

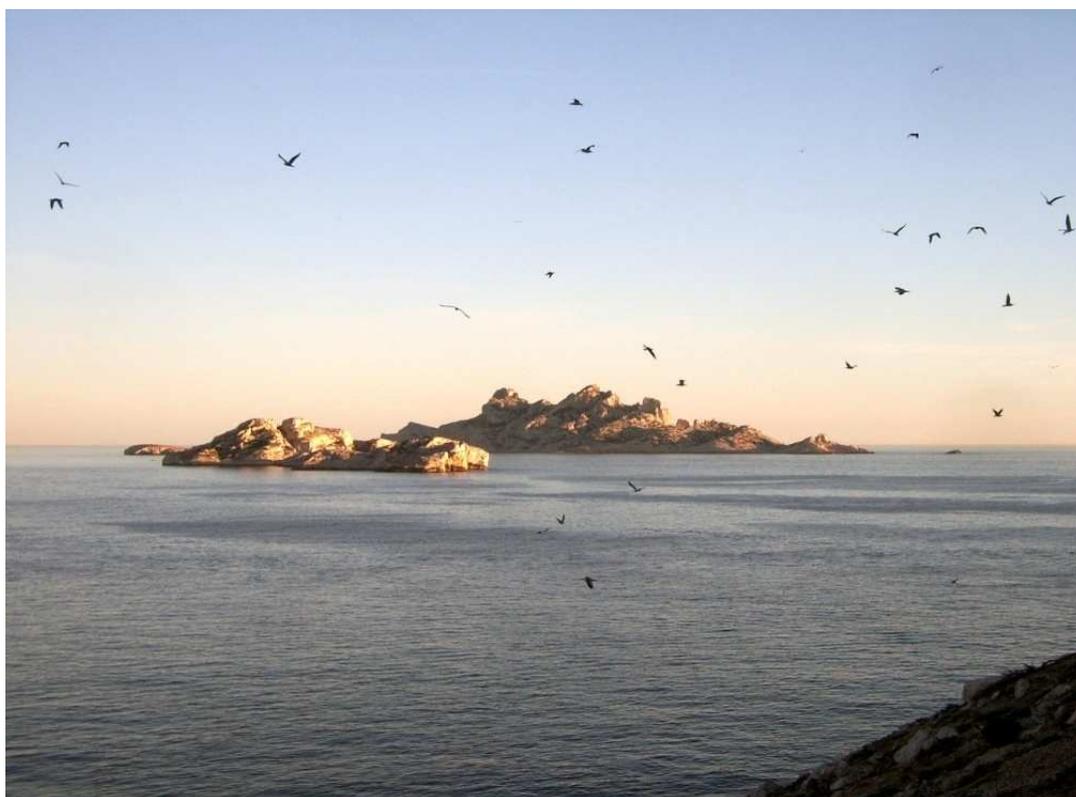


UNIVERSITÉ P. CÉZANNE - AIX-MARSEILLE III  
FACULTÉ DES SCIENCES ET TECHNIQUES  
CENTRE DE SAINT-JÉRÔME  
Avenue Escadrille Normandie Niémen  
F-13.397 MARSEILLE CEDEX 20



ANNEE 2007-2008

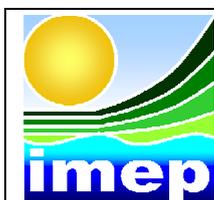
## Etude diachronique de l'impact des goélands leucophées sur les communautés végétales des îles de Marseille



Présenté par : **Teddy BAUMBERGER**

*Directeurs de stage : Pr. Thierry Tatoni, Dr. Franck Torre*

Laboratoire d'accueil :  
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie



MASTER SET: SCIENCES DE L'ENVIRONNEMENT  
TERRESTRE  
Master 2 Recherche BIOECO  
"Biodiversité et Ecologie Continentale"  
Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie,  
IMEP, UMR CNRS-IRD



## REMERCIEMENTS

Je souhaite remercier tout particulièrement Thierry Tatoni, Franck Torre et Laurence Affre pour m'avoir permis de m'investir dans cette étude et de m'avoir guidé malgré leur charge de travail conséquente. Merci aussi à Eric Vidal pour les conseils qu'il m'a donné dès le début de mon stage et je salut le travail qu'il a effectué lors de sa thèse qui constitue la base fondatrice de cette étude.

Je remercie Philip Roche d'avoir accepté de juger mon rapport.

Merci à toutes les personnes du Centre-Etude des Écosystèmes de Provence, notamment Julie Delauge et tous les techniciens : Jean-Patrick, Tim, Mathieu, Yannick pour leur professionnalisme, leur gentillesse, leur humour et leurs connaissances des îles marseillaises.

Je tiens à exprimer mon immense gratitude à Daniel Pavon, auprès de qui j'ai considérablement amélioré mes connaissances concernant la flore des îles de Marseille, merci pour son extrême gentillesse et sa capacité à transmettre sa joie de vivre.

Je ne peux oublier Pierre-Jean Dumas (mon Camarade), Sami Youssef, Olivier Deguerry, Errol Véla, Camille Roumieux qui ont eu la gentillesse et la patience de me consacrer beaucoup de leur temps pour m'apporter de précieux conseils.

Merci aussi à Estelle Dumas pour avoir pris du temps à m'expliquer le fonctionnement du fameux GPS centimétrique de l'IMEP.

Je tenais aussi à remercier tous mes collègues de la promo de M2R BIOECO avec qui j'ai passé ma plus belle année d'étude.

Merci à mes proches qui mon soutenu durant toute cette année...

