



Université d'Aix-Marseille III
Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme

Diplôme d'Études Approfondies
« Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé »
Option « Milieux Continentaux »

Analyse du rôle des vertébrés
dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus spp.*
(Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen



Présenté par
Karen Bourgeois
(Responsables du stage : Eric VIDAL et Frédéric MEDAIL)

soutenu en juillet 2002

REMERCIEMENTS

Ce travail de recherche a été réalisé au sein de l'équipe « Ecologie du Paysage et Biologie de la Conservation » de l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (UMR CNRS 6116) que je remercie pour son accueil et sa contribution au bon déroulement de cette étude.

Celle-ci fait partie d'un programme de recherche initié dans le cadre de l'appel à proposition INVABIO du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement (subvention n° 01113) et du programme Européen EPIDEMIE (Exotic Plant Invasions : Deleterious Effects on Mediterranean Island Ecosystems, Direction : NERC (UK), Phil HULME). Le programme INVABIO intitulé « Facteurs écologiques, évolutifs et sociologiques impliqués dans l'invasion du littoral méditerranéen par *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) ; éléments pratiques pour leur limitation » est co-financé par le Parc National de Port-Cros dont je remercie le personnel (Port-Cros et Porquerolles) pour son aide logistique sur le terrain.

J'adresse ma gratitude à mes maîtres de stage, Frédéric Médail et plus particulièrement Eric Vidal pour leur soutien, leurs conseils avisés ainsi que leur disponibilité .

Le travail de terrain a été réalisé avec l'aide de Carey Suehs et de Sébastien Pacchiardi. Le travail de laboratoire a bénéficié de la participation de Laurianne Garraud, Sébastien Pacchiardi, Katia Diadema, Yannick Tranchant et Carey Suehs. Merci à tous pour cette aide pratique mais aussi pour votre bonne humeur et votre soutien moral. Je remercie également Carey Suehs et Frank Torres (écologue statisticien, IMEP) pour leurs conseils sur les analyses statistiques ainsi que Gilles Cheylan et Cécile Derré pour les informations qu'ils m'ont fournies concernant leurs travaux sur l'écologie et le comportement des rats noirs (*Rattus rattus*).

Enfin, je tiens à exprimer ma reconnaissance à toutes les personnes qui ont répondu à mes questions et qui ont contribué à l'ambiance particulièrement chaleureuse dans laquelle s'est déroulé ce travail : Laurence Affre, Thierry Dutoit, Thierry Tatoni, Jérôme Orgeas, Philip Roche, Céline Duhem, Laurence Kiss et Sylvain Fadda.

SOMMAIRE

<u>1. INTRODUCTION ET OBJECTIFS DE L'ETUDE</u>	3
<u>2. MATERIEL ET METHODES</u>	6
<u>2.1. Sites d'étude</u>	6
<u>2.2. Caractérisation morphométrique et biochimique des fruits</u>	8
<u>2.3. Suivi de la consommation des fruits</u>	9
<u>2.4. Dispersion des graines par les vertébrés</u>	10
<u>2.5. Effet de l'ingestion par les vertébrés</u>	10
2.5.1. <i>Graines témoins</i>	11
2.5.2. <i>Graines ingérées par les vertébrés</i>	11
2.5.3. <i>Sélection de la taille des graines</i>	11
2.5.4. <i>Tests de germination</i>	12
<u>2.6. Méthodes statistiques</u>	13
<u>3. RESULTATS</u>	15
<u>3.1. Caractérisation des fruits</u>	15
<u>3.2. Suivi de la consommation des fruits</u>	18
<u>3.3. Dispersion des graines par les vertébrés</u>	21
<u>3.4. Effets de l'ingestion par les vertébrés</u>	22
3.4.1. <i>Sélection de la taille des graines</i>	22
3.4.2. <i>Tests de germination</i>	23
<u>4. DISCUSSION</u>	26
<u>6. REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES</u>	32
<u>7. ANNEXES</u>	36

1. INTRODUCTION ET OBJECTIFS DE L'ETUDE

Avec la multiplication des échanges commerciaux mondiaux, on assiste depuis quelques décennies à une accélération des introductions d'espèces non indigènes, qu'elles soient volontaires ou non. Ces introductions, bien que pouvant présenter un intérêt économique considérable pour l'homme, peuvent avoir de graves conséquences écologiques sur les milieux naturels (Ewel *et al.*, 1999 ; Mack, 2001 ; Mack et Lonsdale, 2001). Pour les végétaux, on estime que 10 % des espèces survivant à leur arrivée dans une nouvelle station sont naturalisées et s'installent donc durablement, et que 10 % des espèces naturalisées deviennent envahissantes et engendrent alors des invasions biologiques (Williamson, 1996). Or, les invasions biologiques représentent la seconde menace majeure pour la diversité biologique au niveau mondial après la destruction des habitats (Williamson, 1999).

L'impact écologique des invasions biologiques s'explique par les multiples conséquences que peuvent avoir les espèces envahissantes sur les écosystèmes, les communautés et les populations. En effet, elles peuvent altérer les processus écologiques tels que la production primaire, la décomposition du sol, l'hydrologie, la géomorphologie, les cycles biochimiques ainsi que les régimes de perturbation (D'Antonio et Dudley, 1995 ; Vitousek *et al.*, 1996 ; Mack et D'Antonio, 1998). La structure et la composition des communautés peuvent également être affectées par la modification des habitats, les pressions de propagules, de prédation et de compétition occasionnées par l'invasion d'espèces exotiques (D'Antonio et Dudley, 1995 ; Levine et D'Antonio, 1999 ; Mack *et al.*, 2000).

Sur l'ensemble de la planète, les systèmes insulaires sont le siège de plus de cas d'invasions que les systèmes continentaux (D'Antonio et Dudley, 1995 ; Simberloff, 1997 ; Lonsdale, 1999). La sensibilité accrue des écosystèmes insulaires aux invasions biologiques a initialement été expliquée par une richesse spécifique moindre comparée aux milieux continentaux (Simberloff, 1997). Cependant, Lonsdale (1999) a montré un lien entre l'augmentation de la richesse spécifique indigène et celle de la richesse en espèces exotiques. Stohlgren *et al.* (1999) impliquent plutôt le rôle du manque de stabilité d'un écosystème dans sa vulnérabilité à l'invasion. L'« invasibilité » semble être favorisée par plusieurs facteurs caractéristiques du « syndrome d'insularité » et notamment de la « dysharmonie taxonomique », à savoir : (i) une compétitivité réduite des espèces du fait de l'isolement et du fort taux d'endémisme, (ii) des chaînes trophiques simplifiées avec la raréfaction des prédateurs, des parasites et des herbivores, (iii) la rareté ou l'absence d'espèces redondantes,

(iv) l'existence de niches écologiques vacantes et (v) des pressions de propagules souvent différentes (Bowen et Van Vuren, 1997 ; Levine et D'Antonio, 1999 ; Lonsdale, 1999).

Dans le cas des végétaux, le succès des invasions peut également être fortement favorisé par l'établissement de relations mutualistes entre l'espèce introduite et un autre organisme déjà établi qu'il soit indigène ou lui-même introduit (Richardson *et al.*, 2000). En effet, l'établissement de relations symbiotiques entre les racines de certaines plantes et certains microorganismes (champignons mycorrhizaux et bactéries fixatrices d'azote), d'une relation mutualiste entre la plante et un agent pollinisateur et/ou entre la plante et un agent de dispersion peut être essentiel dans le succès d'invasion des végétaux. La propagation, et donc les capacités d'invasion des plantes, peuvent en particulier dépendre de la présence d'animaux capables de disperser efficacement leurs graines. C'est souvent le cas des espèces à fruits charnus qui convergent vers des syndromes de dispersion généralisée par les vertébrés (Corlett, 1998).

En région méditerranéenne, de nombreuses introductions et invasions de végétaux exotiques ont lieu depuis plusieurs siècles (Di Castri *et al.*, 1990). Les îles et le littoral méditerranéens sont en particulier envahis par plusieurs espèces du genre *Carpobrotus* (Aizoaceae) originaires d'Afrique du Sud (Wisura et Glen, 1993). Ces plantes crassulescentes présentent un fort pouvoir d'invasion comme le montre leur extension rapide et généralisée non seulement dans le bassin méditerranéen mais également dans d'autres régions méditerranéennes du monde (Californie en particulier). Deux taxons appartenant à ce genre envahissent actuellement les milieux littoraux provençaux : *Carpobrotus edulis* (Linnaeus) et *Carpobrotus affine acinaciformis* dont l'origine et le statut ne sont pas encore élucidés en raison de phénomènes d'hybridation et d'introgession (Suehs *et al.*, 2001) (Fig. 1). Ces deux taxons ont été introduits en Provence au début du XIX^{ème} siècle comme plantes ornementales et fixatrices des dunes et talus (Gouffé de la Cour, 1813) et y sont bien implantés depuis le début du XX^{ème} siècle (Albert et Jahandiez, 1908). Leur prolifération menace gravement la flore et la végétation littorale et est très problématique notamment en ce qui concerne les végétaux et les communautés à haute valeur patrimoniale (Médail, 1999). En effet, ces taxons présentent une grande plasticité écologique leur permettant d'envahir divers habitats du littoral tels que les dunes vives et arrières dunes (substrats sablonneux), les falaises, les pentes rocailleuses, les rochers ainsi que les matorrals et les formations plus rudérales, aussi bien sur substrats calcaires que siliceux. Ils y forment localement d'épaisses mattes ne permettant plus le développement des autres espèces et recouvrant la végétation déjà présente qui tend à disparaître suite au manque de luminosité et de ressources trophiques

absorbées par les *Carpobrotus* (Médail, 1998 ; Médail, 1999). Les fruits des *Carpobrotus* sont des fruits composés charnus et indéhiscents du même type que les figues. Ils renferment de nombreux petits fruits secs indéhiscents (akènes) entourés par un mucilage collant. Afin de faciliter la compréhension et d'adopter la même désignation que celle utilisée dans la littérature (D'Antonio, 1993), les fruits composés seront désignés par le terme « fruits » et les akènes par le terme « graines ». Les graines germent peu dans les fruits dont le temps de décomposition peut dépasser trois ans (D'Antonio, 1990). Ainsi, la dispersion des graines passe quasi nécessairement par l'ingestion des fruits par les vertébrés et notamment les mammifères (D'Antonio, 1990 ; Vilà et D'Antonio, 1998). La fructification a lieu vers le mois de juin et l'optimum de disponibilité des fruits pour les vertébrés se situe durant la saison sèche estivale (climat méditerranéen), période à laquelle peu de ressources trophiques sont disponibles sur le littoral. Ainsi, les vertébrés peuvent trouver dans ces fruits une source d'eau, de sucre et de protéines importante (Vilà et D'Antonio, 1998).

Le présent travail fait partie d'un programme de recherche initié dans le cadre de l'appel à proposition INVABIO du Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement et visant à étudier et comparer, en situations insulaire et continentale, les facteurs biologiques et écologiques responsables de l'invasion des *Carpobrotus* sur le littoral provençal.

La présente étude a consisté à analyser le rôle des différentes espèces de vertébrés dans la dissémination et la germination des deux taxons en question et ceci, à la fois en situation insulaire et continentale. L'idée générale est de comprendre, d'une part, si les vertébrés représentent un facteur majeur de la dynamique d'invasion, si leur rôle est identique pour les deux taxons d'autre part, et enfin, en quoi les patrons de dispersion peuvent être similaires ou différents en situation insulaire et en situation continentale. Pour cela, différents protocoles expérimentaux ont été mis en place visant plus précisément à (i) connaître les caractéristiques morphométriques (taille des fruits, nombre et taille des graines, proportion de graines par rapport au fruit) et biochimiques (contenu en eau, en protides, lipides et glucides) des fruits des deux taxons considérés pouvant intervenir dans leur choix par les vertébrés (Herrera, 1987 ; Debussche et Isenmann, 1989 ; Vilà et D'Antonio, 1998) ; (ii) identifier les espèces de vertébrés responsables de la dispersion des graines par la recherche de graines ayant conservé des capacités germinatives dans les fèces de différentes espèces de vertébrés (D'Antonio, 1990 ; Vilà et D'Antonio, 1998) ; (iii) comparer les rythmes et taux de consommation des fruits sur des placettes dans les six mois qui suivent la fructification (D'Antonio, 1990 ; Vilà et D'Antonio, 1998) ; (iv) étudier les patrons de dispersion des graines (nombre de graines

dans les fèces, distances de dispersion) pour les différents agents de dispersion identifiés (D'Antonio, 1990 ; Malo et Suárez, 1995 ; Nogales *et al.*, 1995 ; Vilà et D'Antonio, 1998) ; (v) analyser les effets de l'ingestion des graines sur leur sélection et leur germination (Nogales *et al.*, 1995 ; Traveset, 1998 ; Castilla, 2000 ; Valido et Nogales, 1994 ; Vilà et D'Antonio, 1998) en comparant les graines ingérées et non ingérées.

