taxifolia* in the Mediterranean Sea. Different studies ([Gritti et al., 2006](#); [Hellmann et al., 2008](#); [Huang et al., 2011](#)) show that rising temperatures will increase biological invasions.

The level of chlorophyll A can be used to estimate the environmental status of marine waters according to the European Commission (2010). Our results showed that a high concentration of chlorophyll A in the water column favored the proliferation of the two IAM. In the same vein, [Burfeind and Udy \(2009\)](#) showed that the growth of *C. taxifolia* could be stimulated in nutrient-rich waters (poor quality). These results show that, in addition to the physical degradation of local ecosystems by human activities, climatic conditions, such as temperature, are essential to promote the establishment and invasion of IAM.

Finally, both IAM were mostly present in shallow waters (less than 37 m deep). Light is an essential ressource for these green macroalgae as confirmed by the negative effect of water turbidity. The presence of *C. taxifolia* has never been observed beyond a depth of 40 m in France ([Belsher and Meinesz, 1995](#)) while *C. cylindracea* was found on all kinds of soft and hard substrata such as in tide pools, on pebbles, rock, dead *P. oceanica* “matte”, sand, mud, detritic and coralligenous assemblages in depths ranging from 0 to 70 m, with highest abundance between 0 and 30 m ([Klein and Verlaque, 2008](#)).

4.3 Factors limiting the risk of presence of IAM (*C. taxifolia* and *C. cylindracea*)

Except for small and large boat anchoring, all other human pressures (fish farming, and urban effluents) had a negative effect on the presence of the studied IAM. Interestingly, both IAM were impacted by these anthropogenic pressures, in the same way as the rest of the biodiversity. The way, urban effluents and fish farming limit the presence of invasive species can be explained by changes in local salinity conditions and access to light.

Habitat fragmentation caused by the construction of human infrastructures is the main cause of biodiversity loss ([Fletcher et al., 2018](#)) and favors invasions by habitat generalists, despite the inferior competitive abilities of generalist IAM ([Marvier et al., 2004](#)).

P. oceanica declines are mainly observed near urban areas ([Holon et al., 2018](#)) and are mostly attributed to physical impacts from human activities ([Marbà et al., 2014](#)). Yet, we also showed that man-made habitats such as artificial reefs, rockfills, dikes and pipes were not preferentially occupied by *C. taxifolia*. Experimental studies showed that both IAM avoid low salinity and high turbidity ([Carruthers et al., 1993](#); [Creese, 2004](#); [West and West, 2007](#)).

Finally, we showed that human activities, through their indirect impacts on local climate, also affect negatively invasive species. By modifying environmental conditions of access to light and local salinity, for example, these human activities prevent the development of IAM. This may explain why the invasion of both IAM in some areas has failed or hasn't reached a high level.

However, these conclusions apply only to these two species and in this study environment. It is possible that competitive interactions with other species may also be responsible for the absence of the species in these areas.

5 Conclusion

This study aimed at highlighting the conditions favoring the presence of two IAM in the Mediterranean Sea. Analyzing 336 km of Mediterranean coastline, we showed that two IAM, *C. taxifolia* and *C. cylindracea*, took advantage of the poor conservation status of the most common but also protected seagrass habitat of Mediterranean Sea, *P. oceanica* beds. We found that the presence of these IAM was also favored by higher sea surface temperature and boat anchoring, two factors that are increasing and expected to continue to increase in the future. At the same time, these two IAM were also affected by human activities, such as Fish farming and urban effluents, like the rest of biodiversity.

IV. DISCUSSION GENERALE

1. Retour sur les résultats obtenus dans le contexte actuel dans la littérature scientifique

L'objectif général de ces travaux de thèse était d'étudier l'impact des changements globaux induits principalement par les activités humaines sur les herbiers de *P. oceanica* en Méditerranée française. Nous revenons ici sur l'originalité des résultats obtenus dans chacun des chapitres de cette thèse pour la conservation des herbiers de *P. oceanica*. Nous évoquerons ensuite leur pertinence et limites dans le contexte scientifique au vu des résultats qui existent ainsi que les possibilités qu'ils offrent dans le contexte réglementaire de la surveillance des herbiers de *P. oceanica*. Nous finirons avec les perspectives de recherche future que ces résultats suggèrent.

1.1 Approche multidisciplinaire pour caractériser et évaluer la régression de *P. oceanica* en région Occitanie / Pyrénées-Méditerranée au cours des 70 dernières années

La mise en place des plans de gestion efficaces des écosystèmes clés passe par une meilleure compréhension des processus de dégradation de ces écosystèmes. Cette compréhension ne saurait s'apprécier au regard de l'état actuel de la dégradation mais nécessite de prendre en compte les données historiques pour mieux appréhender l'ampleur de la dégradation et caractériser au mieux comment cela se manifeste. Avant mon travail, aucune étude n'avait évalué l'ampleur de la régression de *P. oceanica* en région Occitanie / Pyrénées-Méditerranée. Les résultats présentés dans le chapitre 4 ont montré un pourcentage de régression moyen de 64% de la couverture spatiale à 0-15m de *P. oceanica* sur l'ensemble de la région et même de 80% sur certaines zones. Ces estimations sont similaires aux 73% de déclin estimés pour les herbiers de *P. oceanica* par [Holon et al. \(2015\)](#) à l'échelle de la région Provence-Alpes-Côte-D'azur de l'autre côté du Rhône en France, même si elles sont supérieures aux 13-38 % trouvés par [Marbà et al. \(2014\)](#) à l'échelle de toute la Méditerranée. Si l'on considère uniquement les zones pour lesquelles il existe des informations historiques (368 837 ha), la perte estimée de *P. oceanica* en Méditerranée est de 33,6 % au cours des 50 dernières années ([Telesca et al., 2015](#)). C'est l'absence de ces données dans la région Occitanie qui nous a amené à utiliser des photographies aériennes comme [Holon et al. \(2015\)](#), combinées avec les enquêtes de terrain. La principale cause du déclin des herbiers de *P. oceanica* comme mentionné par les enquêtés était l'activité humaine à travers des impacts directs ou indirects. S'il semble être difficile

d'évaluer les superficies perdues à cause de l'impact indirect, Marbà et al., (2014) avait déjà montré que le déclin de *P. oceanica* est pour deux tiers (67,6 %) attribué aux impacts physiques d'origine humaine. Ce qui semble bien être confirmé aussi par les études spécifiques en prenant comme exemple le mouillage des navires (Deter et al., 2017; Abadie et al., 2018). En plus du mouillage, les constructions et aménagements sur la mer (ports, digues et autres) jouent un rôle important dans la destruction directe des herbiers de *P. oceanica*. D'ici 2050, d'après les dernières estimations de Chefaoui et al.(2018), les herbiers de *P. oceanica* pourraient perdre encore 75% de l'habitat disponible et cela s'accompagnera d'une extinction complète de leurs fonctions écologiques d'ici 2100. Nos résultats montrent déjà que cette régression s'est caractérisée sur l'ensemble des sites par une diminution du nombre de patchs, mais aussi de la cohésion entre patchs et une augmentation de la fragmentation du paysage sur l'ensemble des sites avec des conséquences importantes sur la biodiversité des poissons et autres organismes et donc sur l'économie locale. La régression des herbiers de *P. oceanica* a d'ailleurs été classé comme la troisième cause de perte de biodiversité dans nos résultats après la surpêche (Sala et al., 2018). Pour Campagne et al.(2015), la valeur économique sous-estimée de *P. oceanica* se situe au minimum entre 284 et 514 €/ha/an en France et dans les pays méditerranéens, la régression de 10% sur 100 ans a provoqué une perte annuelle d'au moins 1,11 à 2,00 millions d'Euros. En outre, un ensemble de services écosystémiques générés par *Posidonia oceanica*, dans l'aire marine protégée (AMP) méditerranéenne « Punta Campanella », située dans le sud de l'Italie a été estimée à 3,05 M €/an (Buonocore et al., 2020).

L'utilisation complémentaire des cartographies participatives et des photographies aériennes anciennes nous a permis d'obtenir une carte de distribution historique de *P. oceanica* sur une partie de la région Occitanie/Méditerranée puis d'estimer la régression de *P. oceanica* sur 70 ans. Cette étude pouvant être envisagée sur l'ensemble de la zone allant au-delà du littoral français. Ces résultats sont encourageants pour la poursuite de telles approches même si les estimations ne sont pas exhaustives et peuvent manquer de précision à cause du manque de personnes détentrices du savoir (personnes âgées pour nous) pouvant être questionnées. L'interprétation des données doit donc être faite avec précaution et vise surtout à combler une lacune et à donner un ordre de grandeur du déclin dans une région en l'absence de données.

1.2 Une approche hiérarchique basée sur plusieurs échelles pour évaluer les liens entre les différents indicateurs basés sur les herbiers de *P. oceanica* pour surveiller l'état des masses d'eau côtières

L'objectif principal du [chapitre 2](#) de cette thèse était d'étudier les liens entre les différents indices biotiques et paysagers basés sur *P. oceanica* pour le suivi des masses d'eau côtières. Il s'agit d'inférer l'état écologique de *P. oceanica* basé sur les indicateurs biotiques à partir de sa composition et de sa configuration spatiale caractérisée par des indicateurs paysagers.

A notre connaissance aucune étude n'avait étudié ces relations malgré la pertinence de la question. [Abadie et al.\(2018\)](#) avait évoqué les liens qui peuvent exister entre la structure des patchs et le fonctionnement écologique de l'écosystème formé par les herbiers de *P. oceanica*. En utilisant une approche hiérarchique basée sur le calcul des indicateurs paysagers à plusieurs échelles (6) nos résultats ont montré qu'il y a une corrélation forte et très significative entre le PREI (*Posidonia oceanica* Rapid Easy Index) et le BIPO (Biotic index based on *P. oceanica*) et une relation modérée et très significative entre BIPO et l'EBQI (Ecosystem-Based Quality Index). Cette relation forte et significative entre le PREI et BIPO est cohérente avec ce qu'a montré [Gerakaris et al. \(2017\)](#) et s'explique notamment par le fait que les paramètres utilisés pour calculer ces deux indices biotiques sont presque les mêmes en limite inférieure (i.e. l'endroit où finit l'herbier en partant de la côte ; Voir [Annexe D](#), pour les différents types de limites inférieures).

L'absence de corrélation forte et significative entre l'indice EBQI et le PREI s'explique en partie par la non prise en compte du compartiment poisson dans le calcul de l'EBQI alors que ce dernier est pourtant très important (poids de 5/5). Il persiste cependant un problème de conformité par rapport au calcul de l'indicateur EBQI, même si les données de la Méditerranée occidentale semblent indiquer une robustesse générale de cet indicateur aux variations géographiques ([Thibaut et al., 2017](#)). Le PREI et le BIPO étant deux indices pouvant fournir une vue d'ensemble de l'impact cumulé de multiple facteurs de stress environnementaux ([Gerakaris et al., 2017](#)), et l'EBQI étant calculé sur l'ensemble des différents compartiments de l'écosystème ([Personnic et al., 2014](#)), on s'attendait à avoir un lien fort entre les deux. Il s'avère aussi que l'indice biotique du PREI est le seul à avoir une relation forte et significative avec tous les indices paysagers de composition et de configuration et que l'ensemble de ces fortes corrélations sont observées à de larges échelles (1000m). La nature des relations entre les deux types d'indices est linéaire dans certains cas avec une bonne variance expliquée. Ces résultats montrent qu'il y a bien un lien entre les indicateurs biotiques et paysagers et offre la possibilité

de suivre les herbiers de *P. oceanica* à l'aide des indicateurs paysagers qui sont bien plus faciles et répétables à mettre en place avec les cartes disponibles à de larges échelles. Ils viennent confirmer les observations d'études précédentes (Opdam et al., 2003; Sleeman et al., 2005; Abadie et al., 2018) sur la pertinence de l'utilisation des indicateurs paysagers pour l'étude des habitats en milieu marin.

Plus récemment (Güreşen et al., 2020b) a montré que, même si il est calculé au niveau de l'herbier de *P.oceanica*, l'indice BIPO est efficace pour suivre à de larges échelles les herbiers de *P. oceanica*. Nous rappelons que dans nos résultats cet indice est fortement et significativement corrélé avec l'indice du PREI. Le PREI est aussi un indice biotique ayant une corrélation forte et une bonne variance explicative avec tous les indices paysagers (composition et configuration). Ce même auteur (Güreşen et al., 2020a) a montré, en utilisant une approche similaire à la nôtre mais basée sur la comparaison des deux types d'indices, que les deux sont efficaces pour bien étudier les liens avec l'état de l'herbier de *P. oceanica* et reflètent bien les pressions anthropiques qui l'affectent.

Les deux types d'indicateurs, BIPO et PREI, sont efficaces et doivent être utilisés de façon complémentaire, soit pour analyser et récolter plus vite des données à de larges échelles (indices paysagers) soit pour mettre l'accent sur des zones particulières (BIPO par exemple).

1.3 Caractérisation de l'état de conservation de *P. oceanica* pour identifier les zones de conservation prioritaire

Dans le **Chapitre 3**, nous avons mis en lien l'état de conservation des herbiers de *P. oceanica* avec différents facteurs environnementaux et anthropiques, et nous avons identifié des aires prioritaires de conservation.

En utilisant une approche paysagère, nous avons caractérisé la composition et la configuration spatiale des herbiers de *P. oceanica* à travers sept indices calculés à trois échelles de travail (tailles de cellules de 1 à 16 ha). L'indice de déclin (composition) et l'indice de cohésion entre les patchs de posidonie (configuration) sont les deux indices qui caractérisent le mieux le statut écologique de *P. oceanica*, et cela quelle que soit l'échelle. Le statut écologique de *P. oceanica* a été mis en lien avec neuf pressions anthropiques sur lesquelles les gestionnaires peuvent intervenir facilement et quatre variables environnementales en utilisant une approche de Machine Learning « Radom Forest (RF) » couramment utilisée (Ishwaran, 2007; Louppe et al., 2013; Holon et al., 2018; Catucci and Scardi, 2020; Fabbrizzi et al., 2020). Un avantage important de cette approche est qu'elle permet d'une part de classer les variables par ordre

d'importance en fonction de leur influence sur les herbiers de *P. oceanica* et d'autres part d'obtenir l'influence partielle de chaque variable sur le statut écologique des herbiers.

Nos résultats vont dans le sens d'autres observations à grande échelle qui montrent que les variables environnementales influencent très fortement la distribution des herbiers marins, et ceux de *P. oceanica* en particulier (Harley et al., 2012; Koch et al., 2013; Ji et al., 2016; Rahman Sunny, 2017; Duarte et al., 2018; Martins et al., 2019). L'influence de ces différents facteurs étudiés n'étant pas linéaire, nous avons pu identifier, une valeur seuil pour chaque variable au-delà de laquelle la réponse de *P. oceanica* devient critique. Cette approche est couramment utilisée pour rechercher comment certains écosystèmes peuvent basculer d'un état sain à un état dégradé une fois une valeur seuil de conditions environnementale dépassée, en milieu marin ou terrestre (Dakos et al., 2012; Kéfi, 2012; Ochoa-Hueso et al., 2017; Zhang et al., 2018; Lenton, 2020). Les valeurs seuils que nous avons identifiées pour les variables environnementales sont cohérentes avec de précédentes observations expérimentales et/ou de terrain pour *P. oceanica* (Ben Alaya, 1972; Boudouresque et al., 2012), montrant ainsi qu'une approche de modélisation statistique peut aussi être utile pour identifier des seuils biologiques de tolérance pour des écosystèmes marins à l'échelle de toute une région ou d'une masse d'eau, alors que généralement les études sur le sujet sont réalisées à travers des expérimentations in situ ou ex situ (Holmer et al., 2008; Ruiz et al., 2009; Marín-Guirao et al., 2011; Duarte et al., 2012).

En ce qui concerne les pressions anthropiques, les seuils trouvés par rapport à la tolérance de *P. oceanica* dans nos travaux sont similaires à ceux déjà trouvés par (Holon et al., 2018), avec l'indice de déclin (composition spatiale). L'interprétation des seuils liés aux multiples facteurs de stress anthropiques (Holon et al., 2018; Nõges et al., 2016; Hougnandan et al., 2020; Valerio et al., 2020) n'est souvent pas évidente étant donné que i) on sait que les différentes pressions anthropiques agissent soit en synergie soit en combinaison (Boudouresque et al., 2012; Jordà et al., 2012; Adams et al., 2020; Mecca et al., 2020), ii) l'influence des pressions anthropiques est soit directe par des dommages physiques (mouillage) soit indirecte par modification des conditions environnementales (agriculture, sédimentation, rejets urbains) (Marbà et al., 2014; Orth et al., 2006; Deter et al., 2017), iii) le processus de fragmentation de *P. oceanica* est d'abord induit par une réduction de la cohésion entre les patchs (configuration) qui précèdent par la suite une réduction de sa superficie (composition) (Boudouresque et al., 2012).

Ayant montré que la cohésion des patchs est faible dans les zones plus importante dans où les valeurs moyennes des pressions anthropiques sont les plus importantes, notre approche a consisté à utiliser les seuils identifiés pour les variables environnementales combinés aux seuil

de l'indice de cohésion pour caractériser l'état de conservation des herbiers de *P. oceanica* allant de zones de faibles conditions environnementales et faible cohésion à des zones de bonnes conditions environnementales et bonne cohésion entre les patchs de l'herbier de *P. oceanica*. Cette approche permet d'identifier des zones clés de conservation des herbiers de *P. oceanica*. (Voir partie 2.3) de cette discussion générale.

1.4 L'importance de l'état de conservation de *P. oceanica* pour le succès d'invasion des espèces exotiques envahissantes

Les espèces exotiques envahissantes (EEE) constituent la quatrième menace pour la biodiversité à l'échelle globale et leur impact est particulièrement élevé en Méditerranée qui compte un record au monde de plus de 60 macro algue introduites. Ce nombre record est sans doute en lien avec l'état des écosystèmes natifs qui sont eux-mêmes affectés par le niveau et l'intensité élevés des activités humaines. Il est connu que le succès d'invasion d'une EEE dépend des caractéristiques biologiques de l'espèce EEE mais aussi des conditions locales dans son nouveau lieu d'établissement et de l'état de conservation des écosystèmes natifs.

L'objectif du [Chapitre 4](#) de la thèse était donc d'utiliser pour la première fois une approche de modélisation statistique pour tester sur plusieurs centaines de km l'influence de l'état de conservation des herbiers de *P. oceanica* sur le succès d'invasion de deux algues exotiques envahissantes : *Caulerpa taxifolia* et de *Caulerpa cylindracea* alors que jusqu'à présent cela avait souvent été testé par des expérimentations à petite échelle ([Ceccherelli and Cinelli, 1999b; Klein and Verlaque, 2008; Piazz et al., 2005; Boudouresque et al., 2012](#)). Nous avons également étudié l'influence des variables environnementales, de l'intensité des pressions anthropiques, de la bathymétrie et du type de substrat. Nos résultats ont montré de façon hautement significative qu'une forte intensité du déclin de *P. oceanica* entraîne une forte probabilité d'observer les deux EEE était élevée, et qu'elles étaient capables de coloniser tous les différents types de substrats sans aucune préférence.

Nous pouvons alors affirmer que le statut de conservation des herbiers de *P. oceanica* -- *l'écosystème natif* -- ainsi que les activités humaines affectent significativement le succès d'invasion des deux algues exotiques envahissantes. *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa cylindracea* profitent d'un état dégradé des herbiers de *P. oceanica* pour s'installer plus facilement. Des résultats similaires ont été publiés récemment pour d'autre types d'écosystèmes en milieu marin en eau douce et dans les prairies terrestre ([Balestri et al., 2018; te Beest et al., 2018](#)). De façon encourageante l'approche de modélisation statistique utilisée a aussi confirmé

nos attentes par rapport aux préférences environnementales de ces deux espèces. Nos résultats montrent de façon significative que les deux espèces préfèrent les eaux dont la température est élevée et la salinité est moyenne et sont absentes des eaux de forte turbidité confirmant ainsi que la montée des températures due aux changement globaux risque de favoriser les invasions biologiques (Gritti et al., 2006; Hellmann et al., 2008; Huang et al., 2011).

Parmi les activités humaines, nous avons mis en avant l'impact significatif du mouillage des bateaux dans l'herbier de *P. oceanica*. En les détruisant physiquement, l'ancrage (principalement des grands bateaux) est lié à une forte probabilité d'invasion des deux espèces EEE. Ce résultat va dans le même sens de précédentes observations et hypothèses montrant que la fragmentation des habitats natifs et les effets négatifs des activités humaines pouvaient augmenter la vulnérabilité des écosystèmes marins et terrestre aux invasions biologiques et accroître l'impact des envahisseurs (Marvier et al., 2004; Born et al., 2005; Occhipinti-Ambrogi, 2007; Simberloff, 2014). En utilisant une approche similaire consistant à utiliser des indicateurs paysagers pour caractériser à large échelle la fragmentation des écosystèmes natifs, (Bonanno and Orlando-Bonaca, 2019; Santos et al., 2020), des études plus récentes ont aussi abouti aux mêmes conclusions dans les milieux d'eau douce (*Ceratophyllum demersum*, *Myriophyllum spicatum* and *Potamogeton perfoliatus*), et marins (*Caulerpa prolifera*) (Balestri et al., 2018; te Beest et al., 2018).

Certaines activités humaines impactent négativement aussi bien les écosystèmes natifs que les espèces EEE. Cela semble pourtant peu souligné dans la littérature scientifique sur les EEE. Nos résultats montrent pourtant que ces activités humaines ralentissent l'invasion des deux EEE les plus dangereuses de la Méditerranée de façon directe par l'érosion côtière ou indirecte par les rejets urbains ou les cages de pisciculture qui bloquent l'accès à la lumière. Cela pourrait être expliqué par le fait que des études expérimentales ont montré par exemple que ces deux EEE évitent la faible salinité et la forte turbidité (Carruthers et al., 1993; Creese, 2004b; West and West, 2007).

La limite principale du **Chapitre 4** est liée à la nature et la qualité des données d'occurrences utilisées pour les deux EEE. Si l'utilisation des méthodes de distribution d'espèces est en plein essor et connaît un succès croissant avec les nouvelles bases de données gratuites et les algorithmes de plus en plus performants, la qualité des occurrences utilisées est souvent problématique car en général soit, elles ne sont pas assez nombreuses soit, elles ne sont pas suffisamment bien distribuées (répartition homogène sur la zone d'étude), ou malheureusement les espèces sont mal identifiées. Pour contourner le problème du faible nombre d'observations (1 100 points de présence -- 596 points de présence pour *C. taxifolia* et 504 points pour *C.*

cylindracea -- et 14 150 points d'absence), nous avons traité les deux espèces comme une seule espèce à cause de leurs similarités en termes de préférence écologique.

Une autre limite importante de l'étude est que, pour étudier le succès d'invasion d'une espèce invasive, des données d'abondance et de recouvrement auraient sans doute été plus informatives que des données de présence/absence. Cependant, comme expliqué dans l'article du chapitre 4 (*The conservation status of seagrass beds affects the presence of invasive alien macroalgae*) la méthode de collecte fait l'hypothèse une abondance moyenne ou forte au niveau des points de présence. Cela n'est donc pas vraiment un problème dans cette étude, même si les données nous limitent à l'utiliser d'un indice comme l'indice de cohésion pour caractériser le statut de conservation de *P. oceanica* et étudier le comportement des EEE face à des patchs de faible cohésion.

Le statut de conservation des écosystèmes natifs est donc à surveiller pour éviter les futures invasions biologiques dans les milieux terrestres comme marins.

2. Implications pour les stratégies de surveillance : Comment optimiser les approches de suivi de *P. oceanica* comme bio indicateur de la qualité des eaux côtières

2.1 Un suivi efficace et optimisé

Suivre, conserver, utiliser de façon efficace les ressources marines est l'un des 17 objectifs des nations unies pour le développement durable. Le changement climatique étant un facteur de stress majeur sur les écosystèmes, il est important de prendre en compte ses impacts dans les études écologiques, y compris le suivi et la gestion (Rilov et al., 2019), ce qui a été mal pris en compte par la plupart des pays de l'UE dans leurs efforts de mise en œuvre de la DCSMM et la DCE (Rilov et al., 2020).

La large répartition de *P. oceanica* le long des côtes de Méditerranée et sa réponse rapide aux facteurs de stress ajoutée à son endémisme (Balestri et al., 2003; Ruiz and Romero, 2003; Orth et al., 2006; Leoni et al., 2007) ont naturellement fait d'elle une plante bioindicatrice pour le suivi de l'état des eaux côtières de façon générale, et des écosystèmes méditerranéens en particulier. En Méditerranée, plusieurs indices biotiques et paysagers ont été développés autour de *P. oceanica* pour mieux connaître l'état des masses d'eau côtières et le statut des écosystèmes que *P. oceanica* forme. Si l'utilisation d'un indicateur est liée à l'atteinte d'objectifs particuliers, la redondance, la cohérence, et la pertinence entre les uns et les autres sont questionnables quand i) on cherche à suivre de façon efficace les herbiers de *P. oceanica* et que ii) l'échelle de travail et l'effort d'acquisition deviennent des facteurs importants à prendre en considération. Dans les zones bien étudiées, comme la Méditerranée occidentale, la pléthore d'indicateurs utilisés (Teixeira et al., 2016) rend les comparaisons difficiles, réduisant la possibilité d'obtenir une image nette et complète de la situation des principaux écosystèmes benthiques. Il est urgent de parvenir à un consensus général sur les données et les indicateurs à utiliser pour classer l'état de santé des écosystèmes marins (Miloslavich et al., 2018) et encourager des nouvelles tentatives pour intégrer et rassembler les informations existantes (par exemple Borja et al., 2019; Hodgson and Halpern. (2019)). Au regard de ces différentes considérations, les résultats obtenus dans nos études nous amènent à faire quelques suggestions dans l'optique d'optimiser la surveillance du milieu marin. Nous avons confirmé à l'échelle de

toute la Méditerranée française que les indices PREI et BiPo sont redondants comme déjà montré par Gerakaris et al. (2017) en Mer Égée. Ce résultat était attendu car les deux indices prennent en compte des paramètres identiques (type et profondeur de LI, densité de faisceaux), basés sur la santé de la plante *P. oceanica* elle-même. Si l'efficacité des deux indices pour le suivi des impacts anthropiques a déjà été largement démontrée en matière d'évaluation de la qualité des masses d'eau côtières, dans des zones où l'herbier de *P. oceanica* est dégradé, nous suggérons l'utilisation du BiPo qui est donc l'équivalent "non destructif" du PREI. En effet le protocole du PREI nécessite le prélèvement de 20 faisceaux par site. Toutefois une version moins destructive avec uniquement découpe de feuilles est en cours de publication (Gobert, Comm. Pers.) et enlèvera cette contrainte.

Le manque de lien entre l'indice EBQI d'une part et le PREI et le BiPo d'autre part, en plus d'être expliqué par le fait que l'EBQI est basé sur l'état global de l'écosystème qui peut être différent de l'état de l'habitat formé par la plante *P. oceanica* peut également venir du manque d'informations pour le compartiment « poissons ». En effet ce compartiment nécessite un effort important sur le terrain (une plongée entière) alors que des données concernant la communauté de poissons pourrait provenir plus facilement de caméras ou même de prélèvements d'eau (ADN environnemental), méthode désormais déployée par le réseau de surveillance PISCIS et l'utilisation du son qui est aussi un dispositif prometteur pour évaluer l'état de l'écosystème via l'étude de la faune associée (Di Iorio et al., 2018; Bolgan et al., 2020).

EBQI, BiPo et PREI sont des indices ponctuels et on peut se demander s'ils représentent bien l'état de l'herbier à des échelles plus grandes et plus globalement des masses d'eau qu'ils évaluent. En effet, la réalisation et le maintien de bonnes conditions écologiques nécessitent une gestion à grande échelle des activités humaines et des pressions qui en découlent sur les écosystèmes marins (Borja et al., 2019; Mazaris et al., 2019).

C'est ici qu'intervient mon travail de mise en relation entre indicateurs ponctuels et indicateurs paysagers. Les résultats de nos travaux montrant d'ailleurs qu'à une large échelle la composition et la configuration des herbiers de *P. oceanica* permettent bien de prédire son état écologique et ont montré que même si la nature de la relation entre les indicateurs paysagers et les indicateurs biotiques n'est pas toujours linéaire, il y a quand même des liens très forts et significatifs. Ces résultats suggèrent donc l'utilisation complémentaire d'approches ponctuelles et paysagères/surfaciques dans les projets suivis de l'état des herbiers marins et de *P. oceanica* pour évaluer la qualité des masses d'eau côtières. Cela permettra de suivre plus facilement les herbiers de *P. oceanica* à de larges échelles sur la base d'indicateurs paysagers qui sont relativement faciles à calculer, qui donnent une bonne idée de l'état écologique de l'herbier de

P. oceanica et qui sont répétables. Toutefois, si l'approche paysagère évite le grand effort de collecte de données de terrain par plongées ponctuelles nécessaires au calcul des indices biotiques, elle implique une mise à jour régulière des cartes de distribution de l'herbier de *P. oceanica*.

Les cartes actuelles sont faites sur la base d'images aériennes, de sonar et de plongées. La nécessité de mettre à jour régulièrement ces cartes implique aussi de se tourner vers des approches complémentaires de cartographie comme la photogrammétrie (Marre et al., 2020) qui est pour l'instant utilisée ponctuellement pour le suivi des herbiers en limite inférieure. Elle consiste à modéliser l'herbier de *P. oceanica* en 3D à partir de centaines de photographies 2D prises sous différents angles (Fonstad et al., 2013). Cette méthode présente de nombreux avantages : (1) moins coûteuse en temps et moins contraignante pour le plongeur ; (2) obtention d'une "vue aérienne géo référencée" comparable dans le temps sur laquelle différentes métriques peuvent être calculées (Rende et al., 2015; Beltrame and Costa, 2018); et (3) délimitation des herbiers par un algorithme de reconnaissance automatique. Toutefois, si la photogrammétrie ne permet pas de faire des cartes à l'échelle de tout le littoral français elle peut permettre de faire des comparaisons sur la régression des herbiers à des endroits spécifiques entre des espaces de temps rapprochés. Afin d'assurer une bonne interprétation, cette méthode peut être utilisée conjointement avec la télémétrie acoustique qui est aussi très précise mais qui ayant aussi plus de limites (Descamp et al., 2009) pour caractériser les herbiers de *P. oceanica* à forte tendance évolutive.

Les récents progrès des algorithmes de traitement et de classification des images avec une puissance de calcul améliorée ont ouvert une nouvelle ère de nouvelles techniques quantitatives et d'apprentissage machine pour obtenir des résultats de pointe en termes de coût, d'efficacité, d'indépendance, d'échelle et de précision (Moniruzzaman et al., 2019). À ces différentes méthodes on pourrait aussi associer, la détection de *P. oceanica* à l'aide d'images satellites qui constituent l'une des méthodes de détection les plus populaires pour surveiller les écosystèmes des herbiers marins sur de grandes surfaces. Plusieurs études ont utilisé l'imagerie satellite pour surveiller et étudier la répartition des herbiers de *P. oceanica* dans les écosystèmes des herbiers marins de la Méditerranée (Matta et al., 2014; Lanera et al., 2018; Tragano and Reinartz, 2018; Borfecchia et al., 2019).