## Table des matières

1 INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE .....	1
2 SITES ET MÉTHODES .....	4
2.1 La zone étudiée .....	4
2.1.1 Géographie et bref historique de la zone étudiée .....	4
2.1.2 Cadre climatique .....	4
2.1.3 Caractéristiques géologiques et pédologiques .....	5
2.1.4 La phytocénose des îles .....	5
2.2 Méthodes d'échantillonnage .....	6
2.3 Traitement des données .....	8
3 RÉSULTATS .....	11
3.1 Patrons de végétation et variables mésologiques .....	11
3.2 Analyse diachronique des patrons de végétation .....	13
3.3 Quantification des changements dans les cortèges floristiques .....	18
3.4 Analyse des changements au niveau des traits d'histoire de vie .....	21
4 DISCUSSION .....	22 <sup>22</sup>
Structures de végétation en 2008 .....	22
Comparaison des structures de végétation entre 1997 et 2008 .....	22
Quantification des changements des cortèges floristiques à l'échelle de la placette .....	22
Analyse du turnover à l'échelle de la placette .....	24
Analyse fine des changements au niveau des traits d'histoire de vie .....	25
Conclusions et perspectives .....	25
Références bibliographiques .....	28
Annexes .....	31

## Liste paginée des figures et des tableaux

<b>Figure 1</b> : Schéma du protocole expérimentale de la présente étude.....	7
<b>Figure 2</b> : Plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie réalisée entre les tableaux de données floristiques et des variables mésologiques concernant l'ensemble des placettes de 2008.....	11
<b>Figure 3</b> : Plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie appliquée sur les variables mésologiques entre 1997 et 2008.....	13
<b>Figure 4</b> : <b>A à D</b> : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des stratégies démographiques de Grime entre 1997 et 2008. <b>E</b> : cercle des corrélations.....	14
<b>Figure 5</b> : <b>A à D</b> : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des types de dissémination entre 1997 et 2008. <b>E</b> : cercle des corrélations.....	15
<b>Figure 6</b> : <b>A à D</b> : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des types biologiques de Raunkier entre 1997 et 2008. <b>E</b> : cercle des corrélations.....	16
<b>Figure 7</b> : <b>A à D</b> : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des types biogéographiques entre 1997 et 2008. <b>E</b> : cercle des corrélations.....	17
<b>Figure 8</b> : Histogramme du turnover moyen ( $Sr$ moyen) et écart type pour chaque île et Marseilleyre. Les îles sont rangées par ordre décroissant de surface.....	18
<b>Figure 9</b> : Pourcentages d'espèces pour les différentes stratégies démographiques de Grime et pour les valeurs de $Sr$ minimum (0) et maximum (9,09).....	19
<b>Figure 10</b> : Pourcentages d'espèces pour les différents types de dissémination et pour les valeurs de $Sr$ minimum (0) et maximum (9,09).....	20
<b>Figure 11</b> : Pourcentages d'espèces pour les différents types biologiques de Raunkier et pour les valeurs de $Sr$ minimum (0) et maximum (9,09).....	20
<b>Figure 12</b> : Pourcentages d'espèces pour les différents types biogéographiques et pour les valeurs de $Sr$ minimum (0) et maximum (9,09).....	21
<b>Tableau I</b> : Variables (et leur code) considérées dans les placettes d'étude circulaires.....	6
<b>Tableau II</b> : Valeurs propres et pourcentages d'inertie des quatre premiers axes de l'analyse de co-inertie des données floristiques et mésologiques des placettes d'étude de 2008.....	11
<b>Tableau III</b> : Résultats des régressions linéaires simples entre les coordonnées des placettes sur l'axe des ACP normées sur les différences et les variables relatives aux goélands.....	13

## Table des annexes

Annexe 1 : Effectifs totaux (nombre de couples nicheurs), densité et tendances des colonies de goélands sur les archipels marseillais en 1995, 2000 et 2005 (données du CEEP) .....	I
Annexe 2 : Carte schématique des îles de Marseille concernées par l'étude .....	II
Annexe 2a : Tableau des caractéristiques physiographiques des îles considérées dans cette étude et du nombre de placettes étudiées (d'après Cheylan (1985) et Médail & Vidal (1998) <i>in</i> Vidal (1998) modifié) .....	III
Annexe 2b : Diagramme ombrothermique de Marseille (station du Palais Longchamp, Marseille, période de 1998 à 2008).....	III
Annexe 4 : Tableau des coordonnées GPS de chaque placette ; * : placettes supplémentaires n'ayant pas été étudiées lors de la campagne de 1997 .....	IV
Annexe 5 : Tableau des codes Genre / espèce / sous espèce.....	V
Annexe 6 : Code des traits d'histoire de vie (Véla, 2002 ; Gachet <i>et al.</i> , 2005). .....	VI
Annexe 7 : Tableaux des résultats des tests sur la variation de la composition floristique au sein des placettes d'étude entre 1997 et 2008 (N=nombre de placettes, pour les codes voir annexe 6).....	VII

## 1 INTRODUCTION ET PROBLÉMATIQUE GÉNÉRALE

L'écologie connaît actuellement une profonde mutation avec la révision de la théorie de l'équilibre dynamique de MacArthur et Wilson (1963 ; 1967). Cette approche "classique" de la biogéographie insulaire, bien qu'ayant permis d'importantes avancées en biogéographie, présente toutefois de nombreuses lacunes, notamment concernant l'autoécologie des espèces (Heaney, 2000 ; Lomolino, 2000 ; Whittaker, 2000 ; Ricklefs & Bermingham, 2001 ; Huges & Eastwood, 2006 ; Savolainen *et al.*, 2006 ; Stuessy *et al.*, 2006 ; Whittaker *et al.*, 2007). La remise en question de ce "paradigme" de la biogéographie encourage l'étude de ces systèmes écologiques particuliers (Lomolino, 2000).

L'étude des systèmes insulaires représente une composante forte de l'écologie. En effet, ce type de système écologique présente des limites physiques et écosystémiques bien définies et facilement identifiables ce qui permet de comprendre et de mettre en évidence les processus écologiques se déroulant à différentes échelles de temps et d'espace, notamment depuis les populations jusqu'aux biocénoses (Drake *et al.*, 2002). De plus, ces systèmes écologiques présentent des réseaux d'interactions relativement réduits entre les éléments de l'écosystème ce qui facilite la compréhension du fonctionnement d'un écosystème. Cependant, les îles subissent fréquemment un nombre variable de perturbations liées directement ou indirectement aux activités anthropiques (Blondel, 2006). Ainsi, l'étude de la dynamique d'un écosystème "simplifié" ayant subi une perturbation, apporte des connaissances fondamentales pour la compréhension des systèmes écologiques.