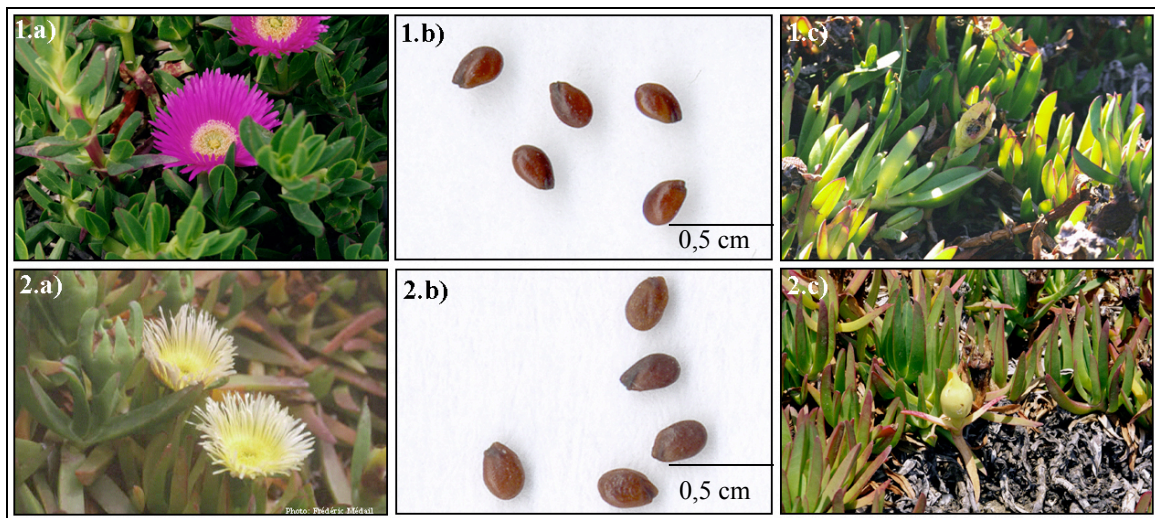


Fig. 1 : 1. *Carpobrotus affine acinaciformis* au sud-ouest de l'île de Bagaud : a) fleurs, b) graines extraites de fruits, c) fruit mature partiellement consommé et fruits secs. 2. *Carpobrotus edulis* de la côte orientale de l'île de Bagaud : a) fleurs (photo prise par F. Médail), b) graines extraites de fruits, c) fruit entier mature et fruits secs.

2. MATERIELS ET METHODES

2.1. Sites d'étude

Quatre sites du littoral de Provence siliceuse ont été considérés dans cette étude (Fig. 2) : deux sites insulaires (îles de Bagaud et de Porquerolles dans l'archipel des îles d'Hyères) et deux sites continentaux (partie est du cap de Brégançon et alentours du cap Taillat). L'île de Bagaud, dont la surface est de 45 ha, se trouve à 7500 m du continent et à 450 m à l'ouest de l'île de Port-Cros. L'île de Porquerolles, située à 2300 m du continent, a une superficie de 1254 ha.

Les quatre sites présentent une végétation caractéristique du littoral provençal siliceux avec des formations forestières thermophiles à *Quercus ilex* (Linnaeus), *Pinus halepensis* (Mill.) et *P. pinea* (Linnaeus) (cap Taillat) pour les zones les plus à l'intérieur des terres, des matorrals bas à *Pistacia lentiscus* (Linnaeus), *Phillyrea angustifolia* (Linnaeus), *Myrtus communis* (Linnaeus) et *Erica arborea* (Kreta), des pelouses aérohalines à *Dactylis glomerata* (Linnaeus) subsp. *hackelii*, dans les zones encore soumises aux embruns, et une ceinture littorale rocheuse riche en espèces halophiles ou halorésistantes. Les îles de Bagaud et de Porquerolles présentent des espèces végétales remarquables (Médail, 1998) et plusieurs de leurs communautés végétales sont menacées par la présence des *Carpobrotus* (Médail, 1999). L'île de Bagaud est envahie par les deux taxons en plusieurs endroits mais ils se sont particulièrement bien développés au niveau de deux grandes taches. L'une est constituée principalement de *C. aff. acinaciformis*, mesure environ 1500 m² et se situe au sud-ouest de l'île, au sud de la Batterie du Sud (tache 1). A ce niveau, ce taxon a colonisé le matorral bas littoral et les pelouses aérohalines. L'autre tache est constituée de *C. edulis*, mesure environ 2050 m² et se situe au centre-est de l'île, au nord du débarcadère (tache 2). *C. edulis* s'y est développé sur la ceinture littorale plutôt rocheuse. Ces deux taches ont été utilisées pour le suivi dans le temps de la consommation des fruits. L'île de Porquerolles présente deux zones où les *Carpobrotus* sont particulièrement abondants : l'une située au cap du Langoustier sur substrats rocheux et sableux (*C. edulis* et *C. aff. acinaciformis*) et l'autre au niveau du cap des Mèdes sur substrat rocheux (*C. edulis*). Les deux taxons sont présents sur le littoral continental aux alentours de Brégançon à la fois sur substrats rocheux et sableux avec une dominance de *C. edulis* en particulier dans les habitats rocheux. Les taches de *C. aff. acinaciformis* considérées pour le suivi de la consommation des fruits se trouvent au niveau de la plage située juste au nord de la pointe de la Galère, sur un substrat sableux (petite dune séparant la plage et le matorral). Celles de *C. edulis* se situent au niveau de la pointe de la Tripe sur substrat rocheux. Enfin, *C. edulis* est présent le long de la côte entre les caps Lardier et Taillat et à l'est du cap Taillat sur les deux types de substrats.

On trouve dans les zones littorales continentales un certain nombre de vertébrés omnivores ou phytophages, impliqués dans la dispersion de certaines espèces végétales, et notamment des renards (*Vulpes vulpes* (Linnaeus)), des sangliers (*Sus scrofa* (Linnaeus)), des lapins de garenne (*Oryctolagus cuniculus* (Linnaeus)) et des mustélidés (genres *Martes*, *Mustela* et *Meles*). Les îles présentent un nombre réduit de vertébrés puisqu'on ne rencontre principalement que deux espèces : le lapin de garenne et le rat noir (*Rattus rattus* (Linnaeus)).

Ce dernier est le seul mammifère présent sur l'île de Bagaud et ceci en très fortes densités (Granjon et Cheylan, 1993).

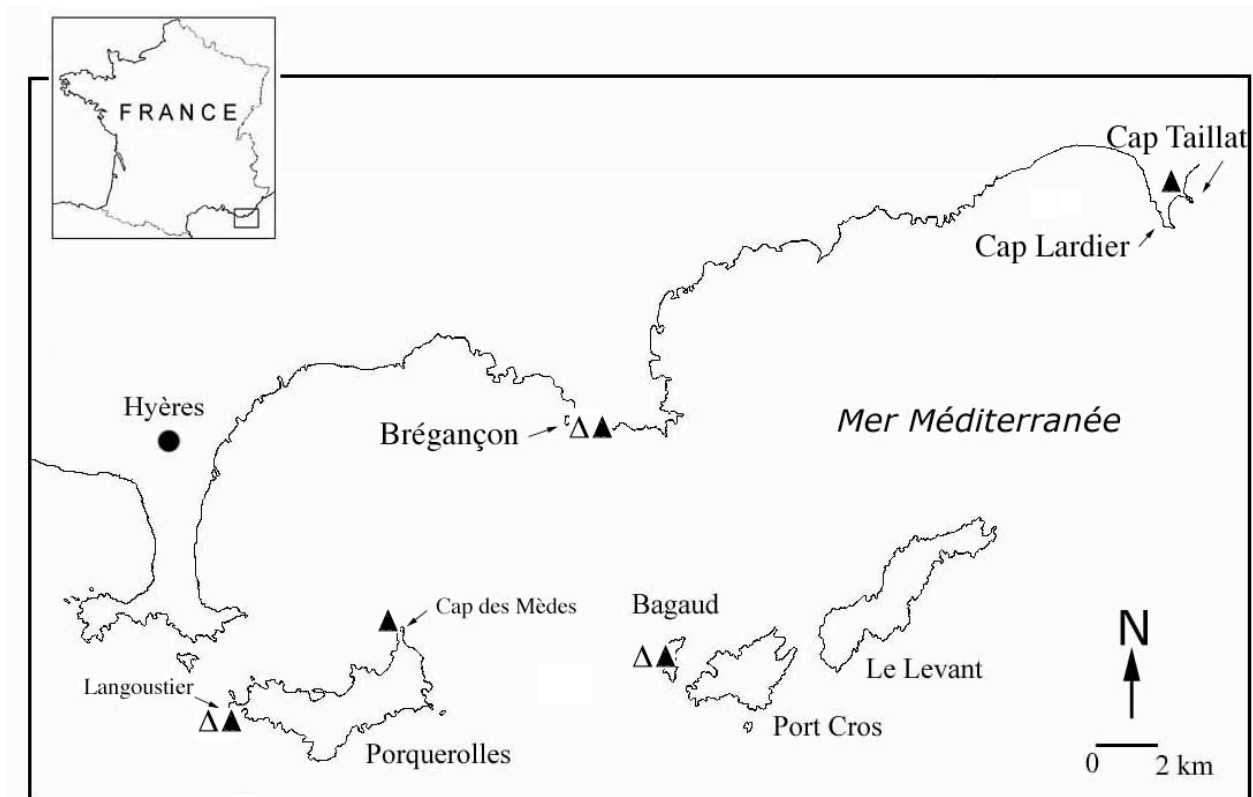


Fig. 2 : Carte localisant les sites d'études et les taxons présents.

▲ : *Carpobrotus edulis* ; Δ : *Carpobrotus affine acinaciformis*.

2.2. Caractérisation morphométrique et biochimique des fruits

Sur chacun des sites d'étude, une trentaine de fruits matures des deux taxons considérés a été récoltée en juillet 2001. Les fruits ont été prélevés de façon espacée afin de limiter la probabilité qu'ils appartiennent à un même clone et qu'ils soient, autant que possible, représentatifs de la population. Après avoir été pesés individuellement, les fruits frais ont été mis à sécher pendant plusieurs jours à température ambiante dans un endroit aéré puis à l'étuve entre 35 et 40 °C jusqu'à ce que leur masse se stabilise. La teneur en eau des fruits a été calculée à partir de la différence entre la masse fraîche et la masse sèche. Les fruits secs ont été réhydratés pour faciliter l'extraction des graines effectuée manuellement et à l'aide d'un tamis (maillage 0,500 mm). Après séchage à l'air ambiant, un lot de cent graines par fruit a été pesé afin de déterminer la masse moyenne d'une graine (balance Denver

Instrument® M-220D, $e_x = 0,1$ mg). Le nombre moyen de graines par fruit a ensuite été calculé en appliquant la formule suivante :

$$N = M/(\mu/100)$$

N : nombre de graines dans un fruit
M : masse totale des graines dans un fruit
 μ : masse de 100 graines

Ainsi, chacun des 269 fruits échantillonnés a pu être caractérisé par les variables suivantes : masses fraîche et sèche, teneur en eau, proportion massique des graines (rapport de la masse totale des graines sur la masse du fruit sec), masse des graines et nombre de graines (Debussche et Isenman, 1989 ; Vilà et D'Antonio, 1998).

Pour chaque taxon, quinze autres fruits ont été récoltés sur l'île de Bagaud et sur le site de Brégançon afin de déterminer leur valeur énergétique, contenu en cendres totales, en protides (contenu en azote total x 6,25), en lipides totaux et en glucides totaux par différence (glucides et fibres) (Herrera, 1987). Ces analyses biochimiques ont été effectuées sur 20 lots de trois fruits (cinq lots par taxon et par site) par un laboratoire spécialisé (Centre Technique de la Conservation des Produits Agricoles d'Avignon).

2.3. Suivi de la consommation des fruits

Afin d'étudier la consommation des fruits dans le temps, des placettes de suivi ont été mises en place de façon à ce que chaque taxon et chaque site considéré (île de Bagaud et site de Brégançon) soit représenté par un minimum de 200 fruits. Dans le cas de l'île de Bagaud, les taches étant de grande taille, deux situations ont été distinguées pour chaque taxon : une situation périphérique et une situation centrale.

Dans chaque cas, deux ou trois petites placettes ont été mises en place plutôt qu'une seule plus grande afin de réduire les biais et d'augmenter la représentativité. Ainsi, huit placettes contenant au moins 100 fruits ont été délimitées sur Bagaud : quatre sur la tache de *Carpobrotus affine acinaciformis* (deux en situation périphérique et deux en situation centrale) et quatre sur la tache de *Carpobrotus edulis* (deux en situation périphérique et deux en situation centrale). Trois placettes d'environ 70 fruits ont été mises en place pour chaque taxon sur le site de Brégançon.

Les placettes ont été suivies tous les quatorze jours du 04/07/01 au 27/09/01 puis tous les mois jusqu'au 27/12/01. A chaque passage sur les placettes de suivi, les fruits ont été dénombrés en distinguant deux catégories : fruit non consommé et fruit consommé (fruit partiellement consommé ou fruit disparu) (D'Antonio, 1990 ; Vilà et D'Antonio, 1998).