Les implications concrètes dans le réseau de surveillance peuvent se manifester à travers quelques propositions comme : la poursuite du PREI, seul indice actuellement reconnu par la DCE sur les sites obligatoires et l'utilisation de l'indice BIPO sur les autres sites ; grâce à sa facilité de collecte/calcul il permettrait de suivre un plus grand nombre de sites dans l'avenir.

Nous recommanderions également qu'il y ait une norme et des critères uniformes dans la sélection des sites qui font l'objet de suivis à l'échelle mondiale. Dans les écosystèmes côtiers les espèces sont connectées via un réseau d'interactions complexe ce qui peut biaiser les modèles de gestion basés sur une unique espèce ([Duffy et al., 2013](#)). Les études montrent d'ailleurs l'importance de la modification des réseaux trophiques dans le déclin des écosystèmes de macrophytes côtiers ([Eriksson et al., 2011; Hughes et al., 2013](#)).

Nous proposons donc aussi à l'instar de la « DCSMM » et comme suggéré par ([Duffy et al., 2019](#)) une approche écosystémique de gestion des ressources côtières et une surveillance de multiples variables biologiques et environnementales. Il s'agit par exemple de mieux surveiller les écosystèmes marins en faisant le lien entre d'autres indicateurs basés sur d'autres espèces ou écosystèmes et qui utilisent des approches différentes. Il existe d'ores et déjà plusieurs données récoltées à travers différents réseaux de surveillance (Voir sur la plateforme Medtrix pour la Méditerranée française). Nous avons par exemple le réseau PISCIS, basé sur des indicateurs des peuplements ichtyologiques à la profondeur intermédiaire pour évaluer l'état de fonctionnement (ADN environnemental). Ces données permettront de caractériser 1) la diversité des peuplements ichtyologiques de l'herbier, 2) les différents groupes trophiques, 3) le rôle de nurserie ; les données par ADNe permettront également d'identifier la présence dans l'écosystème d'espèces exotiques envahissante. Le réseau de surveillance CALOR pour le suivi de la température du fond marin peut aussi être mis à contribution. En effet la prise régulière des températures de fond peut être mis en corrélation avec les données de suivi biotiques dans les projets TEMPO sur les différents sites. Pour finir les approches prometteuses comme ceux développés dans le cadre du projet CALME ([Andromède Océanologie, 2020](#)) et basé sur les données acoustiques peuvent aussi être utilisés de façon complémentaire. Ces données acoustiques permettront de caractériser les biophonies benthiques (indicateur de qualité biophonique des invertébrés et indicateur de qualité biophonique des poissons).

2.2 La nécessité d'une approche multidisciplinaire face aux grands défis de protection de la biodiversité

Il est nécessaire d'évaluer spécifiquement l'ampleur des impacts des activités humaines sur les écosystèmes dans un contexte de changements globaux et de comprendre les interactions entre ces écosystèmes et les causes majeures des changements globaux. Pour entreprendre des évaluations de l'état environnemental mondial et régional, (Borja et al., 2019) ont préconisé huit options dont la septième est l'utilisation des informations du passé (par exemple, avant toute pression humaine). Le manque de données sur de vastes zones est cependant un aspect limitant dans la prise de cette option (Bevilacqua et al., 2020) ajoutée au fait qu'aucune méthode, ni approche ne permette à elle seule d'évaluer les impacts des changements globaux sur la biodiversité et qu'il est donc nécessaire d'intégrer plusieurs approches pour pallier les manques des données et améliorer la compréhension des dégradations passées et anticiper les dégradations à venir (Hodgson and Halpern, 2019).

Ces observations générales sont parfaitement soutenues par les travaux menés au cours de cette thèse. En effet, l'approche multidisciplinaire a dû être utilisée pour évaluer pour la première fois le déclin des herbiers de *P. oceanica* dans la région Occitanie en France. Nous avons utilisé dans un premier temps les méthodes de photographies aériennes anciennes qui ont déjà fait leur preuve (Holon et al., 2015; Rickards, 2018; Nahirnick et al., 2019; Román et al., 2020) pour évaluer la régression des herbiers marins y compris *P. oceanica*. Nous avons ensuite combiné à ces dernières la cartographie participative et les indices paysagers pour évaluer la dégradation en termes de composition mais aussi de configuration sur 70 ans. En écologie, les scientifiques ont bien compris de par les expériences passées que les connaissances locales des peuples locaux peuvent être utiles dans l'évaluation du statut de dégradation des écosystèmes (Brown et al., 2017; Luizza et al., 2016; Skroblin et al., 2020), dans la mise en place des aires marines protégées et des plans de gestion en milieu marin (St. Martin and Hall-Arber, 2008; Strickland-Munro et al., 2015, 2016; Sullivan et al., 2015; Trouillet et al., 2019), et dans la gestion des pêcheries (Macnab, 2002; Hall-Arber et al., 2009).

Les résultats issus de notre étude vont malheureusement dans le sens du grand déclin observé des herbiers marins et de *P. oceanica* dans la région. Cependant, ils permettent de valider l'utilisation de cette approche multidisciplinaire en comparaison avec d'autres études menées dans des zones où il y avait une plus grande disponibilité des données des photographies aériennes ou de données sur la distribution historique des herbiers de *P. oceanica*. L'initiative qui s'est engagée ces deux dernières décennies doit donc se poursuivre à travers les sciences

citoyennes qui commencent à contribuer de manière significative à la science, à l'éducation et aux politiques (Jones et al., 2018), comme cela est le cas en Asie du Sud-Est, où les initiatives citoyennes sont essentielles pour établir un lien efficace entre, la politique et la pratique qui au cœur de la gestion des ressources naturelles côtières (Fortes et al., 2018). L'implication citoyenne devrait donc être utilisée aussi pour avoir les avis et les perceptions des principaux acteurs locaux qui induisent ou qui subissent cette dégradation. Les approches intégratives et interdisciplinaires retiennent l'attention car elles peuvent renforcer les résultats et réduisent les incertitudes dans le contexte actuel de développement croissant des algorithmes de modélisation dont l'une des principales faiblesses est la dépendance des données et l'incertitude du modèle (Hodgson and Halpern, 2019).

La qualité des données est une des principales limites que nous avons rencontrée lors de notre mise en relation de l'état de conservation des herbiers à *P. oceanica* et le succès de l'invasion des deux algues marines exotiques envahissantes. L'approche de modélisation combinée avec l'évaluation du statut de conservation à l'aide des indices paysagers a permis de montrer que le déclin de *P. oceanica* favorise l'invasion des deux algues marines que sont *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa cylindracea* dans la partie « Est » de la Méditerranée française. L'insuffisance de données d'occurrence des deux algues marines en quantité suffisante pour l'ensemble de la région méditerranéenne française a été un problème important dans l'atteinte de cet objectif. Il est difficile de comprendre l'absence des données de distribution de qualité pour ces espèces qui sont des grandes menaces pour les écosystèmes natifs (Katsanevakis et al., 2014).

Il y a donc un manque de réseaux efficaces consacrés à l'échelle locale à cette préoccupation majeure des espèces exotiques envahissantes. L'efficacité de ces réseaux permettra d'une part d'améliorer les études à échelle locale quant à la prédiction des invasions biologiques futures mais aussi d'étudier leur impact économique. Pour cela, il faut une initiative concertée et une collaboration des différents acteurs de la gestion et des décideurs. Les scientifiques doivent eux aussi proposer des approches innovantes de suivi de ces espèces envahissantes en intégrant les riverains à travers des approches participatives. Les observatoires citoyens comme le réseau « CAULERPE » ont déjà été testés et ont été trouvés infructueux dû aux faibles résultats. Une approche serait par exemple d'intégrer la problématique de collecte de données des EEE dans tous les réseaux de surveillance (observations en plongée, vidéo photos, ADNe), même ceux qui ne sont pas focalisés sur ces dernières. La mise en commun des informations des différents réseaux en plus des observatoires citoyens peut ainsi permettre d'avoir le maximum d'informations sur l'occurrence des espèces EEE.

L'approche intégrative doit donc être encouragée dans le contexte de changement actuel car elle fait participer tout le monde et entraîne donc une implication à divers niveaux de problématique commune et mondiale qui est celle de la préservation de nos écosystèmes clés. Il est urgent d'agir car le niveau de conservation alarmant de ces écosystèmes ont dépassé à certains endroits des seuils où le retour vers un bon état de conservation intact (originel) est impossible et nécessite donc de vite les identifier pour les amener à un état de conservation qui serait acceptable.

2.3 Les zones prioritaires de conservation

Il est nécessaire de quantifier l'état écologique des zones côtières pour comprendre comment l'impact humain cumulatif affecte l'intégrité des écosystèmes marins et pour aider à évaluer leurs conséquences potentielles sur les ressources marines exploitées (Vasconcelos et al., 2014; Lipcius et al., 2019). Dans l'ensemble, l'état écologique des milieux côtiers méditerranéens, tel qu'il ressort des indicateurs écologiques, semble être dans un état qualifié de modéré à très bon, avec une proportion relativement faible de sites en état mauvais ou pauvre, du moins si l'on considère les écosystèmes étudiés (Bevilacqua et al., 2020). Pour ce même auteur, les herbiers de *P.oceanica* seraient à 80 % dans un très bon état écologique et pour de los Santos et al. (2019), il y a encore des zones ne montrant aucun déclin ou même des cas ou une expansion ou un rétablissement a même été détecté. L'état écologique bon et même élevé des herbiers de *P. oceanica* semble tout à fait contre-intuitif étant donné les grandes préoccupations concernant le déclin des herbiers marins en mer Méditerranée (Orth et al., 2006; Waycott et al., 2009; Boudouresque et al., 2012; Marbà et al., 2014; Holon et al., 2015; Telesca et al., 2015). D'après Bevilacqua et al.(2020), la dernière évaluation de l'Agence européenne pour l'environnement sur l'état de conservation de *P. oceanica* dans les sites du Réseau européen de conservation, a enregistré des résultats assez différents. Plus précisément, sur la période 2013-2018, un statut favorable a été attribué uniquement aux sites de Chypre, de Malte et de Slovénie, tandis qu'un statut inadéquat a été reconnu pour les sites de France, de Grèce, d'Italie et d'Espagne (le statut des sites de Croatie est inconnu). Ils expliquent ces résultats contrastés en partie par le fait que, le statut des sites du Réseau européen de conservation est souvent basé sur des observations de terrain, et des dires d'experts et rarement défini sur des données quantitatives et des données à l'échelle locale. Une autre raison selon eux pourrait être que l'indice PREI, ainsi que d'autres indicateurs écologiques de *P. oceanica*, bien qu'incorporant des informations sur les signaux régressifs potentiels (par exemple, en tenant compte du type et de la profondeur de la limite inférieure des lits), pourraient ne pas être en mesure de saisir leur déclin, c'est-à-dire leur régression spatiale au fil du temps. Ces auteurs Bevilacqua et al.(2020) soutiennent que les herbiers de *P. oceanica* persistent encore dans des conditions relativement bonnes, tandis que leur extension spatiale diminue progressivement par rapport au passé en raison de la dégradation croissante du milieu marin liée aux activités humaines, y compris le climat. Il existe donc un flou et une incertitude dans la mise en place des indicateurs cohérents pour évaluer le statut écologique des herbiers de *P. oceanica* et définir les zones prioritaires de conservation. Le problème est donc d'une part les indicateurs écologiques utilisés et d'autre part l'échelle à

laquelle sont faites les estimations. Cependant, comme nous l'avons montré dans nos travaux une alternative pourrait être envisagée pour des études de ce genre à grande échelle. En effet les indicateurs paysagers reflètent bien le statut écologique des herbiers de *P. oceanica* car ils sont significativement corrélés avec les indices biotiques. Ils peuvent donc être utilisés à large échelle pour caractériser aussi bien la composition (régression temporelle des herbiers) et leur configuration (arrangement des patchs) dans l'espace et offrir très rapidement une estimation complète et rapide de son statut écologique. Le statut écologique de l'herbier de *P. oceanica* est défini sur la base des indicateurs qui sont jugés sur leurs capacités à refléter les pressions anthropiques cumulées que subit ce dernier. Cependant, comme précédemment évoqué, il existe des herbiers de *P. oceanica* qui subsistent en bon état écologique dans des zones où pourtant la régression de leur couverture semble être importante. Il y a donc un aspect qui n'est pas mis en évidence dans les analyses. En incluant dans notre étude les seuils de tolérance de *P. oceanica* aux variables environnementales comme la turbidité, la température et en combinant cela avec l'influence indirecte et directe des pressions anthropiques à travers l'indice de configuration des patchs, nous proposons une approche qui ouvre la voie à l'amélioration de la compréhension et de la définition des aires de conservation des herbiers de *P. oceanica*. Nous mettons en lumière cet aspect en montrant que des herbiers sont parfois dans une zone où les seuils de tolérance ne sont pas dépassés alors même que la cohésion est mauvaise, et inversement, des zones où la cohésion est bonne alors que le seuil pour au moins une variable étaient dépassée. C'est donc une approche qui serait recommandée pour suivre des herbiers marins mais aussi d'autres écosystèmes à large couverture pour identifier des zones de conservation prioritaires à grande et à petite échelle.

Ces résultats sont importants également en termes de conservation car ils permettent de connaître des zones où les actions de restauration peuvent être utiles et nécessaires, surtout en considérant l'importance écologique de cette espèce qui malheureusement est résistante aux perturbations mais qui a un rythme de recolonisation très lent (O'Brien et al., 2018; Boudouresque et al., 2012).

3. Quelles futures perspectives pour optimiser les approches de surveillance des herbiers de *P. oceanica* en Méditerranée française

Nous avons dans ce projet de thèse exploré l'ensemble des données et moyens que nous avions pour répondre aux mieux à nos objectifs. Les résultats et les approches méthodologiques qui en découlent sont toutes deux encourageantes et à mettre au profit de la surveillance des herbiers de *P. oceanica*. Cependant, il est possible d'aller plus loin, ce qui permet de soulever des nouvelles perspectives et questions de recherches.

3.1 Prendre en compte la dynamique biologique des herbiers de *P. oceanica*

Les variations des conditions environnementales influencent largement la distribution des herbiers de *P. oceanica* à grande échelle (Orth et al., 2006), alors même que cette espèce semble assez résistante aux perturbations anthropiques (Boudouresque et al., 2012). Ces observations suscitent des interrogations sur certains résultats qui montrent que certains herbiers de *P. oceanica* sont dans des zones où les seuils de tolérance par rapport à diverses variables environnementales (température, turbidité, salinité ...) sont déjà dépassés mais pourtant la cohésion entre les patchs d'herbier de *P. oceanica* est bonne et le niveau de régression n'est pas élevé et inversement. Une hypothèse explicative pourrait être l'adaptation génétique de l'herbier de *P. oceanica* à certaines conditions locales, mettant donc en évidence différentes trajectoires évolutives au cours du temps. Des seuils de tolérance en fonction de différentes zones pourraient donc être recherchés pour comprendre l'évolution génétique des herbiers de *P. oceanica*. Dans des modèles futurs, Il serait intéressant d'intégrer la biologie à travers le cycle de vie de la posidonie, la physiologie et aussi les processus de dispersion des graines. La prévision des réponses des communautés de macrophytes aux perturbations peut être renforcée en incorporant des approches mécanistes basées sur les traits, comme cela a été prouvé avec succès pour les plantes terrestres (Westoby et al., 2004) et les coraux (Madin et al., 2014; Darling et al., 2012).

3.2 Quelques améliorations en cours

On a montré également que dans certains endroits comme en région Occitanie qui n'est pas très marquée par les activités de mouillage par de grands bateaux, il y a pourtant des endroits où les herbiers de *P. oceanica* subsistent sous forme parfois de patchs isolés alors même que tout autour d'eux il n'y a que de la matte morte. Il serait donc vraiment encourageant d'associer les modèles et données d'apport sédimentaires pour expliquer de tels phénomènes à des échelles plus locales. Cela sera d'ailleurs une suite à l'étude que nous avons entamé sur la région car le déclin des herbiers dans la région est fortement mis en lien avec le début des grands aménagements qui ont eu lieu dans la région. Cela se justifie d'autant plus qu'à l'échelle globale, il a été montré que de nombreuses herbiers marins en région tropicale sont également en déclin, principalement dans les zones peuplées, en raison de l'augmentation de la charge en nutriments et de la sédimentation, qui sont les deux facteurs de stress les plus courants des herbiers marins dans le monde ([Short et al., 2014](#)).

Il serait bien aussi de reprendre ces analyses avec les cartes de distribution actuelles (actualisation sur de nombreux secteurs Corse en cours) pour mettre à jour ces résultats.

Les actions synergiques de plusieurs facteurs des changements globaux (l'acidification des océans, l'augmentation des nutriments, la montée des températures) peuvent agir négativement sur les communautés benthiques marines ([Mecca et al., 2020](#)). Aussi il déjà été mentionné que les pressions anthropiques agissent en synergie ([Boudouresque et al., 2012](#)) sur l'herbier de *P. oceanica* et donc en utilisant des nouvelles pressions, et les nouvelles données à travers les réseau de surveillance mentionnées plus haut, il pourrait être intéressant de tester cela à l'échelle de la Méditerranée comme cela a été fait pour la première fois par ([Grizzetti et al., 2017](#)) pour l'ensemble des rivières à l'échelle de l'Europe.

V. CONCLUSION GENERALE

Conclusion générale

La surveillance des écosystèmes sentinelles face aux causes majeures des changements globaux est la meilleure façon de suivre et prédire les réponses à de larges échelles des autres espèces et écosystèmes qui dépendent de ces écosystèmes sentinelles. Cette approche nécessite de la part des chercheurs le développement de modèles statistiques structuraux et spatiaux à large échelle, basés sur des indicateurs de qualité qui mesurent efficacement la réponse des espèces aux facteurs de stress. Les résultats qui en découlent doivent être clairement compréhensibles des gestionnaires et décideurs et basés sur des méthodologies qui sont répliquables pour des mesures de gestion. C'est l'objectif que cette thèse s'est fixé en prenant comme espèce sentinelle l'herbier de *P. oceanica*, et plus particulièrement en Méditerranée française. Cette thèse se situe ainsi à l'interface entre le milieu de la recherche universitaire et la recherche en entreprise qui œuvrent tous deux à mieux répondre aux questions soulevées par les directives Européennes appliquées au milieu marin. En effet les objectifs spécifiques de recherche que nous avons cherchée à atteindre s'intègrent complètement dans des objectifs globaux de 3 différents projets d'envergures (TEMPO, SURFSTAT, IMPACT) menés par l'entreprise Andromède océanologie.

La disponibilité des différents types de données biotiques nous a permis de montrer qu'il est possible de connaître l'état de santé d'un herbier de *P. oceanica* à partir des indicateurs de composition et de configuration à large échelle, confirmant ainsi de façon cohérente une complémentarité dans l'utilisation des deux types d'approches. Nous avons montré également pour la première fois un important déclin de *P. oceanica* dans la région Occitanie qui s'est manifesté par des perturbations importantes de la biodiversité locale. Grâce à une approche de modélisation statistique, nous avons également confirmé à grande échelle que l'état de conservation des herbiers de *P. oceanica* mais aussi les activités humaines influencent le succès d'invasions des deux espèces de macro-algues invasives. Enfin, pour finir, nous avons utilisé les valeurs seuils de réponse aux variables environnementales et avons pris en compte l'impact direct et indirect des pressions anthropiques à travers l'indice de cohésion pour catégoriser l'herbier de *P. oceanica* en diverses zones de conservation.

Les différentes approches méthodologiques développées peuvent être utilisées pour améliorer les programmes de gestion et de suivi des habitats sentinelles.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Abadie, A., Gobert, S., Bonacorsi, M., Lejeune, P., Pergent, G.G., Pergent-Martini, C., 2015. Marine space ecology and seagrasses. Does patch type matter in *Posidonia oceanica* seascapes? *Ecol. Indic.* 57, 435–446. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.020>
- Abadie, A., Pace, M., Gobert, S., Borg, J.A., 2018. Seascape ecology in *Posidonia oceanica* seagrass meadows: Linking structure and ecological processes for management. *Ecol. Indic.* 87, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.029>
- Abadie, A., Richir, J., Lejeune, P., Leduc, M., Gobert, S., 2019. Structural Changes of Seagrass Seascapes Driven by Natural and Anthropogenic Factors: A Multidisciplinary Approach. *Front. Ecol. Evol.* 7, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00190>
- Adams, M.P., Koh, E.J.Y., Vilas, M.P., Collier, C.J., Lambert, V.M., Sisson, S.A., Quiroz, M., McDonald-Madden, E., McKenzie, L.J., O'Brien, K.R., 2020. Predicting seagrass decline due to cumulative stressors. *Environ. Model. Softw.* 130, 104717. <https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2020.104717>
- Agresti, 2002. Logit models for multinomial responses. John Wiley Sons, Inc., New York.
- Akoglu, H., 2018. User's guide to correlation coefficients. *Turkish J. Emerg. Med.* <https://doi.org/10.1016/j.tjem.2018.08.001>
- Alagna, A., Fernández, T.V., Anna, G.D., Magliola, C., Mazzola, S., Badalamenti, F., 2015. Assessing *Posidonia oceanica* Seedling Substrate Preference: An Experimental Determination of Seedling Anchorage Success in Rocky vs. Sandy Substrates. *PLoS One* 10, e0125321. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125321>
- Albouy, C., Velez, L., Coll, M., Colloca, F., Le Loc'h, F., Mouillot, D., Gravel, D., 2014. From projected species distribution to food-web structure under climate change. *Glob. Chang. Biol.* 20, 730–741. <https://doi.org/10.1111/gcb.12467>
- Allen, T.F.H., Starr, T.B., 2017. Hierarchy: perspectives for ecological complexity. University of Chicago Press.
- Amara, R., 2011. Impact de l'anthropisation sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins. Exemple de la Manche-mer du nord. VertigO. <https://doi.org/10.4000/vertigo.10129>
- Andromède Oceanologie, 2018. Modélisation des pressions anthropiques côtières: IMPACT 2018.
- Andromède Océanologie, 2020. Bilan et Préconisations pour la surveillance biologique des herbiers de posidonie et du coralligène ainsi que pour la surveillance de la température marine. *J. Chem. Inf. Model.*
- Aplikioti, M., Louizidou, P., Mystikou, A., Marcou, M., Stavrou, P., Kalogirou, S., Tsiamis, K., Panayotidis, P., Küpper, F.C., 2016. Further expansion of the alien seaweed *Caulerpa taxifolia* var. *distichophylla* (Sonder) Verlaque, Huisman & Procaccini (Ulvophyceae, Bryopsidales) in the Eastern Mediterranean Sea. *Aquat. Invasions* 11, 11–20. <https://doi.org/10.3391/ai.2016.11.1.02>
- Appeldoorn, R.S., Ruiz, I., Pagan, F.E., 2011. From Habitat Mapping to Ecological Function :

Incorporating Habitat into Coral Reef Fisheries Management, Proceedings of the 63rd Gulf and Caribbean Fisheries Institute.

- Ardizzone, G., Belluscio, A., Maiorano, L., 2006. Long-term change in the structure of a *Posidonia oceanica* landscape and its reference for a monitoring plan. Mar. Ecol. 27, 299–309. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00128.x>
- Arnaud-Haond, S., Duarte, C.M., Diaz-Almela, E., Marbà, N., Sintes, T., Serrão, E.A., 2012. Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *positonia oceanica*. PLoS One. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0030454>
- Arthington, A.H., Dulvy, N.K., Gladstone, W., Winfield, I.J., 2016. Fish conservation in freshwater and marine realms: status, threats and management. Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst. 26, 838–857. <https://doi.org/10.1002/aqc.2712>
- Augier, H., Robert, P., Maffre, R., 1980. Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de Phanérogames marines de la baie de Port-Cros (Îles d'Hyères, Méditerranée, France). Trav Sci. Parc Natl. Port-Cros.
- Aurelle, D., Tariel, J., Zuberer, F., Haguenauer, A., Ribout, C., Masmoudi, M., Kara, H., Chaoui, L., Garrabou, J., Ledoux, J.B., Gambi, M.C., 2020. Genetic insights into recolonization processes of Mediterranean octocorals. Mar. Biol. 167, 1–14. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03684-z>
- Bai, J., Perron, P., 2003. Computation and analysis of multiple structural change models. J. Appl. Econom. 18, 1–22. <https://doi.org/10.1002/jae.659>
- Balestrieri, E., Cinelli, F., Lardicci, C., 2003. Spatial variation in *Posidonia oceanica* structural, morphological and dynamic features in a northwestern Mediterranean coastal area: A multi-scale analysis, Marine Ecology Progress Series. <https://doi.org/10.3354/meps250051>
- Balestrieri, E., Vallerini, F., Menicagli, V., Barnaba, S., Lardicci, C., 2018. Biotic resistance and vegetative propagule pressure co-regulate the invasion success of a marine clonal macrophyte. Sci. Rep. 8. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-35015-0>
- Bar-On, Y.M., Phillips, R., Milo, R., 2018. The biomass distribution on Earth. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 115, 6506–6511. <https://doi.org/10.1073/pnas.1711842115>
- Baskin, Y., Blaustein, R.J., 2002. A plague of rats and rubbervines: The growing threat of species invasions. Electron. Green J. <https://doi.org/10.5860/choice.40-5212>
- Bax, N., Williamson, A., Aguero, M., Gonzalez, E., Geeves, W., 2003. Marine invasive alien species: A threat to global biodiversity. Mar. Policy 27, 313–323. [https://doi.org/10.1016/S0308-597X\(03\)00041-1](https://doi.org/10.1016/S0308-597X(03)00041-1)
- Bellman, R., 2008. Bellman equation Principle of optimality 1–4. <https://doi.org/10.1007/s10865-008-9185-0.Discrimination>
- Belsher, T., Meinesz, A., 1995. Deep-water dispersal of the tropical alga *Caulerpa taxifolia* introduced into the Mediterranean. Aquat. Bot. 51, 163–169. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(95\)00469-G](https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00469-G)
- Beltrame, C., Costa, E., 2018. 3D survey and modelling of shipwrecks in different underwater environments. J. Cult. Herit. 29, 82–88. <https://doi.org/10.1016/j.culher.2017.08.005>

- Ben Alaya, H., 1972. Répartition et conditions d'installation de *Posidonia oceanica* Delile et *Cymodocea nodosa* Ascherson dans le golfe de Tunis. Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salammbô 2(3), 331–416.
- Bengtsson, M., Oki, T., 2006. A SRES-based gridded global population dataset for 1990-2100 Modelling Hydrological Responses to Climate Change in data-scarce semiarid basin in the Tian Shan Mountains View project CPSF-CAS Joint Foundation for Excellent Postdoctoral Fellows View project. Springer 28, 113–131.
<https://doi.org/10.1007/s11111-007-0035-8>
- Berg, T., Fürhaupter, K., Teixeira, H., Uusitalo, L., Zampoukas, N., 2015. The Marine Strategy Framework Directive and the ecosystem-based approach - pitfalls and solutions. Mar. Pollut. Bull. 96, 18–28. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.04.050>
- Berke, S.K., 2010. Functional groups of ecosystem engineers: A proposed classification with comments on current issues, in: Integrative and Comparative Biology. pp. 147–157.
<https://doi.org/10.1093/icb/icq077>
- Bevilacqua, S., Katsanevakis, S., Micheli, F., Sala, E., Rilov, G., Sarà, G., Malak, D.A., Abdulla, A., Gerovasileiou, V., Gissi, E., Mazaris, A.D., Pipitone, C., Sini, M., Stelzenmüller, V., Terlizzi, A., Todorova, V., Fraschetti, S., 2020. The Status of Coastal Benthic Ecosystems in the Mediterranean Sea: Evidence From Ecological Indicators. Front. Mar. Sci. 7, 475. <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00475>
- Bianchi, C.N., Corsini-Foka, M., Morri, C., Zenetos, A., 2014. Thirty years after: Dramatic change in the coastal marine ecosystems of Kos Island (Greece), 1981-2013. Mediterr. Mar. Sci. 15, 482–497. <https://doi.org/10.12681/mms.678>
- Bindoff, N.L., Cheung, W.W.L., Kairo, J.G., 2019. 09_Chapter 5: Changing Ocean, Marine Ecosystems, and Dependent Communities. Spec. Rep. Ocean Cryosph. a Chang. Clim. Summ. Policymakers 447–588. <https://doi.org/https://www.ipcc.ch/report/srocc/>
- Björk, M., Short, F., Mcleod, E., Beer, S., 2008. Managing Seagrasses for Resilience to Climate Change. IUCN.
- Blasiak, R., Wynberg, R., Grorud-Colvert, K., Thambisetty, S., Bandarra, N.M., Canário, A.V.M., da Silva, J., Duarte, C.M., Jaspars, M., Rogers, A., Sink, K., Wabnitz, C.C.C., 2020. The ocean genome and future prospects for conservation and equity. Nat. Sustain. <https://doi.org/10.1038/s41893-020-0522-9>
- Boero, F., 2015. The future of the Mediterranean Sea Ecosystem: towards a different tomorrow. Rend. Lincei 26, 3–12. <https://doi.org/10.1007/s12210-014-0340-y>
- Bolgan, M., Gervaise, C., Di Iorio, L., Lossent, J., Lejeune, P., Raick, X., Parmentier, E., 2020. Fish biophony in a Mediterranean submarine canyon. J. Acoust. Soc. Am. 147, 2466–2477. <https://doi.org/10.1121/10.0001101>
- Bonacorsi, M., Pergent-Martini, C., Bréand, N., Pergent, G., 2013. Is *posidonia oceanica* regression a general feature in the mediterranean sea? Mediterr. Mar. Sci. 14, 193–203. <https://doi.org/10.12681/mms.334>
- Bonanno, G., Orlando-Bonaca, M., 2019. Non-indigenous marine species in the Mediterranean Sea—Myth and reality. Environ. Sci. Policy 96, 123–131. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2019.03.014>
- Bonanno, G., Veneziano, V., Orlando-Bonaca, M., 2020. Comparative assessment of trace

element accumulation and biomonitoring in seaweed *Ulva lactuca* and seagrass *Posidonia oceanica*. *Sci. Total Environ.* 718, 137413.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.137413>

Bongaarts, J., 2019. IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services. *Popul. Dev. Rev.* 45, 680–681.
<https://doi.org/10.1111/padr.12283>

Bonhomme, P., Bonhomme, D., Boudouresque, C.F., Cadiou, G., Charbonnel, E., Ruitton, S., Posidonia, K., 2010. DECLINE OF THE POSIDONIA OCEANICA SEAGRASS MEADOW AT ITS LOWER LIMIT IN A PRISTINE MEDITERRANEAN LOCALITY 1 Centre d ' océanologie de Marseille , Université de la Méditerranée - charles.boudouresque@univmed.fr 2 GIS posidonie , Université de la Méditerran. pdfs.semanticscholar.org 2010–2010.