Le bassin méditerranéen, fort de ses quelques 5000 îles et îlots, constitue un matériel de choix dans l'étude des systèmes insulaires. En outre, ces îles renferment une importante richesse floristique (Médail & Quézel, 1999) et sont soumises depuis plusieurs millénaires à l'impact anthropique, facteur structurant majeur de la biodiversité du bassin méditerranéen (Morey *et al.*, 1992 ; Blondel, 2006). Parmi les perturbations indirectement liées aux activités humaines, les colonies d'oiseaux marins constituent un facteur prépondérant. En effet, certaines espèces voient leurs effectifs évoluer de manière exponentielle, ceci étant dû à l'augmentation de la disponibilité des ressources alimentaires telles que les décharges à ciel ouvert (Vidal, 1998 ; Vidal *et al.*, 1998a ; Duhem, 2004) ou encore les fermes piscicoles (Skórka *et al.*, 2005). De nombreuses études montrent que les colonies d'oiseaux marins jouent un rôle perturbateur dans le fonctionnement des écosystèmes insulaires, avec des impacts particulièrement sensibles au niveau des communautés végétales (Anderson & Polis, 1999 ; Maesako, 1999 ; Vidal *et al.*, 2000 ; Mulder & Keall, 2001 ; Vidal *et al.*, 2001 ; Calviño-Cancela, 2002 ; García *et al.*, 2002 ; Bancroft *et al.*, 2005 ; Ellis, 2005). Les colonies induisent sur ces écosystèmes

des perturbations physiques telles que l'arrachage ou le piétinement de la végétation (Vidal, 1998 ; Bancroft *et al.*, 2005) ainsi que des perturbations chimiques (Vidal, 1998 ; Anderson & Polis, 1999 ; García *et al.*, 2002 ; Wait *et al.*, 2005). Le guano, déposé en grandes quantités par les colonies, modifie la composition chimique du sol des îles, induisant une restructuration importante de la végétation s'y développant (Vidal, 1998 ; Anderson & Polis, 1999 ; García *et al.*, 2002). L'effet est d'autant plus marqué que le climat y est sec (Anderson & Polis, 1999 ; Ellis, 2005). Ainsi, l'impact des colonies peut profondément modifier le fonctionnement des écosystèmes, notamment en restructurant les réseaux trophiques et en modifiant ou déviant les flux d'énergie, c'est-à-dire les flux de nutriments (Anderson & Polis, 1999). Les oiseaux marins Procellariiformes constituent la principale part des vertébrés natifs des îles de Marseille. Ceux-ci sont représentés par le Puffin de Méditerranée *Puffinus yelkouan*, l'Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* et le Puffin cendré *Calonectris diomedea* – de 50 à 300 couples nicheurs sur l'ensemble des archipels marseillais – (Vidal, 1998). Mais l'espèce la plus abondante sur les îles est sans conteste le goéland leucophée *Larus michahellis*. Les colonies de goélands leucophées<sup>1</sup> présentent les effectifs les plus importants dans la partie occidentale du bassin méditerranéen, en particulier sur les îles de Marseille (Duhem, 2004). Il a été mis en évidence que la proximité des décharges à ciel ouvert contribue très fortement au succès reproducteur et à l'explosion démographique des colonies de cette espèce (Duhem, 2004). Sur l'ensemble des îles marseillaises, ces colonies comprennent au total près de 23 000 couples nicheurs en 2005 (données du Conservatoire-Etudes des Écosystèmes de Provence : CEEP) (annexe 1). Pour cette espèce, la démographie est de type explosive (de *ca.* 180 couples en 1920 à plus de 8000 couples en 1995 sur Riou (Vidal, 1998 ; Duhem, 2004). Si les effectifs de l'archipel de Riou semblent se stabiliser depuis quelques années, ce n'est pas le cas de l'archipel du Frioul où la progression s'accroît (annexe 1). L'absence de prédateur (Grands Ducs, Faucons pèlerin et rat noirs n'ayant qu'un impact négligeable, Vidal *et al.*, 2001) et le statut d'espèce protégée, ne permettent pas un contrôle notoire des populations de goéland. La première étude relative à l'impact des goélands leucophées sur les îles de Marseille a été menée entre 1996 et 1998 (Vidal, 1998 ; Bonnet *et al.*, 1999). Elle avait pour but d'analyser les patrons d'organisation des

---

1 *Larus cachinnans* est le nom d'espèce adopté pour nommer le goéland leucophée (Vidal, 1998) avant que n'aient été menées des études génétiques. Actuellement, la taxonomie distingue le goéland leucophée, nommé *Larus michahellis* et le goéland pontique *Larus cachinnans* (Duhem, 2004). Dans cet exposé, nous considérerons donc l'espèce qui a fait l'objet de la thèse d'Éric Vidal (1998) à savoir : *Larus michahellis* ou goéland leucophée et, pour plus de lisibilité, nous emploierons le terme "goéland" pour désigner *Larus michahellis*.

communautés végétales de ces îles face à diverses perturbations. Les paramètres pris en compte étaient : l'environnement abiotique (e.g. topographie, substrats, distance à la mer) et l'environnement biotique (principalement le goéland leucophée : *Larus michahellis* (L.), le rat noir : *Rattus rattus* (L.) et le lapin de garenne : *Oryctogalus cuniculus* (L.)). Un autre volet de ce programme de recherche comportait l'étude diachronique des changements de végétation, à l'échelle de l'île, en fonction de la démographie explosive du goéland (Vidal, 1998 ; Vidal *et al.*, 1998a). Cette étude a montré que les colonies de goélands jouent un rôle majeur dans la structuration des phytocénoses des îles de Marseille.

Notre étude s'insère dans la continuité de ce travail, mais à une échelle spatiale bien plus fine, celle de la placette d'étude au sein de chaque île et îlots<sup>2</sup>. La prise en compte d'un niveau de perception plus fin implique l'analyse de variables explicatives plus fines. Ainsi, les effectifs de couples de goélands nicheurs au sein de chaque placette, associés aux variables mésologiques, ont été considérés pour tenter de faire ressortir des relations de causes à effets, entre la dynamique des populations de goélands et les changements floristiques.

Pour répondre à cette problématique, nous avons :

- i) Identifié les patrons de végétation actuels,
- ii) Confronté les patrons actuels avec ceux mis en évidence lors de la campagne 1997,
- iii) Quantifié les changements au niveau de la végétation,
- iv) Analysé finement ces changements au niveau des traits d'histoire de vie de espèces végétales.

---

2 Dans notre étude, la distinction entre une île et un îlot se fait en fonction du nombre de placettes qu'elle ou il renferme. Le nombre de placettes reflète la surface et la diversité d'habitats. Pour un nombre de placettes inférieur ou égal à quatre, nous considérons que c'est un îlot. Ceci est le cas de Maire, Tiboulen de Maire, le Grand Congloué, Plane, Jarre et Jarron.