2.4. Dispersion des graines par les vertébrés

L'étude du rôle des vertébrés dans la dissémination des graines des *Carpobrotus* a été réalisée par l'analyse du contenu en graines des fèces. La prospection et la récolte des fèces sur le terrain ont été effectuées en même temps que le suivi de la consommation des fruits pour l'île de Bagaud et le site de Brégançon et une fois par mois sur l'île de Porquerolles et au cap Taillat. Les fèces ont été recherchées et récoltées à différentes distances par rapport aux taches de *Carpobrotus* afin de connaître les distances maximales de dispersion des *Carpobrotus* par les vertébrés (D'Antonio, 1990 ; Malo et Suárez, 1995 ; Nogales *et al.*, 1995 ; Vilà et D'Antonio, 1998).

Les fèces récoltées ont été mises à sécher à l'étuve à une température comprise entre 35 et 40 °C jusqu'à ce que leur masse se stabilise ceci afin d'éviter la moisissure ultérieure des échantillons pendant leur stockage. Les graines ont ensuite été extraites en émiettant les fèces ramollies par humidification au-dessus d'un tamis (maillage 0,500 mm), puis elles ont été dénombrées.

Etant donnée l'abondance des échantillons disponibles, une attention particulière a été accordée aux patrons de dispersion par le rat noir sur l'île de Bagaud et par le lapin de garenne au cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles. Le nombre de graines intactes par gramme de fèces a été déterminé pour au moins 30 fèces récoltées à différentes distances des taches de *Carpobrotus* (0-2 m, 5-10 m, 20-30 m, 40-50 m, 60-70 m, 80-90 m et plus de 90 m) afin d'avoir une représentation de la quantité de graines disséminées en fonction de la distance par rapport à la tache de *Carpobrotus*.

2.5. Effets de l'ingestion par les vertébrés

Afin d'étudier l'effet de l'ingestion par les vertébrés sur la germination et la sélection de la taille des graines de *Carpobrotus*, une comparaison a été réalisée entre des graines

« témoins » non ingérées et des graines ingérées par les différentes espèces de vertébrés.

2.5.1. Graines témoins

Ces graines ont été extraites de fruits mûrs. Cinquante graines ont été prélevées de façon aléatoire sur 30 fruits de chaque site et de chaque taxon soit huit situations. Chacun des 240 lots de 50 graines a ensuite été mis à germer.

2.5.2. Graines ingérées par les vertébrés

Dans le but de déterminer l'effet de l'ingestion sur chacun des taxons de façon distincte, des vertébrés en captivité ont été nourris avec des fruits d'un seul taxon. En effet, l'identification du taxon auquel appartiennent les graines retrouvées dans des fèces étant rarement possible, le fait de savoir quel taxon l'animal a ingéré a permis une différenciation plus précise des deux taxons. Pour cela, des rats noirs ont été capturés sur l'île de Bagaud à l'aide de pièges-trappes (modèle « ratière » manufrance) appâtés avec un quartier d'orange. Deux rats ont été gardés en captivité, l'un étant nourri avec des fruits de *Carpobrotus edulis* et l'autre avec des fruits de *Carpobrotus affine acinaciformis*. Un lapin de garenne et deux souris (*Mus musculus* (Linnaeus)) issus d'élevage ont été nourris successivement avec les fruits de chacun des taxons. Les deux périodes de nourrissage avec *Carpobrotus* ont été séparées par une semaine de nourriture habituelle pour éviter un trop grand stress alimentaire et un mélange des graines des deux taxons. Les périodes de nourrissage avec *Carpobrotus* ont duré trois jours. Durant ces périodes, seuls des fruits de *Carpobrotus* ont été fournis en abondance aux animaux. Les fruits utilisés ont été récoltés sur l'île de Bagaud.

Lorsqu'un seul taxon était présent au niveau d'un site (cas du cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles et du cap Taillat avec *C. edulis*) ou lorsque les deux taxons étaient suffisamment éloignés pour que les vertébrés ne puissent se nourrir que d'un taxon (cas de la tache 2 de l'île de Bagaud avec *C. edulis*), les graines extraites des fèces récoltées sur le terrain ont également servi pour les tests de germination. La capacité germinative a aussi été testée sur les graines extraites des fèces des autres espèces de vertébrés. La méthode d'extraction des graines est la même que celle décrite dans le paragraphe 1.4.

2.5.3 Sélection de la taille des graines

La masse moyenne des graines déterminée lors de la caractérisation des fruits a été comparée à la masse moyenne des graines extraites des fèces dans le but de mettre en évidence une sélection de la taille des graines par certains vertébrés. La masse moyenne des graines

ingérées par les différentes espèces de vertébrés a été calculée par la pesée d'un minimum de quinze lots de quinze graines.

2.5.4 Tests de germination

Afin de tester l'influence de l'ingestion par les vertébrés sur les capacités germinatives des graines des *Carpobrotus*, les taux de germination de graines ingérées et non ingérées ont été comparés (Valido et Nogales, 1994 ; Nogales *et al.*, 1995 ; Traveset, 1998 ; Vilà et D'Antonio, 1998 ; Castilla, 2000). Les graines ont été mises à germer dans des boîtes de pétri de 9 cm de diamètre sur environ 20 g de sable de Fontainebleau imbibé d'un antifongique (benlate à 1 g/l). Elles ont été arrosées tous les deux ou trois jours avec de l'eau distillée déminéralisée et tous les quinze jours avec du benlate. Les boîtes de pétri ont été placées dans une pièce à une température comprise entre 18 et 22 °C.

Comme indiqué dans le paragraphe 2.5.1., 240 lots de 50 graines « témoins » ont été mis à germer. Pour les fèces des vertébrés en captivité, le nombre de graines mises à germer a été fonction de ce qui était disponible après regroupement des graines extraites c'est-à-dire 30 lots de 30 graines ou 15 lots de 15 graines lorsque cela était possible. Ainsi, 121 boîtes de pétri ont été utilisées (2 x 30 boîtes pour les rats noirs, 30 et 15 pour le lapin de garenne et 15 et 1 pour les souris). Pour les fèces prélevées sur le terrain, 30 lots de 30 graines ont été mises à germer lorsqu'il y avait plus de 30 graines dans les fèces. Sinon, 15 lots de 15 graines ont été mises à germer ou ce qui était possible. De cette façon, 64 boîtes de pétri ont été utilisées (30 pour les rats noirs du cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles, 15 pour les lapins de garenne du cap des Mèdes et les rats noirs de l'île de Bagaud et 4 pour des ânes du continent). Les graines ayant germé (cotylédons entièrement sortis des graines) ont été dénombrées et retirées des boîtes de pétri une fois par semaine pendant au moins huit semaines. Les boîtes de pétri ont été déplacées de façon aléatoire à chaque passage afin d'éviter toute influence de leur disposition sur la germination.

Afin de favoriser la compréhension des méthodes mises en œuvre et du plan d'échantillonnage, la figure 2 représente une synthèse des sites et des protocoles utilisés.

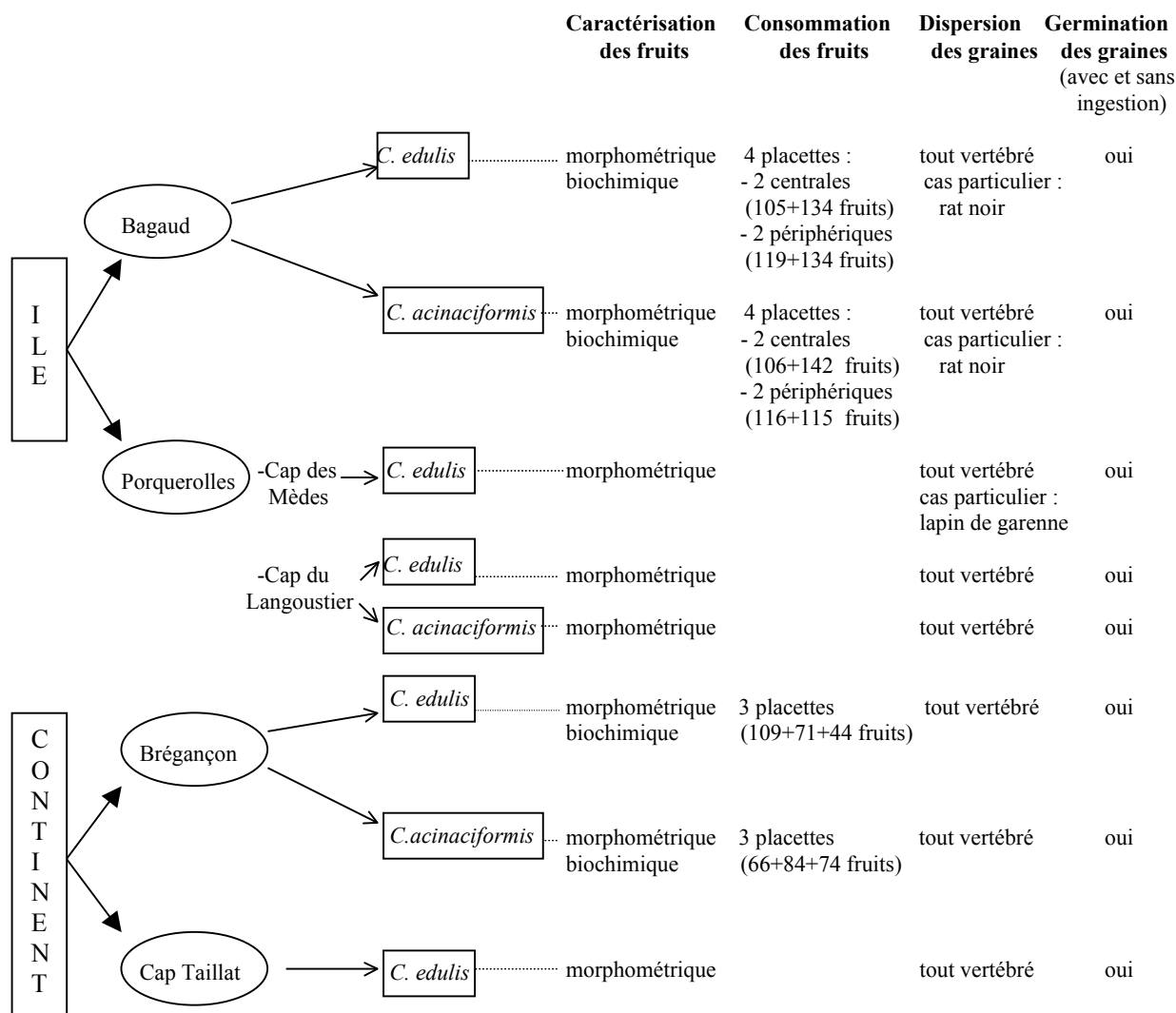


Fig. 3 : Synthèse des protocoles mis en place pour les différents sites.

2.6. Méthodes statistiques

Les données relatives aux variables morphométriques (masses fraîche et sèche des fruits, proportion massique des graines, masse d'eau, masse des graines et nombre de graines) et à la teneur en eau des fruits ont été analysées à l'aide d'une analyse de variance multivariée (MANOVA) après transformation des données. En effet, les variables ne remplissant pas les conditions d'utilisation des analyses de variance (normalité et homogénéité des variances) ont dû être transformées afin de minimiser l'hétéroscédasticité (racine cubique pour les masses fraîche et sèche des fruits, la masse d'eau, la masse des graines et la teneur en eau ; logarithme pour la proportion massique des graines et le nombre de graines) (Sokal et Rohlf, 1995). Ce type d'analyse permet de détecter des différences significatives entre les moyennes

de variables de plusieurs échantillons et de tester l'effet de plusieurs facteurs (situation géographique, taxon et interaction des deux dans cette étude) sur les variables en comparant les variances. L'hypothèse nulle associée à ce test est l'égalité des moyennes des différents échantillons. Des comparaisons planifiées (ou *a priori*) ont été effectuées afin de tester plus précisément les différences de moyennes des variables entre les situations insulaire et continentale et entre les taxons pour chaque situation. Une MANOVA a également été réalisée sur les pourcentages de germination à 56 jours (fréquences cumulées) des graines extraites des fruits. Lorsqu'un effet des facteurs a été détecté, des comparaisons multiples entre les moyennes des échantillons deux à deux ont pu être réalisées à l'aide d'un test de Scheffé afin de préciser quelles sont les variables pour lesquelles les moyennes sont significativement différentes et entre quels échantillons (comparaisons non planifiées ou *a posteriori*).

Les données relatives à la sélection de la taille des graines par l'ingestion par les vertébrés ainsi que les pourcentages de germination à 56 jours (fréquences cumulées) des graines extraites des fruits et des fèces ont été analysées à l'aide d'analyses de variance univariées (ANOVA). Dans le cas des ANOVA il n'y a qu'un facteur explicatif à tester (ici, graines témoin *versus* graines ayant été ingérées) sur une variable contrairement aux MANOVA.

Les vitesses de germination (nombre de graines germant en x jours) ont été analysées à l'aide d'analyses de variance avec mesures répétées univariée et multivariée (ANOVAR et MANOVAR). Cette méthode statistique permet d'analyser des données relatives à des performances au cours du temps (Stevens, 1992).

Les données de l'analyse biochimique des fruits (valeur énergétique, teneurs en cendres totales, en protides, en lipides totaux et en glucides totaux) ne remplissant pas les conditions d'utilisation des analyses de variance et ce même après transformation ont été analysées à l'aide du test non paramétrique de Kruskal-Wallis. Ce test est une méthode de comparaison des médianes. L'hypothèse nulle associée est l'égalité des médianes entre les différents échantillons. Ce test a également été utilisé pour l'analyse des données relatives à la consommation des fruits (pourcentages finaux de fruits consommés). Les temps au bout desquels 50 % des fruits ont été consommés ont également été comparés entre les différents échantillons à l'aide de ce test en pondérant les classes de temps par le nombre de fruits consommés dans l'intervalle de temps correspondant.