Borfecchia, F., Consalvi, N., Micheli, C., Carli, F.M., Cognetti De Martis, S., Gnisci, V., Piermattei, V., Belmonte, A., De Cecco, L., Bonamano, S., Marcelli, M., 2019. Landsat 8 OLI satellite data for mapping of the *Posidonia oceanica* and benthic habitats of coastal ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 40, 1548–1575.
<https://doi.org/10.1080/01431161.2018.1528020>

Borges, P.A. V, Gabriel, R., 2019. Biodiversity Erosion: Causes and Consequences.
<https://doi.org/10.1007/978-3-319-71065-5>

Borja, Á., Dauer, D.M., Grémare, A., 2012. The importance of setting targets and reference conditions in assessing marine ecosystem quality. *Ecol. Indic.* 12, 1–7.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.06.018>

Borja, A., Garmendia, J.M., Menchaca, I., Uriarte, A., Sagarmínaga, Y., 2019. Yes, we can! Large-scale integrative assessment of European regional seas, using open access databases. *Front. Mar. Sci.* 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00019>

Born, W., Rauschmayer, F., Bräuer, I., 2005. Economic evaluation of biological invasions - A survey. *Ecol. Econ.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolecon.2005.08.014>

Boudouresque, C.-F., Arrighi, F., Finelli, F., Lefevre, J.R., 1995. Arrachage des faisceaux de *Posidonia oceanica* par les Ancres: un protocole d'étude. *Rapp. Comm. int. Mer Médit.* 34, 21.

Boudouresque, C.-F., Blanfuné, A., Fernandez, C., Lejeusne, C., Pérez, T., Ruitton, S., Thibault, D., Thibaut, T., Verlaque, M., 2017. Marine Biodiversity-Warming vs. Biological Invasions and overfishing in the Mediterranean Sea: Take care, “One Train can hide another.” *MOJ Ecol. Environ. Sci.* 2, 1–13.
<https://doi.org/10.15406/mojes.2017.02.00031i>

Boudouresque, C.-F., Boudouresque C.F., Bernard G., Bonhomme P., Charbonnel E., Diviacco G., Meinesz A., Pergent G., Pergent-Martini C., Ruitton S., T.L., 2006. Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*.
<https://doi.org/10.1093/rpd/nct290.M>.

Boudouresque, C., Bertrand, M., Bouladier, E., Foret, P., Meinesz, A., Pergent, G., Vitiello, P., 1990. Le reseau de surveillance des herbiers de Posidonies mis en place en region Provence-Alpes-Cote d'Azur (France), in: Rapport Commission Internationale Mer Mediterranee. p. 11.

- Boudouresque, C., Cahier, A.M.-, 1982, U., 1982. Découverte de l'herbier de posidonie. Parc national de Port-Cros.
- Boudouresque, C., Jeudy de Grissac, A., 1983. L'herbier à *Posidonia oceanica* en Méditerranée: les interactions entre la plante et le sédiment = *Posidonia oceanica* seabed in Mediterranean Sea; interactions between plant and sediments. J. Rech. océanographie 8, 99–122.
- Boudouresque, C., Meinesz, A., Ribera Siguán, M., Ballesteros, E., 1995. Spread of the green alga *Caulerpa taxifolia* (Caulerpales, Chlorophyta) in the Mediterranean: possible consequences of a major ecological event. Sci. Mar. 59, 21–29.
- Boudouresque, C., Pergent, G., 1992. The *Posidonia* programme.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Bonhomme, P., Charbonnel, E., Diviacco, G., Meinesz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Ruitton, S., Tunesi, L., 2012. Protection and conservation of *Posidonia oceanica* meadows. RAMOGE and RAC/SPA.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Bonhomme, P., Charbonnel, E., Le Dieréach, L., Ruitton, S., 2007. Monitoring methods for *Posidonia oceanica* seagrass meadows in Provence and the French Riviera. Environment 38, 17–38.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Pergent, G., Shili, A., Verlaque, M., 2009. Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: A critical review. Bot. Mar. 52, 395–418.
<https://doi.org/10.1515/BOT.2009.057>
- Boudouresque, C.F., Cadiou, G., Guerin, B., Le Dierach, L., Robert, P., 2004. Is there a negative interaction between biodiversity conservation and artisanal fishing in Marine Protected Area, the Port-Cros National Park (France, Mediterranean Sea). Sci. Rep. Port-Cros natl. Park. Fr.
- Boudouresque, C.F., Charbonnel, E., Meinesz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Cadiou, G., Bertrand, M.C., Foret, P., Ragazzi, M., Rico-Raimondino, V., 2000. A monitoring network based on the seagrass *Posidonia Oceanica* in the Northwestern Mediterranean Sea. Biol. Mar. Mediterránea 7, 328–331.
- Boudouresque, C.F., Jeudy de Grissac, A., Meinesz, A., 1984. Relations entre le sedimentation et l'allongement des rhizomes orthotropes de *Posidonia oceanica* dans la baie d'Elbu (Corse). Int. Work. *Posidonia* Ocean. beds.
- Boudouresque, C.F., Meinesz, A., 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. Cahiers du Parc national de Port-Cros. Boudouresque & Meinesz.
- Boudouresque, Personnic, S., Astruch, P., Ballesteros, E., Bellan-Santini, D., Bonhomme, P., Botha, D., Feunteun, E., Harmelin-Vivien, M., Pergent, G., Pastor, J., Poggiale, J.-C., Renaud, F., Thibaut, T., Ruitton, S., 2015. Ecosystem-Based Versus Species-Based Approach for Assessment of the Human Impact on the Mediterranean Seagrass *Posidonia oceanica*, in: Marine Productivity: Perturbations and Resilience of Socio-Ecosystems. Springer International Publishing, pp. 235–241.
https://doi.org/10.1007/978-3-319-13878-7_25
- Breiman, L., 2001. Random forests. Mach. Learn. 45, 5–32.
<https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brown, G., Strickland-Munro, J., Kobryn, H., Moore, S.A., 2017. Mixed methods

- participatory GIS: An evaluation of the validity of qualitative and quantitative mapping methods. *Appl. Geogr.* 79, 153–166. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2016.12.015>
- Buia, M.C., Mazzella, L., 1991. Reproductive phenology of the Mediterranean seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile, *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers., and *Zostera noltii* Hornem. *Aquat. Bot.* 40, 343–362. [https://doi.org/10.1016/0304-3770\(91\)90080-O](https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90080-O)
- Buia, M.C., Zoologica, S., Dohrn, A., Gambi, M.C., 2004. Seagrass systems Physiological adaptation and plasticity to acidification in marine invertebrates living around shallow water CO₂ vent systems View project Restauro Ambientale e Balneabilità del SIN Bagnoli-Coroglio (ABBaCo) View project.
- Buonocore, E., Donnarumma, L., Appolloni, L., Miccio, A., Russo, G.F., Franzese, P.P., 2020. Marine natural capital and ecosystem services: An environmental accounting model. *Ecol. Modell.* 424, 109029. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109029>
- Burfeind, D.D., Udy, J.W., 2009. The effects of light and nutrients on *Caulerpa taxifolia* and growth. *Aquat. Bot.* 90, 105–109. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.06.004>
- Byers, J.E., 2002. Impact of non-indigenous species on natives enhanced by anthropogenic alteration of selection regimes. *Oikos* 97, 449–458. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.970316.x>
- Calumpang, H.P., Fonseca, M.S., 2001. Seagrass transplantation and other seagrass restoration methods, in: Global Seagrass Research Methods. pp. 425–443. <https://doi.org/10.1016/b978-044450891-1/50023-2>
- Campagne, C.S., Salles, J.M., Boissery, P., Deter, J., 2015. The seagrass *Posidonia oceanica*: Ecosystem services identification and economic evaluation of goods and benefits. *Mar. Pollut. Bull.* 97, 391–400. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.05.061>
- Cancemi, G., Falco, G. De, 2003. Effects of organic matter input from a fish farming facility on a *Posidonia oceanica* meadow. *Estuarine, Coast. Shelf Sci.* 56 56, 961–968. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00295-0](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00295-0)
- Capó, X., Tejada, S., Ferriol, P., Pinya, S., Mateu-Vicens, G., Montero-González, I., Box, A., Sureda, A., 2020. Hypersaline water from desalination plants causes oxidative damage in *Posidonia oceanica* meadows. *Sci. Total Environ.* 736, 139601. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.139601>
- Cardoso, P.G., Leston, S., Grilo, T.F., Bordalo, M.D., Crespo, D., Raffaelli, D., Pardal, M.A., 2010. Implications of nutrient decline in the seagrass ecosystem success. *Mar. Pollut. Bull.* 60, 601–608. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.11.004>
- Carruthers, T.J.B., Walker, D.I., Huisman, J.M., 1993. Culture Studies on Two Morphological Types of *Caulerpa* (Chlorophyta) from Perth, Western Australia, with a Description of a New Species. *Bot. Mar.* 36, 589–596. <https://doi.org/10.1515/botm.1993.36.6.589>
- Catherine, A., Mouillot, D., Escoffier, N., Bernard, C., Troussellier, M., 2010. Cost effective prediction of the eutrophication status of lakes and reservoirs. *Freshw. Biol.* 55, 2425–2435. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02452.x>
- Catucci, E., Scardi, M., 2020. A Machine Learning approach to the assessment of the vulnerability of *Posidonia oceanica* meadows. *Ecol. Indic.* 108, 105744. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105744>

- Caye, G., 1982. Etude sur la croissance de la Posidonie, *Posidonia oceanica* (L.) Delile, formation des feuilles et croissance des tiges au cours d'une année.
- Caye, G., Meinesz, A., 1984. Observations sur la floraison et la fructification de *Posidonia oceanica* dans la Baie de Villefranche et en Corse du Sud. Int. Work. Posidonia Ocean. Beds (Boudouresque CF, Jeudy Grissac A, Oliv. J, eds). Marseille GIS Posidonie 1, 193–201.
- Ceccherelli, G., Cinelli, F., 1999a. Effects of *Posidonia oceanica* canopy on *Caulerpa taxifolia* size in a north-western Mediterranean bay. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 240, 19–36. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00044-1](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00044-1)
- Ceccherelli, G., Cinelli, F., 1999b. The role of vegetative fragmentation in dispersal of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in the Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 182, 299–303. <https://doi.org/10.3354/meps182299>
- Ceccherelli, G., Piazzi, L., Cinelli, F., 2000. Response of the non-indigenous *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J. Agardh to the native seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile: effect of density of shoots and orientation of edges of meadows. *Mar. Biol. Ecol.* 243, 227–240.
- Chaboud, C., Cazalet, B., Reyes, N., Rubin, A., 2015. Enquête sur les petits métiers de la pêche en Languedoc-Roussillon 248, 331-.
- Chan, F., Barth, J.A., Lubchenco, J., Kirincich, A., Weeks, H., Peterson, W.T., Menge, B.A., 2008. Emergence of anoxia in the California current large marine ecosystem. *Science* (80-.). 319, 920. <https://doi.org/10.1126/science.1149016>
- Charbonnel, E., 1996. Cartographie de l'herbier de Posidonie et évaluation de l'impact de la plaisance dans deux calanques de l'île de Riou (Marseille, France) Contrat Ville de Marseille DED/GIS GIS, Undefined.
- Charbonnel, E., Boudouresque, C.-F., Meinesz, A., Bernard, G., Bonhomme, P., Patrone, J., Kruczak, R., Cottalorda, J., Bertrand, M., Foret, P., Ragazzi, M., Le Direac'h, L., 2000. Le réseau de surveillance Posidonies de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Première partie: présentation et guide méthodologique. Année 2000. Région PACA, Agence l'Eau RMC, GIS Posidonie, CQEL 13, CQEL 83, Cons. Général 06, GIS Posidonie publ. 1-76. 1–76.
- Chaudhary, C., Saeedi, H., Costello, M.J., 2017. Marine Species Richness Is Bimodal with Latitude: A Reply to Fernandez and Marques. *Trends Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.1016/j.tree.2017.02.007>
- Chefaoui, R.M., Duarte, C.M., Serrão, E.A., 2018. Dramatic loss of seagrass habitat under projected climate change in the Mediterranean Sea. *Glob. Chang. Biol.* 24, 4919–4928. <https://doi.org/10.1111/gcb.14401>
- Clarke, G.P., White, P.C.L., Harris, S., 1998. Effects of roads on badger *Meles meles* populations in south-west England. *Biol. Conserv.* 86, 117–124. [https://doi.org/10.1016/s0006-3207\(98\)00018-4](https://doi.org/10.1016/s0006-3207(98)00018-4)
- Coll, M., Piroddi, C., Albouy, C., Ben Rais Lasram, F., Cheung, W.W.L., Christensen, V., Karpouzi, V.S., Guilhaumon, F., Mouillot, D., Paleczny, M., Palomares, M.L., Steenbeek, J., Trujillo, P., Watson, R., Pauly, D., 2012. The Mediterranean Sea under siege: Spatial overlap between marine biodiversity, cumulative threats and marine

reserves. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 21, 465–480. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00697.x>

Coll, M., Piroddi, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Dailianis, T., Danovaro, R., Estrada, M., Froglio, C., Galil, B.S., Gasol, J.M., Gertwage, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Kitsos, M.S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., de la Cuadra, C.M.L.F., Lotze, H.K., Martin, D., Mouillot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barile, J., Saiz-Salinas, J.I., Vicente, C.S., Somot, S., Templado, J., Turon, X., Vafidis, D., Villanueva, R., Voultsiadou, E., 2010. The Biodiversity of the Mediterranean Sea : Estimates , Patterns , and Threats. *PLoS One* 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011842>

Connell, S.D., Fernandes, M., Burnell, O.W., Doubleday, Z.A., Griffin, K.J., Irving, A.D., Leung, J.Y.S., Owen, S., Russell, B.D., Falkenberg, L.J., 2017. Testing for thresholds of ecosystem collapse in seagrass meadows. *Conserv. Biol.* 31, 1196–1201. <https://doi.org/10.1111/cobi.12951>

Convention on Biological Diversity, 2019. Report of the Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity on its Fourteenth Meeting, Conference of the Parties to the Convention on Biological Diversity, Fourteenth Meeting, Agenda item 24 CBD/COP/14/14 20 March 2019. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>

Costanza, R., D'Arge, R., De Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., Van Den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>

Costello, M.J., Chaudhary, C., 2017. Marine Biodiversity, Biogeography, Deep-Sea Gradients, and Conservation. *Curr. Biol.* 27, R511–R527. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2017.04.060>

Cramer, W., Guiot, J., Fader, M., Garrabou, J., Gattuso, J.-P., Iglesias, A., Lange, M., Lionello, P., Carmen Llasat, M., Paz, S., Cli-, al, 2018. *Nature Cli-mate Change.* nature.com 8. <https://doi.org/10.1038/s41558-018-0299-2>

Creese, A.R.D. and T.M.G., 2004a. Eradicating and preventing the spread of the invasive alga *Caulerpa taxifolia* in NSW. report.

Creese, A.R.D. and T.M.G., 2004b. Chapter 6: General discussion and conclusions, Academic posters. <https://doi.org/10.3726/978-3-0351-0934-4/15>

Cullen-Unsworth, L.C., Nordlund, L.M., Paddock, J., Baker, S., McKenzie, L.J., Unsworth, R.K.F., 2014. Seagrass meadows globally as a coupled social–ecological system: Implications for human wellbeing. *Mar. Pollut. Bull.* 83, 387–397. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.001>

Cushman, S.A., McGarigal, K., Neel, M.C., 2008. Parsimony in landscape metrics: Strength, universality, and consistency. *Ecol. Indic.* 8, 691–703. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.12.002>

Cutler, D.R., Edwards, T.C., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J.J., 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88, 2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>

Dakos, V., Carpenter, S.R., Brock, W.A., Ellison, A.M., Guttal, V., Ives, A.R., Kéfi, S.,

- Livina, V., Seekell, D.A., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2012. Methods for Detecting Early Warnings of Critical Transitions in Time Series Illustrated Using Simulated Ecological Data. *PLoS One* 7, e41010. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0041010>
- Dale, M.R.T., Fortin, M.J., 2014. Spatial analysis: A guide for ecologists, second edition, *Spatial Analysis: A Guide for Ecologists, Second Edition.* <https://doi.org/10.1017/CBO9780511978913>
- Danovaro, R., Company, J.B., Corinaldesi, C., D’Onghia, G., Galil, B., Gambi, C., Gooday, A.J., Lampadariou, N., Luna, G.M., Morigi, C., Olu, K., Polymenakou, P., Ramirez-Llodra, E., Sabbatini, A., Sardá, F., Sibuet, M., Tselepides, A., 2010. Deep-sea biodiversity in the Mediterranean Sea: The known, the unknown, and the unknowable. *PLoS One* 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011832>
- Darling, E.S., Alvarez-Filip, L., Oliver, T.A., Mcclanahan, T.R., Côté, I.M., 2012. Evaluating life-history strategies of reef corals from species traits. *Ecol. Lett.* 15, 1378–1386. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01861.x>
- Day, J.W., Rybczyk, J.M., 2019. Global Change Impacts on the Future of Coastal Systems: Perverse Interactions Among Climate Change, Ecosystem Degradation, Energy Scarcity, and Population, in: *Coasts and Estuaries: The Future*. Elsevier, pp. 621–639. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00036-8>
- de los Santos, C.B., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Marbà, N., Duarte, C.M., van Katwijk, M.M., Pérez, M., Romero, J., Sánchez-Lizaso, J.L., Roca, G., Jankowska, E., Pérez-Lloréns, J.L., Fournier, J., Montefalcone, M., Pergent, G., Ruiz, J.M., Cabaço, S., Cook, K., Wilkes, R.J., Moy, F.E., Trayter, G.M.R., Arañó, X.S., de Jong, D.J., Fernández-Torquemada, Y., Auby, I., Vergara, J.J., Santos, R., 2019. Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. *Nat. Commun.* 10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11340-4>
- De Villele, X., Verlaque, M., 1995. Changes and Degradation in a *Posidonia oceanica* Bed Invaded by the Introduced Tropical Alga *Caulerpa taxifolia* in the North Western Mediterranean. *Bot. Mar.* 38, 79–88. <https://doi.org/10.1515/botm.1995.38.1-6.79>
- de Virgilio, M., Cifarelli, S., de Gennaro, P., Garofoli, G., Degryse, B., 2020. A first attempt of citizen science in the genetic monitoring of a *Posidonia oceanica* meadow in the Italian Southern Adriatic Sea. *J. Nat. Conserv.* 56, 125826. <https://doi.org/10.1016/j.jnc.2020.125826>
- Defriez, E.J., Sheppard, L.W., Reid, P.C., Reuman, D.C., 2016. Climate change-related regime shifts have altered spatial synchrony of plankton dynamics in the North Sea. *Glob. Chang. Biol.* 22, 2069–2080. <https://doi.org/10.1111/gcb.13229>
- Delaruelle, G., Deter, J., Holon, F., Boissery, P., 2013. Réseau TEMPO-Surveillance des herbiers de Posidonie par télémétrie acoustique-2.36 Rapport mis à jour en 2013.
- Descamp, P., Holon, F., Ballesta, L., 2009. Microcartographie par télémétrie acoustique de 9 herbiers de posidonie pour le suivi de la qualité des masses d'eau côtières méditerranéennes françaises dans le cadre de la DCE. Contrat L’Œil Andromède/Agence l’Eau, CRLR, CRPACA. Andromède publ., Montpellier, Fr. 1-59p. + Annex.
- Descamp, P., Holon, F., Ballesta, L., Guilbert, A., Guillot, M., Boissery, P., Raimondino, V., Deter, J., 2011. Fast and easy method for seagrass monitoring: Application of acoustic telemetry to precision mapping of *Posidonia oceanica* beds. *Mar. Pollut. Bull.* 62, 284–

292. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.10.012>
- Deter, J., 2017. Biodiversité marine et activités humaines : Connaitre pour décider. Rapp. d'Habilitation à Dir. la Rech.
- Deter, J., Lozupone, X., Inacio, A., Boissery, P., Holon, F., 2017. Boat anchoring pressure on coastal seabed: Quantification and bias estimation using AIS data. Mar. Pollut. Bull. 123, 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.065>
- Di Iorio, L., Raick, X., Parmentier, E., Boissery, P., Valentini-Poirier, C.A., Gervaise, C., 2018. ‘Posidonia meadows calling’: a ubiquitous fish sound with monitoring potential. Remote Sens. Ecol. Conserv. 4, 248–263. <https://doi.org/10.1002/rse2.72>
- Di Martino, V., Stanganelli, B., Cantasano, N., 2018. The alien alga *Caulerpa taxifolia* (Vahl) C. Agardh var. *distichophylla* (Sonder) Verlaque, Huisman and Procaccini move their northern and western limits, J. Black Sea/Mediterranean Environment. Bayram Öztürk.
- Duarte, B., Martins, I., Rosa, R., Matos, A.R., Roleda, M.Y., Reusch, T.B.H., Engelen, A.H., Serrão, E.A., Pearson, G.A., Marques, J.C., Caçador, I., Duarte, C.M., Jueterbock, A., 2018. Climate change impacts on seagrass meadows and macroalgal forests: An integrative perspective on acclimation and adaptation potential. Front. Mar. Sci. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00190>
- Duarte, C.M., 2002. The future of seagrass meadows. Environ. Conserv. 29, 192–206. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000127>
- Duarte, C.M., Agustí, S., Wassmann, P., Arrieta, J.M., Alcaraz, M., Coello, A., Marbà, N., Hendriks, I.E., Holding, J., García-Zarandona, I., Kritzberg, E., Vaqué, D., 2012. Tipping elements in the Arctic marine ecosystem. Ambio 41, 44–55. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0224-7>
- Duarte, C.M., Borum, J., Short, F.T., Walker, D.I., 2008. Seagrass ecosystems: Their global status and prospects. Aquat. Ecosyst. Trends Glob. Prospect. 281–294. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511751790.025>
- Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: A reassessment. Aquat. Bot. 65, 159–174. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(99\)00038-8](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8)
- Duffy, J.E., Amaral-Zettler, L.A., Fautin, D.G., Paulay, G., Ryneanson, T.A., Sosik, H.M., Stachowicz, J.J., 2013. Envisioning a marine biodiversity observation network. Bioscience 63, 350–361. <https://doi.org/10.1525/bio.2013.63.5.8>
- Duffy, J.E., Benedetti-Cecchi, L., Trinanes, J., Muller-Karger, F.E., Ambo-Rappe, R., Boström, C., Buschmann, A.H., Byrnes, J., Coles, R.G., Creed, J., Cullen-Unsworth, L.C., Diaz-Pulido, G., Duarte, C.M., Edgar, G.J., Fortes, M., Goni, G., Hu, C., Huang, X., Hurd, C.L., Johnson, C., Konar, B., Krause-Jensen, D., Krumhansl, K., Macreadie, P., Marsh, H., McKenzie, L.J., Mieszkowska, N., Miloslavich, P., Montes, E., Nakaoaka, M., Norderhaug, K.M., Norlund, L.M., Orth, R.J., Prathee, A., Putman, N.F., Samper-Villarreal, J., Serrao, E.A., Short, F., Pinto, I.S., Steinberg, P., Stuart-Smith, R., Unsworth, R.K.F., van Keulen, M., van Tussenbroek, B.I., Wang, M., Waycott, M., Weatherdon, L. V., Wernberg, T., Yaakub, S.M., 2019. Toward a coordinated global observing system for seagrasses and marine macroalgae. Front. Mar. Sci. 6. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00317>
- Egea, L.G., Jiménez-Ramos, R., Vergara, J.J., Hernández, I., Brun, F.G., 2018. Interactive

effect of temperature, acidification and ammonium enrichment on the seagrass *Cymodocea nodosa*. Mar. Pollut. Bull. 134, 14–26.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.02.029>

Ehlers, A., Worm, B., Reusch, T., 2008. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. Mar. Ecol. Prog. Ser. 355, 1–7.
<https://doi.org/10.3354/meps07369>

Elkalay, K., Frangoulis, C., Skliris, N., Goffart, A., Gobert, S., Lepoint, G., Hecq, J.H., 2003. A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the Bay of Calvi (Northwestern Mediterranean). Ecol. Modell. 167, 1–18.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(03\)00074-7](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(03)00074-7)

Ellingsen, K.E., Yoccoz, N.G., Tveraa, T., Hewitt, J.E., Thrush, S.F., 2017. Long-term environmental monitoring for assessment of change: measurement inconsistencies over time and potential solutions. Environ. Monit. Assess. 189, 1–16.
<https://doi.org/10.1007/s10661-017-6317-4>

Elliott, M., Borja, Á., McQuatters-Gollop, A., Mazik, K., Birchenough, S., Andersen, J.H., Painting, S., Peck, M., 2015. Force majeure: Will climate change affect our ability to attain Good Environmental Status for marine biodiversity? Mar. Pollut. Bull. 95, 7–27.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.03.015>

Elliott, M., Day, J.W., Ramachandran, R., Wolanski, E., Fang, Q., Sheehan, M.R., Seen, A.J., Ellison, J.C., 2019. A Synthesis: What Is the Future for Coasts, Estuaries, Deltas and Other Transitional Habitats in 2050 and Beyond?, in: Coasts and Estuaries: The Future. Elsevier, pp. 1–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814003-1.00001-0>

Eriksson, B.K., Sieben, K., Eklf, J., Ljunggren, L., Olsson, J., Casini, M., Bergström, U., 2011. Effects of altered offshore food webs on coastal ecosystems emphasize the need for cross-ecosystem management, in: Ambio. pp. 786–797. <https://doi.org/10.1007/s13280-011-0158-0>

Espinardo, C. De, Biología, F. De, Barcelona, U. De, Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J., Ballesteros, E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: Seagrass decline after organic loading cessation. Oceanol. Acta 22, 109–117. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(99\)80037-1](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80037-1)

Estes, J.A., Terborgh, J., Brashares, J.S., Power, M.E., Berger, J., Bond, W.J., Carpenter, S.R., Essington, T.E., Holt, R.D., Jackson, J.B.C., Marquis, R.J., Oksanen, L., Oksanen, T., Paine, R.T., Pikitch, E.K., Ripple, W.J., Sandin, S.A., Scheffer, M., Schoener, T.W., Shurin, J.B., Sinclair, A.R.E., Soulé, M.E., Virtanen, R., Wardle, D.A., 2011. Trophic downgrading of planet earth. Science (80-.). <https://doi.org/10.1126/science.1205106>

Fabbrizzi, E., Scardi, M., Ballesteros, E., Benedetti-Cecchi, L., Cebrian, E., Ceccherelli, G., De Leo, F., Deidun, A., Guarnieri, G., Falace, A., Fraissinet, S., Giommi, C., Mačić, V., Mangialajo, L., Mannino, A.M., Piazzi, L., Ramdani, M., Rilov, G., Rindi, L., Rizzo, L., Sarà, G., Souissi, J. Ben, Taskin, E., Fraschetti, S., 2020. Modeling Macroalgal Forest Distribution at Mediterranean Scale: Present Status, Drivers of Changes and Insights for Conservation and Management. Front. Mar. Sci. 7, 20.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2020.00020>

Fahrig, L., Baudry, J., Brotons, L., Burel, F.G., Crist, T.O., Fuller, R.J., Sirami, C., Siriwardena, G.M., Martin, J.L., 2011. Functional landscape heterogeneity and animal

- biodiversity in agricultural landscapes. *Ecol. Lett.* 14, 101–112.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01559.x>
- Filbee-Dexter, K., Scheibling, R.E., 2014. Sea urchin barrens as alternative stable states of collapsed kelp ecosystems. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* <https://doi.org/10.3354/meps10573>
- Fletcher, R.J., Didham, R.K., Banks-Leite, C., Barlow, J., Ewers, R.M., Rosindell, J., Holt, R.D., Gonzalez, A., Pardini, R., Damschen, E.I., Melo, F.P.L., Ries, L., Prevedello, J.A., Tscharntke, T., Laurance, W.F., Lovejoy, T., Haddad, N.M., 2018. Is habitat fragmentation good for biodiversity? *Biol. Conserv.*
<https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.07.022>
- Fonstad, M.A., Dietrich, J.T., Courville, B.C., Jensen, J.L., Carboneau, P.E., 2013. Topographic structure from motion: A new development in photogrammetric measurement. *Earth Surf. Process. Landforms.* <https://doi.org/10.1002/esp.3366>
- Forman, R.T.T., Gordon, M., 1986. *Landscape Ecology*. New York 619.
- Fornes, A., Basterretxea, G., Orfila, A., Jordi, A., Alvarez, A., Tintore, J., 2006. Mapping Posidonia oceanica from IKONOS. *ISPRS J. Photogramm. Remote Sens.* 60, 315–322.
<https://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2006.04.002>
- Fortes, M.D., Ooi, J.L.S., Tan, Y.M., Prathee, A., Bujang, J.S., Yaakub, S.M., 2018. Seagrass in Southeast Asia: A review of status and knowledge gaps, and a road map for conservation. *Bot. Mar.* <https://doi.org/10.1515/bot-2018-0008>
- Frazier, A.E., Kedron, P., 2017. Landscape Metrics: Past Progress and Future Directions. *Curr. Landsc. Ecol. Reports* 2, 63–72. <https://doi.org/10.1007/s40823-017-0026-0>
- Frick, W.F., Kingston, T., Flanders, J., 2019. A review of the major threats and challenges to global bat conservation. *Ann. N. Y. Acad. Sci.* <https://doi.org/10.1111/nyas.14045>
- Fuller, Q.C.B.C. and J.L., 2013. Plant Invaders The Threat to Natural Ecosystems, Journal of Chemical Information and Modeling. <https://doi.org/10.1017/CBO9781107415324.004>
- Galil, 2009. Taking stock: Inventory of alien species in the Mediterranean sea. *Biol. Invasions* 11, 359–372. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9253-y>
- Galil, 2007. Seeing Red: Alien species along the Mediterranean coast of Israel. *Aquat. Invasions* 2, 281–312. <https://doi.org/10.3391/ai.2007.2.4.2>
- Ganteaume, A., Bonhomme, P., Bernard, G., Poulain, M., Boudouresque, C.F., 2005. Impact de l'ancrage des bateaux de plaisance sur la prairie à Posidonia oceanica dans le Parc national de Port-Cros (Méditerranée nord-occidentale). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park* 21, 147–162.
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J.G., Gambi, M.C., Kersting, D.K., Ledoux, J.B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J.C., Serrano, E., Teixido, N., Torrents, O., Zabala, M., Zuberer, F., Cerrano, C., 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Glob. Chang. Biol.* 15, 1090–1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>
- Garrett, C., 1994. The Mediterranean Sea as a climate test basin. *Ocean Process. Clim. Dyn.* 227–237. https://doi.org/10.1007/978-94-011-0870-6_10
- Gattuso, J.P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D.,

Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R.P., Pörtner, H.O., Rogers, A.D., Baxter, J.M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Sumaila, U.R., Treyer, S., Turley, C., 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO₂ emissions scenarios. *Science* (80-.).
<https://doi.org/10.1126/science.aac4722>

Gattuso, J.P., Magnan, A.K., Bopp, L., Cheung, W.W.L., Duarte, C.M., Hinkel, J., Mcleod, E., Micheli, F., Oschlies, A., Williamson, P., Billé, R., Chalastani, V.I., Gates, R.D., Irisson, J.O., Middelburg, J.J., Pörtner, H.O., Rau, G.H., 2018. Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. *Front. Mar. Sci.* 5.
<https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00337>

Gaylord, B., Kroeker, K.J., Sunday, J.M., Anderson, K.M., Barry, J.P., Brown, N.E., Connell, S.D., Dupont, S., Fabricius, K.E., Hall-Spencer, J.M., Klinger, T., Milazzo, M., Munday, P.L., Russell, B.D., Sanford, E., Schreiber, S.J., Thiagarajan, V., Vaughan, M.L.H., Widdicombe, S., Harley, C.D.G., 2015. Ocean acidification through the lens of ecological theory. *Ecology* 96, 3–15. <https://doi.org/10.1890/14-0802.1>

Gerakaris, V., Panayotidis, P., Vizzini, S., Nicolaidou, A., Economou-Amilli, A., 2017. Effectiveness of *Posidonia oceanica* biotic indices for assessing the ecological status of coastal waters in the Saronikos Gulf (Aegean Sea, Eastern Mediterranean). *Mediterr. Mar. Sci.* 18, 161–178. <https://doi.org/10.12681/mms.1893>

Gervaise, C., Lossent, J., Di Iorio, L., Boissery, P., n.d. Réseau CALME Caractérisation Acoustique du Littoral Méditerranéen et de ses Ecosystèmes Synthèse des travaux réalisés pour la période [01/01/2015 – 01/08/2018] (Rapport Agence de l'Eau RMC Résea [WWW Document]. URL
<https://www.google.com/search?q=Gervaise%252C+C.%252C+Lossent%252C+J.%252C+Di+Iorio%252C+L.%252C+Boissery%252C+P.%252C+2018.+Réseau+CALME+Caractérisation+Acoustique+du+Littoral+Méditerranéen+et+de+ses+Ecosystèmes+Synthèse+des+travaux+réalisés+pour+la+période> (accessed 6.2.20).