## 2 SITES ET MÉTHODES

### 2.1 La zone étudiée

#### 2.1.1 Géographie et bref historique de la zone étudiée

L'ensemble des îles composant les deux archipels marseillais sont pris en compte dans cette étude (annexe 2 ; annexe 3a). L'archipel du Frioul ( $43^{\circ}16'30.20''$  N,  $5^{\circ}18'12.60''$  E), situé dans la rade de Marseille, est constitué de deux îles principales : Ratonneau et Pomègues, et de deux îlots adjacents : If et Tiboulèn de Ratonneau. Il est la propriété de la ville de Marseille et en partie du Ministère de la Défense. L'autre archipel considéré, l'archipel de Riou ( $43^{\circ}11'27.22''$  N,  $5^{\circ}21'51.48''$  E), est situé au sud du Massif de Marseilleveyre formant la limite sud de l'agglomération de Marseille. Il est composé de huit îles dont sept présentant une surface supérieure à un hectare (annexe 3a). Cet archipel est une propriété du Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres depuis 1992. Cette zone, classée Réserve Naturelle de l'Archipel de Riou depuis 2003, est gérée par le Conservatoire-Étude des Écosystèmes de Provence (CEEP). L'occupation humaine des îles est ancienne et celles-ci ont principalement servi de points stratégiques militaires (notamment le Frioul), de zone de pâturage (Knoerr, 1960) et plus récemment d'espace à forte influence touristique aujourd'hui efficacement maîtrisée par les gestionnaires du CEEP.

#### 2.1.2 Cadre climatique

Le climat sous lequel se situent les deux archipels de Marseille est caractérisé par des températures douces et une sécheresse estivale marquée (annexe 3b). On enregistre à Marseille (de 1998 à 2008) une température moyenne annuelle de  $15,6^{\circ}\text{C}$ , une température moyenne du mois le plus froid de  $7,6^{\circ}\text{C}$  et une température moyenne du mois le plus chaud de  $22,9^{\circ}\text{C}$ . La moyenne des précipitations annuelles est de  $503,3 \text{ mm}\cdot\text{an}^{-1}$  (station du Palais Lonchamp, Marseille). La pluviométrie des îles est moindre (de l'ordre de  $300 \text{ mm}\cdot\text{an}^{-1}$ , Vidal, 1998) et résulte de l'absence de reliefs suffisamment importants pour induire une condensation des masses d'air chargées d'humidité. Ces caractéristiques météorologiques positionnent les archipels marseillais dans la zone thermo-méditerranéenne, semi-aride (Médail & Quézel, 2003). La xéricité des îles marseillaises est grandement accentuée par les vents qui soufflent à plus de  $60 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$  et en moyenne 53 jours par an. Le vent dominant, froid et sec, de secteur nord-ouest, le Mistral, peut atteindre des rafales de  $100 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$  voire plus. Le substrat qui caractérise ces îles ne permet pas de retenir l'eau issue des rares et violentes précipitations. De plus, la forte luminosité et les hautes températures d'été induisent une évaporation considérable (Knoerr, 1960). Cependant, les précipitations occultes (sous forme

de rosée matinale) peuvent potentiellement présenter un apport hydrique non négligeable (Knoerr, 1960 ; Aillaud & Crouzet, 1988). L'influence marine se traduit principalement par la présence de vents quasi constante, mais aussi et surtout de l'apport de sel venant des embruns soulevés lors de période de vents violents. La présence de cette masse d'eau autour des îles induit donc une diminution des amplitudes thermiques.

### **2.1.3 Caractéristiques géologiques et pédologiques**

Les archipels marseillais se caractérisent principalement par des faciès à calcaires compacts de l'étage urgonien, avec des sections dolomitiques relativement bien représentées sur presque toutes les îles (Knoerr, 1960). Il subsiste des lambeaux de calcaire marneux plissés du néocomien dans l'urgonien, notamment sur la façade sud de Riou, ainsi que du calcaire schisteux de l'étage aptien. L'ère quaternaire est représentée par des couches de sables à fortes proportions de quartz. Ces dépôts sont le résultat des variations eustatiques du niveau marin. Les archipels peuvent donc être considérés comme des "morceaux de continent" isolés par la récente transgression marine datée de 6000 à 8000 ans b.p. ("*before present*"). La pédologie des îles de Marseille se résume à des "sols" squelettiques atteignant que très rarement un mètre de profondeur. Il est tout de même possible de retrouver des sols à humus brun ou des rendzines là où la végétation arbustive est importante (Kabouche, 1998 dans Vidal, 1998).

### **2.1.4 La phytocénose des îles**

La flore des îles marseillaises, se développant sur substrat calcaire, est très semblable à celle observée sur le littoral du massif de Marseilleveyre. Les formations rencontrées sont de type mattoral nommées formations à phryganes. Ces dernières sont caractérisées par des espèces végétales suffrutescentes à port en coussinet parfois épineux. Les espèces typiques sont principalement représentées par *Astragalus tragacantha* (L.), *Thymelaea tartonraira* (L.) et *Plantago subulata* (L.). Certaines espèces de formation à phryganes perdent leurs feuilles lors de la saison estivale. La majorité des espèces rencontrées ont développé des adaptations au stress hydrique et halin (Knoerr, 1960 ; Aillaud & Crouzet, 1988). On retrouve également un gradient de salinité décroissant lorsque la distance à la mer augmente, de ce fait la composition des communautés végétales change fortement (Knoerr, 1960 ; Baumberger *et al.*, 2007).

## 2.2 Méthodes d'échantillonnage

Initialement, 241 placettes ont été considérées en 1997 dont 171 correspondant aux îles et 70 au continent, sur la face sud du massif de Marseilleveyre. Ces placettes continentales constituent un témoin, c'est-à-dire une zone non impactée par les colonies de goélands (figure 1). Sur les 171 placettes insulaires, une sélection de 56 placettes représentatives de l'ensemble des communautés végétales des îles de Marseille<sup>3</sup> a été effectuée (Vidal, 1998). Concernant les îles, les analyses portent sur ces 56 placettes réparties sur l'ensemble des îles (annexe 4). Pour le continent, en raison de contraintes techniques, un sous-échantillon de 22 placettes a été sélectionné aléatoirement parmi les 70 initialement considérées (annexe 4). Pour chaque placette, les variables mésologiques et les variables relatives aux goélands ont été relevées sur une surface circulaire de 500 m<sup>2</sup> (tableau I). Dans cette surface, le recouvrement de chaque strate de végétation a été estimé. A l'intérieur de cette surface, nous avons considéré une surface circulaire de 100 m<sup>2</sup> dans laquelle nous avons procédé à un inventaire exhaustif de la végétation. Pour chaque espèce, nous avons estimé le taux de recouvrement global et le taux de recouvrement dans chaque strate.