L'effet de la distance sur la fréquence des fèces contenant des graines de *Carpobrotus* a été testé à l'aide du test du khi 2. Ce test consiste à mesurer l'écart qui existe entre des effectifs observés et des effectifs attendus (ou théoriques) et à tester si cet écart est significatif et

montre un effet de la distance ou s'il n'est pas significatif et est imputable aux fluctuations d'échantillonnage.

Le test de Bonferroni a été appliqué afin d'ajuster les seuils de signification (p) pour les comparaisons multiples (Sokal et Rohlf, 1995). Tous les tests ont été réalisés sous le logiciel Statistica 6.0 (StatSoft France, 1997).

3. RESULTATS

3.1. Caractérisation des fruits

La MANOVA réalisée sur les variables de la caractérisation des fruits (masses fraîche et sèche, teneur en eau, proportion massique des graines, masse des graines et nombre de graines) a permis de mettre en évidence des différences entre les deux taxons de *Carpobrotus* considérés (ddl=9, F=28,00, p<0,001), entre les situations insulaire et continentale (ddl=9, F=8,00, p<0,001) ainsi qu'une interaction entre les taxons et la situation géographique (ddl=9, F=7,00, p<0,001). Des comparaisons planifiées ont été effectuées *a posteriori* entre les deux taxons et entre le milieu insulaire et le milieu continental pour chacun des taxons.

Pour l'ensemble des sites, la masse moyenne des fruits frais de *Carpobrotus edulis* s'avère significativement supérieure à celle des fruits de *Carpobrotus affine acinaciformis* (ddl=2, F=47,41, p<0,001) (fig. 4). Les différences de masse fraîche observées ne semblent pas liées à des différences de teneur en eau, le pourcentage d'eau dans les fruits n'étant pas significativement différent entre les deux taxons (ddl=1, F=0,01, p=0,91), mais à des différences proportionnelles des masses des différents constituants des fruits (masse du fruit sec : ddl=1, F=50,22, p<0,001 ; masse d'eau : ddl=1, F=40,27, p<0,001 ; masse de pulpe : ddl=1, F=30,90, p<0,001). Les fruits de *C. edulis* présentent une masse fraîche moyenne supérieure en milieu insulaire (ddl=1, F=5,80, p<0,05) alors que la masse fraîche moyenne des fruits de *C. aff. acinaciformis* ne diffère pas de façon significative entre les milieux insulaires et continentaux (ddl=1, F=0,44, p=0,51).

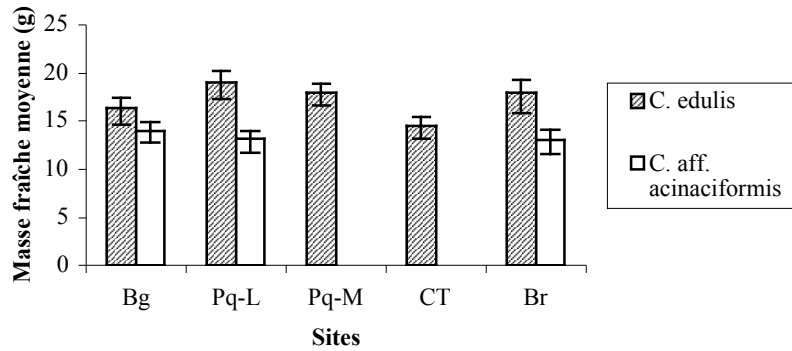


Fig. 4 : Moyenne de la masse des fruits frais pour chaque site et chaque taxon (avec représentation de l'intervalle de confiance à la moyenne à 95 % anti-transformé).

Bg : île de Bagaud ; Pq-L : cap du Langoustier de l'île de Porquerolles ; Pq-M : cap des Mèdes de l'île de Porquerolles ; CT : cap Taillat ; Br : site de Brégançon.

Chaque taxon peut être caractérisé par la proportion massique des graines dans les fruits secs (fig. 5). Ce rapport est significativement supérieur pour les fruits de *C. edulis* dont la moyenne varie entre 0,17 et 0,19 alors qu'elle varie entre 0,13 et 0,14 pour *C. aff. acinaciformis* et ceci, aussi bien en situation insulaire que continentale ($ddl=1$, $F=133,73$, $p<0,001$).

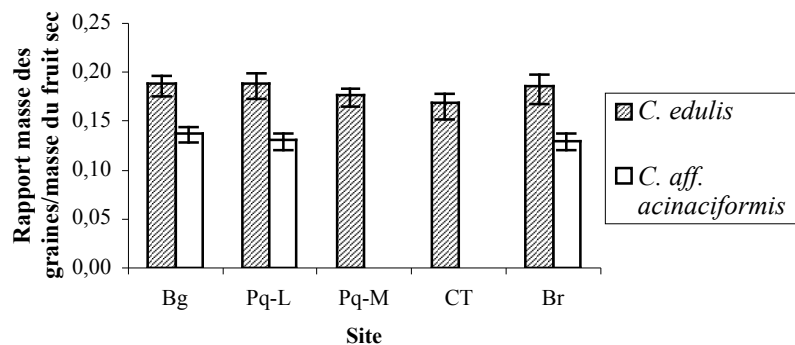


Fig 5 : Proportion massique moyenne des graines dans le fruit pour chaque site et chaque taxon (avec représentation de l'intervalle de confiance à la moyenne à 95 % anti-transformé).

Bg : île de Bagaud ; Pq-L : cap du Langoustier de l'île de Porquerolles ; Pq-M : cap des Mèdes de l'île de Porquerolles ; CT : cap Taillat ; Br : site de Brégançon.

La masse des graines n'est pas significativement différente entre les deux taxons ($ddl=1$, $F=0,22$, $p=0,64$) (fig. 6). Cette masse n'est pas significativement différente pour *C. aff. acinaciformis* entre le milieu insulaire et celui continental ($ddl=1$, $F=0,05$, $p=0,81$) alors qu'elle est supérieure pour *C. edulis* en milieu insulaire ($ddl=1$, $F=22,04$, $p<0,001$).

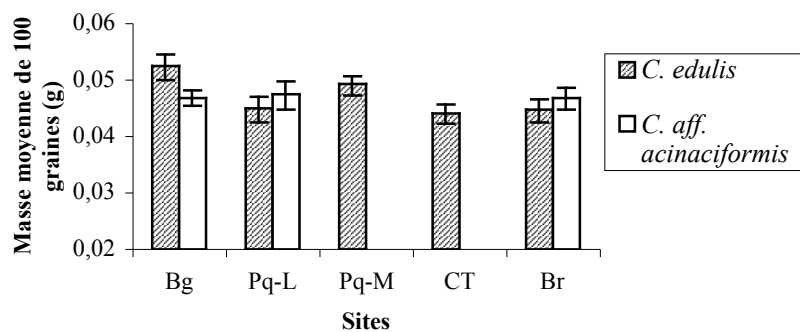


Fig. 6 : Masse moyenne des graines pour les différents sites et taxons (avec représentation de l'intervalle de confiance à la moyenne à 95 % anti-transformé).

Bg : île de Bagaud ; Pq-L : cap du Langoustier de l'île de Porquerolles ; Pq-M : cap des Mèdes de l'île de Porquerolles ; CT : cap Taillat ; Br : site de Brégançon.

Le nombre moyen de graines par fruit est significativement différent entre les deux taxons avec une valeur moyenne de 1477 graines par fruit pour *C. edulis* et de 848 graines par fruits pour *C. aff. acinaciformis* (ddl=1, F=113,54, p<0,001) (fig. 7). Il n'y a pas de différence significative du nombre moyen de graines par fruit en situation insulaire versus continentale, quel que soit le taxon (*C. edulis* : ddl=1, F=0,16, p=0,69 ; *C. aff. acinaciformis* : ddl=1, F=1,01, p=0,32).

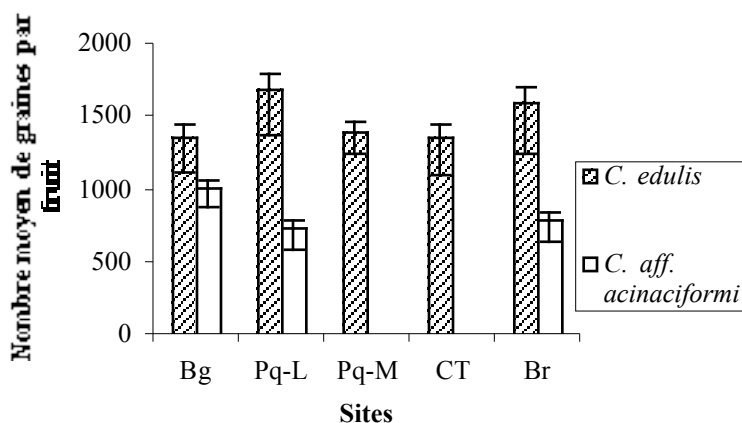


Fig. 7 : Nombre moyen de graines par fruit pour chaque site et taxon (avec représentation de l'intervalle de confiance à la moyenne à 95 % anti-transformé).

Bg : île de Bagaud ; Pq-L : cap du Langoustier de l'île de Porquerolles ; Pq-M : cap des Mèdes de l'île de Porquerolles ; CT : cap Taillat ; Br : site de Brégançon.

Les tests de Kruskal-Wallis effectués sur les variables de l'analyse biochimique des fruits de l'île de Bagaud et du site de Brégançon (teneurs en lipides, en protides, glucides totaux et cendres totales et valeur énergétique) ne montrent pas de différence significative entre les

situations continentale et insulaire (lipides : ddl=1, $\chi^2=0,20$, p=0,65 ; protides : ddl=1, $\chi^2=0,00$, p=1,00 ; glucides : ddl=1, $\chi^2=0,80$, p=0,37 ; cendres : ddl=1, $\chi^2=0,00$, p=1,00 ; valeur énergétique : ddl=1, $\chi^2=0,80$, p=0,37). Seule la teneur en protides totaux des fruits de *Carpobrotus edulis* qui est de 1,06 % est significativement supérieure à celle des fruits de *Carpobrotus affine acinaciformis* qui est de 0,85 % (lipides : ddl=1, $\chi^2=0,20$, p=0,65 ; protides : ddl=1, $\chi^2=7,20$, p<0,01; glucides : ddl=1, $\chi^2=3,20$, p=0,07; cendres : ddl=1, $\chi^2=3,20$, p=0,07 ; valeur énergétique : ddl=1, $\chi^2=0,80$, p=0,37). Les teneurs moyennes des différents constituants des fruits des *Carpobrotus* sont les suivantes : 0,305 % pour les lipides, 0,95 % pour les protides, 16,66 % pour les glucides et 2,65 % pour les cendres. La valeur énergétique moyenne des fruits de *Carpobrotus* est de 310 kJ pour 100 g de fruit.

3.2. Suivi de la consommation des fruits

De façon globale, le patron de consommation des fruits dans les six mois qui suivent la fructification est significativement différent entre le milieu insulaire et le milieu continental (fig. 8a). En effet, la date à laquelle la moitié des fruits sont consommés est plus tardive sur l'île de Bagaud que sur le site de Brégançon (ddl=1, $\chi^2=31,23$, p<0,001). De plus, en milieu insulaire, deux pics de consommation peuvent être distingués (juillet-août et octobre-novembre) alors qu'en milieu continental, ne se manifeste qu'un faible pic (juillet-août) et ceci quelle que soit l'espèce. Cependant, les pourcentages de consommation des fruits à la dernière date du suivi (décembre 2001) ne sont pas significativement différents après l'ajustement de Bonferroni (ddl=1, $\chi^2=31,23$, p=0,03). Il faut rappeler que, dans ce cas, les deux taxons sont pris en compte et qu'il existe une alors une variabilité assez importante entre les placettes.

Sur l'île de Bagaud, les dates auxquelles la moitié des fruits ont été consommés ne s'avèrent pas significativement différentes entre les deux taxons (ddl=1, $\chi^2=2,04$, p=0,15). Le pourcentage de consommation des fruits de *Carpobrotus edulis* à la dernière date du suivi (décembre 2001) est significativement supérieur à celui des fruits de *Carpobrotus affine acinaciformis* (ddl=1, $\chi^2=8,00$, p<0,01) (fig. 8b). A cette date, 99,4 % des fruits de *C. edulis* avaient été consommés contre seulement 36,5 % des fruits de *C. aff. acinaciformis*.

Au niveau du site continental, les dates auxquelles la moitié des fruits ont été consommés ne s'avèrent pas significativement différentes entre les deux taxons (ddl=1, $\chi^2=1,23$, p=0,27).

Les pourcentages de consommation des fruits lors de la dernière visite (décembre 2001) ne sont pas significativement différents non plus (ddl=1, $\chi^2=0,67$, $p=0,41$). A cette date, seulement 27,9 % des fruits de *C. edulis* et 30,8 % des fruits de *C. aff. acinaciformis* avaient été consommés.