Giakoumi, S., Sini, M., Gerovasileiou, V., Mazor, T., Beher, J., Possingham, H.P., Abdulla, A., Çinar, M.E., Dendrinos, P., Gucu, A.C., Karamanlidis, A.A., Rodic, P., Panayotidis, P., Taskin, E., Jaklin, A., Voultsiadou, E., Webster, C., Zenetos, A., Katsanevakis, S., 2013. Ecoregion-Based Conservation Planning in the Mediterranean: Dealing with Large-Scale Heterogeneity. *PLoS One* 8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0076449>

Giorgi, F., 2006. Climate change hot-spots. *Geophys. Res. Lett.* 33, L08707.
<https://doi.org/10.1029/2006GL025734>

Glover, A.G., Smith, C.R., 2003. The deep-sea floor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025. *Environ. Conserv.* 30, 219–241.
<https://doi.org/10.1017/s0376892903000225>

Gobert, S., Lejeune, P., Chery, A., Sartoretto, S., 2012. Statut écologique de *Posidonia oceanica* (L.) Delile défini par une méthode Non Destructive (MND). Séminaire sur le milieu Mar. 2.

Gobert, S., Sartoretto, S., Rico-Raimondino, V., Andral, B., Chery, A., Lejeune, P., Boissery, P., 2009. Assessment of the ecological status of Mediterranean French coastal waters as required by the Water Framework Directive using the *Posidonia oceanica* Rapid Easy Index: PREI. *Mar. Pollut. Bull.* 58, 1727–1733.
<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.06.012>

- Gravez, V., Gélin, A., Charbonnel, E., Francour, P., Abellard, O., Remonnay, L., 1995. Surveillance de l'herbier de Posidonie de la baie du Prado (Marseille)-Suivi 1995. V. Marseille GIS Posidonie Publ. Marseilles, Fr.
- Gravili, C., 2020. Jelly surge in the Mediterranean Sea: Threat or opportunity? *Mediterr. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.12681/MMS.17966>
- Gravili, C., Di Camillo, C.G., Piraino, S., Boero, F., 2013. Hydrozoan species richness in the Mediterranean Sea: past and present. *Mar. Ecol.* 34, 41–62. <https://doi.org/10.1111/maec.12023>
- GREC-SUD – Introduction générale [WWW Document], n.d. URL <http://www.grec-sud.fr/article-cahier/articles-du-cahier-mer-et-littoral/introduction-generale/> (accessed 5.26.20).
- Green, E., Short, F., Frederick, T., 2003. World atlas of seagrasses.
- Gritti, E.S., Smith, B., Sykes, M.T., 2006. Vulnerability of Mediterranean Basin ecosystems to climate change and invasion by exotic plant species. *J. Biogeogr.* 33, 145–157. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2005.01377.x>
- Grizzetti, B., Pistocchi, A., Liquete, C., Udiás, A., Bouraoui, F., Van De Bund, W., 2017. Human pressures and ecological status of European rivers. *Sci. Rep.* 7, 1–11. <https://doi.org/10.1038/s41598-017-00324-3>
- Grosholz, E., 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions, *Trends in Ecology and Evolution*. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(01\)02358-8](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02358-8)
- Guerrero-Meseguer, L., Sanz-Lázaro, C., Marín, A., 2018. Understanding the sexual recruitment of one of the oldest and largest organisms on Earth, the seagrass *Posidonia oceanica*. *PLoS One* 13, e0207345. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207345>
- Güreşen, A., Güreşen, S.O., Aktan, Y., 2020a. Combined synthetic and biotic indices of *Posidonia oceanica* to qualify the status of coastal ecosystems in the North Aegean. *Ecol. Indic.* 113. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106149>
- Güreşen, A., Pergent, G., Güreşen, S.O., Aktan, Y., 2020b. Evaluating the coastal ecosystem status of two Western and Eastern Mediterranean islands using the seagrass *Posidonia oceanica*. *Ecol. Indic.* 108, 105734. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105734>
- Gustafson, E.J., 2019. How has the state-of-the-art for quantification of landscape pattern advanced in the twenty-first century? *Landsc. Ecol.* 34, 2065–2072. <https://doi.org/10.1007/s10980-018-0709-x>
- Hall-Arber, M., Pomeroy, C., Conway, F., 2009. Figuring Out the Human Dimensions of Fisheries: Illuminating Models. *Mar. Coast. Fish.* 1, 300–314. <https://doi.org/10.1577/c09-006.1>
- Halpern, B.S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J.S., Micheli, F., O'Hara, C., Scarborough, C., Selkoe, K.A., 2019. Recent pace of change in human impact on the world's ocean. *Sci. Rep.* 9, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. *Nat. Commun.* 6, 1–7. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>

- Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C. V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A global map of human impact on marine ecosystems. *Science* (80-). 319, 948–952.
<https://doi.org/10.1126/science.1149345>
- Hamza, A., Bradai, M.N., Abdelmouleh, A., Ghorbel, M., 1995. New mentions of the *Caulerpa racemosa* (Forsskal) J . Agardh in the Gabes Gulf (TUNISIA). *Bull. Inst. Na'n. Scient. Tech. Océanogr. Péché Salammbô* 22.
- Harley, C.D.G., Anderson, K.M., Demes, K.W., Jorve, J.P., Kordas, R.L., Coyle, T.A., Graham, M.H., 2012. Effects Of Climate Change On Global Seaweed Communities. *J. Phycol.* <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01224.x>
- Hartog, C. Den, Kuo, J., 2006. Chapter 1 Taxonomy and Biogeography of Seagrasses. *Ecology* 1–23.
- He, H.S., DeZonia, B.E., Mladenoff, D.J., 2000. An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landsc. Ecol.* 15, 591–601.
<https://doi.org/10.1023/A:1008102521322>
- Hellier, A., Newton, A.C., Gaona, S.O., 1999. Use of indigenous knowledge for rapidly assessing trends in biodiversity: A case study from Chiapas, Mexico. *Biodivers. Conserv.* 8, 869–889. <https://doi.org/10.1023/A:1008862005556>
- Hellmann, J.J., Byers, J.E., Bierwagen, B.G., Dukes, J.S., 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conserv. Biol.* <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
- Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2009. Seagrasses in the human environment, in: *Seagrass Ecology*. pp. 248–291. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511525551.008>
- Hendriks, I.E., Olsen, Y.S., Ramajo, L., Basso, L., Moore, T.S., Hendriks, A.I., Howard, J., Duarte, C.M., Steckbauer, A., 2014. Photosynthetic activity buffers ocean acidification in seagrass meadows. *Biogeosciences* 11, 333–346. <https://doi.org/10.5194/bg-11-333-2014>
- Hinchey, E.K., Nicholson, M.C., Zajac, R.N., Irlandi, E.A., 2008. Preface: Marine and coastal applications in landscape ecology. *Landsc. Ecol.* <https://doi.org/10.1007/s10980-007-9141-3>
- Hodgson, E.E., Halpern, B.S., 2019. Investigating cumulative effects across ecological scales. *Conserv. Biol.* 33, 22–32. <https://doi.org/10.1111/cobi.13125>
- Hoegh-Guldberg, O., Mumby, P.J., Hooten, A.J., Steneck, R.S., Greenfield, P., Gomez, E., Harvell, C.D., Sale, P.F., Edwards, A.J., Caldeira, K., Knowlton, N., Eakin, C.M., Iglesias-Prieto, R., Muthiga, N., Bradbury, R.H., Dubi, A., Hatziolos, M.E., 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*.
<https://doi.org/10.1126/science.1152509>
- Holmer, M., Argyrou, M., Dalsgaard, T., Danovaro, R., Diaz-Almela, E., Duarte, C.M., Frederiksen, M., Grau, A., Karakassis, I., Marbà, N., Mirto, S., Pérez, M., Pusceddu, A., Tsapakis, M., 2008. Effects of fish farm waste on *Posidonia oceanica* meadows: Synthesis and provision of monitoring and management tools. *Mar. Pollut. Bull.* 56, 1618–1629. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.05.020>

- Holon, F., 2015. Interactions entre écosystèmes marins et pressions anthropiques. Applications au suivi et à la gestion des eaux côtières de la mer Méditerranée. 270.
- Holon, F., Boissery, P., Guilbert, A., Freschet, E., Deter, J., 2015a. The impact of 85 years of coastal development on shallow seagrass beds (*Posidonia oceanica* L. (Delile)) in South Eastern France: A slow but steady loss without recovery. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 165, 204–212. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.017>
- Holon, F., Boissery, P., Guilbert, A., Freschet, E., Deter, J., 2015. Estuarine , Coastal and Shelf Science The impact of 85 years of coastal development on shallow seagrass beds (*Posidonia oceanica* L . (Delile)) in South Eastern France : A slow but steady loss without recovery. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.017>
- Holon, F., Marre, G., Parravicini, V., Mouquet, N., Bockel, T., Descamp, P., Tribot, A.S., Boissery, P., Deter, J., 2018. A predictive model based on multiple coastal anthropogenic pressures explains the degradation status of a marine ecosystem: Implications for management and conservation. *Biol. Conserv.* 222, 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.006>
- Holon, F., Mouquet, N., Boissery, P., Bouchoucha, M., Delaruelle, G., Tribot, A.-S., Deter, J., 2015b. Fine-scale cartography of human impacts along French Mediterranean coasts: A relevant map for the management of marine ecosystems. *PLoS One* 10, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135473>
- Hougnandan, F., Kéfi, S., Deter, J., 2020. Identifying key-conservation areas for *Posidonia oceanica* seagrass beds. *Biol. Conserv.* 247, 108546. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2020.108546>
- Huang, D., Haack, R.A., Zhang, R., 2011. Does global warming increase establishment rates of invasive alien species? a centuriel time series analysis. *PLoS One* 6, e24733. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0024733>
- Hughes, B.B., Eby, R., Dyke, E. Van, Tinker, M.T., Marks, C.I., Johnson, K.S., Wasson, K., 2013. Corrections Correction for “Recovery of a top predator mediates negative eutrophic effects on seagrass,” by. *Proc Natl Acad Sci* 38, 15313–15318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1302805110>
- Hughes, B.B., Lummis, S.C., Anderson, S.C., Kroeker, K.J., 2018. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 24, 224–234. <https://doi.org/10.1111/gcb.13854>
- Infantes, E., Orfila, A., Bouma, T.J., Simarro, G., Terrados, J., 2011. *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* seedling tolerance to wave exposure. *Limnol. Oceanogr.* 56, 2223–2232. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.6.2223>
- IPBES, 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services, Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services - Advance Unedited Version.
- Isbell, F., Gonzalez, A., Loreau, M., Cowles, J., Díaz, S., Hector, A., MacE, G.M., Wardle, D.A., O'Connor, M.I., Duffy, J.E., Turnbull, L.A., Thompson, P.L., Larigauderie, A., 2017. Linking the influence and dependence of people on biodiversity across scales. *Nature*. <https://doi.org/10.1038/nature22899>

- Ishwaran, H., 2007. Variable importance in binary regression trees and forests. *Electron. J. Stat.* 1, 519–537. <https://doi.org/10.1214/07-EJS039>
- Jaeger, J.A.G., 2000. Landscape division, splitting index, and effective mesh size: New measures of landscape fragmentation. *Landscape Ecol.* 15, 115–130. <https://doi.org/10.1023/A:1008129329289>
- Jagers, S.C., Matti, S., Crépin, A.S., Langlet, D., Havenhand, J.N., Troell, M., Filipsson, H.L., Galaz, V.R., Anderson, L.G., 2019. Societal causes of, and responses to, ocean acidification. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1103-2>
- Ji, Y., Xu, Z., Zou, D., Gao, K., 2016. Ecophysiological responses of marine macroalgae to climate change factors. *J. Appl. Phycol.* 28, 2953–2967. <https://doi.org/10.1007/s10811-016-0840-5>
- Jones, B.L., Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Cullen-Unsworth, L.C., 2018. Crowdsourcing conservation: The role of citizen science in securing a future for seagrass. *Mar. Pollut. Bull.* 134, 210–215. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.11.005>
- Jordà, G., Marbà, N., Duarte, C.M., 2012. Mediterranean seagrass vulnerable to regional climate warming. *Nat. Clim. Chang.* 2. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE1533>
- Jousson, O., Pawlowski, J., Zaninetti, L., Zechman, F.W., Dini, F., Di Giuseppe, G., Woodfield, R., Millar, A., Meinesz, A., 2000. Invasive alga reaches California: The alga has been identified that threatens to smother Californian coastal ecosystems. *Nature* 408, 157–158. <https://doi.org/10.1038/35041623>
- Jousson, Pawlowski, J., Zaninetti, L., Meinesz, A., Boudouresque, C., 1998. Molecular evidence for the aquarium origin of the green alga *Caulerpa taxifolia* introduced to the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 172, 275–280. <https://doi.org/10.3354/meps172275>
- Jungblut, S., 2020. YOUMARES 9 - The Oceans: Our Research, Our Future, YOUMARES 9 - The Oceans: Our Research, Our Future. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-20389-4>
- Katsanevakis, S., Tempera, F., Teixeira, H., 2016. Mapping the impact of alien species on marine ecosystems: The Mediterranean Sea case study. *Divers. Distrib.* 22, 694–707. <https://doi.org/10.1111/ddi.12429>
- Katsanevakis, S., Wallentinus, I., Zenetos, A., Leppäkoski, E., Çınar, M.E., Oztürk, B., Grabowski, M., Golani, D., Cardoso, A.C., 2014. Impacts of invasive alien marine species on ecosystem services and biodiversity: A pan-European review. *Aquat. Invasions* 9, 391–423. <https://doi.org/10.3391/ai.2014.9.4.01>
- Kéfi, S., 2012. Des écosystèmes sur le fil : Comment certains écosystèmes basculent d'un état à un autre. Regards et débats sur la biodiversité (SFE). Regards débats sur la biodiversité 1.
- Keitt, T.H., Urban, D.L., Milne, B.T., 1997. Detecting critical scales in fragmented landscapes. *Ecol. Soc.* 1. <https://doi.org/10.5751/es-00015-010104>
- Keller, R.P., Geist, J., Jeschke, J.M., Kühn, L., 2011. Invasive species in Europe: Ecology, status, and policy. *Environ. Sci. Eur.* <https://doi.org/10.1186/2190-4715-23-23>
- Kendall, M.S., Miller, T.J., Pittman, S.J., 2011. Patterns of scale-dependency and the

- influence of map resolution on the seascape ecology of reef fish. Mar. Ecol. Prog. Ser. <https://doi.org/10.3354/meps08945>
- Klein, J., Verlaque, M., 2008. The *Caulerpa racemosa* invasion: A critical review. Mar. Pollut. Bull. 56, 205–225. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.09.043>
- Koch, M., Bowes, G., Ross, C., Zhang, X.H., 2013. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. Glob. Chang. Biol. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02791.x>
- Komatsu, K.J., Avolio, M.L., Lemoine, N.P., Isbell, F., Grman, E., Houseman, G.R., Koerner, S.E., Johnson, D.S., Wilcox, K.R., Alatalo, J.M., Anderson, J.P., Aerts, R., Baer, S.G., Baldwin, A.H., Bates, J., Beierkuhnlein, C., Belote, R.T., Blair, J., Bloor, J.M.G., Bohlen, P.J., Bork, E.W., Boughton, E.H., Bowman, W.D., Britton, A.J., Cahill, J.F., Chaneton, E., Chiariello, N.R., Cheng, J., Collins, S.L., Cornelissen, J.H.C., Du, G., Eskelinen, A., Firn, J., Foster, B., Gough, L., Gross, K., Hallet, L.M., Han, X., Harmens, H., Hovenden, M.J., Jagerbrand, A., Jentsch, A., Kern, C., Klanderud, K., Knapp, A.K., Kreyling, J., Li, W., Luo, Y., McCulley, R.L., McLaren, J.R., Megonigal, J.P., Morgan, J.W., Onipchenko, V., Pennings, S.C., Prevéy, J.S., Price, J.N., Reich, P.B., Robinson, C.H., Russell, F.L., Sala, O.E., Seabloom, E.W., Smith, M.D., Soudzilovskaia, N.A., Souza, L., Suding, K., Suttle, K.B., Svejcar, T., Tilmand, D., Tognetti, P., Turkington, R., White, S., Xu, Z., Yahdjian, L., Yu, Q., Zhang, P., Zhang, Y., 2019. Global change effects on plant communities are magnified by time and the number of global change factors imposed. Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A. 116, 17867–17873. <https://doi.org/10.1073/pnas.1819027116>
- Kress, N., Gertman, I., Herut, B., 2014. Temporal evolution of physical and chemical characteristics of the water column in the Easternmost Levantine basin (Eastern Mediterranean Sea) from 2002 to 2010. J. Mar. Syst. 135, 6–13. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2013.11.016>
- Lanera, P., Dattola, L., Rende, F.S., Di Mento, R., Dominici, R., Cappa, P., Scalise, S., Aramini, G., Oranges, T., 2018. Comparison of Sentinel-2 and Landsat-8 OLI satellite images vs. high spatial resolution images (MIVIS and WorldView-2) for mapping *Posidonia oceanica* meadows, in: Bostater, C.R., Mertikas, S.P., Neyt, X. (Eds.), Remote Sensing of the Ocean, Sea Ice, Coastal Waters, and Large Water Regions 2018. SPIE, p. 42. <https://doi.org/10.1117/12.2326798>
- Leisch, F., Hornik, K., Kleiber, C., Hansen, B., Merkle, E.C., 2019. Package ‘strucchange’.
- Lenton, T.M., 2020. Tipping positive change. Philos. Trans. R. Soc. B Biol. Sci. 375, 20190123. <https://doi.org/10.1098/rstb.2019.0123>
- Leoni, V., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Vela, A., Pergent, G., 2007. Physiological responses of *Posidonia oceanica* to experimental nutrient enrichment of the canopy water. J. Exp. Mar. Bio. Ecol. 349, 73–83. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.006>
- Leredde, Y., BEGNY, K., MICHAUD, H., JACOB, C., SCHVARTZ, T., THORIN, S., MARSALEIX, P., 2016. L’atténuation des vagues par les herbiers de Posidonies, un service écosystémique contre l’érosion côtière. pp. 571–582. <https://doi.org/10.5150/jngcgc.2016.063>
- Li, X., Mander, Ü., 2009. Future options in landscape ecology: development and research. Prog. Phys. Geogr. 33, 31–48. <https://doi.org/10.1177/0309133309103888>

- Limam, S.B.H. and A., 2008. Impact of Climate Change on Biodiversity in the Mediterranean Sea. By T. Perez, .RAC/SPA Ed. Tunis 1–90.
- Lipcius, R.N., Eggleston, D.B., Fodrie, F.J., van der Meer, J., Rose, K.A., Vasconcelos, R.P., van de Wolfshaar, K.E., 2019. Modeling quantitative value of habitats for marine and estuarine populations. *Front. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00280>
- Lopez y Royo, C., Casazza, G., Pergent-Martini, C., Pergent, G., 2010. A biotic index using the seagrass *Posidonia oceanica* (BiPo), to evaluate ecological status of coastal waters. *Ecol. Indic.* 10, 380–389. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.07.005>
- Lopez Y Royo, C., Pergent, G., Alcoverro, T., Buia, M.C., Casazza, G., Martínez-Crego, B., Pérez, M., Silvestre, F., Romero, J., 2011. The seagrass *Posidonia oceanica* as indicator of coastal water quality: Experimental intercalibration of classification systems. *Ecol. Indic.* 11, 557–563. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2010.07.012>
- Lotze, H.K., Lenihan, H.S., Bourque, B.J., Bradbury, R.H., Cooke, R.G., Kay, M.C., Kidwell, S.M., Kirby, M.X., Peterson, C.H., Jackson, J.B.C., 2006. Depletion degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas, *Science*. <https://doi.org/10.1126/science.1128035>
- Louppe, G., Wehenkel, L., Sutera, A., Geurts, P., 2013. Understanding variable importances in Forests of randomized trees, in: *Advances in Neural Information Processing Systems*.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., Poorter, M. De, 2000. 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database. Academic Press, Auckland, New Zealand, Academic Press, Auckland, New Zealand.
- Lüdecke, D., 2018. ggeffects: Tidy Data Frames of Marginal Effects from Regression Models. *J. Open Source Softw.* 3, 772. <https://doi.org/10.21105/joss.00772>
- Luizza, M.W., Wakie, T., Evangelista, P.H., Jarnevich, C.S., 2016. Integrating local pastoral knowledge, participatory mapping, and species distribution modeling for risk assessment of invasive rubber vine (*Cryptostegia grandiflora*) in Ethiopia's Afar region. *Ecol. Soc.* 21. <https://doi.org/10.5751/ES-07988-210122>
- Mack, R.N., Simberloff, D., Lonsdale, W.M., Evans, H., Clout, M., Bazzaz, F.A., 2000. Biotic invasions: Causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.* 10, 689–710. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(2000\)010\[0689:BICEGC\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(2000)010[0689:BICEGC]2.0.CO;2)
- Macnab, P., 2002. There must be a catch: participatory GIS in a Newfoundland fishing community, in: *Community Participation and Geographic Information Systems*. pp. 173–191.
- Madin, J.S., Baird, A.H., Dornelas, M., Connolly, S.R., 2014. Mechanical vulnerability explains size-dependent mortality of reef corals. *Ecol. Lett.* 17, 1008–1015. <https://doi.org/10.1111/ele.12306>
- Marbà, N., Díaz-almela, E., Duarte, C.M., 2014. Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) loss between 1842 and 2009. *Biol. Conserv.* 176, 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.024>
- Marbà, N., Duarte, C.M., 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Glob. Chang. Biol.* 16, 2366–2375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02130.x>

- Marbà, N., Duarte, C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 174, 269–280. <https://doi.org/10.3354/meps174269>
- Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J.M., Orfanidis, S., Garmendia, J.M., Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., Duarte, C.M., 2013. Diversity of European seagrass indicators: Patterns within and across regions. Hydrobiologia 704, 265–278. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7>
- Marín-Guirao, L., Sandoval-Gil, J.M., Ruíz, J.M., Sánchez-Lizaso, J.L., 2011. Photosynthesis, growth and survival of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* in response to simulated salinity increases in a laboratory mesocosm system. Estuar. Coast. Shelf Sci. 92, 286–296. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.01.003>
- Marre, G., Deter, J., Holon, F., Boissery, P., Luque, S., 2020. Fine-scale automatic mapping of living *Posidonia oceanica* seagrass beds with underwater photogrammetry. Mar. Ecol. Prog. Ser. 643, 63–74. <https://doi.org/10.3354/meps13338>
- Martin, C.S., Giannoulaki, M., De Leo, F., Scardi, M., Salomidi, M., Knitweiss, L., Pace, M.L., Garofalo, G., Gristina, M., Ballesteros, E., Bavestrello, G., Belluscio, A., Cebrian, E., Gerakaris, V., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Schembri, P.J., Terribile, K., Rizzo, L., Ben Souissi, J., Bonacorsi, M., Guarnieri, G., Krzelj, M., Macic, V., Punzo, E., Valavanis, V., Fraschetti, S., 2014. Coralligenous and maërl habitats: Predictive modelling to identify their spatial distributions across the mediterranean sea. Sci. Rep. 4. <https://doi.org/10.1038/srep05073>
- Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Romero, J., 2010. Biotic indices for assessing the status of coastal waters: A review of strengths and weaknesses. J. Environ. Monit. 12, 1013–1028. <https://doi.org/10.1039/b920937a>
- Martínez-Crego, B., Vergés, A., Alcoverro, T., Romero, J., 2008. Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring. Mar. Ecol. Prog. Ser. <https://doi.org/10.3354/meps07358>
- Martins, G., Harley, C., Faria, J., Vale, M., Hawkins, S., Neto, A., Arenas, F., 2019. Direct and indirect effects of climate change squeeze the local distribution of a habitat-forming seaweed. Mar. Ecol. Prog. Ser. 626, 43–52. <https://doi.org/10.3354/meps13080>
- Marvier, M., Kareiva, P., Neubert, M.G., 2004. Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation. Risk Anal. 24, 869–878. <https://doi.org/10.1111/j.0272-4332.2004.00485.x>
- Matta, E., Aiello, M., Bresciani, M., Gianinetto, M., Musanti, M., Giardino, C., 2014. Mapping *Posidonia* meadow from high spatial resolution images in the Gulf of Oristano (Italy), in: International Geoscience and Remote Sensing Symposium (IGARSS). pp. 5152–5155. <https://doi.org/10.1109/IGARSS.2014.6947658>
- Mazaris, A.D., Kallimanis, A., Gissi, E., Pipitone, C., Danovaro, R., Claudet, J., Rilov, G., Badalamenti, F., Stelzenmüller, V., Thiault, L., Benedetti-Cecchi, L., Goriup, P., Katsanevakis, S., Fraschetti, S., 2019. Threats to marine biodiversity in European protected areas. Sci. Total Environ. 677, 418–426. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.333>
- Mazarrasa, I., Samper-Villarreal, J., Serrano, O., Lavery, P.S., Lovelock, C.E., Marbà, N., Duarte, C.M., Cortés, J., 2018. Habitat characteristics provide insights of carbon storage in seagrass meadows. Mar. Pollut. Bull. 134, 106–117.

<https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.01.059>

- McCulloch, M., Falter, J., Trotter, J., Montagna, P., 2012. Coral resilience to ocean acidification and global warming through pH up-regulation. *Nat. Clim. Chang.* 2, 623–627. <https://doi.org/10.1038/nclimate1473>
- McGarigal, K., 1994. BJ Marks. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW* 2, 128.
- McGarigal, K., Cushman, S.A., Neel, M.C., Ene, E., 2002. FRAGSTATS: Spatial Pattern Analysis Program for Categorical Maps. Analysis 3.3, The following citation is recommended by the autho. [https://doi.org/Cited By \(since 1996\) 586\rExport Date 3 May 2012](https://doi.org/Cited By (since 1996) 586\rExport Date 3 May 2012)
- McGarigal, K., Marks, B., 1995. BJ Marks. 1995. FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure. *USDA For. Serv. Gen. Tech. Rep. PNW* 2, 128.
- McGarigal, L., Marks, B., 1995. FRAGSTATS Manual: spatial pattern analysis program for quantifying landscape structure, General Technical Report PNW-GTR-351.
- Mecca, S., Casoli, E., Ardizzone, G., Gambi, M.C., 2020. Effects of ocean acidification on phenology and epiphytes of the seagrass *Posidonia oceanica* at two CO₂ vent systems of Ischia (Italy). *Mediterr. Mar. Sci.* 21, 70–83. <https://doi.org/10.12681/MMS.20795>
- Meinesz, A., Chancillon, O., Cottalorda, J.M., 2010. Observatoire sur l'expansion de *Caulerpa taxifolia* et *Caulerpa racemosa* en Méditerranée: campagne janvier 2008 - juin 2010.
- Meinesz A, R, L., 1978. Cartographie et état de la limite inférieure de l'herbier de *Posidonia oceanica* dans les Alpes-maritimes (France) – Campagne Poseïdon 1976 —. *Bot. Mar.* <https://doi.org/10.1515/botm.1978.21.8.513>
- Milazzo, M., Badalamenti, F., Ceccherelli, G., Chemello, R., 2004. Boat anchoring on *Posidonia oceanica* beds in a marine protected area (Italy, western Mediterranean): Effect of anchor types in different anchoring stages. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 299, 51–62. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.09.003>
- Millennium Ecosystem Assessment (Program), 2005. Our human planet : summary for decision-makers. Island Press.
- Miloslavich, P., Bax, N.J., Simmons, S.E., Klein, E., Appeltans, W., Aburto-Oropeza, O., Andersen Garcia, M., Batten, S.D., Benedetti-Cecchi, L., Checkley, D.M., Chiba, S., Duffy, J.E., Dunn, D.C., Fischer, A., Gunn, J., Kudela, R., Marsac, F., Muller-Karger, F.E., Obura, D., Shin, Y.J., 2018. Essential ocean variables for global sustained observations of biodiversity and ecosystem changes. *Glob. Chang. Biol.* 24, 2416–2433. <https://doi.org/10.1111/gcb.14108>
- Mishra, A.K., Santos, R., Hall -Spencer, J.M., 2020. Elevated trace elements in sediments and seagrasses at CO₂ seeps. *Mar. Environ. Res.* 153, 104810. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.104810>
- Molinier, R., Picard, J., 1954. Eléments de bionomie marine sur les côtes de Tunisie.
- Moniruzzaman, M., Saiem, R.M., Emon, R.M., Saha, N.R., Malek, M.A., Khatun, K., 2019. Genetic diversity analysis of soybean genotypes using SSR markers for salinity

tolerance, Progressive Agriculture.