Pour l'ensemble de la placette	Surface considérée		Classes de taux de recouvrement et classes de pente
Coordonnées géographiques (au mètre près, annexe 4)	100 m <sup>2</sup>	500 m <sup>2</sup>	0 : nul(le) 1 : < 10 % 2 : 10-25 % 3 : 25-50 % 4 : 50-75 % 5 : > 75 %
Altitude (Alt) en mètre	Inventaire exhaustif de la flore et taux de recouvrement global	Nombre de nids de goélands (Nbn)	Strates de végétation (h= hauteur) Arh : h > 10 m Arb : 10 > h > 4 m Ath : 4 > h > 2 m Art : 2 > h > 0,5 m Her : h < 0,5 m
Distance à la mer (Dis) en mètre		Recouvrement en reposoir de goéland (Rre)	
Pente (Pen) en classe de %		Taux de recouvrement en Roche mère affleurante (Roc)	
Exposition* (Exp)		Blocs : Ø>20 cm (Blc) Cailloux : Ø<20 cm (Clx) Terre nue (Tnu)	
Nord = 1 Nord-est et nord-ouest = 2 Est et ouest = 3 Sud-est et sud-ouest = 4 Sud = 5		Recouvrement total de végétation (Rct) et des différentes strates	
	Position et taux de recouvrement des espèces dans les strates		

Tableau I : Variables (et leur code) considérées dans les placettes d'étude circulaires ; \* pour une pente nulle, la classe d'exposition prend la valeur moyenne de 3).

3 En plus des 56 placettes insulaires analysées en 1997, huit placettes supplémentaires ont été disposées sur les îles n'ayant pas été considérées en 1998 (annexe 4). Ces huit placettes sont réparties sur six îlots : Tiboulen de Ratonneau, If, le Petit Congloué et le Grand Congloué. Le but étant d'inclure ces îlots dans des études ultérieures, ils ne sont pas pris en compte dans nos analyses de comparaison.

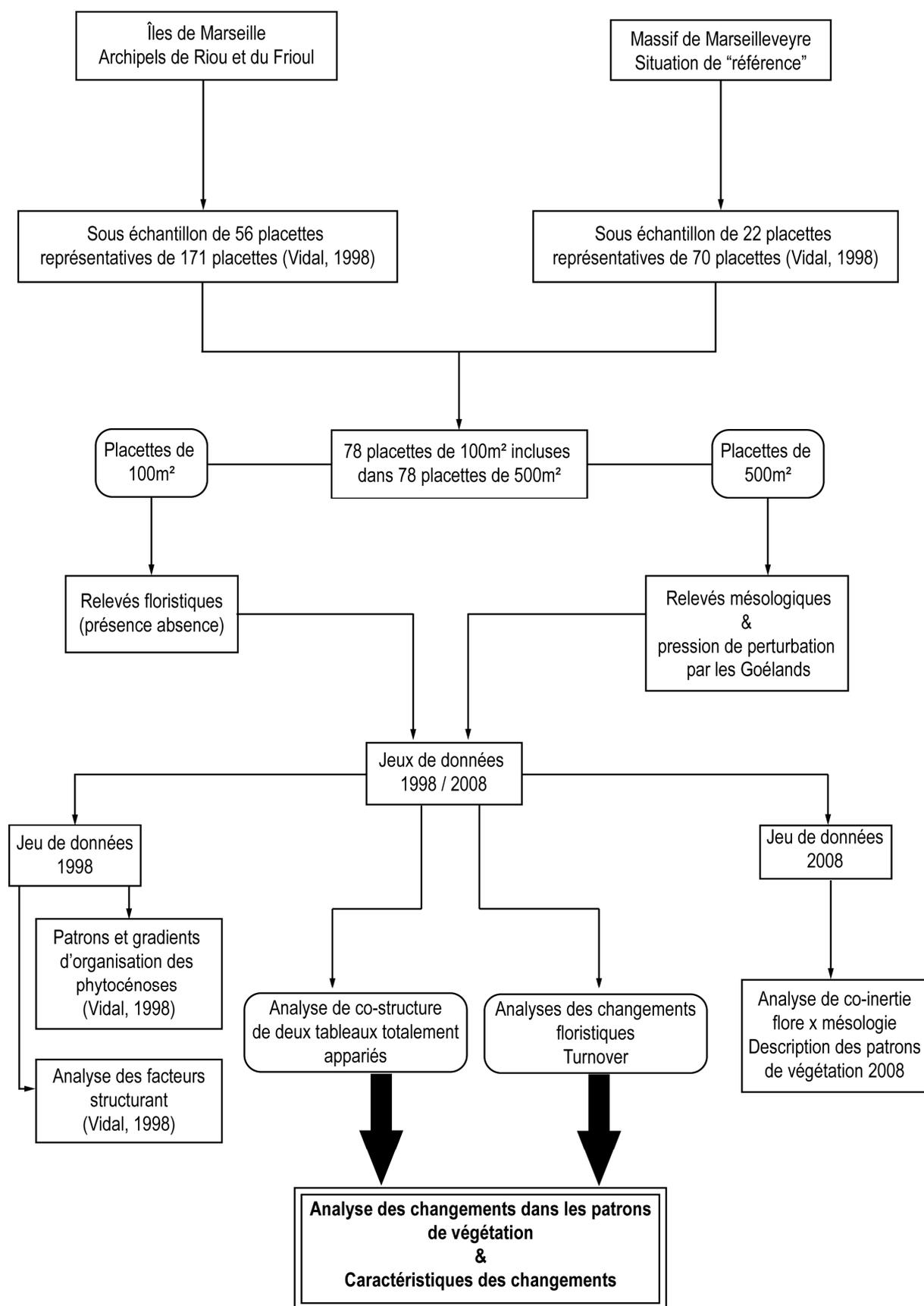


Figure 1 : Schéma du protocole expérimental de la présente étude. Noter que des variables et des placettes supplémentaires composent le jeu de données de 2008. Pour comparer les jeux de données de 1997 et de 2008, les variables et les placettes ont été homogénéisées.

### 2.3 Traitement des données

Toutes les analyses statistiques ont été effectuées à l'aide du logiciel R.