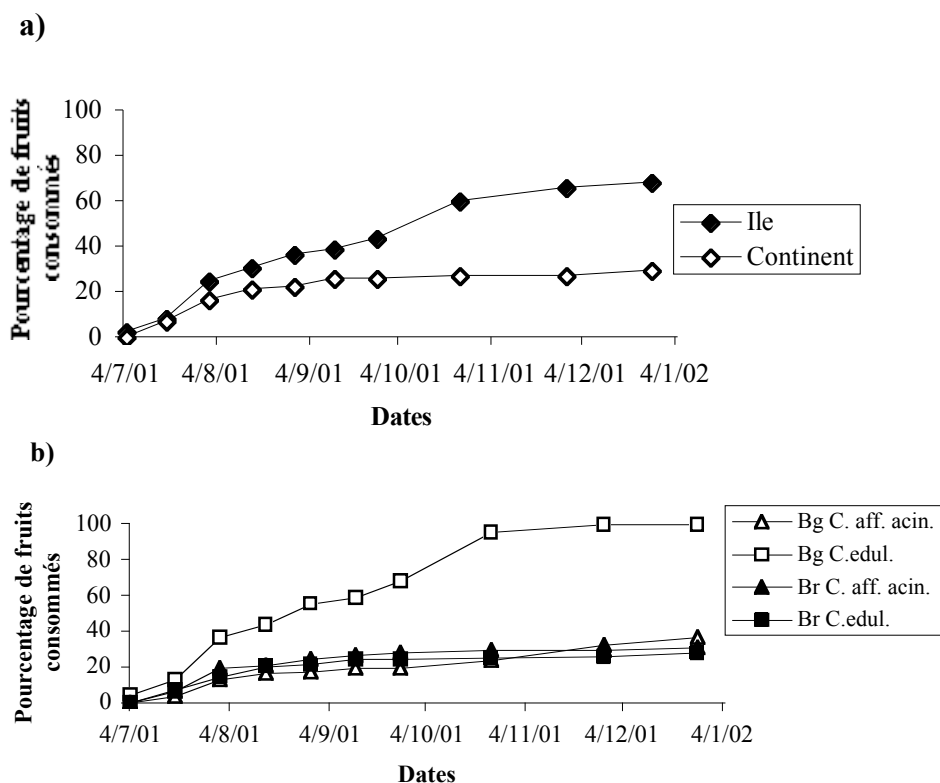


Fig. 8 : a) Consommation des fruits de *Carpobrotus* en situation insulaire et en situation continentale au cours du temps (données cumulées). b) Consommation des fruits de *Carpobrotus* pour chaque site et chaque taxon (données cumulées).

Bg : île de Bagaud ; Br : site de Brégançon ; C.edul. : *Carpobrotus edulis* ; C. aff. acin. : *Carpobrotus affine acinaciformis*.

Sur l'île de Bagaud, où nous avons distingué les parties périphériques et centrales des taches de *Carpobrotus*, les patrons spatio-temporels de consommation des fruits par les vertébrés diffèrent entre les deux taxons (fig. 9a et b).

Les fruits de *C. edulis* sont d'abord consommés en périphérie de la tache (juillet-août) puis ultérieurement au centre de celle-ci (octobre- novembre) (fig. 9a). Ainsi, la date à laquelle la moitié des fruits a été consommée est plus tardive au centre qu'en périphérie de la tache (ddl=1, $\chi^2=120,36$, $p<0,001$). Les fruits de *C. aff. acinaciformis* sont d'abord consommés au centre de la tache (juillet-août) puis simultanément au centre et en périphérie (novembre-

décembre) (fig. 9b). La date à laquelle la moitié des fruits ont été consommés est plus tardive en périphérie qu'au centre de la tache ($ddl=1$, $\chi^2=24,55$, $p<0,001$)

Toutefois, il est intéressant de noter que dans les deux cas, le pourcentage final de fruits consommés est identique au centre et en périphérie de la tache considérée (pour les deux taxons : $ddl=1$, $\chi^2=0,00$, $p=1,00$). En effet, ce pourcentage est de 98,8 % en périphérie et 100,0 % au centre pour *C. edulis*. Il est de 43,3 % en périphérie et 41,1 % au centre pour *C. aff. acinaciformis*.

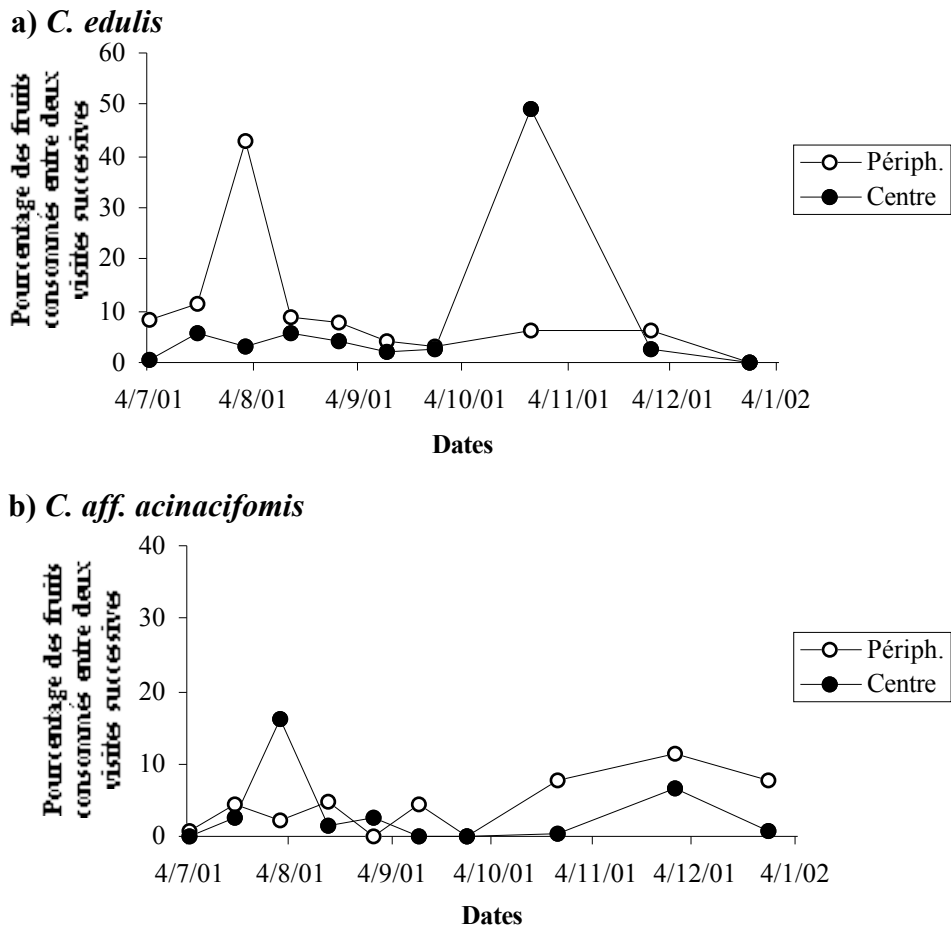


Fig. 9 : a) Fruits de *Carpobrotus edulis* consommés entre deux visites successives en milieu insulaire en fonction de la position dans la tache, centre ou périphérie (données non cumulées). b) Fruits de *Carpobrotus affine acinaciformis* consommés entre deux visites successives en milieu continental en fonction de la position dans la tache, centre ou périphérie (données non cumulées).

3.3. Dispersion des graines par les vertébrés

Différentes espèces de vertébrés ont pu être identifiées comme étant des agents de dispersion des graines de *Carpobrotus*. En effet, des graines intactes ayant conservé des capacités germinatives ont été retrouvées dans des fèces de lapin de garenne (sur l'île de Porquerolles et au niveau du cap Taillat), de rat noir (sur les îles de Bagaud et de Porquerolles) et d'âne (*Equus asinus* (Linnaeus), continent). Les graines intactes retrouvées dans les fèces de souris captives ont également présenté des capacités de germination. Par contre, aucune graine n'a été trouvée dans les fèces de faisan (île de Porquerolles), sanglier, renard (site du cap Taillat) et mustélide (sites de Brégançon et du cap Taillat) qui ont été analysées (15, 30, 10 et 35 respectivement). Il est intéressant de noter que pour le lapin de garenne, seul agent de dispersion commun aux milieux continentaux et insulaires, la densité de fèces s'avère très largement inférieure sur le continent. Seulement une dizaine de latrines ont été trouvées sur l'ensemble des zones prospectées sur le continent (aucune au niveau du site de Brégançon) alors que le cap des Mèdes présentait une vingtaine de latrines sur une superficie réduite à quelques milliers de mètres carrés.

L'abondance des fèces de lapin de garenne sur l'île de Porquerolles au niveau du cap des Mèdes et des fèces de rat noir sur l'île de Bagaud a permis d'étudier les patrons de dispersion des *Carpobrotus* par ces vertébrés de façon plus précise. La distribution des fréquences de fèces contenant des graines (intactes ou non) est fonction de la distance par rapport aux taches de *Carpobrotus* quels que soient l'espèce de vertébré et le taxon de *Carpobrotus* considéré (fèces de lapin contenant des graines de *C. edulis* : ddl=6, $\chi^2=27,00$, $p<0,001$; fèces de rat contenant des graines de *C. edulis* : ddl=5, $\chi^2=129,90$, $p<0,001$; fèces de rat contenant des graines de *C. aff. acinaciformis* : ddl=5, $\chi^2=11,73$, $p<0,05$) (fig. 10a, b et c). La très grande majorité des fèces de rat contenant des graines se trouve à moins de 30 m pour *C. aff. acinaciformis* alors qu'elles restent relativement fréquentes sur de plus longues distances pour *C. edulis*. La fréquence des fèces de lapin contenant des graines de *C. edulis* est plus importante pour des distances comprises entre 20 et 70 m que pour les distances inférieures à 10 m. La distance maximale à laquelle des graines de *C. edulis* ont été trouvées dans les fèces de lapin au niveau du cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles est de 90 m. Les fèces de rats noirs comportent des graines de *C. edulis* jusqu'à 97-98 m et de *C. aff. acinaciformis* jusqu'à 100-115 m.

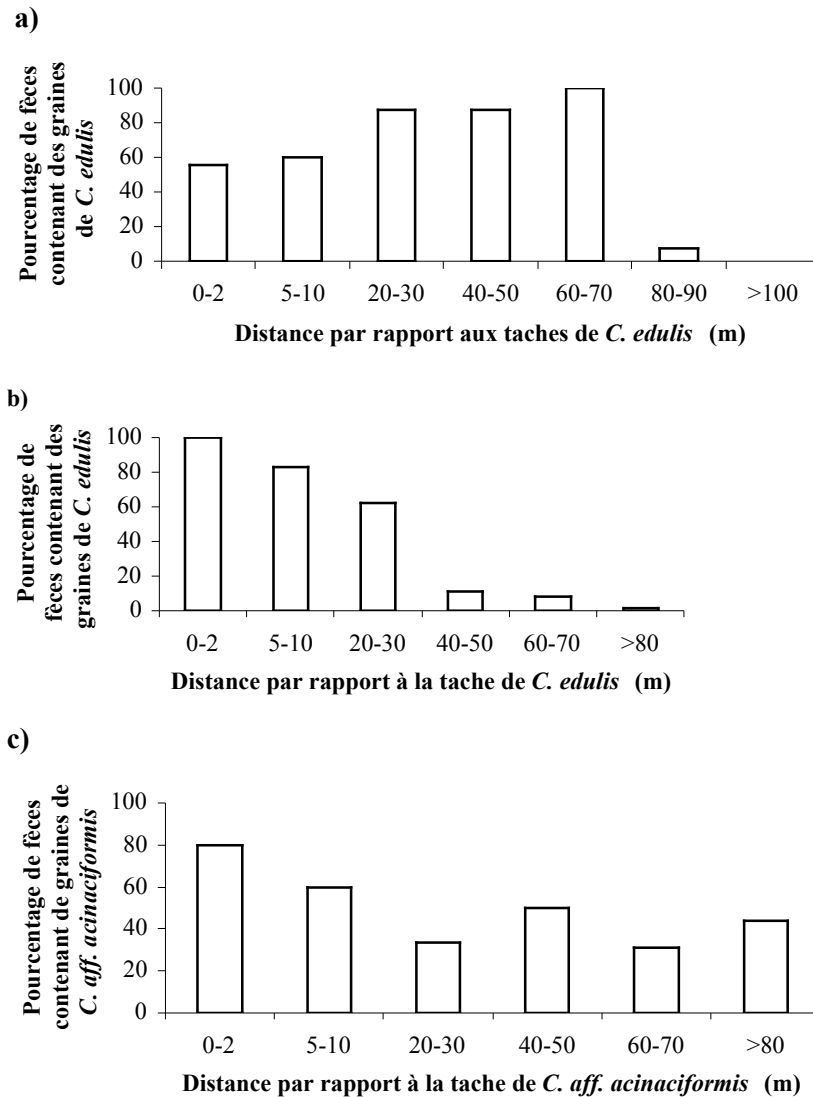


Fig. 10 : a) Patron de dispersion de *Carpobrotus edulis* par le lapin de garenne au cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles. b) Patron de dispersion de *Carpobrorus edulis* par le rat noir sur l'île de Bagaud. c) Patron de dispersion de *Carpobrorus affine acinaciformis* par le rat noir sur l'île de Bagaud.