- Montefalcone, M., Vacchi, M., Carbone, C., Cabella, R., Schiaffino, C.F., Elter, F.M., Morri, C., Bianchi, C.N., Ferrari, M., 2016. Seagrass on the rocks: *Posidonia oceanica* settled on shallow-water hard substrata withstands wave stress beyond predictions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 180, 114–122. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.024](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.024)
- Moore, J.W., Hayes, S.A., Duffy, W., Gallagher, S., Michel, C.J., Wright, D., 2011. Nutrient fluxes and the recent collapse of coastal California salmon populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 68, 1161–1170. <https://doi.org/10.1139/f2011-054>
- Mora, C., Tittensor, D.P., Adl, S., Simpson, A.G.B., Worm, B., 2011. How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biol.* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pbio.1001127>
- Moreno, D., Aguilera, P.A., Castro, H., 2001. Assessment of the conservation status of seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows: implications for monitoring strategy and the decision-making process. *Biol. Conserv.* 102, 325–332.
- Nahirnick, N.K., Reshitnyk, L., Campbell, M., Hessing-Lewis, M., Costa, M., Yakimishyn, J., Lee, L., 2019. Mapping with confidence; delineating seagrass habitats using Unoccupied Aerial Systems (UAS). *Remote Sens. Ecol. Conserv.* 5, 121–135. <https://doi.org/10.1002/rse2.98>
- Naimi, B., 2017. Package ‘usdm’: Uncertainty Analysis for Species Distribution Models.
- Nõges, P., Argillier, C., Borja, Á., Garmendia, J.M., Hangau, J., Kodeš, V., Pletterbauer, F., Sagouis, A., Birk, S., 2016. Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Sci. Total Environ.* 540, 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.045>
- O’Brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.J.P., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L.J., McMahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radke, L., Christianen, M.J.A., Dennison, W.C., 2018. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. *Mar. Pollut. Bull.* 134, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.006>
- O’Neill, R. V., Krummel, J.R., Gardner, R.H., Sugihara, G., Jackson, B., DeAngelis, D.L., Milne, B.T., Turner, M.G., Zygmunt, B., Christensen, S.W., Dale, V.H., Graham, R.L., 1988. Indices of landscape pattern. *Landsc. Ecol.* 1, 153–162. <https://doi.org/10.1007/BF00162741>
- O’Neill, R. V., Deangelis, D.L., Waide, J.B., Allen, T.F.H., Allen, G.E., 1986. A hierarchical concept of ecosystems. Princeton University Press.
- Occhipinti-Ambrogi, A., 2007. Global change and marine communities: Alien species and climate change. *Mar. Pollut. Bull.* 55, 342–352. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.11.014>
- Ochoa-Hueso, R., Munzi, S., Alonso, R., Arróniz-Crespo, M., Avila, A., Bermejo, V., Bobbink, R., Branquinho, C., Concostrina-Zubiri, L., Cruz, C., Cruz de Carvalho, R., De Marco, A., Dias, T., Elustondo, D., Elvira, S., Estébanez, B., Fusaro, L., Gerosa, G., Izquierdo-Rojano, S., Lo Cascio, M., Marzuoli, R., Matos, P., Mereu, S., Merino, J., Morillas, L., Nunes, A., Paoletti, E., Paoli, L., Pinho, P., Rogers, I.B., Santos, A., Sicard,

- P., Stevens, C.J., Theobald, M.R., 2017. Ecological impacts of atmospheric pollution and interactions with climate change in terrestrial ecosystems of the Mediterranean Basin: Current research and future directions. *Environ. Pollut.* <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.04.062>
- Opdam, P., Verboom, J., Pouwels, R., 2003. Landscape cohesion : An index for the conservation potential of landscapes for biodiversity *Landscape cohesion : an index for the conservation potential of landscapes. Landsc. Ecol.* <https://doi.org/10.1023/A>
- Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56, 987. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:agcfse\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:agcfse]2.0.co;2)
- Pandolfi, J.M., Connolly, S.R., Marshall, D.J., Cohen, A.L., 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* (80-.). <https://doi.org/10.1126/science.1204794>
- Papenbrock, J., 2012. Highlights in Seagrasses' Phylogeny, Physiology, and Metabolism: What Makes Them Special? *ISRN Bot.* 2012, 1–15. <https://doi.org/10.5402/2012/103892>
- Parravicini, V., Rovere, A., Vassallo, P., Micheli, F., Montefalcone, M., Morri, C., Paoli, C., Albertelli, G., Fabiano, M., Bianchi, C.N., 2012. Understanding relationships between conflicting human uses and coastal ecosystems status: A geospatial modeling approach. *Ecol. Indic.* 19, 253–263. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.07.027>
- Parzen, E., Tanabe, K., Kitagawa, G., 1998. Selected Papers of Hirotugu Akaike, *Journal of the American Statistical Association*. <https://doi.org/10.2307/2670083>
- Pasqualini, V., Clabaut, P., Pergent, G., Benyoussef, L., Pergent-Martini, C., 2000. Contribution of side scan sonar to the management of Mediterranean littoral ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 21, 367–378.
- Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Clabaut, P., Pergent, G., 1998. Mapping of Posidonia oceanica using aerial photographs and side scan sonar: Application off the Island of Corsica (France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47, 359–367. <https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0361>
- Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Pergent, G., Agreil, M., Skoufas, G., Sourbes, L., Tsirika, A., 2005. Use of SPOT 5 for mapping seagrasses: An application to Posidonia oceanica. *Remote Sens. Environ.* 94, 39–45. <https://doi.org/10.1016/j.rse.2004.09.010>
- Patton, D.R., Bulletin, W.S., Winter, N., 2007. A Diversity Index for Quantifying Habitat “Edge” David R. Patton. *JSTOR* 3, 171–173.
- Pereira, H.M., Navarro, L.M., Martins, I.S., 2012. Global Biodiversity Change: The Bad, the Good, and the Unknown. *Annu. Rev. Environ. Resour.* 37, 25–50. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-042911-093511>
- Pérez, M., García, T., Invers, O., Ruiz, J.M., 2008. Physiological responses of the seagrass Posidonia oceanica as indicators of fish farm impact. *Mar. Pollut. Bull.* 56, 869–879. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.02.001>
- Pergent-Martini, C., 2000. Protection des habitats d’herbiers de Phanérogames marines de Méditerranée. Les études d’impacts en milieu marin. *CAR/ASP Tunis EqEL Publ* 1–49.

- Pergent-Martini, C., Pergent, G., 1996. Spatio-temporal dynamics of {*I Posidonia oceanica*} beds near a sewage outfall (Mediterranean - France). *Seagrass Biol. Proc. an Int. Work.* 299–306.
- Pergent, G., Bazairi, H., Bianchi, C.N., Boudouresque, C., Buia, M., Calvo, S., 2014. Climate change and Mediterranean seagrass meadows : a synopsis for environmental managers. *Mediterr. Mar. Sci. Index.* 462–473.
- Pergent, G., Gerakaris, V., Sghaier, Y., 2016. *Posidonia oceanica*. The IUCN Red List of Threatened Species.
- Pergent, G., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.-F., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en méditerranée: état des connaissances. *Mésogée* 54, 3–27.
- Personnic, S., Boudouresque, C.F., Astruch, P., Ballesteros, E., Blouet, S., Bellan-Santini, D., Bonhomme, P., Thibault-Botha, D., Feunteun, E., Harmelin-Vivien, M., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Pastor, J., Poggiale, J.C., Renaud, F., Thibaut, T., Ruitton, S., 2014. An ecosystem-based approach to assess the status of a mediterranean ecosystem, the *Posidonia oceanica* seagrass meadow. *PLoS One* 9. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098994>
- Piazzi, L., Balata, D., 2009. Invasion of alien macroalgae in different Mediterranean habitats. *Biol. Invasions* 11, 193–204. <https://doi.org/10.1007/s10530-008-9224-3>
- Piazzi, L., Balata, D., Ceccherelli, G., Cinelli, F., 2005. Interactive effect of sedimentation and *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* invasion on macroalgal assemblages in the Mediterranean Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 64, 467–474. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.03.010>
- Piazzi, L., Ceccherelli, G., 2002. Effects of competition between two introduced *Caulerpa*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 225, 189–195. <https://doi.org/10.3354/meps225189>
- Pisano, A., Marullo, S., Artale, V., Falcini, F., Yang, C., Leonelli, F.E., Santoleri, R., Nardelli, B.B., 2020. New evidence of Mediterranean climate change and variability from Sea Surface Temperature observations. *Remote Sens.* 12, 132. <https://doi.org/10.3390/RS12010132>
- Pittman, E.S., Kneib, R., Simenstad, C., Nagelkerken, I., Pittman, S.J., Kneib, R.T., Simenstad, C.A., 2011. Seascape ecology : application of landscape ecology to the marine environment Practicing coastal seascape ecology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 427, 187–190. <https://doi.org/10.3354/meps09139>
- Pittman, S.J., 2017. *Seascape Ecology*. Wiley.
- Polidoro, B.A., Carpenter, K.E., Collins, L., Duke, N.C., Ellison, A.M., Ellison, J.C., Farnsworth, E.J., Fernando, E.S., Kathiresan, K., Koedam, N.E., Livingstone, S.R., Miyagi, T., Moore, G.E., Nam, V.N., Ong, J.E., Primavera, J.H., Salmo, S.G., Sanciangco, J.C., Sukardjo, S., Wang, Y., Yong, J.W.H., 2010. The loss of species: Mangrove extinction risk and geographic areas of global concern. *PLoS One* 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010095>
- Poloczanska, E.S., Burrows, M.T., Brown, C.J., Molinos, J.G., Halpern, B.S., Hoegh-Guldberg, O., Kappel, C. V., Moore, P.J., Richardson, A.J., Schoeman, D.S., Sydeman, W.J., 2016. Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Front. Mar.*

Sci. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00062>

- Prada, M.C., Appeldoorn, R.S., Rivera, J.A., 2008. The effects of minimum map unit in coral reefs maps generated from high resolution side scan sonar mosaics. *Coral Reefs* 27, 297–310. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0328-5>
- Pratchett, M.S., McWilliam, M.J., Riegl, B., 2020. Contrasting shifts in coral assemblages with increasing disturbances. *Coral Reefs* 39, 783–793. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01936-4>
- Rahman Sunny, A., 2017. A review on effect of global climate change on seaweed and seagrass. *Int. J. Fish. Aquat. Stud.* 5.
- Ramírez, F., Coll, M., Navarro, J., Bustamante, J., Green, A.J., 2018. Spatial congruence between multiple stressors in the Mediterranean Sea may reduce its resilience to climate impacts. *Sci. Rep.* 8, 14871. <https://doi.org/10.1038/s41598-018-33237-w>
- Ramos-Espala, A.A., McNeill, S.E., 1994. The status of marine conservation in Spain. *Ocean Coast. Manag.* 24, 125–138. [https://doi.org/10.1016/0964-5691\(94\)90027-2](https://doi.org/10.1016/0964-5691(94)90027-2)
- Randone, M., Carlo, G. Di, Costantini, M., ... T.T.-W.M.M., 2017, U., 2017. Reviving the Economy of the Mediterranean Sea: Actions for a Sustainable Future Rome: WWF.
- Relini, G., Relini, M., Torchia, G., 2000. The role of fishing gear in the spreading of allochthonous species: The case of *Caulerpa taxifolia* in the Ligurian Sea, in: ICES Journal of Marine Science. Academic Press, pp. 1421–1427. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2000.0913>
- Rende, S.F., Irving, A.D., Bacci, T., Parlagreco, L., Bruno, F., De Filippo, F., Montefalcone, M., Penna, M., Trabucco, B., Di Mento, R., Cicero, A.M., 2015. Advances in micro-cartography: A two-dimensional photo mosaicing technique for seagrass monitoring. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 167, 475–486. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.10.029>
- Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Hämmeterli, A., Worm, B., 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 102, 2826–2831. <https://doi.org/10.1073/pnas.0500008102>
- Rickards, L.M., 2018. Seagrass Abundance and Distribution in Relation to Changing Environmental Factors in Estero Bay, Florida.
- Riemann, B., Carstensen, J., Dahl, K., Fossing, H., Hansen, J.W., Jakobsen, H.H., Josefson, A.B., Krause-Jensen, D., Markager, S., Stæhr, P.A., Timmermann, K., Windolf, J., Andersen, J.H., 2016. Recovery of Danish Coastal Ecosystems After Reductions in Nutrient Loading: A Holistic Ecosystem Approach. *Estuaries and Coasts* 39, 82–97. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9980-0>
- Riitters, K.H., O'Neill, R. V., Wickham, J.D., 1996. A note on contagion indices for landscape analysis. *Landsc. Ecol.* 11, 197–202. <https://doi.org/10.1007/BF02071810>
- Rilov, G., Fraschetti, S., Gissi, E., Pipitone, C., Badalamenti, F., Tamburello, L., Menini, E., Goriup, P., Mazaris, A.D., Garrabou, J., Benedetti-Cecchi, L., Danovaro, R., Loiseau, C., Claudet, J., Katsanevakis, S., 2020. A fast-moving target: achieving marine conservation goals under shifting climate and policies. *Ecol. Appl.* 30. <https://doi.org/10.1002/eap.2009>
- Rilov, G., Mazaris, A.D., Stelzenmüller, V., Helmuth, B., Wahl, M., Guy-Haim, T.,

- Mieszkowska, N., Ledoux, J.B., Katsanevakis, S., 2019. Adaptive marine conservation planning in the face of climate change: What can we learn from physiological, ecological and genetic studies? *Glob. Ecol. Conserv.* <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00566>
- Robbins, B.D., Bell, S.S., 1994. Seagrass landscapes: a terrestrial approach to the marine subtidal environment. *Trends Ecol. Evol.* 9, 301–304. [https://doi.org/10.1016/0169-5347\(94\)90041-8](https://doi.org/10.1016/0169-5347(94)90041-8)
- Roca, G., Alcoverro, T., De Torres, M., Manzanera, M., Martínez-Crego, B., Bennett, S., Farina, S., Pérez, M., Romero, J., 2015. Detecting water quality improvement along the Catalan coast (Spain) using stress-specific biochemical seagrass indicators. *Ecol. Indic.* 54, 161–170. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.031>
- Román, M., Fernández, E., Zamborain-Mason, J., Martínez, L., Méndez, G., 2020. Decadal changes in the spatial coverage of *Zostera noltei* in two seagrass meadows (Ría de Vigo; NW Spain). *Reg. Stud. Mar. Sci.* 36, 101264. <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2020.101264>
- Romero, J., Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Pérez, M., 2007. Corrigendum to “A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the framework directive (WFD)” [Marine Pollution Bulletin 55 (2007) 196-204] (DOI:10.1016/j.marpolbul.2006.08.032). *Mar. Pollut. Bull.* 54, 631. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2007.02.008>
- Ruitton, S., Javel, F., Culoli, J.M., Meinesz, A., Pergent, G., Verlaque, M., 2005. First assessment of the *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta) invasion along the French Mediterranean coast. *Mar. Pollut. Bull.* 50, 1061–1068. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.04.009>
- Ruitton, S., Personnic, S., Ballesteros, E., Bellan-Santini, D., Boudouresque, C.-F., Chevaldonné, P., Nike Bianchi, C., David, R., Feral, J.-P., Guidetti, P., 2014. An ecosystem-based approach to assess the status of the Mediterranean coralligenous habitat.
- Ruiz, J.M., 2000. Respuesta de la fanerógama marina *Posidonia oceanica* (L.) Delile a perturbaciones antrópicas. *Dep. Ecol. e Hidrol.*
- Ruiz, J.M., Boudouresque, C.F., Enríquez, S., 2009a. Mediterranean seagrasses. *Bot. Mar.* <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.058>
- Ruiz, J.M., Marín-Guirao, L., Sandoval-Gil, J.M., 2009b. Responses of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica* to in situ simulated salinity increase. *Bot. Mar.* 52, 459–470. <https://doi.org/10.1515/BOT.2009.051>
- Ruiz, J.M., Marta, P.E., 2001. Effects of Fish Farm Loadings on Seagrass (*Posidonia oceanica*) Distribution , Growth and Photosynthesis. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 42.
- Ruiz, J.M., Romero, J., 2003. Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 1523–1533. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.08.021>
- Ruiz, J.M., Romero, J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 107–120.
- Rutledge, D., 2003. Landscape indices as measures of the effects of fragmentation : can

pattern reflect process ?, DOC Science Internal Series 98.
<https://doi.org/10.1007/s10980-011-9650-y>

Sala, E., Knowlton, N., 2006. Global Marine Biodiversity Trends. Annu. Rev. Environ. Resour. 31, 93–122. <https://doi.org/10.1146/annurev.energy.31.020105.100235>

Sala, E., Mayorga, J., Costello, C., Kroodsma, D., Palomares, M.L.D., Pauly, D., Rashid Sumaila, U., Zeller, D., 2018. The economics of fishing the high seas. Sci. Adv. 4, eaat2504. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aat2504>

Salomidi M, Damalas D, Pascual M, 2012. Assessment of goods and services, vulnerability, and conservation status of European seabed biotopes: a stepping stone towards ecosystem-based marine spatial management. *Mediterr. Mar. Sci.* 13. <https://doi.org/10.12681/mms.23>

Sánchez-Lizaso, J.L., Romero, J., Ruiz, J., Gacia, E., Buceta, J.L., Invers, O., Fernández Torquemada, Y., Mas, J., Ruiz-Mateo, A., Manzanera, M., 2008. Salinity tolerance of the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: recommendations to minimize the impact of brine discharges from desalination plants. Desalination 221, 602–607. <https://doi.org/10.1016/j.desal.2007.01.119>

Santos, R.O., Varona, G., Avila, C.L., Lirman, D., Collado-Vides, L., 2020. Implications of macroalgae blooms to the spatial structure of seagrass seascapes: The case of the *Anadyomene* spp. (Chlorophyta) bloom in Biscayne Bay, Florida. Mar. Pollut. Bull. 150, 110742. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110742>

Schober, P., Schwarte, L.A., 2018. Correlation coefficients: Appropriate use and interpretation. Anesth. Analg. 126, 1763–1768. <https://doi.org/10.1213/ANE.0000000000002864>

Schumaker, N.H., 1996. Using Landscape Indices to Predict Habitat Connectivity, Ecology.

Selig, E.R., Turner, W.R., Troëng, S., Wallace, B.P., Halpern, B.S., Kaschner, K., Lascelles, B.G., Carpenter, K.E., Mittermeier, R.A., 2014. Global priorities for marine biodiversity conservation. PLoS One 9, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082898>

Sghaier, Y.R., Zakhama-Sraieb, R., Mouelhi, S., Vazquez, M., Valle, C., Ramos-Espala, A.A., Astier, J.M., Verlaque, M., Charfi-Cheikhrouha, F., 2016. Review of alien marine macrophytes in Tunisia. *Mediterr. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.12681/mms.1366>

Shakman, E.A., Ben Abdalha, A., Talha, F., Al-Faturi, A., Bariche, M., 2017. First records of seven marine organisms of different origins from Libya (Mediterranean sea). BioInvasions Rec. 6, 377–382. <https://doi.org/10.3391/bir.2017.6.4.13>

Short, F.T., Coles, R., Fortes, M.D., Victor, S., Salik, M., Isnain, I., Andrew, J., Seno, A., 2014. Monitoring in the Western Pacific region shows evidence of seagrass decline in line with global trends. Mar. Pollut. Bull. 83, 408–416. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.036>

Short, F.T., Koch, E.W., Creed, J.C., Magalhães, K.M., Fernandez, E., Gaeckle, J.L., 2006. SeagrassNet monitoring across the Americas: Case studies of seagrass decline. Mar. Ecol. 27, 277–289. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00095.x>

Short, F.T., Neckles, H.A., 1999. The effects of global climate change on seagrasses. Aquat. Bot. [https://doi.org/10.1016/S0304-3770\(98\)00117-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00117-X)

- Short, F.T., Polidoro, B., Livingstone, S.R., Carpenter, K.E., Bandeira, S., Bujang, J.S., Calumpong, H.P., Carruthers, T.J.B., Coles, R.G., Dennison, W.C., Erfemeijer, P.L.A., Fortes, M.D., Freeman, A.S., Jagtap, T.G., Kamal, A.H.M., Kendrick, G.A., Judson Kenworthy, W., La Nafie, Y.A., Nasution, I.M., Orth, R.J., Prathee, A., Sanciangco, J.C., Tussenbroek, B. van, Vergara, S.G., Waycott, M., Zieman, J.C., 2011. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. *Biol. Conserv.* 144, 1961–1971. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010>
- Simberloff, D., 2014. Les Invasions Biologiques: un Danger pour la Biodiversité, *Biological Invasions*. Buchet-Chastel. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0522-z>
- Simoniello, T., Carone, M.T., Coppola, R., D'Emilio, M., Grippa, A., Lanfredi, M., Liberti, M., Macchiato, M., 2006. Preliminary study to monitor land degradation phenomena through landscape metrics. *Proc. 2nd Work. EARSeL SIG L. Use L. Cover* 408–414.
- Siroky, D.S., 2009. Navigating Random Forests and related advances in algorithmic modeling. *Stat. Surv.* 3, 147–163. <https://doi.org/10.1214/07-ss033>
- Skroblin, A., Carboon, T., Bidu, G., Chapman, N., Miller, M., Taylor, K., Taylor, W., Game, E.T., Wintle, B.A., 2020. Including indigenous knowledge in species distribution modeling for increased ecological insights. *Conserv. Biol. cobi.13373*. <https://doi.org/10.1111/cobi.13373>
- Sleeman, Sleeman, J.C., Kendrick, G.A., Boggs, G.S., Hegge, B.J., 2005. Measuring fragmentation of seagrass landscapes: which indices are most appropriate for detecting change? *Mar. Freshw. Res.* 56, 851–864.
- St. Martin, K., Hall-Arber, M., 2008. The missing layer: Geo-technologies, communities, and implications for marine spatial planning. *Mar. Policy* 32, 779–786. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2008.03.015>
- Stat, M., John, J., DiBattista, J.D., Newman, S.J., Bunce, M., Harvey, E.S., 2019. Combined use of eDNA metabarcoding and video surveillance for the assessment of fish biodiversity. *Conserv. Biol.* 33, 196–205. <https://doi.org/10.1111/cobi.13183>
- Stock, A., Crowder, L.B., Halpern, B.S., Micheli, F., 2018. Uncertainty analysis and robust areas of high and low modeled human impact on the global oceans. *Conserv. Biol.* 32, 1368–1379. <https://doi.org/10.1111/cobi.13141>
- Strickland-Munro, J., Kobryn, H., Brown, G., Moore, S.A., 2016. Marine spatial planning for the future: Using Public Participation GIS (PPGIS) to inform the human dimension for large marine parks. *Mar. Policy* 73, 15–26. <https://doi.org/10.1016/j.marpol.2016.07.011>
- Strickland-Munro, J., Moore, S., Kobryn, H., Palmer, D., 2015. Values and aspirations for coastal waters of the Kimberley: Social values and participatory mapping using interviews.
- Sullivan, C.M., Conway, F.D.L., Pomeroy, C., Hall-Arber, M., Wright, D.J., 2015. Combining geographic information systems and ethnography to better understand and plan ocean space use. *Appl. Geogr.* 59, 70–77. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2014.11.027>
- Sundell-Turner, N.M., Rodewald, A.D., 2008. A comparison of landscape metrics for conservation planning. *Landsc. Urban Plan.* 86, 219–225. <https://doi.org/10.1016/j.landurbplan.2008.03.001>

- te Beest, M., Mpandza, N.J., Olff, H., 2018. Biotic resistance affects growth and reproduction, but not survival of a high-impact woody invader in African savannas. *J. Veg. Sci.* 29, 532–540. <https://doi.org/10.1111/jvs.12633>
- Teixeira, H., Berg, T., Uusitalo, L., Fürhaupter, K., Heiskanen, A.S., Mazik, K., Lynam, C.P., Neville, S., Rodriguez, J.G., Papadopoulou, N., Moncheva, S., Churilova, T., Kryvenko, O., Krause-Jensen, D., Zaiko, A., Veríssimo, H., Pantazi, M., Carvalho, S., Patrício, J., Uyarra, M.C., Borja, Á., 2016. A catalogue of marine biodiversity indicators. *Front. Mar. Sci.* 3, 1–16. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00207>
- Teixidó, N., Garrabou, J., Gutt, J., Arntz, W.E., 2007. Iceberg disturbance and successional spatial patterns: The case of the shelf Antarctic benthic communities. *Ecosystems* 10, 142–157. <https://doi.org/10.1007/s10021-006-9012-9>
- Telesca, L., Belluscio, A., Criscoli, A., Ardizzone, G., Apostolaki, E.T., Fraschetti, S., Gristina, M., Knittweis, L., Martin, C.S., Pergent, G., Alagna, A., Badalamenti, F., Garofalo, G., Gerakaris, V., Louise Pace, M., Pergent-Martini, C., Salomidi, M., 2015. Seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) distribution and trajectories of change [WWW Document]. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep12505>
- Templado, J., 2014. Future trends of mediterranean biodiversity, in: The Mediterranean Sea: Its History and Present Challenges. Springer Netherlands, pp. 479–498. https://doi.org/10.1007/978-94-007-6704-1_28
- Thibaut, T., Blanfuné, A., Boudouresque, C.F., Personnic, S., Ruitton, S., Ballesteros, E., Bellan-Santini, D., Bianchi, C.N., Bussotti, S., Cebrian, E., Cheminée, A., Culoli, J.M., Derrien-Courtel, S., Guidetti, P., Harmelin-Vivien, M., Hereu, B., Morri, C., Poggiale, J.C., Verlaque, M., 2017. An ecosystem-based approach to assess the status of Mediterranean algae-dominated shallow rocky reefs. *Mar. Pollut. Bull.* 117, 311–329. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.029>
- Thierry de Ville d'Avray, L., Ami, D., Chenuil, A., David, R., Féral, J.P., 2019. Application of the ecosystem service concept at a small-scale: The cases of coralligenous habitats in the North-western Mediterranean Sea. *Mar. Pollut. Bull.* 138, 160–170. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.10.057>
- Tomas, F., Turon, X., Romero, J., 2005. Seasonal and small-scale spatial variability of herbivory pressure on the temperate seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol.* 301, 95–107.
- Traganos, D., Reinartz, P., 2018. Interannual change detection of mediterranean seagrasses using RapidEye image time series. *Front. Plant Sci.* 9. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00096>
- Trouillet, B., Bellanger-Husi, L., El Ghaziri, A., Lamberts, C., Plissonneau, E., Rollo, N., 2019. More than maps: Providing an alternative for fisheries and fishers in marine spatial planning. *Ocean Coast. Manag.* 173, 90–103. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.02.016>
- Tsirika, A., Haritonidis, S., 2005. A survey of the benthic flora in the National Marine Park of Zakynthos (Greece). *Bot. Mar.* 48, 38–45. <https://doi.org/10.1515/BOT.2005.002>
- Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Collier, C.J., Cullen-Unsworth, L.C., Duarte, C.M., Eklöf, J.S., Jarvis, J.C., Jones, B.L., Nordlund, L.M., 2018. Global challenges for seagrass conservation. *Ambio* 48, 801–815. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1115-y>

- Valerio, C., De Stefano, L., Martínez-Muñoz, G., Garrido, A., 2020. A machine learning model to assess the ecosystem response to water policy measures in the Tagus River Basin (Spain). *Sci. Total Environ.* 750, 141252.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.141252>
- Vandenberghé, C., 2010. Mise en relation de l'évolution de l'agriculture et de la qualité de l'eau entre 1950 et 2000. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 14, 9–16.
- Vanderwal, A.J., Falconi, L., Januchowski, S., Shoo, L., 2019. Package ‘SDMTools’.
- Vasconcelos, R.P., Eggleston, D.B., Le Pape, O., Tulp, I., 2014. Patterns and processes of habitat-specific demographic variability in exploited marine species. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 638–647. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst136>
- Vassallo, P., Paoli, C., Rovere, A., Montefalcone, M., Morri, C., Bianchi, C.N., 2013. The value of the seagrass *Posidonia oceanica*: A natural capital assessment. *Mar. Pollut. Bull.* 75, 157–167. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.07.044>
- Verdura, J., Linares, C., Ballesteros, E., Coma, R., Uriz, M.J., Bensoussan, N., Cebrian, E., 2019. Biodiversity loss in a Mediterranean ecosystem due to an extreme warming event unveils the role of an engineering gorgonian species. *Sci. Rep.* 9.
<https://doi.org/10.1038/s41598-019-41929-0>
- Verlaque, M., Durand, C., Huisman, J.M., Boudouresque, C.F., Le Parco, Y., 2003. On the identity and origin of the Mediterranean invasive *Caulerpa racemosa* (Caulerpales, Chlorophyta). *Eur. J. Phycol.* 38, 325–339.
<https://doi.org/10.1080/09670260310001612592>
- Vlachogianni, Vogrin, S., 2014. Les invasions d'espèces étrangères représentent une grave menace pour la diversité biologique de la Méditerranée 122, 3–4.
- Wacharasak, S., 2019. A Collection of Oversampling Techniques for Class Imbalance Problem Based on SMOTE Version 1.3.1.
- Wang, X., Blanchet, F.G., Koper, N., 2014. Measuring habitat fragmentation: An evaluation of landscape pattern metrics. *Methods Ecol. Evol.* 5, 634–646.
<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12198>
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12377 LP – 12381.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>
- West, E.J., West, R.J., 2007. Growth and survival of the invasive alga, *Caulerpa taxifolia*, in different salinities and temperatures: implications for coastal lake management, in: *Lagoons and Coastal Wetlands in the Global Change Context: Impacts and Management Issues*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 87–94. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-6008-3_8
- Westoby, M., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Diemer, M., others, Wright, I.J., Reich, P.B., Ackerly, D.D., Cornelissen, J.H., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821–827.
- Williamson, M., 1999. Invasions. *Ecography* (Cop.). <https://doi.org/10.1111/j.1600-0587.1999.tb00449.x>

- Worm, B., Lotze, H.K., 2016. Marine Biodiversity and Climate Change, Second Edi. ed, Climate Change: Observed Impacts on Planet Earth: Second Edition. Elsevier B.V. <https://doi.org/10.1016/B978-0-444-63524-2.00013-0>
- Young, M.A., Wedding, L.M., Carr, M.H., 2018. Applying landscape ecology for the design and evaluation of Marine Protected Area networks. *Seascape Ecol.* xxiii + 501.
- Zajac, R.N., Vozarik, J.M., Gibbons, B.R., 2013. Spatial and Temporal Patterns in Macrofaunal Diversity Components Relative to Sea Floor Landscape Structure. *PLoS One* 8, e65823. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0065823>
- Zeileis, A., Leisch, F., Hornik, K., Kleiber, C., Hansen, B., Merkle, E.C., 2015. Package ‘strucchange’: Testing, Monitoring and Dating Structural Changes 1–69.
- Zenetos, A., GOFAS, S., VERLAQUE, M., CINAR, M.E., GARCIA RASO, J.E., BIANCHI, C.N., MORRI, C., AZZURRO, E., BILECENOGLU, M., FROGLIA, C., SIOKOU, I., VIOLANTI, D., SFRISO, A., SAN MARTIN, G., GIANGRANDE, A., KATAGAN, T., BALLESTEROS, E., RAMOS-ESPLA, A.A., MASTROTOTARO, F., OCANA, O., ZINGONE, A., GAMBI, M.C., STREFTARIS, N., 2010. Alien species in the Mediterranean Sea by 2010. A contribution to the application of European Union’s Marine Strategy Framework Directive (MSFD). Part I. Spatial distribution. *Mediterr. Mar. Sci.* 11, 381. <https://doi.org/10.12681/mms.87>
- Zhang, Z., Zhang, R., Zhou, Y., Cescatti, A., Wohlfahrt, G., Sun, M., Zhang, H., Qi, J., Zhu, J., Magliulo, V., Tao, F., Chen, G., 2018. A temperature threshold to identify the driving climate forces of the respiratory process in terrestrial ecosystems. *Eur. J. Soil Biol.* 89, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.ejsobi.2018.08.001>
- Žuljević, A., Antolić, B., 2005. Appearance and spread of the invasive *Caulerpa* species in the Adriatic Sea, in: Proceedings Elmar - International Symposium Electronics in Marine. pp. 245–247. <https://doi.org/10.1109/elmar.2005.193688>
- Zunino, S., Canu, D.M., Bandelj, V., Solidoro, C., 2017. Effects of ocean acidification on benthic organisms in the Mediterranean Sea under realistic climatic scenarios: A meta-analysis. *Reg. Stud. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.1016/j.rsma.2016.12.011>
- Zunino, S., Canu, D.M., Zupo, V., Solidoro, C., 2019. Direct and indirect impacts of marine acidification on the ecosystem services provided by coralligenous reefs and seagrass systems. *Glob. Ecol. Conserv.* 18, e00625. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2019.e00625>
- Zunino, S., Melaku Canu, D., Marangon, F., Troiano, S., 2020. Cultural Ecosystem Services Provided by Coralligenous Assemblages and *Posidonia oceanica* in the Italian Seas. *Front. Mar. Sci.* 6, 823. <https://doi.org/10.3389/fmars.2019.00823>

Annexes

ANNEXE

ANNEXE A : Courbe d'ajustement exponentielle

Les paramètres des lois de décroissance ont été déterminés en ajustant une courbe exponentielle de la forme « $a e^{-bx}$ » aux valeurs de références à l'aide du logiciel R. Les valeurs de références sont une pression maximale à la source de pression, une pression nulle à une distance égale au rayon d'influence, et une pression égale 50% de la pression maximale à une distance égale à 20% du rayon d'influence (concertation d'après expertise terrain).