#### . *Co-inertie entre tableau "flore" et tableau "mésologie" ou co-inertie classique*

Une première analyse multivariée de type co-inertie a été réalisée afin de mettre en relation les relevés floristiques avec les variables mésologiques (placettes x espèces et placettes x variables) (Dolédéc & Chessel, 1994). Ainsi, les deux tableaux présentent un appariement au niveau des lignes, autrement dit, des placettes. Le but de cette analyse est de représenter sur un même plan la meilleure projection du nuage de points basé sur le tableau "placette x espèces" d'une part et le nuage de points basé sur le tableau "placette x variables mésologiques" d'autre part, et ce en maximisant la covariance. Cette analyse doit faire ressortir un lien entre la structure de végétation et les variables du milieu en 2008 uniquement. Elle a pour but de confirmer les principaux gradients écologiques mis en évidence il y a onze ans (Vidal, 1998). Cette analyse peut être soumise à un test statistique qui permet d'accepter l'hypothèse selon laquelle les deux tableaux présentent une co-inertie significative et permet ainsi d'affirmer la ressemblance des placettes entre les variables mésologiques et les variables floristiques. Pour tester la significativité de cette relation, un test de permutations aléatoires de Monte Carlo a été appliqué sur  $n = 999$  permutations avec un risque  $\alpha$  de 5 %.

#### . *Co-inertie sur deux tableaux totalement appariés entre deux dates*

Le principe de la co-inertie totalement appariée est le même que pour la co-inertie classique à ceci près que, les tableaux utilisés dans cette analyse sont totalement appariés (Torre & Chessel, 1995). Deux tableaux sont totalement appariés, ou homologues, lorsque les lignes et les colonnes des deux tableaux sont appariées. Lors d'une comparaison entre deux dates nous pouvons tirer partie de cette homologie. Dans notre cas, il s'agit de confronter deux tableaux mésologiques homologues entre 1997 et 2008. Ces deux tableaux ont tous les deux les mêmes lignes (relevés) et les mêmes colonnes (variables mésologiques). Un autre couple de tableaux totalement appariés est celui des tableaux floristiques qui ont, eux aussi, les mêmes lignes (placettes) et les mêmes colonnes (espèces). De même, il s'agit de confronter ces deux tableaux entre 1997 et 2008. Comme nous l'avons expliqué précédemment, l'analyse de co-inertie met en évidence les ressemblances des relevés au niveau des variables floristiques ou mésologiques. Ces deux analyses de co-inertie ont été testées de la même manière que pour la co-inertie classique, c'est-à-dire avec un test de Monte Carlo à  $n = 999$  permutations avec un risque  $\alpha$  de 5 %.

En complément de ces analyses de co-inertie totalement appariées, nous avons réalisé une analyse des différences entre 1997 et 2008. Pour cela, nous appliquons une Analyse en Composantes Principales normée et non centrée sur le tableau des différences entre 1997 et 2008 au niveau de la mésologie d'une part, et de la flore d'autre part (Chessel & Carrel, 1997 ; Legendre & Gallagher, 2001). Pour donner une signification écologique à l'analyse des différences floristiques, nous regroupons les espèces en fonction de leurs caractéristiques écologiques. Ainsi, l'analyse des différences floristiques distingue les stratégies démographiques de Grime, le type de dissémination des diaspores, les types biologiques de Raunkier et les types biogéographiques.

• *Analyse des changements floristiques ou turnover*

Cette partie concerne la dynamique de végétation à l'échelle de la placette. Une première méthode consiste à quantifier celle-ci par le taux de renouvellement des espèces (turnover) au sein de chaque placette. Pour ce faire, nous appliquons l'indice de turnover couramment utilisé (Morrison, 1997 dans Vidal, 1998) :

$$Sr = \frac{(I + E)}{t(S1 + S2)} \times 100$$

Cet indice  $Sr$  ou turnover relatif annuel prend donc en compte le taux d'extinction  $E$  (nombre d'espèces présentes uniquement lors du premier inventaire, 1997), le taux d'immigration  $I$  (nombre d'espèces présentes uniquement lors du second inventaire, 2008), la richesse spécifique  $S1$  et  $S2$  lors des premier inventaires (1997) et des second inventaires (2008) respectivement, et le pas de temps  $t$  entre les deux inventaires (onze dans notre cas).  $Sr$  s'exprime donc en  $\%.an^{-1}$  et varie de  $0 \%.an^{-1}$  (turnover nul) à  $100 \%.an^{-1}$  (turnover maximal). Cet indice, élaboré sous une approche biogéographique classique (MacArthur & Wilson, 1963 ; 1967), peut être appliqué sous approche par espèce (*per species*). Dans ce cas, le terme  $I$  correspond au nombre de placettes colonisées depuis 1997,  $E$  le nombre de placettes dans lesquelles a disparu l'espèce entre 1997 et 2008,  $S1$  et  $S2$  le nombre total de placettes occupées respectivement en 1997 et en 2008. Ceci présente l'avantage de prendre en compte les caractéristiques de chaque espèce. Il est donc possible de quantifier le changement floristique relativement aux caractéristiques écologiques des espèces, aspect négligé dans l'approche biogéographique classique.

L'analyse de cette dynamique se fait au niveau des spectres biologiques : les stratégies démographiques de Grime (Grime, 1973 ; 1974), les types biologiques de Raunkier (Barbault, 1987 ; Véla, 2002), les types de disséminations (Molinier & Muller, 1938) et les types

biogéographiques (Pignatti, 1982).

L'inconvénient de cet indice  $Sr$  est qu'il ne prend pas en compte le "sens" du changement. En effet, il ne renseigne pas si le changement est caractérisé par des pertes ou par des gains d'espèces sur les placettes (il en va de même pour l'approche par espèce). Pour palier à cette lacune, nous avons donc élaboré un indice de migration  $Im$  qui consiste à donner un sens au changement. Il est calculé comme suit :

$$Im = \frac{(E - I)}{1 + |E - I|} \times Sr$$

Ainsi, lorsque l'extinction  $E$  est supérieure à l'immigration  $I$ , cet indice prend une valeur négative et est pondéré par le taux de turnover  $Sr$ . Une valeur négative de  $Im$  correspond à la disparition de l'espèce des placettes et, inversement, une valeur positive de  $Im$  signifie que l'espèce a colonisé des placettes. Notons que pour éviter une division par 0 (cas où  $I=E$ ) la valeur égale à "1" a été ajoutée au dénominateur. Le turnover ou renouvellement floristique a donc été analysé selon deux approches :

- i) Par placette
- ii) Par espèce

• ***Analyse quantitative du changement floristique au niveau des traits d'histoire de vie***