3.4. Effets de l'ingestion par les vertébrés

3.4.1. Sélection de la taille des graines

La masse moyenne des graines intactes après ingestion par les vertébrés est inférieure à celle des graines non ingérées (extraites des fruits) (fig. 11). Sur l'île de Bagaud, les graines extraites des fèces de rat noir prélevées sur le terrain ont une masse moyenne inférieure à celle des graines extraites des fruits et ceci quelle que soit l'espèce de *Carpobrotus* (*C. aff.*

acinaciformis : ddl=1, F=50,43853, p<0,001 ; *C. edulis* : ddl=1, F=4,437572, p<0,05). Les graines intactes après ingestion par les rats noirs et les lapins au niveau du cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles ont également une masse moyenne inférieure à celle des graines non ingérées (rat noir : ddl=1, F=24,07389, p<0,001 ; lapin de garenne : ddl=1, F=54,40797, p<0,001). La masse moyenne des graines intactes après ingestion par les lapins est très significativement inférieure à celle des graines intactes après ingestion par les rats noirs (ddl=1, F=11,10726, p<0,001).

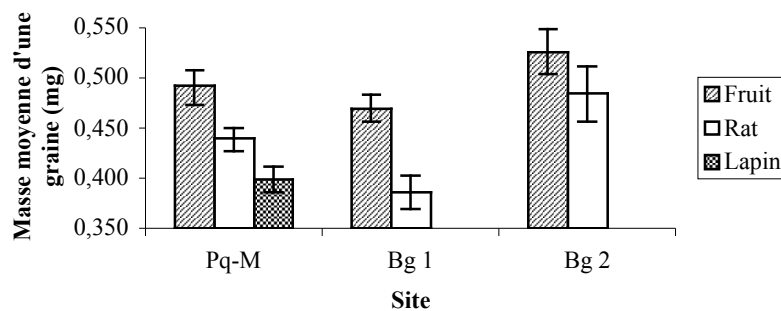


Fig. 11 : Masse moyenne d'une graine de *Carpobrotus* extraites des fruits ou des fèces de différentes espèces de vertébrés (avec représentation de l'intervalle de confiance à la moyenne à 95 % anti-transformé dans le cas du cap des Mèdes).

Pq-M : cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles ; Bg 1 : tache 1 de l'île de Bagaud (*Carpobrotus affine acinaciformis*) ; Bg 2 : tache 2 de l'île de Bagaud (*Carpobrotus edulis*).

3.4.2. Tests de germination

La MANOVAR réalisée sur les données relatives à la germination des graines extraites des fruits a permis de mettre en évidence un effet significatif des dates de germination (jours) au travers des deux taxons et des deux situations géographiques sur la vitesse de germination (ddl=7, F=25,14, p<0.001) qui se traduit par une forte germination durant les 30 premiers jours puis par une germination progressive jusqu'à une asymptote (fig. 12). La vitesse de germination des graines de *Carpobrotus edulis* est significativement supérieure à celle des graines de *Carpobrotus affine acinaciformis* (ddl=1, F=6,57, p<0.05). Les graines provenant des milieux insulaires présentent des vitesses de germination significativement supérieures à celles des milieux continentaux (ddl=1, F=24,62, p<0.001). Les effets conjoints des interactions du temps et des taxons, du temps et de l'insularité et des trois facteurs sont significatifs (ddl=7, F=4,20, p<0.001 ; ddl=7, F=5,29, p<0.001 ; ddl=7, F=8,45, p<0.001 respectivement). Par contre, l'effet du taxon est le même quel que soit la situation géographique (ddl=1, F=0,96, p=0,34).

La MANOVA effectuée sur les données relatives à la germination des graines extraites des fruits à 56 jours a révélé un pourcentage de germination significativement supérieur chez *C. edulis* (ddl=1, F=4.11, p<0.05) et en milieu insulaire (ddl=1, F=6,94, p<0.01). L'effet du taxon est le même quel que soit la situation géographique (ddl=1, F=1,70, p=0,19).

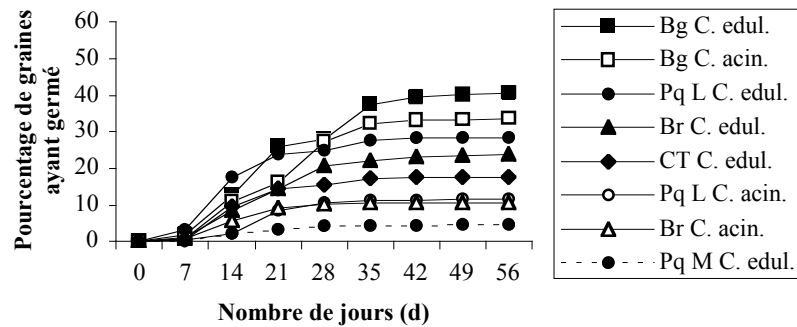


Fig. 12 : Germination des graines extraites des fruits de chaque taxon sur les différents sites.

Bg : île de Bagaud ; Pq-L : cap du Langoustier de l'île de Porquerolles ; Pq-M : cap des Mèdes de l'île de Porquerolles ; CT : cap Taillat ; Br : Brégançon ; C.acin. : *Carpobrotus acinaciformis* ; C. edul. : *Carpobrotus edulis*.

Les graines ingérées par les différentes espèces de vertébrés présentent des vitesses et taux de germination différents de ceux des graines extraites des fruits (non ingérées) comme le montre les données recueillies sur les îles de Bagaud et de Porquerolles (fig. 13a, b et c).

L'ANOVAR réalisée sur les vitesses de germination des graines de *C. edulis* de l'île de Bagaud montre un effet du temps, de l'ingestion et de l'interaction du temps et de l'ingestion (ddl=7, F=18,45, p<0,001 ; ddl=4, F=12,19, p<0,001 ; ddl=21, F=10,86, p<0,001 respectivement). Le pourcentage de germination à 56 jours des graines de *C. edulis* de l'île de Bagaud est très curieusement diminué par l'ingestion par le rat en captivité (p<0,001) alors qu'il est n'est pas modifié par l'ingestion par le lapin de garenne (p=0,31) et est augmenté par l'ingestion par des rats noirs *in natura* (extraites de fèces prélevées sur le terrain, p<0,05).

L'ANOVAR réalisée sur les vitesses de germination des graines de *C. aff. acinaciformis* de l'île de Bagaud montre un effet du temps, de l'ingestion et de l'interaction du temps et de l'ingestion (ddl=7, F=14,78, p<0,001 ; ddl=4, F=9,68, p<0,001 ; ddl=7, F=4,49, p<0,001 respectivement). Les graines de *C. aff. acinaciformis* de l'île de Bagaud présentent un pourcentage de germination à 56 jours significativement diminué par l'ingestion par le rat et la lapin en captivité (p<0,001 chacun). L'ingestion de ces graines par les souris n'a pas modifié ce pourcentage de façon significative (p=0,54).

L'ANOVAR réalisée sur les vitesses de germination des graines de *C. edulis* du cap des Mèdes de l'île de Porquerolles montre un effet du temps, de l'ingestion et de l'interaction du temps et de l'ingestion (ddl=7, F=14,24, p<0,001 ; ddl=3, F=33,11, p<0,001 ; ddl=14, F=9,09, p<0,001 respectivement). L'ingestion des graines de *C. edulis* par les rats noirs et les lapins de garenne *in natura* augmente significativement le pourcentage de germination à 56 jours (p<0,001 et p<0,05 respectivement). L'augmentation induite par l'ingestion par le lapin est très significativement inférieure à celle induite par l'ingestion par les rats noirs (p<0,001).

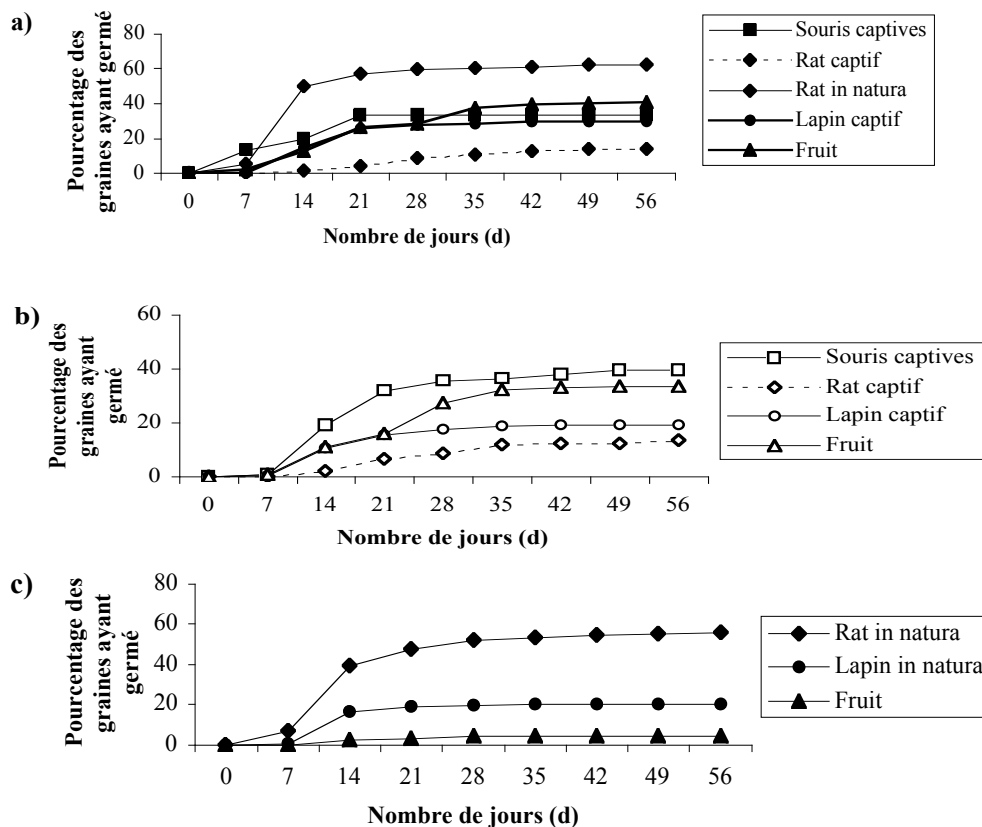


Fig. 13 : a) Germination des graines de *Carpobrotus edulis* de l'île de Bagaud sans et suite à l'ingestion par différentes espèces de vertébrés. b) Germination des graines de *Carpobrotus affine acinaciformis* de l'île de Bagaud sans et suite à l'ingestion par différentes espèces de vertébrés. c) Germination des graines de *Carpobrotus edulis* du cap des Mèdes sur l'île de Porquerolles sans et suite à l'ingestion par différentes espèces de vertébrés.

4. DISCUSSION

Les vertébrés peuvent jouer un rôle essentiel dans la dissémination de certaines plantes (Richardson *et al.*, 2000) et influencer la germination de leurs graines que ce soit en la favorisant ou, au contraire, en la défavorisant (Traveset, 1998). Ainsi, des taxons appartenant au même genre mais qui diffèrent par les caractères morphométriques et biochimiques jouant un rôle dans le choix des fruits par les vertébrés peuvent présenter des patrons spatio-temporels de consommation et de dispersion par les vertébrés différents (Jordano, 1993 ; Vilà et D'Antonio, 1998). Ces patrons de dispersion peuvent également différer nettement en fonction de l'agent animal de dispersion (D'Antonio, 1990 ; Malo et Suárez, 1995). Ainsi, pour un même taxon, les dynamiques des différentes populations peuvent être influencées par le type de milieu où elles se développent en fonction de la guildes des vertébrés et de leur densité (Kollmann, 2000). Dans le cas des deux taxons de *Carpobrotus* considérés, nous avons pu mettre en évidence des différences morphométriques (masse fraîche des fruits, proportion massique des graines, nombre de graines par fruit) et biochimiques (teneur en protides des fruits) entre les fruits. L'ensemble de ces caractéristiques s'avère généralement plus favorable à la consommation et à la dispersion de *Carpobrotus edulis* qu'à celles de *Carpobrotus affine acinaciformis*. Ces caractéristiques se sont révélées également légèrement différentes en milieu insulaire et en milieu continental dans le cas de *C. edulis* (masse fraîche des fruits supérieure). La guildes des agents de dispersion sur le continent diffère de celle sur les îles. Les patrons spatio-temporels de consommation sont apparus très différents entre les deux taxons sur l'île de Bagaud alors qu'aucune différence ne s'est dégagée sur le site continental. Le passage des graines dans l'appareil digestif des vertébrés semble induire une sélection de leur taille comme le montre la masse moyenne des graines intactes après ingestion qui est inférieure à celle des graines non ingérées. Enfin, les capacités de germination s'avèrent être supérieures pour *Carpobrotus edulis* et en milieu insulaire. Ces capacités sont très généralement favorisées par l'ingestion par les différents vertébrés présents *in natura*, phénomène également démontré chez *C. edulis* en Californie (D'Antonio, 1990 ; Vilà et D'Antonio, 1998).