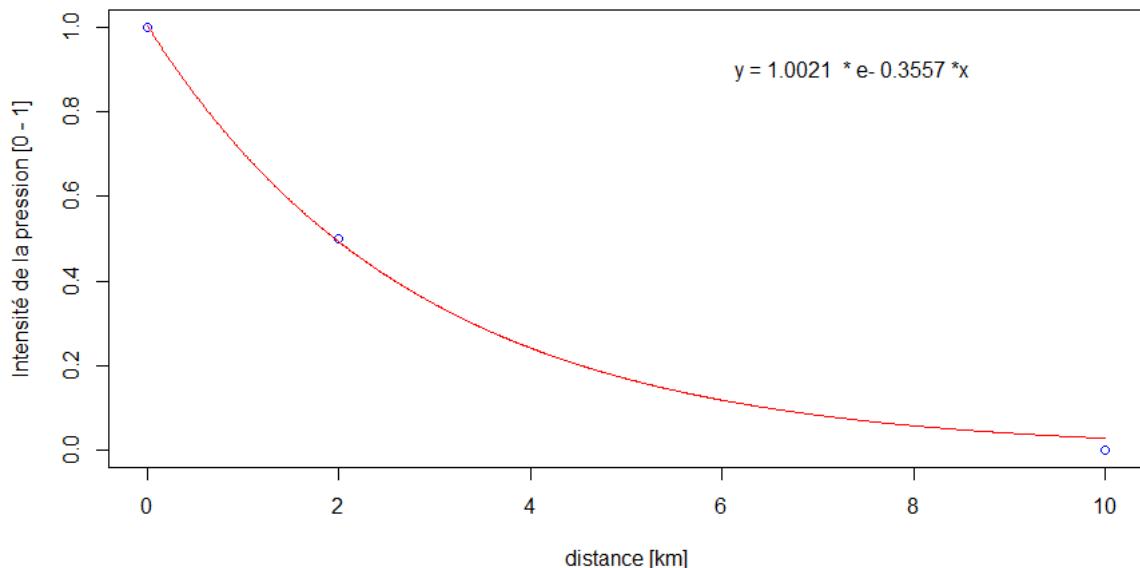


Figure 1 : Ajustement de la fonction de décroissance exponentielle. Exemple pour une intensité maximale de 1 et une distance d'impact de 10 km

ANNEXE B : Détails de calcul de l'indice PREI en profondeur intermédiaire

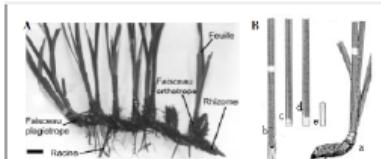
Indicateur utilisé	Paramètres mesurés	Méthodes/Formule des indices	Composantes des formules des paramètres	Calcul de l'indice																								
PREI	Pronfondeur (m) et type de limite inférieure (LI)	<ul style="list-style-type: none"> Limite d'extension la plus profonde de l'herbier relevée par les plongeurs à l'aide d'un profondimètre électronique. Type de limite répertorié selon la classification de Meinesz & Laurent (1978) : progressive, franche, régressive ou clairsemée (Fig. 10) 	/	$EQR = (EQR' + 0.11) / (1 + 0.1)$ Avec $EQR' = (N \text{ densité} + N \text{ surface foliaire} + N(E/L) + N \text{ limite inférieure}) / 3.5$.																								
	Densité des faisceaux (PI) (nb de faisceaux/m ²)	<ul style="list-style-type: none"> Estimation par le nombre de faisceaux dans 20 quadrat de 40×40 cm (méthode différente de celle utilisée en limite inférieure; II.2.a.(iii)) Quadrats jetés de manière aléatoire d'une hauteur de 1,5 m sans éviter les tâches de sable. Moyenne des mesures ramenées à une densité de 1m² 	/	<ul style="list-style-type: none"> $N \text{ densité} = \text{valeur mesurée} - \text{valeur classe rouge} / \text{valeur réf} - \text{valeur classe rouge}$; $N \text{ surface foliaire} = \text{valeur mesurée} - \text{valeur classe rouge} / \text{valeur réf} - \text{valeur classe rouge}$; $N(E/L) = [1 - (E/L)] * 0.5$ $N \text{ limite inférieure} = (\text{valeur mesurée} - \text{valeur classe rouge}) / (\text{valeur réf} - \text{valeur classe rouge})$; A cette valeur mesurée sous l'eau on ajoute 3 si la limite est progressive, on soustrait 3 si la limite est régressive, on garde la valeur de profondeur mesurée si la limite est stable (franche ou clairsemée) 																								
	Surface foliaire (cm ² /faisceau) (PI)	<ul style="list-style-type: none"> Mesure de la biométrie des feuilles sur 20 faisceaux orthotropes de Posidonie prélevés aléatoirement sur les herbiers à la PI : pour chaque faisceau, les feuilles sont détachées une par une, dénombrées puis classées en fonction de leur âge : (b) et (c) la feuille adulte a une longueur > 5 cm et présente une ligule (marque blanche en forme de demi-lune visible entre le limbe et la gaine) ; (d) la feuille intermédiaire à une longueur > 5 cm sans ligule ; (e) la feuille juvénile a une longueur < 5 cm (d'après Boudouresque & Meinesz (1982). La longueur et largeur totale de chaque feuille sont ensuite mesurées au millimètre près.  <p>(Boudouresque & Meinesz, 1982)</p> <ul style="list-style-type: none"> Surface foliaire de chaque faisceau (en cm²/faisceau) calculée à l'aide la formule suivante : $SF = (\Sigma Li \times Moy (li)) + (\Sigma La \times Moy (la))$ 	$SF = (\Sigma Li \times Moy (li)) + (\Sigma La \times Moy (la))$ Li : longueurs des feuilles intermédiaires li : largeurs des feuilles intermédiaires La : longueurs des feuilles adultes la : largeurs des feuilles adultes Σ : somme & Moy : moyenne (d'après Pergent-Martini <i>et al.</i> , 1994)	<table border="1"> <thead> <tr> <th>Région</th> <th>Valeurs limites</th> <th>Profondeur limite</th> <th>Densité</th> <th>Surface foliaire</th> </tr> </thead> <tbody> <tr> <td>PACA</td> <td>Référence</td> <td>34</td> <td>675</td> <td>465</td> </tr> <tr> <td></td> <td>Classe Rouge</td> <td>12</td> <td>0</td> <td>0</td> </tr> <tr> <td>CORSE</td> <td>Référence</td> <td>41</td> <td>483</td> <td>546</td> </tr> <tr> <td></td> <td>Classe Rouge</td> <td>17</td> <td>0</td> <td>0</td> </tr> </tbody> </table>	Région	Valeurs limites	Profondeur limite	Densité	Surface foliaire	PACA	Référence	34	675	465		Classe Rouge	12	0	0	CORSE	Référence	41	483	546		Classe Rouge	17	0
Région	Valeurs limites	Profondeur limite	Densité	Surface foliaire																								
PACA	Référence	34	675	465																								
	Classe Rouge	12	0	0																								
CORSE	Référence	41	483	546																								
	Classe Rouge	17	0	0																								
Charge épiphytique (PI)	<ul style="list-style-type: none"> Calculée sur les 20 faisceaux orthotropes de Posidonie utilisés précédemment (Dauby & Poulichek, 1995). Une fois les mesures biométriques effectuées pour déterminer la surface foliaire, chaque face des feuilles est grattée à l'aide d'une lame de rasoir afin de retirer l'ensemble des épiphytes. Feuilles & épiphytes d'un même faisceau sont mis à sécher séparément à 70°C pendant 48h puis pesés au milligramme près. Un ratio épiphytes/feuilles par faisceau est ensuite calculé : $CE = E/L$ 	$CE = \frac{E}{L}$ E : poids sec des épiphytes d'un faisceau L : poids sec des feuilles du même faisceau (d'après Dauby & Poulichek, 1995)	(d'après Gobert <i>et al.</i> , 2009a)																									

Figure 2 : Méthodologie de calcul de l'indice PREI

ANNEXE C : Modèle de fonctionnement de l'écosystème de l'herbier de *Posidonia oceanica* utilisé pour le développement de l'EBQI (Personnic et al., 2014b)

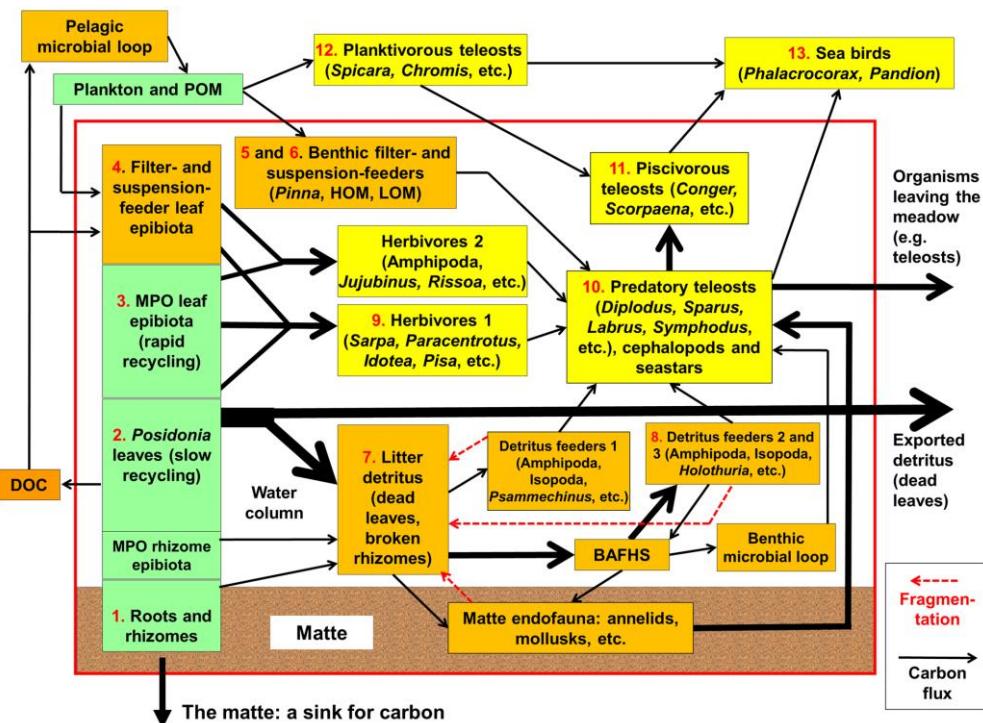
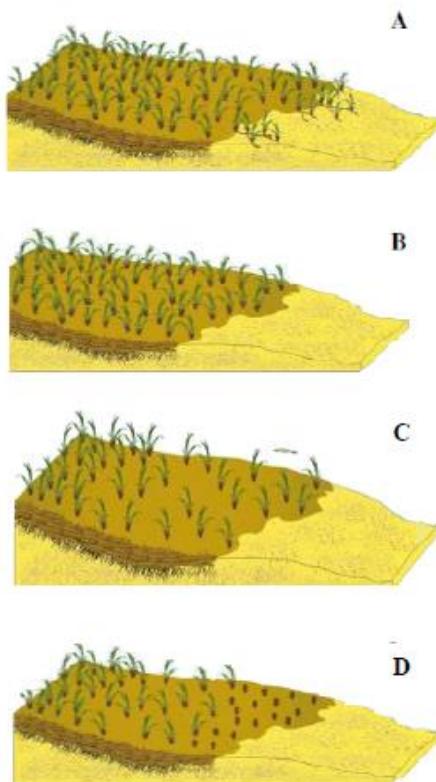


Figure 3 : Modèle de fonctionnement de l'écosystème de l'herbier de *Posidonia oceanica* (Personnic et al., 2014 b). Les producteurs primaires sont en vert. Les épibiontes benthiques suspensivores et filtreurs, les filtreurs benthiques, la litière détritique, les détritivores, la boucle microbienne benthique est en orange. Les prédateurs (planctivores téléostéens, oiseaux, piscivores téléostéens, et prédateurs téléostéens) sont en jaune. La largeur des flèches représente approximativement l'importance du flux de carbone. L'écosystème propre à *Posidonia oceanica* est inclus dans le rectangle rouge. MPO = organismes multicellulaires photosynthétiques, POM = matière organique particulaire de C.F. Boudouresque (non publié).

ANNEXE D : les différentes typologies de limite inférieure d'herbier à posidonie



La limite progressive est caractérisée par la présence de rhizomes plagiotropes disposés parallèlement dans le sens de la pente sans édification de matte (bon état de santé de l'herbier).

La limite franche est brusque, nette sans matte morte en aval de la limite (stabilité de l'écosystème).

La limite clairsemée est constituée par un semi herbier, dont la densité est inférieure à 100 faisce./m² et le recouvrement inférieur à 15%. Elle traduit en général un herbier en phase de démantèlement.

La limite régressive présente une étendue de matte morte recouverte ou non par le sédiment en aval de la limite proprement dite. Quelques faisceaux de feuilles subsistent en aval de la limite actuelle (perturbation et régression de l'herbier).

Figure 4 : Illustration des différentes typologies de limite inférieure d'herbier d'après Meinesz & Laurent (1978) : Limite (A) Progressive ; (B) Franche ; (C) Clairsemée et (D) Régressive.

Articles publiés



Identifying key-conservation areas for *Posidonia oceanica* seagrass beds



Fabrice Hougnandan^{b,*}, Sonia Kéfi^a, Julie Deter^{b,c}

^a ISEM, Univ Montpellier, CNRS, EPHE, IRD, Montpellier, France

^b MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, IFREMER, IRD, labcom InToSea, Montpellier, France

^c Andromède Océanologie, Mangua, France

ARTICLE INFO

Keywords

Submerged aquatic vegetation (SAV)

Human activities

Landscape indices

Random Forest

ABSTRACT

The configuration of a habitat often reflects its conservation status and, to be effective, the conservation actions to be implemented must be adapted to local environmental conditions and human activities. Here, we take advantage of a fine resolution map (1:10000) of marine habitats to study the spatial configuration of *Posidonia oceanica* seagrass beds, a marine habitat of great ecological and economic importance. Six different composition and landscape descriptors were calculated at different resolutions (grid cells of 400 m × 400 m, 200 m × 200 m and 100 m × 100 m) between 0 and 40 m deep along 1700 km of French Mediterranean coastline (mainland and Corsica). A Random Forest approach was applied to relate these landscape descriptors to anthropogenic and environmental factors and to assess their relative importance. The best predictive power of the Random Forests models was obtained for 100 m × 100 m grid cells with models explaining 87% of the variance of the decline index and 70% of the variance of the cohesion index. The identification of threshold points for all environmental variables allowed to localize seagrass beds in either good or bad environmental conditions. We also identified sites whose spatial configuration is degraded despite good environmental conditions. These are sites with greater influence from human activities that could benefit from proactive conservation measures.

1. Introduction

Human activities have strongly modified the environment: global warming, sea level rise and loss of biodiversity are signs of this global impact (UNEP-MAP-RAC/SPA, 2010; Khare et al., 2019). Major climate and ecological changes affect the world's oceans leading to a number of responses including increasing water temperatures, changing weather patterns, shrinking ice-sheets, temperature-driven shifts in marine species ranges and the disappearance of species (Jagers et al., 2019). In addition to being impacted by climate change, marine biodiversity is strongly impacted by other human activities and their consequences, mainly fishing, chemical pollution and eutrophication, physical degradation of habitats and invasion of alien species (Amara, 2011; Glover and Smith, 2003).

The Mediterranean Sea, because of its location, is strongly affected by climate change and by many anthropogenic factors. At the crossroads of Africa, Europe and Asia, the Mediterranean coasts have experienced the apogee and decline of many civilizations. The region has always been an important route for merchants and travelers, allowing trade and cultural exchange. Human influence has been present in the Mediterranean for several millennia but it has become increasingly important with technological advances (Coll et al., 2010). Its coastline

stretches 21 states and is one of the main tourist destinations in the world, with 200 million tourists a year. Mediterranean-type ecosystems, with their characteristic and unique weather patterns of mild, wet winters and hot, dry summers, are present only in five regions of the world: in California, central Chile, the Cape South Africa, and in southwestern and southern Australia. It is therefore a unique geographical, cultural, historical and economic context. About 7% of the world's population lives in the Mediterranean coastal countries, i.e. 460 million inhabitants.

The Mediterranean coasts and the ecosystems they shelter are therefore subject to some of the most important human pressures on the planet even though it is a marine diversity hotspot with approximately 17,000 species listed (Coll et al., 2010). One ecosystem is particularly recognized to contribute to most of the biodiversity, productivity and ecosystem services of the French Mediterranean coast: *Posidonia oceanica* (L.) Delile seagrass beds meadows (UNEP/MAP, 2009). The extensive marine grasslands constituted by *P. oceanica*, recognized as being a habitat of community interest (92/43/EEC Habitats Directive, habitat codes 1120: Posidonia).

Seagrass bed ecosystems play an essential ecological role (Cullen-Unsworth et al., 2014) and provide valuable services such as protection against coastal erosion, contribution to fisheries by supporting food

* Corresponding author.

E-mail address: hougnandan@gmail.com (F. Hougnandan).

webs or the absorption of pollutants by water filtration (Waycott et al., 2009). Seagrass beds are sentinel species (i.e. species whose sensitivity serves as an early indicator of changes in the environment of a given ecosystem): any change in their spatial distribution (e.g. a reduction in the maximum depth limit, or a loss of covered areas) reflects a change in the state of the environment (Orth et al., 2006). Because of global changes, seagrass bed ecosystems have shown a widespread decline over the last decades (Selig et al., 2014; Waycott et al., 2009). For *P. oceanica*, a protected, endemic and most common seagrass bed species in the Mediterranean (Boudouresque et al., 2012), the loss of cover is estimated to be about 10% over the last 100 years with a 50% decrease in density over the last 20 years (Marbà et al., 2014; Telesh et al., 2015). *P. oceanica* declines are mainly observed near urban areas (Boudouresque et al., 2012; Holon et al., 2018) and are mainly related to human activities: 67.6% of the cover decreases are attributed to physical impacts from human activities (Boudouresque et al., 2009; Marbà et al., 2014), and its degradation status is explained at 71% by anthropogenic pressures (Holon et al., 2018). *P. oceanica*, spatial extent and density are also influenced by light (Elkayal et al., 2003). Moreover, *P. oceanica* suffers from desalination (i.e. water salinity < 33 psu) (Ben Alaya, 1972) and does not bear extreme temperatures (< 9.0 °C and > 29.2 °C (Augier et al., 1980). The seascapes made of *P. oceanica* are thus strongly influenced by natural and anthropogenic factors that determine their shape and functioning at different spatial scales (Abadie et al., 2018).

The trajectory of seagrass beds in Europe since 1869 has shown a serious trajectory of decline but a recent study (de los Santos et al., 2019) recently revealed a weak reversal of trend in their extent and density, especially for *P. oceanica* (increase of 0.5% in area) (de los Santos et al., 2019). This seagrass bed recovery was mostly (68%) attributed to management actions (de los Santos et al., 2019).

One of the challenges in seagrass bed conservation is getting accurate information about their health condition (Unsworth et al., 2018). However, spatial and temporal data on seagrass bed extent and density are normally scattered or scarce in most regions, as well as disparate in terms of the metrics of change assessed. Another challenge is to adapt and prioritize management actions as well as possible to the local conditions since local environmental conditions and human activities influence the spatial extent and density of *P. oceanica* seagrass beds (see above). The present work aims at addressing these challenges and investigates how to link the spatial configuration of *P. oceanica* to anthropogenic pressures and environmental conditions to more systematically assess its conservation status and better orientate management actions.

Previous studies have assessed the influence of anthropogenic pressures and changes in environmental conditions on the ecosystem conservation status or degradation status through a landscape approach (Abadie et al., 2015; Pittman, 2017). Several landscape indices have been proposed to study the spatio-temporal configuration, fragmentation and connectivity of seagrass beds (Sleeman et al., 2005). Most studies so far have focused on the impact of particular pressures on seagrass beds, such as fish farming (Cancemi and De Falco, 2003; De Espinardo et al., 1999), the introduction of foreign nutrients into the environment (Hughes et al., 2018), and the damage caused by 10-m-long anchors on the structural characteristics and spatial dynamics of *P. oceanica* (Abadie et al., 2019). Holon et al. (2018) estimated the cumulative effect of several coastal anthropogenic pressures on the degradation status of *P. oceanica* along the French Mediterranean coastline. However, direct environmental factors, such as salinity, temperature, turbidity or chlorophyll A, known to influence the distribution and ecological status of seagrass beds (Boudouresque et al., 2006; Telesh et al., 2015; Montefalcone et al., 2016), have not been taken into account in this previous study. Holon et al. (2018) showed that the influence of anthropogenic pressures on degradation was not linear: thresholds were detected and passing these thresholds could put *P. oceanica* in a critical management status. Studies have shown that

once certain thresholds of various global stressors (Hughes et al., 2018) or of external elements (nutrient enrichment (Connell et al., 2017) are passed, seagrass beds could completely change their conservation status. However, to our knowledge, no study has investigated so far the impact of several anthropogenic and environmental variables simultaneously on the seagrass bed conservation status.

The aim of this present study is to assess the relative influence of multiple anthropogenic pressures and environmental factors on the conservation status of *P. oceanica* along the French Mediterranean coast. Therefore, different landscape indices related to the conservation status of *P. oceanica* were calculated at different spatial scales in order to select the most representative ones. The threshold values found for anthropogenic pressures and environmental variables were used to classify the seagrass beds according to their conservation status. This allowed a fine-scale definition of priority areas that required special attention in conservation measures. We focused on the French Mediterranean, which represents 1700 km (of which about 700 km for Corsica; Source: www.shom.fr) of the 46,000 km of Mediterranean coastline.

2. Methodology

2.1. Study zone and spatial distribution data of *P. oceanica*

This study was carried out along the 1700 km of French Mediterranean coast (including Corsica), between 0 and 40 m depth which is the bathymetric growth limit of *P. oceanica* in France (Boudouresque et al., 2012). The distribution data of *P. oceanica* and dead matte (which is what remains of the plant after its death) come from the 1:10000 map of 11 marine biocenoses available on the MEDTRIX platform (www.medtrix.fr, Project DONIA expert, see Holon et al. (2015a, 2015b) for details concerning data and map building). Briefly, after compiling a bibliographic synthesis, data were gathered and homogenized from 1:10000 habitat maps; these data were collected by different organizations and programs (see Acknowledgements). Campaigns were led between 2005 and 2014 using classical methods: aerial or satellite photography, side-scan sonar survey, sonar survey and validation through direct observations ("ground-truth points") based on classical dives and/or towed dives. The raster of 11 marine biocenoses was reclassified into three biocenoses, namely: 1 = *P. oceanica*, 2 = dead matte and 3 = nine other habitats. We divided our study area into cells of identical and joined size using the QGIS software version 18.02.16. Three data sets were built depending on the dimensions of the cells, i.e. 100 m × 100 m, 200 m × 200 m or 400 m × 400 m. Landscape indices, pressures and environmental values (see after) were calculated for each cell of different dimensions from their respective raster previously transformed into points; the average value was extracted using the software ArcGIS 10.3.1. Smaller cell dimensions were not used because they did not permit to properly compute all the landscape indices.

2.2. Human pressure data

We used the map of anthropogenic pressures made by Holon et al. (2015a, 2015b) at a resolution of 20 m along the French Mediterranean coasts and available on the MEDTRIX platform (www.medtrix.fr, Project IMPACT). Nine pressures (based on quantitative data), on which local decision-makers can have an influence, were considered: human-made coastline (big harbours/harbours/artificial beaches, ports of refuge/pontoons, groynes, land-fills and seawalls areas), urbanization (Number of people per municipality), coastal population (size and density considering the inhabitants-residents), aquaculture (total area of aquaculture farms), agriculture (land cover), coastline erosion (land cover), urban effluents (capacity, output), boat anchoring (number and size of boats observed during summer), and fishing (traditional and recreational fishing areas). These pressures have an impact on seagrass

beds by changing the clarity of the water and/or the water current and/or directly causing irreparable physical damages (Boudouresque et al., 2012). Indeed, urban and industrial discharges, coastal erosion or shoreline artificialization contribute to the supply or re-suspension of the mineral and organic matter (Waycott et al., 2009), while agricultural areas can increase erosions and phytoplankton production when leaching nitrogen and phosphorus inputs. This induces an increase in water turbidity and contributes to the reduction of light diffusion in the water column (Waycott et al., 2009). However, accessibility to light has a direct impact on the survival capacities and metabolism of *P. oceanica*. Secondly, pressures such as fishing and mooring have more immediate and localized destructive effects, since anchors, seines and trawls (trawling which has been prohibited over seagrass beds by the European Regulatory Council since 2006) can deteriorate or tear up the seagrass beds (Boudouresque et al., 2012), almost irreversibly.

Data about the origin and the intensity of these pressures came from published databases (MEDAM, CORINE land cover, INSEE and MEDOBS) and from the Water Agency RMC and IFREMER. Satellite images and unpublished data from Andromède Océanologie were also analyzed.

2.3. Environmental data

The environmental variables considered for this study were: sea-water salinity, sea surface temperature, chlorophyll A, and turbidity. They were provided by the PREVIMER weather-France project (available on <http://marc.ifremer.fr/>). We used annual average values for 2010–2012 years.

2.4. Landscape indices

Six landscape indices were calculated from the raster of the three biocenoses maps to characterize the landscape configuration of *P. oceanica*: i) the average area of patches, ii) the percentage of seabed coverage, iii) the fragmentation index, iv) the aggregation index, v) the cohesion index and vi) the decline index (Table 1). The computation of the five first landscape indices recommended by Sleeman et al. (2005) for the monitoring of seagrass beds fragmentation was done with the SDMtools package (Vanderwal et al., 2019), using R statistical software (R Core Team, 2018). For each index, values are expected to vary according to the conservation status of the habitat (Table 1). The decline index was calculated with R based on Holon et al. (2018), who used it to estimate the degradation status of the seagrass beds. A principal

component analysis (ACP) was then done to visualize how the meadows were characterized according to the landscape indices. Following this ACP, we retained for further analyses the indices that were not correlated and better characterized the seagrass beds.

2.5. Choice of scale

The collinearity between the pressures was tested through the calculation of the Inflation Factors of Variance (VIF), realized with the package 'usdm' (Naimi, 2017). Variables with a VIF greater than a threshold value of 5 ($VIF > 5$) were considered to generate collinearity and were excluded from the analysis. Each landscape index selected by ACP was modelled according to anthropogenic pressures and environmental variables using Random Forests (called RF thereafter) as previously described by (Breiman, 2001). RF is a machine learning method that builds a set of classification or regression trees. RF have been found to be ideally suited to ecological data as they do not require linear relationships, they effectively model variable interactions, can handle missing data and correlated variables, are more stable than traditional regression trees to minor changes in input data and have high predictive power (Breiman, 2001; Catherine et al., 2010; Cutler et al., 2007; Holon et al., 2018; Parravicini et al., 2012).

Random Forests were built using 1000 trees to stabilize the 'out-of bag' error and allow for random testing of three potential splitting variables at each node. For each dataset (dimensions of, 100 m × 100 m, 200 m × 200 m, 400 m × 400 m), a model was built and the predictive capacities of the three models were compared using the percentage of explained variance. The scale (cell dimension) producing the highest explained variance was used thereafter.

2.6. Estimation of the relative influence of predictive variables on the selected landscape indices

In RF, the relative importance of a predictive variable is quantified by comparing the accuracy of the model's predictions using the original variable with the accuracy of the same model using a randomly permuted variable (Siroky, 2009). We used "IncNodePurity", which is the average total decrease in node impurity attributed to splitting on each measured variable using the residual sum of squares; it provides an indication of node prediction accuracy attributed to each variable. Partial dependence diagrams of the random forest were used to visualize the influence (importance, slope value, shape) of each variable on each selected landscape index, while taking into account the average effects of all interactions with other explanatory variables.

Table 1
Landscape indices used for the study of *P. oceanica* seagrass beds configuration. See (Rutledge, 2003) for the expected landscape index values for a habitat in a good conservation status.

Landscape indices	Formula	Components	Maximum expected value for a habitat in a good conservation status
Average area of patches	$\frac{\sum_{i=1}^n a_{pi}}{n_p}$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat n_p : number of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat	-
Percentage of seabed coverage	$\frac{\sum_{i=1}^n a_{pi}}{A_p} \times 100$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and other patches in a quadrat	100
Fragmentation index	$1 - \sum_{i=1}^n \left(\left(\frac{a_{pi}}{A_p} \right)^2 \right)$	a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a quadrat	0
Aggregation index	$\left(\frac{I_p}{\max(I_p)} \right) \times 100$	I_p : number of contacts between <i>P. oceanica</i> pixels	100
Cohesion index	$\left[1 - \frac{\sum_{i=1}^n P_{pi}}{\sum_{i=1}^n (P_{pi} \times \sqrt{A_p})} \right] \times \left[1 - \frac{1}{\sqrt{A_p}} \right]^{-1} \times 100$	P_{pi} : perimeter of each <i>P. oceanica</i> patch a_{pi} : Area of <i>P. oceanica</i> patches in a quadrat A_p : Area of <i>P. oceanica</i> patches and others patches in a quadrat	100
Decline index	$\frac{A_m}{A_m + A_p} \times 100$	A_m : Area of the dead matte A_p : <i>P. oceanica</i> patches area	0

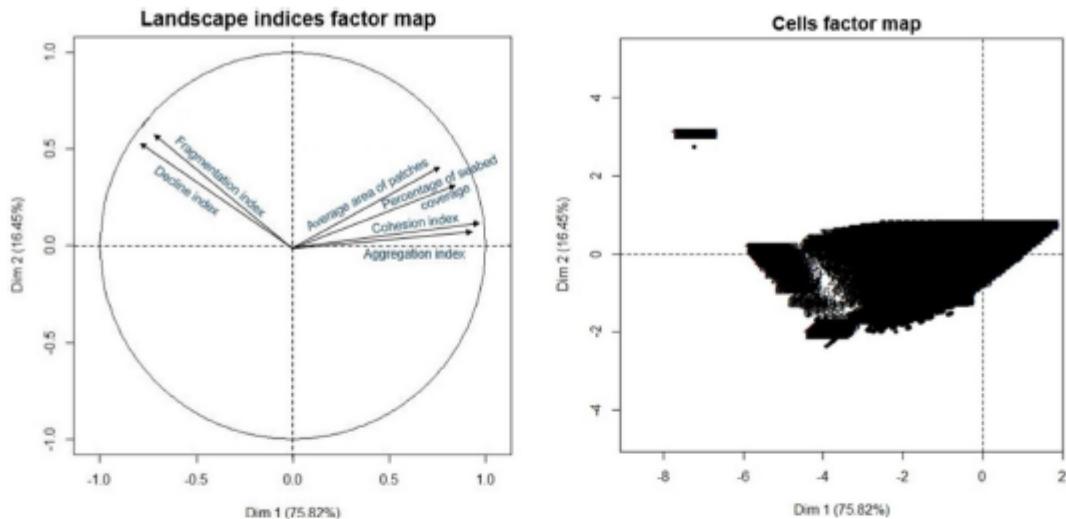


Fig. 1. ACP graph showing the characterization of 100×100 m seagrass cells by landscape indices (114,282 cells).