Une autre approche pour quantifier le changement floristique consiste à tester l'évolution des effectifs pour chaque trait d'histoire de vie (Gachet *et al.*, 2005). Nous avons procédé à un test de comparaison de l'effectif moyen par placette pour chaque trait d'histoire de vie, à différentes échelles spatiales : i) toutes les placettes d'étude en incluant le continent, ii) toutes les îles confondues, iii) par archipel et iv) par île (valable pour Riou, Pomègues et Ratonneau, les îlots n'ayant qu'entre une et quatre placettes maximum ont été regroupés dans l'ensemble "îlots"). Lorsque l'analyse concerne un nombre de placettes supérieur à 30, un test de Student unilatéral sur deux échantillons appariés à un risque  $\alpha$  de 5 % a été appliqué. Dans les cas où le nombre de placettes est inférieur à 30, un test de Wilcoxon unilatéral sur échantillons appariés à risque  $\alpha = 5 \%$  a été appliqué.

### 3 RÉSULTATS

#### 3.1 Patrons de végétation et variables mésologiques

Le test de significativité montre que la co-inertie entre les données mésologiques et floristiques est très pertinente (test de Monte Carlo, permutations  $n = 999$ ,  $p < 0,001$ ,  $RV = 0,565$ ). Le plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie (figure 2) représente 77,39 % de la variabilité totale (tableau II).

Axes	Valeurs propres	% d'inertie	% d'inertie cumulée
1	2,559	70,00	70,00
2	0,270	7,39	77,39
3	0,203	5,56	82,95
4	0,166	4,53	87,48

Tableau II : Valeurs propres et pourcentages d'inertie des quatre premiers axes de l'analyse de co-inertie des données floristiques et mésologiques des placettes d'étude de 2008.

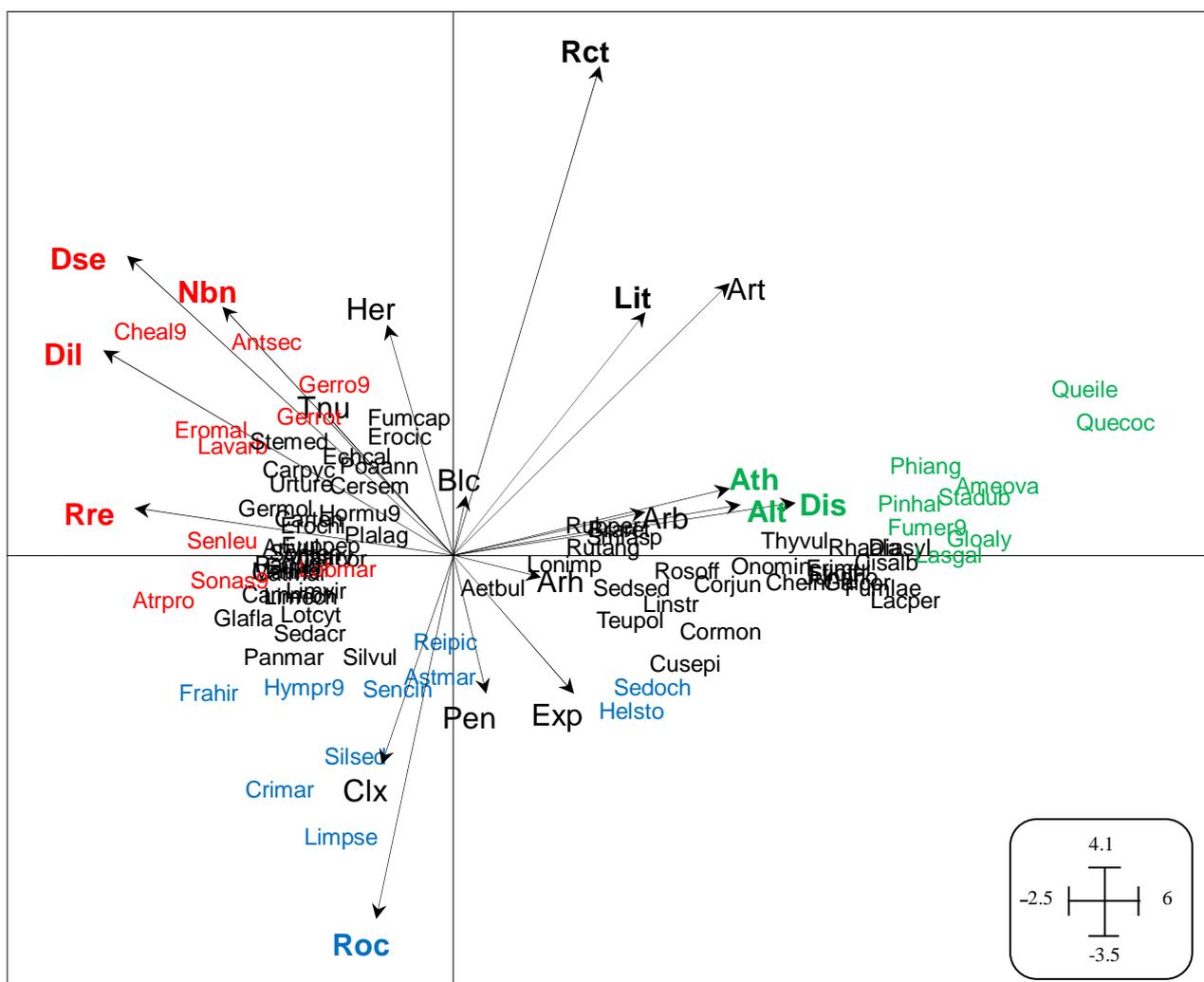


Figure 2 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie réalisée entre les tableaux de données floristiques et des variables mésologiques concernant l'ensemble des placettes de 2008 ( $n = 86$ ). Pour les codes des variables, se reporter au tableau 1, pour les codes espèce se reporter à l'annexe 5. Couleurs : vert : pôle garrigue non impactée correspondant aux placettes continentales ; bleu : pôle halophile correspondant aux placettes littorales ; rouge : pôle à forte influence des goélands correspondant aux placettes perturbées littorales et intérieures.