Les différences morphométriques et biochimiques rencontrées entre les fruits peuvent s'expliquer par plusieurs facteurs externes ou internes aux individus (Erikson, 1999 ; Galloway, 2000). En effet, les variables mesurées sont généralement liées à la quantité et à la

qualité des ressources disponibles et sont donc influencées par les conditions climatiques et édaphiques ainsi que par l'importance de la compétition inter- et intra-spécifique pour les ressources nutritives et pour la lumière. Elles sont aussi fonction des capacités propres des individus et donc des taxons à utiliser et à distribuer les ressources énergétiques entre les différentes fonctions vitales et la production des fruits et des graines. Les différences entre les deux taxons de *Carpobrotus* qui apparaissent au sein de mêmes sites ne peuvent pas être dues à des facteurs externes puisqu'ils sont soumis aux mêmes conditions climatiques et édaphiques. *Carpobrotus edulis* présente donc des capacités de production de graines supérieures à *Carpobrotus affine acinaciformis* avec des fruits plus gros et plus riches en protides.

D'une façon générale, les fruits des *Carpobrotus* présentent des caractéristiques favorables à leur consommation par les mammifères qui préfèrent les fruits de gros volume (plus de 0,5 cm³), pauvres en lipides (moins de 2 %) et ne contenant pas trop de protéines (moins de 5 %) (Debussche et Isenmann, 1989). Les petites graines ayant une plus grande probabilité d'échapper à la destruction par la mastication (Nogales *et al.*, 1995), la petite taille et le grand nombre des graines des *Carpobrotus* sont aussi favorables à leur dispersion efficace par les mammifères. Enfin, ces taxons produisent des fruits dont la teneur en eau est élevée (77,9 % en moyenne) et ceci notamment au cours de la période estivale où l'eau est rare sur ces systèmes insulaires. De ce fait, ils constituent une source en eau importante augmentant ainsi leur pouvoir attractif sur les vertébrés (Cheylan, 1988 ; D'Antonio, 1990).

Le fait que les fruits de *C. edulis* soient plus consommés que les fruits de *C. aff. acinaciformis* sur l'île de Bagaud semble être relié à une valeur plus attractive de ces fruits pour les rats noirs du fait de leurs particularités morphométriques et biochimiques. En effet, plusieurs études ont montré que les mammifères étaient plus attirés par de gros fruits (Debussche et Isenmann, 1989 ; Herrera, 1989). De plus, leur teneur en protides supérieure peut représenter un avantage nutritionnel pour les animaux. Cependant, la teneur en glucides et la valeur énergétique des fruits ne sont pas supérieures chez ce taxon alors que ce sont deux critères qui semblent jouer un rôle important dans les préférences nutritionnelles des mammifères (Laska, 2001). Il est possible que la faible taille des échantillons utilisés pour l'analyse biochimique ne permette pas de déceler de différence. Sur le continent, *C. edulis* n'est pas plus consommé. Ceci peut s'expliquer par la présence de ressources plus variées et surtout plus attractives pour les vertébrés avec notamment la présence, à proximité, d'une grande quantité de vignobles. Ce taxon pourrait alors présenter moins d'intérêt pour les vertébrés. La faible consommation

des fruits sur le continent peut aussi être reliée aux faibles densités des vertébrés principaux agents de dispersion de ces taxons que sont le rat noir et le lapin de garenne (Cheylan, 1988). Sur l'île de Bagaud, les différences de consommation des fruits au sein des taches qui se sont révélées entre les deux taxons, peuvent s'expliquer par la différence de structure des mates. En effet, *C. aff. acinaciformis* constitue un enchevêtrement de rameaux lâches qui montent sur le maquis bas permettant aux rats d'accéder facilement au centre de la tache à partir du maquis. *Carpobrotus edulis* se présente sous forme d'un tapis plus bas et nettement séparé du maquis. La périphérie de la tache semble alors plus facilement accessible. Les rats pénétreraient dans la tache au fur et à mesure que les fruits les plus extérieurs sont consommés.

L'étude des patrons de dispersion des graines des *Carpobrotus* a montré des différences entre les espèces de vertébrés. Les patrons de dispersion des graines sont liés au comportement et à la physiologie des vertébrés qui les dispersent (D'Antonio, 1990 ; Malo et Suárez, 1995). En effet, un vertébré dont les déplacements sont réduits et dont le temps de rétention des aliments dans l'appareil digestif est court ne pourra pas disperser les graines à longue distance contrairement à un vertébré parcourant de grandes distances et dont le temps de passage dans le tube digestif est long (D'Antonio, 1990 ; Traveset, 1998, Nathan et Muller-Landau, 2000). Ceci explique les distances maximales de dispersion relativement faibles par le rat noir et le lapin de garenne. Les distances parcourues en moyenne par les rats noirs sont de 40 à 50 m (Cheylan et Granjon, 1985) et peuvent atteindre 150 m. Les déplacements journaliers des lapins de garenne ne dépassent généralement pas, quant à eux, 80 m (Nogales *et al.*, 1995).

Le fait que les graines de *C. aff. acinaciformis* soient retrouvées dans des fèces de rat plus fréquemment à grande distance que les graines de *C. edulis* alors que les fruits sont moins consommés pourrait être dû à des différences de structure d'âge des populations de rats au niveau des deux taches de *Carpobrotus* considérées. On pourrait supposer que les rats adultes (au rang social élevé) aient délimité leur territoire aux alentours de la tache de *C. edulis* qui représente une source d'eau et de nourriture plus attractive que *C. aff. acinaciformis* en période estivale. Ils interdiraient dès lors l'accès de leur territoire aux rats venant de zones plus éloignées afin d'optimiser leur utilisation de cette ressource. Les rats au niveau de la tache de *C. aff. acinaciformis* seraient moins territoriaux du fait de la valeur moins attractive de ce taxon. Ainsi, les rats plus jeunes non territoriaux, souvent relégués dans les zones de maquis plus internes pourraient accéder à cette ressource lors de leurs déplacements et disperser les graines à plus longue distance. L'utilisation des fèces par les lapins de garenne

pour délimiter leur territoire peut expliquer la fréquence plus élevée des fèces contenant des graines de *C. edulis* à grande distance qu'à proximité directe des taches.

Sur le continent, l'absence de graines de *Carpobrotus* dans les fèces de renard, de sanglier et de mustélidés alors que ces espèces sont connues pour être omnivores (Cheylan et Bayle, 1988 ; Debussche et Isenmann, 1989 ; Clevenger, 1996), pourrait être due à plusieurs facteurs : (i) l'absence de consommation des *Carpobrotus* par ces vertébrés, (ii) des distances de prélèvement des fèces inadaptées aux distances de dispersion par ces animaux, (iii) un nombre d'analyse insuffisant, (iv) une destruction totale des restes de *Carpobrotus* par l'ingestion par ces vertébrés. La première hypothèse n'est probablement pas vraie pour tous ces vertébrés étant donné que des fruits du site de Brégançon ont été consommés et qu'aucune trace d'agent de dispersion identifié pour les *Carpobrotus* n'a été retrouvée. Les prélèvements ont été réalisés de 0 à 3 km au niveau du site du cap Taillat et semblent donc être adaptés aux vertébrés considérés. Par contre, ils n'ont pu être effectués qu'entre 0 et 170 m sur le site de Brégançon. Il pourrait être intéressant d'augmenter le nombre des analyses afin d'améliorer la représentativité des échantillons. Enfin, la dernière hypothèse semble peu probable étant donné que des graines moins résistantes que celles de *Carpobrotus* ont été régulièrement retrouvées dans ces fèces.

Les taux de germination des graines de *Carpobrotus* sont nettement favorisés par l'ingestion par les vertébrés, au moins au niveau des espèces *in natura*, et en particulier par le rat noir. La germination peut être modifiée par les actions abrasives mécaniques et chimiques de l'ingestion (Traveset, 1998) mais également par la sélection de la taille des graines. En effet, ce sont les graines les plus petites qui ont une plus grande probabilité d'échapper à la destruction par la mastication (Nogales *et al.*, 1995). Or, la taille des graines peut influencer la germination, la viabilité des graines ainsi que la croissance et la viabilité des plantules (Simons et Johnston, 2000 ; Susko et Lovett-Doust, 2000). Les résultats obtenus avec les animaux captifs qui s'avèrent curieusement différents de ceux obtenus *in natura* ne semblent pas pouvoir être exploités dans le cadre de ce travail sur la dispersion. Les différences obtenues sont probablement liées à un artéfact de protocole expérimental occasionné par l'absence d'autres éléments alimentaires qui a modifié l'effet de l'ingestion (Traveset, 1998). Le rat noir est présent en très fortes densités sur les îles provençales. Leur densité est 100 fois supérieure à celle rencontrée sur le continent (Cheylan, 1988). Leur rôle dans la germination des *Carpobrotus* suggère que ces sur-densités insulaires de vertébrés introduits pourraient être un facteur majeur de l'invasion de ces écosystèmes par les *Carpobrotus* qui semblent plus

dynamiques que sur le continent (Médail, 1999). Bien évidemment, cette plus forte invasibilité des systèmes insulaires pourraient être également favorisée par l'existence de communautés biotiques moins compétitrices (travaux en cours).

Au niveau de ces systèmes insulaires, des différences nettes sont apparues concernant les patrons de dispersion des deux taxons de *Carpobrotus*. *C. edulis* est nettement plus consommé probablement du fait de caractéristiques morphométriques et biochimiques différents le rendant plus attractif pour les vertébrés introduits. La place plus importante des vertébrés dans la dispersion de *C. edulis* est sans doute à l'origine de l'apparition régulière de nouvelles petites taches de ce taxon contrairement à *C. aff. Acinaciformis* dont la dynamique semble reposer principalement sur l'élongation végétative.

L'établissement de relations mutualistes peut jouer un rôle essentiel dans le succès d'invasion (Richardson *et al.*, 2000). Il est fréquent que ces relations s'installent entre deux espèces introduites qui sont alors capables de s'auto-alimenter (Simberloff et Von Holle, 1999) comme cela semble être le cas pour les *Carpobrotus* et les rats noirs. Les *Carpobrotus* constituent pour les rats une source d'eau et de nourriture essentielle à leur survie et à leur maintien dans les conditions drastiques rencontrées en milieu insulaire. Les rats, quant à eux, favorisent nettement la dynamique des *Carpobrotus* en augmentant leurs taux de germination mais aussi en transportant les graines relativement loin des individus parentaux à proximité desquels les chances d'établissement semblent réduites (D'Antonio, 1990). Ces relations d'auto-alimentation entre deux espèces introduites peuvent avoir des conséquences sur d'autres éléments biotiques, conduire à l'accélération de leur impact sur les écosystèmes indigènes et constituer alors un processus d'« invasional meltdown » (Simberloff et Von Holle, 1999). Face à ces menaces, de coûteuses opérations de contrôle ou d'éradication sont de plus en plus souvent engagées par les organismes de gestion des milieux insulaires dans une perspective de restauration écologique. Dans un premier temps, l'effort a porté sur l'amélioration des techniques de lutte mais on s'est aperçu que des effets secondaires indésirables pouvaient résulter de la raréfaction ou de la suppression de l'espèce cible, particulièrement lorsque celle-ci contrôlait par prédation ou consommation d'autres espèces introduites et/ou envahissantes, en occasionnant des réactions trophiques en chaîne ou « trophic cascade » (Zavaleta *et al.*, 2001 ; Roemer *et al.*, 2002). Dans le cadre d'opérations de contrôle ou d'éradication des *Carpobrotus*, la raréfaction d'une ressource essentielle pour les rats noirs et les lapins de garenne pourraient conduire à une augmentation de la

consommation des espèces végétales indigènes à valeur patrimoniale et/ou de la prédation sur les oiseaux de mer nicheurs, par exemple. Ainsi, la connaissance précise des réseaux biotiques impliquant les espèces introduites et/ou les espèces envahissantes, et de leur rôle fonctionnel est à même de permettre une optimisation de la lutte contre ces espèces et une limitation des effets secondaires indésirables sur les écosystèmes et les biocénoses indigènes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Albert, A. et Jahandiez, E. 1908. Catalogue des plantes qui croissent naturellement dans le département du Var. Klincksieck, Paris (Musée d'Histoire naturelle de Toulon reprints, 1985).
- Bowen, L. et Van Vuren, D. 1997. Insular endemic plants lack defenses against herbivores. *Conservation Biology*, 11, 1249-1254.
- Castilla, A. M. 2000. Does passage time through the lizard *Podarcis lilfordi*'s guts affect germination performance in the plant *Withania frutescens* ? *Acta Oecologica*, 21, 119-124.
- Cheyland, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'écologie*, 19, 417-426.
- Cheyland, G. et Bayle, P. 1988. Le régime alimentaire de quatre espèces de mustélinés en Provence : la fouine *Martes foina*, le blaireau *Meles meles*, la belette *Mustela nivalis* et le putois *Putorius putorius*. *Faune de Provence (C.E.E.P.)*, 9, 14-26.
- Cheyland, G. et Granjon, L. 1985. Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var) méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Scientific Report of Port-Cros national Park, France*, 11, 109-130.
- Clevenger, A. P. 1996. Frugivory of *Martes martes* and *Genetta genetta* in an insular Mediterranean habitat. *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 51, 19-28.
- Corlett, R. T. 1998. Frugivory and seed dispersal by vertebrates in the Oriental (Indomalayan) Region. *Biological Reviews*, 73, 413-448.
- D'Antonio, C. M. 1990. Seed production and dispersal in the non-native, invasive succulent *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae) in coastal strand communities of central California. *Journal of Applied Ecology*, 27, 693-702.
- D'Antonio, C. M. 1993. Mechanisms controlling invasion of coastal plant communities by the alien succulent *Carpobrotus edulis*. *Ecology*, 74, 83-95.
- D'Antonio, C. M. et Dudley, T. L. 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. In : Vitousek, P. M., Loope, L. L. et Adersen, H. (Eds). *Islands : biological diversity and ecosystem function*. *Ecological studies* 115, Springer, Berlin, 103-121.
- Debussche, M. et Isenmann, P. 1989. Fleshy fruit characters and choice of bird and mammal seed dispersers in a mediterranean region. *Oikos*, 56, 327-338.