2.7. Detection of thresholds and visualization of the results

Thresholds (i.e. points at which the statistical properties of a sequence of observations change abruptly) were searched for each of the environmental variables and anthropogenic pressures using the package "strucchange" (Leisch et al., 2019). According to Zeileis et al. (2015), the research and test of existing thresholds (breakpoints) is based on a dynamic programming approach based on Bellman's principle (Bellman, 2008). More details on this dynamic programming algorithm can be found in Bai and Perron (2003). The main computational effort is to compute a triangular RSS (Residual Sum of Squares) matrix, which gives the sum of the residual squares for a series of observations starting at observation i and ending at i' with $i < i'$. From a simple linear regression model, the "breakpoints" function of the package calculates an object of type "breakpointsfull", which contains all the possible threshold points. This contains in particular the rectangular matrix of the sum of the residual squares and the functions making it possible to extract an optimal segmentation. A summary of this object gives the threshold points for all segmentations as well as the associated RSS and the associated BIC test statistic (Bayesian Information Criteria) (Leisch et al., 2019).

A threshold value can be interpreted as the value (of an environmental variable or anthropogenic pressure) above or below which the spatial configuration of *P. oceanica* (and thus its conservation status) would change radically. In case where thresholds are identified, we can thus distinguish two categories of sites for each environmental variable or human pressure considered depending to whether it is above or below the threshold identified. A first map was built to show *P. oceanica* (living and dead matte) classified into two categories: i) cells where a threshold is exceeded for any of the environmental variables and ii) cells where the threshold is exceeded for at least one environmental variable. Depending on the spatial configuration of *P. oceanica* characterized by landscape index, these values were expected to be linked with *P. oceanica* in more or less good conservation status (see Table 1). Second, we built a map to identify the cells of low correspondence between the landscape index (and conservation status) and the environmental variables within the previous categories.

The map consequently showed cells in four categories: i) cells where the environmental variables and the landscape index are "good", ii) cells where environmental variables are good (under the threshold) and the landscape index is not in favor of a good conservation status, iii) environmental variables are bad (threshold crossed) but the landscape

index is in favor of a good conservation status and iv) environmental variables (threshold crossed) and the landscape index are not in favor of a good conservation status.

The limit threshold for each landscape index was fixed at 50.

2.8. Showing congruences and incongruities between the conservation status and the explaining variables

The cohesion index was used to represent the conservation status of the *P. oceanica* at the study scale and its links with the environmental variables depending on the threshold measured. This index that measures the connectivity between *P. oceanica* patches well reflects the processes of ecological degradation within a landscape (Rutledge, 2003), and assesses well its state of conservation (Opdam et al., 2003).

Using the cohesion index calculated on each grid cells, we associated the location of *P. oceanica* with respect to the environmental conditions and the *P. oceanica* cohesion index. We defined that cells with cohesion Index ≤ 50 are in a bad conservation status whereas cells with a cohesion Index > 50 are in a good conservation status. We classified all cells in four categories namely: 1) *P. oceanica* patches are in good environmental conditions and present a good cohesion, 2) *P. oceanica* patches are in good environmental conditions but present a bad cohesion, 3) *P. oceanica* patches are in poor environmental conditions but present a good cohesion, 4) *P. oceanica* patches are in poor environmental conditions and present a poor cohesion. For each of these four categories, different conservation actions were defined, ranging from inaction to urgent restoration measures.

3. Results

All anthropogenic pressures and environmental variables were kept for the analyses because the collinearity test showed that they all had a VIF value weaker than 5. The principal component analysis was performed with the six landscape indices for all cell sizes and explained 92.7% of the total inertia with the first two axes. Cells characterized by only the presence of dead matte were very noticeable in the PCA because they were far removed from other cells on both axes of the PCA. The first axis alone explained 75.8% of the total inertia. Independent of the cell size chosen, the first axis clearly contrasted two landscape indices, namely the decline index and the cohesion index (see Fig. 1). Both of these indices were retained to characterize the configuration of the seagrass beds for all further analyses. The other landscape indices

Table 2

Summary of percentage of variance explained by Random forest models for each landscape index retained to characterize the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds and for each cell dimension.

Cell dimension	Decline index			Cohesion index		
	100 m	200 m	400 m	100 m	200 m	400 m
Percentage of variance explained	87%	82%	75%	70%	42%	48%

were therefore removed from the analyses.

The RF models showed that the scale of 100×100 m was associated with the highest explained variance: 87% for the decline index and 70% for the cohesion index (Table 2).

For both landscape indices, environmental variables were more strongly linked to the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds than anthropogenic pressures with, in order of importance: temperature, salinity, turbidity and then chlorophyll A (Fig. 2).

A grid cell size of 100×100 m and the associated data set were thus retained for the following analyses.

The partial dependence curves of the decline index as a function of the different explaining variables all exhibited non-linear relationships (Fig. 3). This means that thresholds can be identified for all of them. Over the thresholds value, the decline index decreased with the temperature, increased with increasing values of turbidity and chlorophyll A, and was weak between two values of salinity (Fig. 3). The decline index also globally increased with increasing anthropogenic pressures through non-linear patterns. Similarly, the partial dependence plots for the model explaining the cohesion index showed non-linear patterns and thresholds were detected for all variables. Patterns were opposite to the ones observed for the decline index.

Regardless of the landscape index considered question, the detected thresholds for environmental variables values were similar. Landscape indices were in favor of *P. oceanica* being in good conservation status (low decline index, high cohesion index) for temperatures superior to 16.5°C , salinity between 33 psu and 41 psu, turbidity inferior to 1.5

NTU and chlorophyll A below $1.7 \mu\text{g/L}$. These values were used to visualize on a map of living *P. oceanica* beds and dead matte localized in areas below or above one, two, three or four of the environmental thresholds (Fig. 4). This map suggests that almost all *P. oceanica* located east of the longitude 6° E (Cap Carqueiranne) were associated to good environmental conditions.

Urbanization and coastal population were the two anthropogenic pressures most related to the decline of *P. oceanica* with a decline, which, beyond a threshold, decreased as urbanization and population size increased (Figs. 2 and 3). In comparison with other anthropogenic pressures - i.e. human-made coastline, coastal erosion, fishing, urban effluents, boat anchoring and aquaculture - the decline of *P. oceanica* increased linearly when these different pressures were high (see thresholds on Fig. 3).

For all anthropogenic pressures, the cohesion between *P. oceanica* patches decreased linearly when the pressures increased. Cohesion was thus used to visualize where the good conservation status of *P. oceanica* based on the cohesion index (linearly linked with anthropogenic pressures) matched good or bad environmental conditions (Fig. 5).

The erroneous matches were the most interesting to locate; they were between 5° (around the Rhône River) and 7° E and especially between 5° and 6° E. In this region, cohesion was good despite of bad environmental conditions, and the values of the anthropogenic pressures were more important, except for aquaculture and agriculture, than in the regions where environmental conditions were good and the cohesion bad (Fig. 6).

On the contrary, in the Eastern part, some areas presented good environmental conditions but a bad cohesion. In these areas, the average value of some pressures such as human-made coastline, coastal population, fishing, urban effluents, coastal erosion aquaculture where higher than in areas presenting good environmental conditions but a good cohesion (P -value $\leq 2.2\text{e-}16$ associated to Wilcoxon Test).

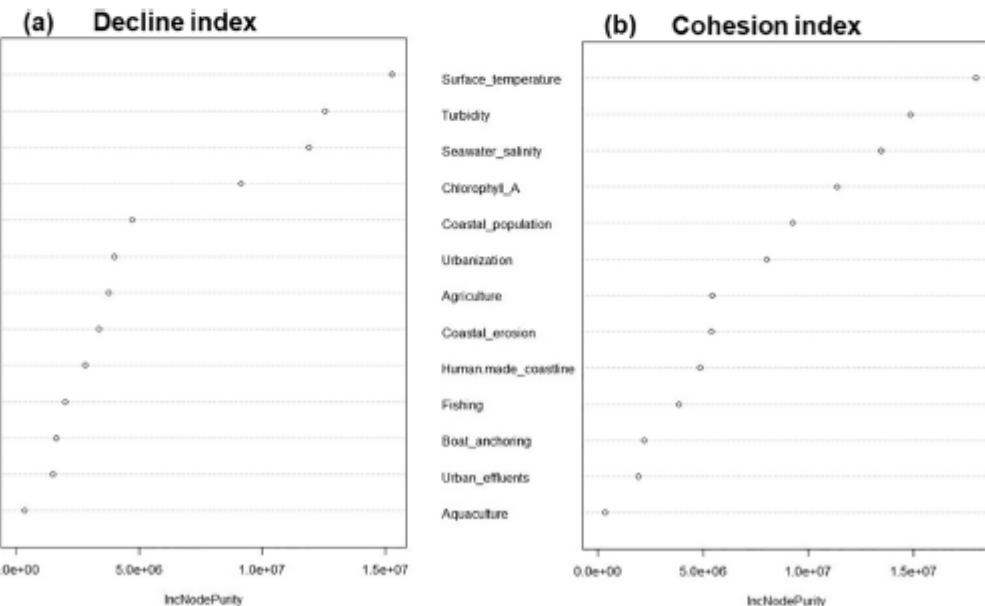


Fig. 2. Importance of each explaining variable relative to the seagrass decline index (a) and cohesion Index (b) with the Random Forest model respectively explaining 87% and 70% of the variance (grid cell size = 100×100 m).

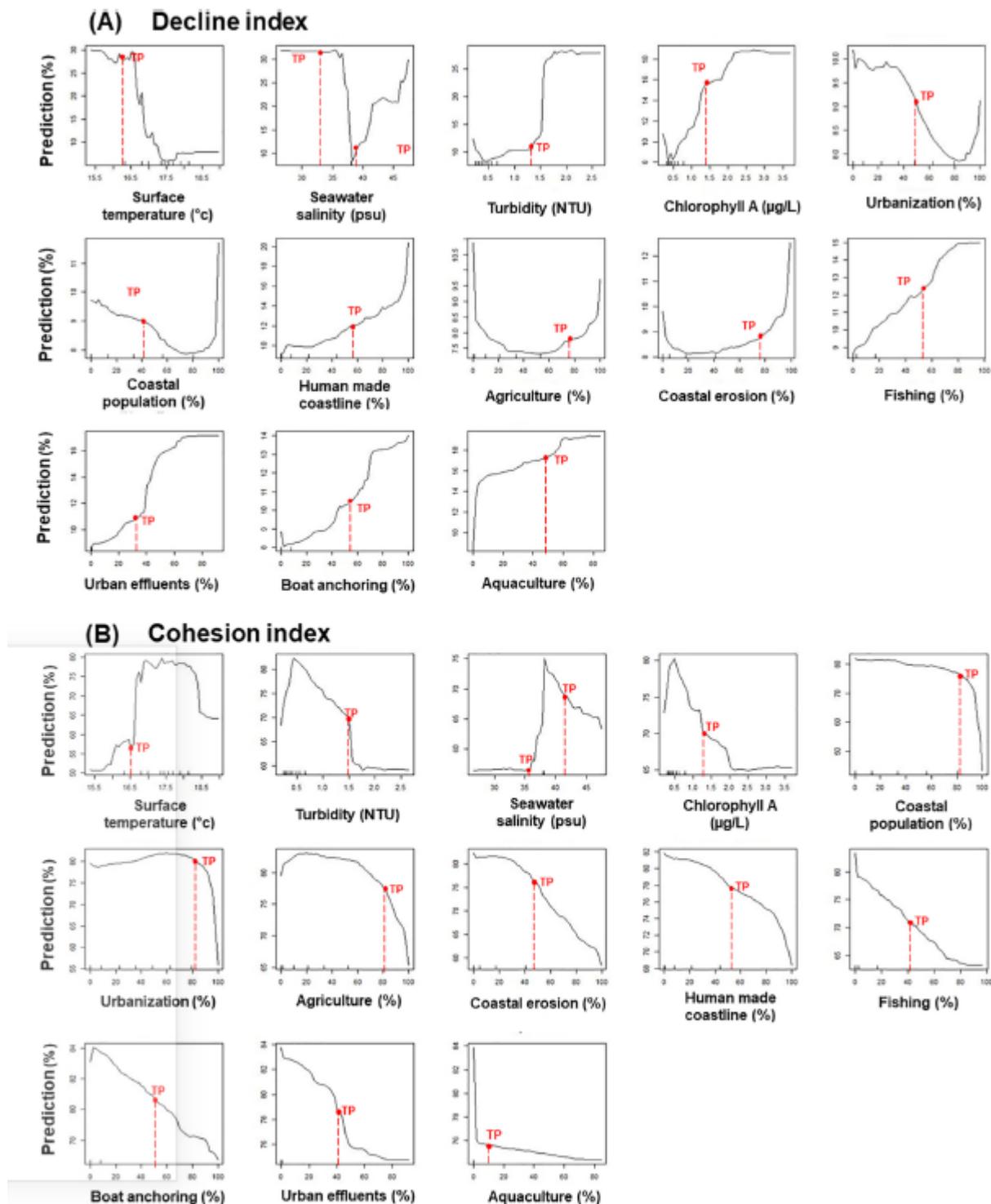


Fig. 3. Influence and response curves of each explaining variable on A) the decline index and B) the cohesion index of *P. oceanica* seagrass beds through the Random Forest model with $100 \times 100\text{ m}$ cells. Thresholds (TP) are indicated in red. Note that to improve visualization, the Y axis scale is adapted to each variable. The graphs are ordered according to the influence of the different factors on the indices (see Fig. 2). (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

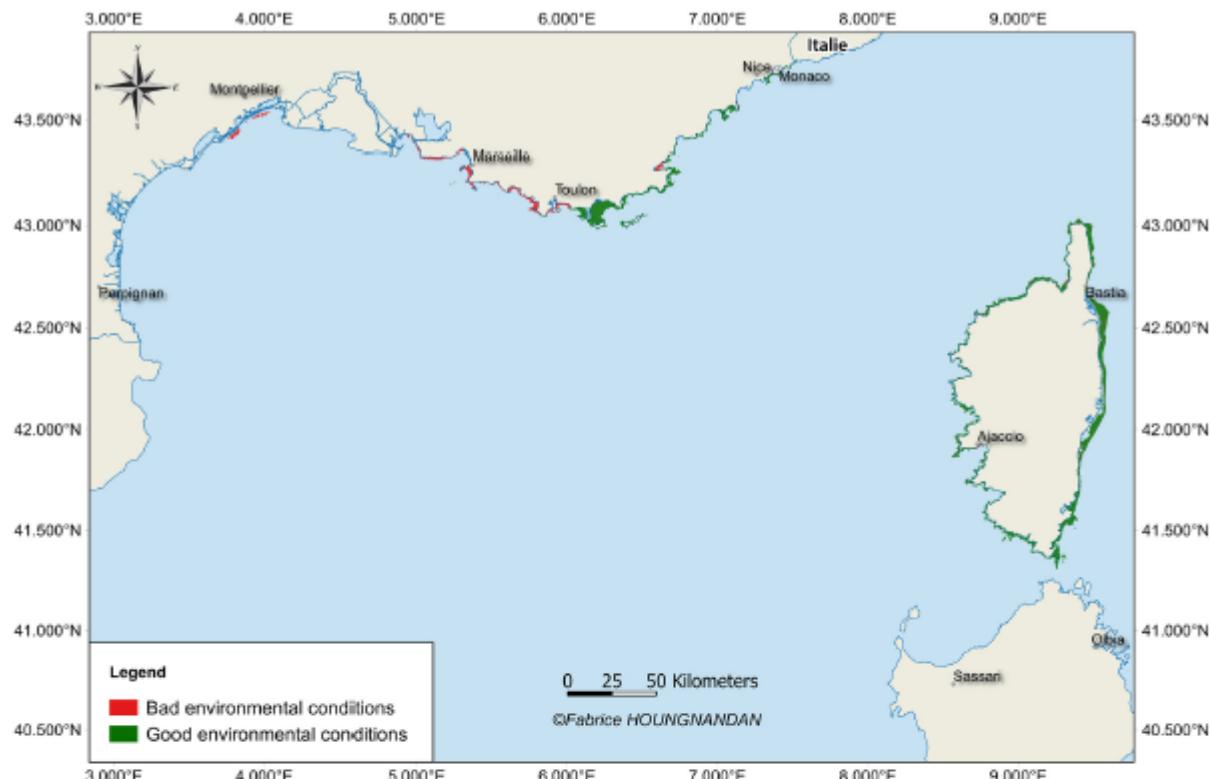


Fig. 4. Distribution of *P. oceanica* beds (living and dead matte) according to the threshold of environmental variables. In green cells where all the environmental variables (temperature, salinity, turbidity and chlorophyll A) are good. In red: cells where the threshold is exceeded for at least one environmental variable. (For interpretation of the references to colour in this figure legend, the reader is referred to the web version of this article.)

4. Discussion

4.1. Anthropogenic pressures and environmental variables influence *P. oceanica* conservation status

Using data from the 1700 km French Mediterranean coastline (including Corsica), the aim of this study was to assess the relative influence of multiple anthropogenic pressures and environmental factors on the conservation status of *P. oceanica* seagrass beds through using their spatial configuration, and then to use these results to classify the seagrass beds according to management needs. In the study area, the conservation status defined by the spatial configuration of *P. oceanica* seagrass beds was better characterized by two opposite landscape indices: the decline index and the cohesion index. The first index measures the spatial coverage of *P. oceanica* in a cell and the second one measures the connectivity between *P. oceanica* patches. A reduction in patch cohesion can occur if *P. oceanica* suffers a significant direct physical impact, which subsequently reduces its spatial coverage in synergy with the effect of several other pressures. The decline of *P. oceanica* is therefore a progressive process that follows the reduction of connectivity between the *P. oceanica* patches.

Mixing anthropogenic and environmental pressures, our model was able to explain *P. oceanica* landscape indices, especially the decline index, with excellent performances (87% of the variance explained). A similar model with only anthropogenic pressures accounted for 71.3% overall variance of the decline index (Holon et al., 2018). As expected, the decline index increased with increasing anthropogenic pressures, contrary to the cohesion index which showed an opposite pattern. Among these anthropogenic pressures, urbanization and population

density were the most important variables to explain the landscape indices. Our results also showed a more direct influence of environmental factors on the conservation status of *P. oceanica*. This is strengthened by the fact that even if almost no seagrass beds is free of physical impacts due to human activities (Marbà et al., 2014), environmental conditions, and especially temperature, still remain the most important constraints for the conservation status of *P. oceanica*. Our results are in agreement with recent studies, which highlighted that the rise in sea temperature caused by climate change was one of the main reasons for the global decline of seagrass beds, and particularly *P. oceanica*, in the French Mediterranean (Marbà and Duarte, 2010; Pergent et al., 2014).

4.2. Thresholds for environmental variables and anthropogenic pressures define *P. oceanica* conservation status

Thresholds were identified for the influence of each anthropogenic pressure and environmental variable on the decline index and the cohesion index of *P. oceanica*. The values of anthropogenic pressures and environmental variables above the thresholds represent the areas at most risk of decline for *P. oceanica* in the French Mediterranean.

The threshold values identified by our models for all the environmental variables were very similar to those found in the literature for temperature ($\leq 10^{\circ}\text{C}$) (Boudouresque et al., 2012) and salinity ($\leq 33 \text{ psu}$ and $\geq 41 \text{ psu}$) (Ben Alaya, 1972). *P. oceanica*'s absence from the Levantine coast (eastern Mediterranean) and its scarcity in the northern Adriatic and along the French western coastline was already assumed to be due to respectively summer and winter temperatures (Boudouresque and Meinesz, 1982). Moreover, our results showed that

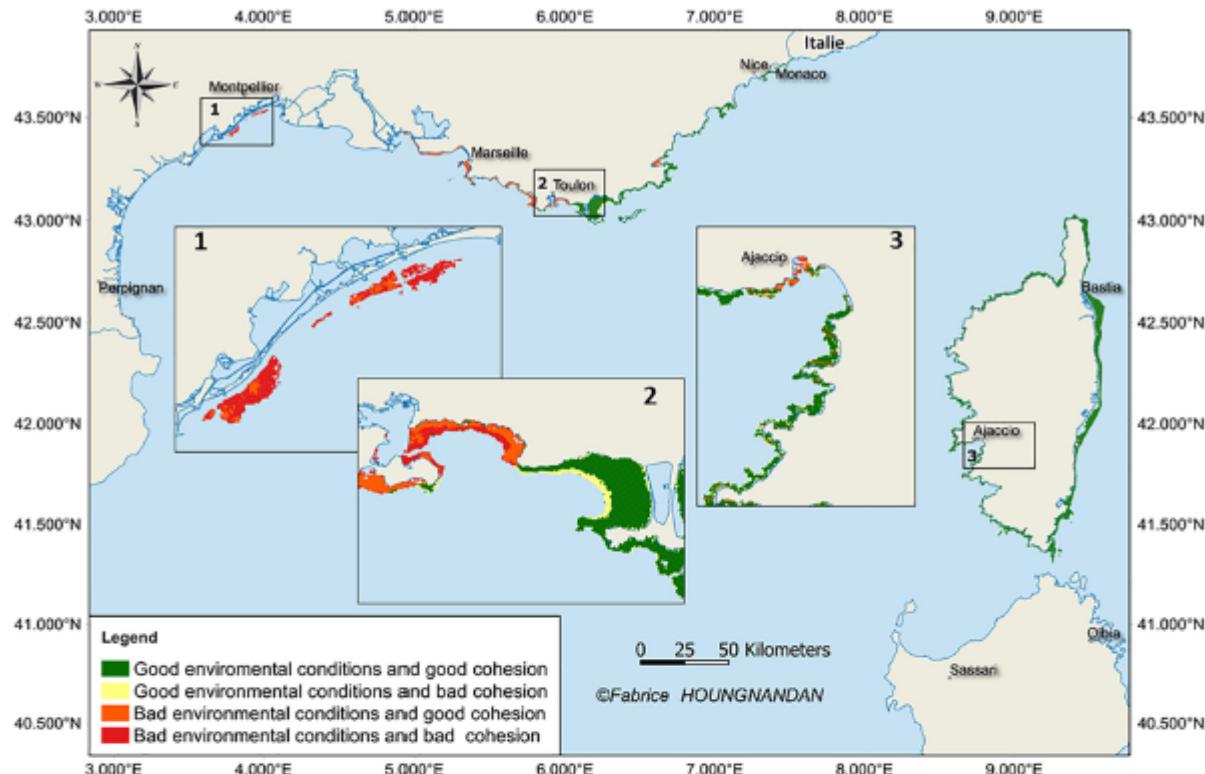


Fig. 5. Distribution of *P. oceanica* (100-m grid cells) according to the cohesion index (value > 0.5 = good cohesion; ≤ 0.5 = bad cohesion) and environmental variables (value above the threshold for at least one environmental variable = bad environmental conditions; value under the threshold for all environmental variables = good environmental conditions).

the decline of *P. oceanica* increased linearly with high turbidity and chlorophyll A levels in the water column although no threshold value was clearly reported in the literature. The thresholds identified in the present study were 1.5 for turbidity and 1.7, for chlorophyll A. The increases in turbidity and chlorophyll A result in a decrease in illumination and then a reduction in the cover and density of seagrass beds leading to the death of *P. oceanica* (Ruiz and Romero, 2003). Threshold values obtained for anthropogenic pressures compared with those found by Holon et al. (2018), who used another detection method, are in the same range especially for human-made coastline, coastal population, erosion, and urban effluents. The largest differences were found for local pressures, certainly highly influenced by the grid size used; the grid size was smaller (50×50 m) with Holon et al. (2018) who only focused on anthropogenic pressures. The direct negative impact of local pressures, like aquaculture and anchoring, is recognized but limited in space (Cancemi and De Falco, 2003; Ganteaume et al., 2005; Pasqualini et al., 2000; Ruiz and Romero, 2001), even if the impacted areas could be higher than previously thought (Deter et al., 2017). The direct action of anchors, by tearing out *P. oceanica* shoots or sections of "matte", reduces the cover of the meadow, and encourages the forming of erosive "intermattes" that can later spread (because of hydrodynamism) and join together, thus fragmenting the meadow (Pasqualini et al., 2000). The anchoring of big ships (cruise ships, warships) provokes particularly spectacular ploughing of the "matte" (Ganteaume et al., 2005).

4.3. Spatial location of priority areas and localized management actions

Regarding the environmental variables, the Rhône river, often

assumed to be the origin of the poor development of *P. oceanica* in its Western part (Boudouresque et al., 2012) because of its influence on water turbidity, seemed not to be such an important barrier for the spatial configuration of existing seagrass beds. Our results showed that the border is more East: so-called "Cape of Carqueiran".

On the eastern part of the cape of Carqueiran, environmental conditions were good and should permit seagrass beds with a good cohesion and a poor decline, whereas the western part of cap de Carqueiran presented one of four bad environmental conditions, that should not permit seagrass beds in a good conservation status. *P. oceanica* located in the eastern part of the cape of Carqueiran were in a best conservation status (higher cohesion index and weakest decline index) than the ones located on the Western part.

Despite their localization in good environmental conditions, some seagrass beds still presented a bad conservation status that could be due to human activities. The area between 5° (around the Rhône River) and 7° E and especially between 5° and 6° E was particularly interesting because of the high concentration of mismatch between landscape indices and environmental values. Where cohesion was good despite the bad environmental conditions, historical data (if they exist) would be needed to test the existence of a delay effect with either environmental data (environmental conditions are becoming better and better explaining the good cohesion) or cohesion (the cohesion is still good despite the environmental data getting bad). On the contrary, at the Eastern part, where the environmental conditions were good but the cohesion was bad, the anthropogenic pressures should be targeted and rehabilitation or restoration might be possible.

It is also important to stress the fact that, at a human scale, unlike disturbances which are reversible (oil spills), the disappearance of a *P.*

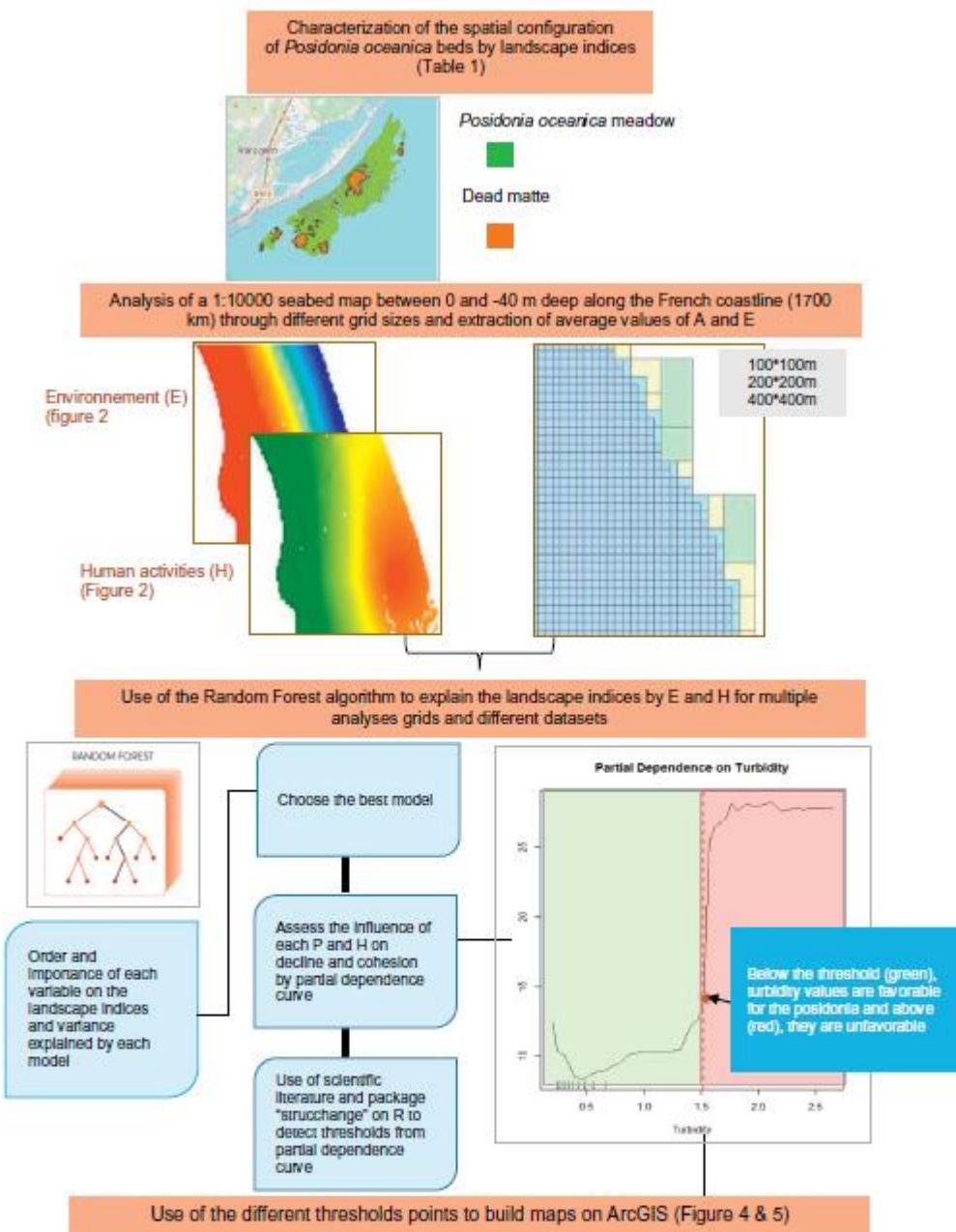


Fig. 6. Overview of the processing steps followed in this study.

oceanica can be considered irreversible because natural recolonization takes centuries (Boudouresque et al., 2012). It is therefore a priority to protect this species in order to avoid any destruction. There are direct and indirect protection measures. *P. oceanica* is already directly protected by international conventions ratified by most Mediterranean countries. The Habitats Directive particularly benefits *P. oceanica*, a species resistant to disturbances but with an extremely low recovery capacity (O'Brien et al., 2018). Many indirect measures also protect the *P. oceanica*: Marine Protected Areas (Boudouresque et al., 2004) and measures intended to curb pollutant discharge. Some management

measures to improve water quality have reversed the decline of sea-grass beds. For example in the Provence-Alpes-Côte d'Azur region (French Mediterranean), the *P. oceanica* Monitoring Network (RSP) has reported an increase in the number of progressive meadow limits since almost all the waste water has started going through treatment plants (Boudouresque et al., 2000). In Denmark, reduced nutrient inputs in fjords has led to an increase in the depth limit of eelgrass (Riemann et al., 2016). In Portugal, the decrease in nitrogen inputs to an estuary in 1998 reversed the decreasing trajectory of *Z. noltii* after severe eutrophication events in the 1980s and early 1990s (Cardoso et al., 2010).