- Di Castri, F., Hansen, J. A. et Debussche, M. 1990. *Biological invasions in Europe and the mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Netherlands.
- Erikson, O. 1999. Seed size variation and its effect on germination and seedling performance in the clonal herb *Convallaria majalis*. *Acta Oecologica*, 20, 61-66.
- Ewel, J. J., O'Dowd, D. J., Bergelson, J., Daehler, C. C., D'Antonio, C. M., Gomez, L. D., Gordon, D. R., Hobbs, R. J., Holt, A., Hopper, H. R., Hughes, C. E., LaHart, M., Leakey, R. R. B., Lee, W. G., Loope, L. L., Lorence, D. H., Louda, S. M., Lugo, A. E., MacEvoy, P. B., Richardson, D. M. et Vitousek P. M. 1999. Deliberate introductions of species : research needs. *BioScience*, 49, 619-630.
- Galloway, L. F. 2001. The effect of maternal and paternal environments on seed characters in the herbaceous plant *Campanula americana* (Campanulaceae). *American Journal of Botany*, 88, 832-840.
- Gouffé de la Cour, M. 1813. Mémoire sur les végétaux exotiques qui peuvent être naturalisés dans les départements méridionaux de la France, suivi de la liste des plantes rares qui ont fleuri et de celles qui ont fructifié dans divers jardins de Marseille principalement dans le jardin de botanique et de naturalisation de cette ville. *Mémoire de l'Académie de Marseille*, 11, 149-259.
- Granjon, L. et Cheylan, G. 1993. Différenciation génétique, morphologique et comportementale des populations de rats noirs *Rattus rattus* (L.) des îles d'Hyères (Var, France). *Scientific Report of Port-Cros national Park, France*, 15, 153-170.
- Herrera, C. M. 1987. Vertebrate-dispersed plants of the Iberian Peninsula : a study of fruit characteristics. *Ecological monographs*, 57, 305-331.
- Jordano, P. 1993. Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions : southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. *Vegetatio*, 107/108, 85-104.
- Kollmann, J. 2000. Dispersal of fleshy-fruited species : a matter of spatial scale ? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 3, 29-51.
- Laska, M. 2001. A comparison of food preferences and nutrient composition in captive squirrels monkeys, *Saimiri sciureus*, and pigtail macaques, *Macaca nemestrina*. *Physiology and Behavior*, 73, 111-120.
- Levine, J. M. et D'Antonio, C. M. 1999. Elton revisited : a review of evidence linking diversity and invasibility. *Oikos*, 87, 15-26.
- Lonsdale, W. M. 1999. Global patterns of plant invasions and the concept of invasibility. *Ecology*, 80, 1522-1536.

- Mack, M. C. et D'Antonio, C. M. 1998. Impacts of biological invasions on disturbance regimes. *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 195-198.
- Mack, R. N. 2001. Motivations and consequences of the human dispersal of plants. In : McNeely, J. A (Ed.). *The great reshuffling : human dimensions of invasive alien species*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK, 23-40.
- Mack, R. N. et Lonsdale, W. M. 2001. Humans as global plant dispersers : getting more than bargained for. *BioScience*, 51, 95-102.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Lonsdale, W. M., Evans, H., Clout, M. et Bazzaz, F. A. 2000. Biotic invasions : causes, epidemiology, global consequences and control. *Ecological Applications*, 10, 689-710.
- Malo, J. E. et Suárez, F. 1995. Herbivorous mammals as seed dispersers in a Mediterranean dehesa. *Oecologia*, 104, 246-255.
- Médail, F. 1998. Flore et végétation des îles satellites (Bagaud, Gabinière, Rascas) du Parc National de Port-Cros (Var, S.E. France). *Scientific Report of Port-Cros National Park*, 17, 55-80.
- Médail, F. 1999. Ecologie, biologie et structure génétique des griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* ssp.), végétaux exotiques envahissants dans le Parc National de Port-Cros. *Rapport Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie*, Marseille, 87p.
- Nathan, R. et Muller-Landau, H. C. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, 15, 278-285.
- Nogales, M., Valido, A. et Medina, F. 1995. Frugivory of *Plocama pendula* (Rubiaceae) by the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in xerophytic zones of Tenerife (Canary islands). *Acta Oecologica*, 16, 585-591.
- Richardson, D. M., Allsopp, N., D'Antonio, C.M., Milton, S. J. et Rejmànek, M. 2000. Plant invasions : the role of mutualisms. *Biological Review*, 75, 65-93
- Roemer, G. W., Donlan, C. J. et Courchamp, F. 2002. Golden eagle, feral pigs, and insular carnivores: how exotic species turn native predators into prey. *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*, 99, 791-796.
- Simberloff, D. 1997. The biology of invasions. In : Simberloff, D., Schmitz, D.C. et Brown, T.C. (Eds). *Strangers in paradise : impact and management of nonindigenous species in Florida*. Island Press Whashington D.C, 3-17.
- Simberloff, D. et Von Holle, B. 1999. Positive interactions of nonindigenous species : invasional meltdown ? *Biological Invasions*, 1, 21-32.

- Simons, A. M. et Johnston, M. O. 2000. Variation in seed traits of *Lobelia inflata* (Campanulaceae) : sources and fitness consequences. *American Journal of Botany*, 87, 124-132.
- Sokal, R. R. et Rohlf, F. J. 1995. *Biometry*, 3rd edn. Freeman and Company, New York.
- StatSoft France 1997. Statistica pour windows (manuel du programme). Release 5.1. StatSoft France, Charenton-le-Pont, Paris.
- Stevens, J. 1992. *Applied multivariate statistics for the social sciences*, 2nd edn. Laurence Erlbaum Associates, Hillsdale, New Jersey.
- Stohlgren, T. J., Binkley, D., Chong, G. W., Kalkhan, M. A., Schell, L. D., Bull, K. A., Otsuki, Y., Newman, G., Bashkin, M. et Son, Y. 1999. Exotic plant invade hot spots of native plant diversity. *Ecological Monographs*, 69, 25-46.
- Suehs, C. M., Médail, F. et Affre, L. 2001. Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. In : Brundu, G., Brock, J., Camarda, I., Child, L. et Wade, M. (Eds). *Plant invasions : Species Ecology and Ecosystem Management*. Backhuys Publishers, Leiden, 145-158.
- Susko, D. J. et Lovett-Doust, L. 2000. Patterns of seed mass variation and their effects on seedlings traits in *Alliaria petiolata*. *American Journal of Botany*, 87, 56-66.
- Traveset, A. 1998. Effects of seed passage through vertebrate frugivores' guts on germination: a review. *Perspectives in Plants Ecology, Evolution and Systematics*, 1, 151-190.
- Valido, A. et Nogales, M. 1994. Frugivory and seed dispersal by the lizard *Gallotia galloti* (Lacertidae) in a xeric habitat of the Canary islands. *Oikos*, 70, 403-411.
- Vilà, M. et D'Antonio, C. M. 1998. Fruit choice and seed dispersal of invasive vs. noninvasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in coastal California. *Ecology*, 79, 1053-1060.
- Vitousek, P. M., D'Antonio, C. M. , Loope, L. L. et Westbrooks, R. 1996. Biological invasions as global environmental change. *American Scientist*, 84, 468-478.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman and Hall.
- Williamson, M. 1999. Invasions. *Ecography*, 22, 5-12.
- Wisura, W. et Glen, H. F. 1993. The South African species *Carpobrotus* (Mesembryanthema-Aizoaceae). *Contributions from the Bolus Herbarium*, 15, 76-107.
- Zavaleta, E. S., Hobbs, R. J. et Mooney, H. A. 2001. Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends in Ecology and Evolution*, 16, 454-459.

ANNEXE

Résultats de l'analyse biochimique des lots de trois fruits de *Carpobrotus edulis* et de *Carpobrotus affine acinaciformis* de l'île de Bagaud et du site de Brégançon.

Site et taxon	N° du lot	Lipides totaux (%)	Protides totaux (%)	Glucides totaux (%)	Cendres totales (%)	Valeur énergétique (kJ pour 100 g)
<i>C. edulis</i> Bagaud	1	0,4	1,25	18,52	2,53	351
	2	0,6	1,56	16,31	2,53	326
	3	0,1	1	16,09	2,71	294
	4	0,2	0,94	17,57	2,19	322
	5	0,3	0,88	16,12	2,6	300
<i>C. aff.</i> <i>acinaciformis</i> Bagaud	1	0,6	0,81	16,21	2,58	312
	2	0,4	0,88	14,08	2,74	269
	3	0,1	0,88	18,85	2,57	335
	4	0,1	0,88	15,8	2,42	287
	5	0,4	0,94	15,66	2,5	297
<i>C. edulis</i> Brégançon	1	0,5	1	19,64	1,96	369
	2	0,4	0,94	16,09	2,17	304
	3	0,1	0,81	16,69	2,4	301
	4	0,1	1,13	18,02	2,75	329
	5	0,3	1,06	17,66	2,28	329
<i>C. aff.</i> <i>acinaciformis</i> Brégançon	1	0,4	0,75	17,74	3,21	329
	2	0,4	0,63	14,96	4,71	280
	3	0,1	1,06	14,25	2,99	264
	4	0,3	0,88	16,87	2,65	313
	5	0,3	0,81	16,09	2,6	298

Résumé

Analyse du rôle des vertébrés dans la dissémination et la germination des *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), végétaux exotiques envahissants du littoral méditerranéen.

L'établissement de relations mutualistes entre une plante et un vertébré agent de dispersion peut favoriser le succès d'invasion de cette plante. Le littoral méditerranéen est envahi par deux taxons originaires d'Afrique du sud : *Carpobrotus edulis* et *Carpobrotus affine acinaciformis*. Les objectifs de ce travail étaient de comprendre, d'une part, si les vertébrés représentent un facteur majeur de la dynamique d'invasion des *Carpobrotus*, si leur rôle est identique pour les deux taxons d'autre part, et enfin, en quoi les patrons de dispersion peuvent être similaires ou différents en situation insulaire et en situation continentale.

Les résultats montrent que les fruits de *C. edulis* présentent des caractéristiques morphométriques et biochimiques plus attractives que ceux de *C. affine acinaciformis* pour les vertébrés (*Rattus rattus* et *Oryctolagus cuniculus*) qui les consomment plus en milieu insulaire où ils pourraient représenter une ressource indispensable à leur maintien. Aucun agent animal de dispersion efficace n'a été identifié sur le continent. Sur les îles, l'ingestion des graines par les vertébrés favorise la dynamique des *Carpobrotus* (surtout *C. edulis*) par le transport et l'augmentation des capacités germinatives des graines.

Les interactions mutualistes établies entre ces différentes espèces introduites semblent fortement favoriser les processus d'invasion de ces systèmes insulaires méditerranéens. Ils sont également susceptibles de rendre les opérations d'éradication plus complexes du fait de probables réactions trophiques en chaîne impliquant les espèces indigènes.

Mots-clefs : *Carpobrotus*, îles méditerranéennes, frugivorie, dispersion des graines, biologie des invasions, *Rattus rattus*, mutualisme.

Analysis of the role of vertebrates in dissemination and germination of *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae), exotic invasive plants in the Mediterranean shore.

The establishment of mutualistic relationships between a plant and a vertebrate disperser can greatly favour the plant invasional success. The Mediterranean shore is invaded by two taxa introduced from South Africa : *Carpobrotus edulis* and *Carpobrotus affine acinaciformis*. The objective of this work was to understand, first, if vertebrates represent a major factor of the *Carpobrotus* invasional dynamics, second, if their role is the same for both taxa and third, what are the differences between insular and continental systems.

Our results show that fruits characteristics of *C. edulis* (morphometry and biochemistry) are more attractive for vertebrates (*Rattus rattus* et *Oryctolagus cuniculus*) which consume more fruits on islands. Moreover, these fruits represent an essential nutritional element for the survival of these introduced vertebrates. No efficient disperser has been identified on the mainland. On islands, vertebrate ingestion enhances *Carpobrotus*' dynamics (especially *C. edulis*) through the transport of seeds and the increase of germination rates.

The mutualistic interaction linking these different introduced species are likely to greatly enhance the success of invasions on Mediterranean island ecosystems. They also will probably lead eradication measures more complexe due to expected trophic cascades involving indigenous species.

Key-words : *Carpobrotus*, Mediterranean island, frugivory, seed dispersal, invasion biology, *Rattus rattus*, mutualism.