Along the Catalonia coasts in Spain, it resulted in significant improvements of water quality and of the biochemical indicators of *P. oceanica* (Roca et al., 2015).

The importance of the regression of seagrass beds, coupled with the slow rate of natural recolonization, has led to the idea that it may be necessary to carry out reimplantation of *P. oceanica* (Calumpong and Fonseca, 2001). It may be necessary in areas where there has been a considerable decline in seagrass beds. Of course, it must first be ascertained that the causes of the regression of the seagrass beds have ceased to act. Considering local constraints and the conservation status of seagrass meadows, our results can help to target these areas.

5. Conclusion

In this study, we evaluated the relative influence of environmental factors and anthropogenic pressures on the conservation status of *P. oceanica*, which is one of the most important ecosystems of the Mediterranean Sea. Our statistical models explained the spatial configuration of *P. oceanica* beds with excellent performances. Environmental conditions, before anthropogenic pressures, mostly influenced the conservation status of this marine plant. Combining thresholds identified for the environmental variables with cohesion index, we established a descriptive map that helps making conservation decisions. This map showed four categories of seagrass beds, i.e. four sectors, in totally different conditions that should now be targeted for further studies interested in understanding the functioning of this ecosystem, the local human impacts or rehabilitation possibilities.

Acknowledgments

We are grateful to Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse and Région Occitanie for the funding of this research. We thank Thomas Bockel (Andromède Océanologie) for his help in obtaining the data used and the discussions around the results.

Data used to build the 1:10000 habitat map were collected by Andromède Océanologie, Agence de l'Eau RMC, Conservatoire du Littoral, DREAL PACA; Egi Eau, ERAMM, GIS Posidonia, IFREMER, Institut océanographique Paul Ricard, Nice Côte d'Azur, TPM, Programme CARTHAM—Agence des Aires Marines Protégées, ASCONIT Consultants, COMEX-SA, EVEMAR, IN VIVO, Sentinelle, Stareso, Programme MEDBENTH, Université de Corse (EQEL), Ville de St Cyr-sur-mer, Ville de Cannes, Ville de Marseille, Ville de St Raphaël and Ville de St Tropez.

References

- Abadie, A., Gobert, S., Bonacorsi, M., Lejeune, P., Pergent-Martini, C., 2015. Marine space ecology and seagrasses. Does patch type matter in *Posidonia oceanica* seascapes? *Ecol. Indic.* 57, 435–446. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.020>.
- Abadie, A., Pace, M., Gobert, S., Borg, J.A., 2018. Seascape ecology in *Posidonia oceanica* seagrass meadows: linking structure and ecological processes for management. *Ecol. Indic.* 87, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.12.029>.
- Abadie, A., Richir, J., Lejeune, P., Leduc, M., Gobert, S., 2019. Structural changes of seagrass seascapes driven by natural and anthropogenic factors: a multidisciplinary approach. *Front. Ecol. Evol.* 7, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00090>.
- Amara, R., 2011. Impact de l'anthropisation sur la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes marins. Exemple de la Manche-mer du nord. *VentigO*. <https://doi.org/10.4000/ventigo.10129>.
- Augier, H., Robert, P., Maffre, R., 1980. Etude du régime thermique annuel des eaux au niveau des peuplements de Phanérogames marines de la baie de Port-Cros (Îles d'Hyères, Méditerranée, France). *Travel Sci. Parc Natl. Port-Cros*.
- Bai, J., Perron, P., 2003. Computation and analysis of multiple structural change models. *J. Appl. Econ.* 18, 1–22. <https://doi.org/10.1002/jae.659>.
- Bellman, R., 2008. Bellman equation Principle of optimality 1–4. <https://doi.org/10.1007/s10865-008-9185-0>. (Dissemination).
- Ben Alaya, H., 1972. Répartition et conditions d'installation de *Posidonia oceanica* Delile et *Cymodocea nodosa* Ascherson dans le golfe de Tunis. *Bull. Inst. Océanogr. Pêche Salammbô* 2 (3), 331–416.
- Boudouresque, C.F., Meinesz, A., 1982. Découverte de l'herbier de Posidonie. *Cahiers du Parc national de Port-Cros*, Boudouresque & Meinesz.
- Boudouresque, C.F., Charbonnel, E., Meinesz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Cadou, G., Bertrand, M.C., Forer, P., Ragazzi, M., Rico-Raimondino, V., 2000. A monitoring network based on the seagrass *Posidonia oceanica* in the northwestern Mediterranean Sea. *Biol. Mar. Mediterranea* 7, 328–331.
- Boudouresque, C.F., Cadiou, G., Guérin, B., Le Dineach, L., Robert, P., 2004. Is there a Negative Interaction between Biodiversity Conservation and Artisanal Fishing in Marine Protected Area, the Port-Cros National Park (France, Mediterranean Sea). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, Fr.
- Boudouresque, C.F., Boudouresque, C.F., Bernard, G., Bonhomme, P., Charbonnel, E., Di Vincenzo, G., Meinesz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Ruitton, S., Tunet, L., 2006. Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. <https://doi.org/10.1093/rpd/nc290.M>.
- Boudouresque, C.F., Shili, A., Verlaque, M., Paoli, D.C.P., 2009. Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: a critical review. *Bot. Mar.* 52, 395–418. <https://doi.org/10.1515/bot.2009.057>.
- Boudouresque, C.F., Bernard, G., Bonhomme, P., Charbonnel, E., Di Vincenzo, G., Meinesz, A., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Ruitton, S., Tunet, L., 2012. Protection and Conservation of *Posidonia oceanica* Meadows (RAMSAR and RAC/SPA). *Breiman*, L., 2001. Random forests. *Mach. Learn.* 45, 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>.
- Calumpong, H.P., Fonseca, M.S., 2001. Seagrass transplantation and other seagrass restoration methods. In: *Global Seagrass Research Methods*, pp. 425–443. <https://doi.org/10.1016/B978-044508911-1/50023-2>.
- Cancemi, G., De Falco, G., 2003. Effects of organic matter input from a fish farming facility on a *Posidonia oceanica* meadow. *Estuarine, Coast. Shelf Sci.* 56 (56), 961–968. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(02\)00295-0](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00295-0).
- Cardoso, P.G., Leston, S., Grillo, T.F., Bordalo, M.D., Crespo, D., Raffaelli, D., Pardal, M.A., 2010. Implications of nutrient decline in the seagrass ecosystem success. *Mar. Pollut. Bull.* 60, 601–608. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.11.004>.
- Catherine, A., Moullot, D., Escoffier, N., Bernard, G., Troussellier, M., 2010. Cost effective prediction of the eutrophication status of lakes and reservoirs. *Freshw. Biol.* 55, 2425–2435. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02452.x>.
- Coll, M., Pirotti, C., Steenbeek, J., Kaschner, K., Lasram, F.B.R., Aguzzi, J., Ballesteros, E., Bianchi, C.N., Corbera, J., Daillant, T., Danovaro, R., Estrada, M., Frogla, C., Galli, B.S., Gasol, J.M., Gerwage, R., Gil, J., Guilhaumon, F., Kesner-Reyes, K., Klos, M.S., Koukouras, A., Lampadariou, N., Laxamana, E., de la Cuadra, C.M.F., Lotze, H.K., Martin, D., Moullot, D., Oro, D., Raicevich, S., Rius-Barlie, J., Salz-Salinas, J.I., Vicente, C.S., Somot, S., Tempaldo, J., Turon, X., Vafidis, D., Villameva, R., Voultsiadou, E., 2010. The biodiversity of the Mediterranean Sea: estimates, patterns, and threats. *PLoS One* 5. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.00111842>.
- Connell, S.D., Fernandes, M., Burnell, O.W., Doubleday, Z.A., Griffin, K.J., Irving, A.D., Leung, J.Y.S., Owen, S., Russell, B.D., Falkenberg, L.J., 2017. Testing for thresholds of ecosystem collapse in seagrass meadows. *Conserv. Biol.* 31, 1196–1201. <https://doi.org/10.1111/cobi.12951>.
- Cullen-Unsworth, L.C., Nordlund, I.M., Paddock, J., Baker, S., McKenzie, I.J., Unsworth, R.K.F., 2014. Seagrass meadows globally as a coupled social-ecological system: implications for human wellbeing. *Mar. Pollut. Bull.* 83, 387–397. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.001>.
- Cutler, D.R., Edwards, T.C., Beard, K.H., Cutler, A., Hess, K.T., Gibson, J., Lawler, J.J., 2007. Random forests for classification in ecology. *Ecology* 88, 2783–2792. <https://doi.org/10.1890/07-0539.1>.
- De Espinado, C., De Biología, F., De Barcelona, U., Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J., Ballesteros, E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. *Oceanol. Acta* 22, 109–117. [https://doi.org/10.1016/S0399-1784\(99\)80037-1](https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80037-1).
- de los Santos, C.B., Knudsen-Jensen, D., Alcoverro, T., Marbà, N., Duarte, C.M., van Katwijk, M.M., Pérez, M., Romero, J., Sánchez-Lizaso, J.I., Rocas, G., Jankowska, E., Pérez-Llorente, J.L., Fournier, J., Montefalcone, M., Pergent, G., Ruiz, J.M., Cabago, S., Cook, R., Wilkes, R.J., Moy, F.E., Trayer, G.M.R., Araújo, X.S., de Jong, D.J., Fernández-Torquemada, Y., Aubry, I., Vergara, J.J., Santos, R., 2019. Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. *Nat. Commun.* 10. <https://doi.org/10.1038/s41467-019-11340-4>.
- Deter, J., Lozupone, X., Inacio, A., Boissery, P., Holon, F., 2017. Boat anchoring pressure on coastal seabed: quantification and bias estimation using AIS data. *Mar. Pollut. Bull.* 123, 175–181. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.065>.
- Elkayal, K., Frangoulis, C., Skliris, N., Goffart, A., Gobert, S., Lepoint, G., Herq, J.H., 2003. A model of the seasonal dynamics of biomass and production of the seagrass *Posidonia oceanica* in the bay of Calvi (northwestern Mediterranean). *Ecol. Model.* 167, 1–18. [https://doi.org/10.1016/S0303-0438\(00\)00074-7](https://doi.org/10.1016/S0303-0438(00)00074-7).
- Gantenumé, A., Bonhomme, P., Bernard, G., Poulin, M., Boudouresque, C.F., 2005. Impact de l'aménagement des bateaux de plaisance sur la prairie à *Posidonia oceanica* dans le Parc national de Port-Cros (Méditerranée nord-occidentale). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 21, 147–162.
- Glover, A.G., Smith, C.R., 2003. The deep-sea floor ecosystem: current status and prospects of anthropogenic change by the year 2025. *Environ. Conserv.* 30, 219–241. <https://doi.org/10.1017/S0376892903000225>.
- Holon, F., Boissery, P., Guillert, A., Freschet, E., Deter, J., 2015a. The impact of 85 years of coastal development on shallow seagrass beds (*Posidonia oceanica* L. (Delile)) in south eastern France: a slow but steady loss without recovery. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 165, 204–212. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.05.017>.
- Holon, Florian, Monquet, N., Boissery, P., Boucchoua, M., Delanelle, G., Tribot, A.S., Deter, J., 2015b. Fine-scale cartography of human impacts along French Mediterranean coasts: a relevant map for the management of marine ecosystems. *PLoS One* 10, 1–20. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0135473>.
- Holon, F., Marre, G., Parravicini, V., Mouquer, N., Bockel, T., Descamp, P., Tribot, A.-S.,

- Botseney, P., Deter, J., 2018. A predictive model based on multiple coastal anthropogenic pressures explains the degradation status of a marine ecosystem: implications for management and conservation. *Biol. Conserv.* 222, 125–135. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2018.04.006>.
- Hughes, R.B., Lummis, S.C., Anderson, S.C., Kroeker, K.J., 2018. Unexpected resilience of a seagrass system exposed to global stressors. *Glob. Chang. Biol.* 24, 224–234. <https://doi.org/10.1111/gcb.13854>.
- Jagers, S.G., Matti, S., Crépin, A.S., Langlet, D., Havenhand, J.N., Troell, M., Filippsson, H.L., Galaz, V.R., Anderson, L.G., 2019. Societal causes of, and responses to, ocean acidification. *Ambio*. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1103-2>.
- Khare, N., Singh, D., Kant, R., Khare, P., 2019. Global Warming and Biodiversity. pp. 1–10. <https://doi.org/10.4018/978-1-7998-1226-5.ch001>.igi-global.com.
- Leisch, F., Hornik, K., Kleiber, C., Hansen, B., Merkle, E.C., 2019. Package 'strucchange'. Marbà, N., Duarte, C.M., 2010. Mediterranean warming triggers seagrass (*Posidonia oceanica*) shoot mortality. *Glob. Chang. Biol.* 16, 2366–2375. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02130.x>.
- Marbà, N., Diaz-almeida, E., Duarte, C.M., 2014. Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) loss between 1842 and 2009. *Biol. Conserv.* 176, 183–190. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.05.024>.
- Montefalcone, M., Vacchi, M., Garbone, G., Cabella, R., Schiaffino, C.F., Elter, F.M., Morri, C., Bianchi, C.N., Ferrari, M., 2016. Seagrass on the rocks: *Posidonia oceanica* settled on shallow-water hard substrate withstands wave stress beyond predictions. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 180, 114–122. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.06.024>.
- Naimi, R., 2017. Package 'Udm': Uncertainty Analysis for Species Distribution Models. O'Brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.P., Kilmister, K., Scanes, P., McKenzie, I.J., McMahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radice, L., Christianen, M.J.A., Dennison, W.C., 2018. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative time-scales of resistance, recovery and disturbance. *Mar. Pollut. Bull.* 134, 166–176. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.006>.
- Opdam, P., Verboom, J., Pouwels, R., 2003. Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes for biodiversity. *Landscape cohesion: an index for the conservation potential of landscapes. Landsc. Ecol.* <https://doi.org/10.1023/A:10233A>.
- Orth, R.J., Carruthers, T.J.R., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.I., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience* 56, 987. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2006\)56\[987:gcse\]2.0.co;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:gcse]2.0.co;2).
- Parravicini, V., Rovere, A., Vassallo, P., Michel, F., Montefalcone, M., Morri, C., Paoli, G., Albertelli, G., Fabiano, M., Bianchi, C.N., 2012. Understanding relationships between conflicting human uses and coastal ecosystems status: a geospatial modeling approach. *Ecol. Indic.* 19, 253–263. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.07.027>.
- Pasqualini, V., Clabaut, P., Pergent, G., Benyoucef, L., Pergent-Martin, G., 2000. Contribution of side scan sonar to the management of Mediterranean littoral ecosystems. *Int. J. Remote Sens.* 21, 367–378.
- Pergent, G., Bazzani, H., Bianchi, C.N., Boudouresque, C., Buia, M., Calvo, S., 2014. Climate change and Mediterranean seagrass meadows: a synopsis for environmental managers. *Mediterr. Mar. Sci. Index* 462–473.
- Pittman, S.L., 2017. *Seascape Ecology*. Wiley.
- R Core Team, 2018. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org>.
- Riemann, B., Garstensen, J., Dahl, K., Fossing, H., Hansen, J.W., Jakobsen, H.H., Josefson, A.B., Krause-Jensen, D., Markager, S., Stahr, P.A., Timmermann, K., Windolf, J., Andersen, J.H., 2016. Recovery of Danish coastal ecosystems after reductions in nutrient loading: a holistic ecosystem approach. *Estuar. Coasts* 39, 82–97. <https://doi.org/10.1007/s12237-015-9980-0>.
- Ronc, G., Alcoverro, T., De Torres, M., Manzane, M., Martínez-Crego, B., Bennett, S., Farina, S., Pérez, M., Romero, J., 2015. Detecting water quality improvement along the Catalan coast (Spain) using stress-specific biochemical seagrass indicators. *Ecol. Indic.* 54, 161–170. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.031>.
- Ruiz, J.M., Romero, J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 215, 107–120.
- Ruiz, J.M., Romero, J., 2003. Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. *Mar. Pollut. Bull.* 46, 1523–1533. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.08.021>.
- Rutledge, D., 2003. *Landscape Indices as Measures of the Effects of Fragmentation: Can Pattern Reflect Process?*
- Selig, E.R., Turner, W.R., Troëng, S., Wallace, B.P., Halpern, B.S., Kaschner, K., Lascelles, B.G., Carpenter, K.E., Mittermeier, R.A., 2014. Global priorities for marine biodiversity conservation. *PLoS One* 9, 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0082898>.
- Siroky, D.S., 2009. Navigating random forests and related advances in algorithmic modeling. *Stat. Surv.* 3, 147–163. <https://doi.org/10.1214/07-ss033>.
- Sleeman, J.C., Kendrick, G.A., Boggs, G.S., Hegge, B.J., 2005. Measuring fragmentation of seagrass landscapes: which indices are most appropriate for detecting change? *Mar. Freshw. Res.* 56, 851–864.
- Telles, L., Bellusci, A., Crisciti, A., Ardizzone, G., Apostolaki, E.T., Fraschetti, S., Grisolia, M., Knutweis, L., Martin, C.S., Pergent, G., Alagna, A., Badalamenti, F., Garofalo, G., Gerakaris, V., Louise Pace, M., Pergent-Martin, G., Salomidi, M., 2015. Seagrass meadows (*Posidonia oceanica*) distribution and trajectories of change [WWW document]. St. Rep. <https://doi.org/10.1038/arep12505>.
- UNEP/MAP, 2009. State of the environment and development in the Mediterranean. http://www.planbleu.org/actualite/uk/soed2009_Uk.html.
- UNEP/MAP-RAC/SPA, 2010. Impact of climate change on marine and coastal biodiversity in the Mediterranean Sea: Current state of knowledge. By S. Ben Haj and A. Ilham, RAC/SPA Edit., Tunis. pp. 1–28.
- Unsworth, R.K.F., McKenzie, I.J., Collier, C.J., Cullen-Unsworth, L.C., Duarte, C.M., Eklof, J.S., Jarvis, J.C., Jones, R.L., Nordlund, I.M., 2018. Global challenges for seagrass conservation. *Ambio* 48, 801–815. <https://doi.org/10.1007/s13280-018-1111-5>.
- Vanderwal, A.J., Falconi, L., Jamachowski, S., Shoo, L., 2019. Package 'SDMtools'.
- Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.R., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.I., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 12377–12381. <https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106>.
- Zelies, A., Leisch, F., Hornik, K., Kleiber, C., Hansen, B., Merkle, E.C., 2015. Package 'strucchange': testing, Monitoring and Dating Structural Changes 1–69.

Questionnaire d'enquête « Chapitre 1 »



Nous sommes étudiants / chercheurs dans l'équipe Biodicée de l'ISEM (Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier à l'Université de Montpellier (cette équipe est spécialisée dans l'étude de la dynamique de la biodiversité et sur les modalités et les mécanismes de son évolution).

Nous réalisons une étude en région Occitanie pour mieux connaître les fonds sous-marins d'autrefois, avant le développement côtier de la région. Nous souhaitons plus particulièrement connaître la distribution passée d'une plante sous-marine, la Posidonie, en Occitanie. (Cet état des lieux pourra servir d'état de référence pour l'ouest du Rhône.)

Module A : Identité de l'enquête

A1. Anonyme : Oui Non

A2. Nom : Prénom : Âge : Année de naissance :

A3. Contact : tel : email :

A4. Activité présente :

A5 Enregistrement : Oui Non

Module B : Connaissance des fonds marins

B1. Par quelles activités connaissez-vous ces fonds sous-marins

Loisir Professionnelle
Pêche Plongée bouteille chasse-sous-marine Autres

B2. Année approximative du début de l'activité :

B3. Quelles zones plus particulièrement ?

	Zone
<input type="checkbox"/>	1 Rochelongue
<input type="checkbox"/>	2 Agde
<input type="checkbox"/>	3 Camping
<input type="checkbox"/>	4 Sète
<input type="checkbox"/>	5 Frontignan 1 zone port
<input type="checkbox"/>	6 Frontignan 2
<input type="checkbox"/>	7 Villeneuve Lés Maguelonne
<input type="checkbox"/>	8 Palavas-Les-Flots
<input type="checkbox"/>	9 Carnon
<input type="checkbox"/>	10 Grande motte
<input type="checkbox"/>	11 Grau du Roi

<input type="checkbox"/>	12 Port Camargue 1 Plage Nord
<input type="checkbox"/>	13 Port Camargue 2 Espiguette

B4. Approximativement, quelle est/était votre fréquence d'observation de ces fonds ?

Dans le passé : Préciser

Régulièrement	Très souvent	Souvent	Assez souvent
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Toute l'année	Belle saison (juin ... octobre)	Été	Une période particulière
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Actuellement : à partir des années 2000

Régulièrement	Très souvent	Souvent	Assez souvent
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

Toute l'année	Belle saison (juin ... octobre)	Été	Une période particulière
<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>	<input type="checkbox"/>

B5. Durant combien d'année ?

20ans 30ans 40ans 40 ans et plus

B6. Depuis que vous plongez la visibilité moyenne a-t-elle évoluée ?

Oui Non

B7. Si oui, dans quel sens ? Favorable Défavorable

B8. Comment est-elle lors de votre dernière observation ?

Quelle année ?

Précision en mètres :

Module C : Aménagement du littoral

C1. Quelle a été la nature des aménagements qui ont affecté le littoral depuis que vous le connaissez ?

.....

C2. Vous souvenez vous du littoral et des fonds sous-marins avant ces aménagements ?

Oui

Non

C3. A quelle période (date) ont eu lieu ces aménagements sur les zones que vous connaissez ?

Date	Zone
1	Rochelongue
2	Agde
3	Camping
4	Sète
5	Frontignan 1 zone port
6	Frontignan 2
7	Villeneuve Lés Maguelonne
8	Palavas-Les-Flots
9	Carnon
10	Grande motte
11	Grau du Roi
12	Port Camargue 1 Plage Nord
13	Port Camargue 2 Espiguette

Module D : La connaissance de la posidonie

D1. Connaissez-vous la Posidonie ? Oui Non

D2. En avez-vous déjà vu ? Oui Non

Si oui, comment la décrivez-vous ?

D3. A-t-elle une importance ?

 Oui Non

Si oui, laquelle ?

D4. Connaissez-vous la matte morte ? oui Non

Module E : La localisation des herbiers

E1. Pourriez-vous nous dessiner sur ces cartes les zones couvertes par de la posidonie (vivante = vert) avant le développement du littoral lors des années 70 ? (Avant/pendant les aménagements de la mission racine)

 Oui Non

E2. En avez-vous découvert par la suite ? Oui Non

E3. Où et Quand ?

Date	Zone

« Faire dessiner (crayon de mine + gomme) noter si références pouvant aider à localiser sur nos cartes shom imprimées au 1/500 (avec ordinateur équipé de carte complète à côté au cas où) surfaces couvertes par herbiers de posidonie vivant. Faire préciser date/époque avec repères temporels par une fresque temporelle et des photos noir et blanc/couleur »

E4. Pour tous les herbiers que vous venez de représenter sur une ou les cartes pouvez-vous donner la période (année) à laquelle ils étaient le plus en bonne santé ? Et/ ou la période (année) à laquelle ils se sont dégradés (surface et/ou densité, mort) ?

Date	Zone	Note de 1 à 10	
		Bonne santé	Dégradé-mort
	1 Rochelongue		
	2 Agde		
	3 Camping		
	4 Sète		
	5 Frontignan 1		
	6 Frontignan 2 Grau du roi		
	7 Villeneuve Lés Maguelonne		
	8 Palavas-Les-Flots		
	9 Carnon		
	10 Grande motte		
	11 Grau du Roi		
	12 Port Camargue 1 Plage Nord		
	13 Port Camargue 2 Espiguette		

Module F : Perception de la posidonie par les usagers du plan d'eau

F1. Depuis que vous pêchez/plongez...Est-ce que d'après vous les surfaces couvertes par la posidonie ont

Augmenté

Diminué

Stable

F2. Pouvez-vous préciser pour chaque herbier si possible sur la carte ?

Oui

Non

F3. Précisez un repère temporel à partir duquel les herbiers ont diminué ou augmenté ?

F4. ces évolutions ont été constantes ou cycliques ou chaotiques ?

Module J : Stock de poisson disponible actuellement et régression de la posidonie

J1. Quelles espèces de poissons aviez-vous l'habitude de voir avant les années 70 ? (5 à 3 types phares)

.....

J2. En quelle quantité ? (*Préciser des kg si possible*)

Petite Moyenne Grande

J3. De quelle taille maximum était le poisson ? (*Préciser des cm si possibles en précisant l'espèce*)

.....

J4. Comment depuis les années 70 a évolué la quantité de poisson ?

Hausse Baisse Identique

J4.1. Pour quelle raison ?

J5. La diversité des espèces de poissons a-t-elle évolué (nombre espèces différentes) ?

Oui Non

J5.1 Comment ? Hausse Baisse Identique

J5.2. Pour quelle raison ?

J6. Selon vous il y a eu depuis un changement sur la taille des poissons (préciser si a augmenté ou diminué) ? Oui Non

J6. Pour quelle raison ?

J7. Que ce que vous validez ?

Raisons	Espèce	Taille	Quantité
Surpêche			
Aménagement			
Régression des herbiers			
Qualité de l'eau			
Changement climatique			

Module H : Les menaces (pressions anthropiques) et la Prise accidentelle de Posidonie au cours de sorties

H1. Selon vous depuis les aménagements, y a-t-il eu un changement du profil de la plage ?

Oui Non

Erosion accumulation

H1.1 Dus à la régression des herbiers ? Oui

Non

H1.2. Sinon quoi

H2. Pensez-vous qu'il y a un lien entre la dégradation des herbiers et l'érosion des plages ?

H3.1 D'après vous a-t- banquette de posidonie un rôle ? Oui Non

H3.2 Si, oui lequel ?

H4. Est-ce que les banquette de posidonie sur les plages l'été vous gênes ? Oui Non

H4.1 Si, oui pourquoi ?

H5. Pensez-vous que l'ancre des bateaux a un effet sur l'état des herbiers de posidonie ?

Oui Non

H6. Avez-vous déjà remonté de la posidonie par hasard au cours des sorties en mer ?

Oui Non

H7. Quel aspect ça avait ? Feuille Tige Matte Tout

H8. Avez-vous déjà vu des bateaux mouillés sur des herbiers ou et remontés dans leur ancre de la posidonie ?

Oui Non

Module I : Les recommandations

I1. Avez-vous des propositions pour améliorer l'état des herbiers de posidonie ?

-
-
-
-

I2. Auriez-vous des idées pour améliorer le littoral ? Clarté eau ? Stock poissons ? Érosion des plages, Submersion c

RESUME

Les activités humaines sont la principale cause des changements globaux avec des conséquences néfastes sur l'ensemble de la biodiversité, aussi bien terrestre que marine. Dans ce contexte, de nombreux pays dont la France souhaite endiguer ce phénomène à travers l'amélioration des réseaux de surveillance et de gestion des écosystèmes à l'aide de nouvelles méthodes et approches qui visent, notamment l'atteinte d'un bon état écologique de leurs masses d'eaux. C'est l'objectif principal que s'est fixé ce projet de thèse, en se concentrant sur un écosystème sentinelle de Méditerranée, les herbiers de *Posidonia oceanica*. *P. oceanica* est une plante sous-marine endémique de méditerranée, indicatrice de la qualité de son environnement. En croisant sa distribution spatiale avec des données biologiques et de pressions anthropiques, il est possible de proposer des nouveaux indicateurs faciles à calculer à l'échelle de tout le littoral français (1800 km).

Nous avons par une approche multidisciplinaire, mêlant cartographie participative, analyse d'images anciennes et données écologiques actuelles, pu localiser d'anciens herbiers aujourd'hui disparus et quantifier l'importance du déclin (70 % en 66 années par exemple à Agde et Rochelongue). Nos résultats montrent aussi que les indices de composition et de configuration paysagère reflètent bien l'état de conservation d'un herbier de *P. oceanica*. En utilisant ces indices paysagers, nous avons mis en place une nouvelle approche pour définir des zones de conservation clés pour la gestion de *P. oceanica* sur la base de l'influence de variables environnementales et d'activités humaines. Enfin nous avons aussi montré qu'en dégradant les herbiers de *P. oceanica*, les activités humaines favorisent l'installation d'algues exotiques envahissantes, mais peuvent aussi constituer un frein à ces mêmes invasions en modifiant les conditions locales environnementales et en les rendant défavorables aux espèces invasives. Ces résultats laissent présager de multiples applications pour améliorer la gestion et la surveillance du milieu marin en Méditerranée française.

Mots clés : *Posidonie*, bon état, DCSMM, DCE, indicateurs biologiques, indices spatiaux

ABSTRACT

Human activities are the main cause of global changes with adverse impacts on all biodiversity, both terrestrial and marine. In this context, many countries, including France, wish to stop this problem by improving networks for monitoring and managing ecosystems using new methods and approaches that aim, in particular, to achieve good ecological status of their water masses. This is the main objective of this thesis project, focusing on a Mediterranean sentinel ecosystem, the *Posidonia oceanica* seagrass. *P. oceanica* is an underwater plant endemic to the Mediterranean, and an indicator of the quality of its environment. By linking its spatial distribution with biological data and anthropogenic pressures, it is possible to develop new indicators that are easy to measure at the scale of the entire French coastline (1800 km).

Through a multidisciplinary approach, combining participatory mapping, analysis of old images and current ecological data, we have been able to identify the location of former *P. oceanica* seagrass that have now disappeared and quantify the extent of the decline (70% in 66 years for example in Agde and Rochelongue). Our results also show that the indices of landscape composition and configuration reflect well the state of conservation of a *P. oceanica* seagrass. Using these landscape indices, we have developed a new approach to define key conservation areas for the management of *P. oceanica* based on the influence of environmental variables and human activities. Finally, we have also shown that by degrading the *P. oceanica* seagrass, human activities favour the installation of invasive exotic algae, but can also act as a barrier to invasions by modifying local environmental conditions and making them unfavourable to invasive species. These results suggest multiple applications to improve the management and monitoring of the marine environment in the French Mediterranean.

Keys Word: *Posidonia*, good condition, DCSMM, DCE, biological Indicators, spatial indices