Cette analyse confirme les gradients écologiques mis en évidence il y a onze ans (Vidal, 1998). L'axe 1 du plan factoriel 1-2 représente le gradient d'influence du goéland avec, du côté positif de l'axe, l'absence total d'impact des goélands (placettes du massif de Marseilleveyre). Ce pôle est caractérisé par une altitude, une distance à la mer élevée et un recouvrement important en strate arborée supérieure à deux mètres. L'assemblage floristique du côté positif de l'axe 1 correspond aux espèces de formation de garrigue (*Pinus halepensis*, *Globularia alypum*, *Quercus ilex*, *Q. coccifera*), ne se développant pas (ou rarement) près du littoral (figure 2). Le côté négatif de l'axe 1 correspond à l'influence et à la présence maximale des colonies de goélands, à savoir des densités de goélands importantes à l'échelle de l'île, du secteur ou de la placette, et surtout par de forts taux de recouvrement en reposoirs. Ce côté de l'axe 1 comporte une flore typique de milieux perturbés et/ou enrichis, caractérisée par des espèces rudérales comme *Geranium robertianum*, *G. molle*, *Lavatera arborea*, ou *Lobularia maritima*. L'axe 2 représente bien un gradient de recouvrement en végétation ainsi que le type de substrat. Le côté positif de l'axe 2 regroupe les placettes ayant de forts taux de recouvrement arbustif et/ou herbacé. Les espèces se développant dans ce type de milieu sont caractérisées par une capacité à se développer dans milieu où le stress halin est relativement faible et où la matière organique existe en quantité relativement plus importante (représentée par la présence de litière ou de sol). Le pôle négatif de l'axe 2, discrimine les placettes caractérisées par un fort taux de recouvrement en rocher correspondant à des milieux où les stress hydrique et halin sont conséquents. Les espèces comme *Limonium pseudominutum*, *Crithmum maritimum* ou *Silene sedoides* sont représentatives de ce type de milieu aux conditions trophiques et hydriques contraignantes. Il est à noter que nous observons un gradient secondaire au sein des milieux littoraux rocheux suivant l'axe 1. En effet, la partie négative des axes 1 et 2 est caractérisée par une proximité immédiate de la mer associée à une forte influence des colonies de goélands. Ainsi le cortège floristique est représenté principalement par des espèces halo-nitrophiles telles que *Atriplex prostrata*, *Hymenolobus procumbens*, ou *Sonchus asper* subsp. *glaucescens*. À l'inverse, nous retrouvons du côté positif de l'axe 1, mais négatif de l'axe 2, les espèces caractéristiques des garrigues littorales comme *Helichrysum stoechas*, *Coris monspelliensis* ou *Rosmarinus officinalis*.

### 3.2 Analyse diachronique des patrons de végétation

Les résultats des tests de Monte Carlo montrent une forte co-inertie entre les deux années que ce soit pour la flore (999 permutations,  $p < 0,001$ ,  $RV = 0,694$ ) ou pour la mésologie (figure 3) (999 permutations,  $p < 0,001$ ,  $RV = 0,8$ ).

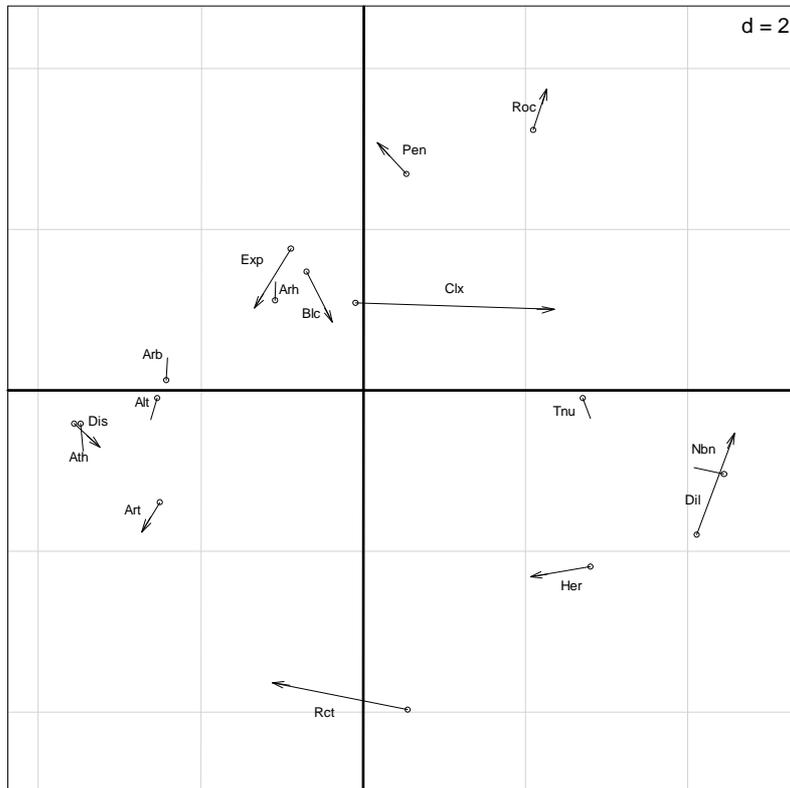


Figure 3 : Plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie appliquée sur les variables mésologiques entre 1997 et 2008. L'origine de chaque vecteur correspond à la position de la variable en 1997 et l'extrémité terminale, à sa position en 2008. L'inertie des axes 1 et 2 est respectivement de 71,92 % et 18,36 %

Ainsi, il n'apparaît pas de différence significative de structure de végétation ou de mésologie entre 1997 et 2008. Cependant, grâce à l'analyse des différences il est possible de dégager des changements en confrontant les coordonnées des points "placette" sur les axes avec les variables mésologiques. L'ampleur du changement, au niveau de la mésologie, est fortement influencé par les variables relatives aux goélands. Celui-ci est positivement corrélé avec l'intensité de l'impact des goélands, notamment en ce qui concerne le nombre de nids par placette ( $r^2 = 0,1175$ ,  $ddl = 75$ ,  $p = 0,001$ ) et la densité de couples de goélands par île ( $r^2 = 0,1182$ ,  $ddl = 75$ ,  $p = 0,001$ ).

Bien que la structure de végétation de 2008 ne soit pas significativement différente de celle de 1997, lorsque nous procédons à l'analyse des différences en regroupant les espèces par trait d'histoire de vie, il apparaît des changements floristiques notables au sein des placettes suivant les caractéristiques écologiques des espèces végétales considérées (figure 4 à 7). En effet, lorsque nous considérons les stratégies démographiques de Grime (figure 4), nous observons que les placettes insulaires (figure 4A, B, C) s'enrichissent en espèces rudéral (R) au sens large. A l'opposé, les placettes continentales (figure 4D) ne connaissent des changements

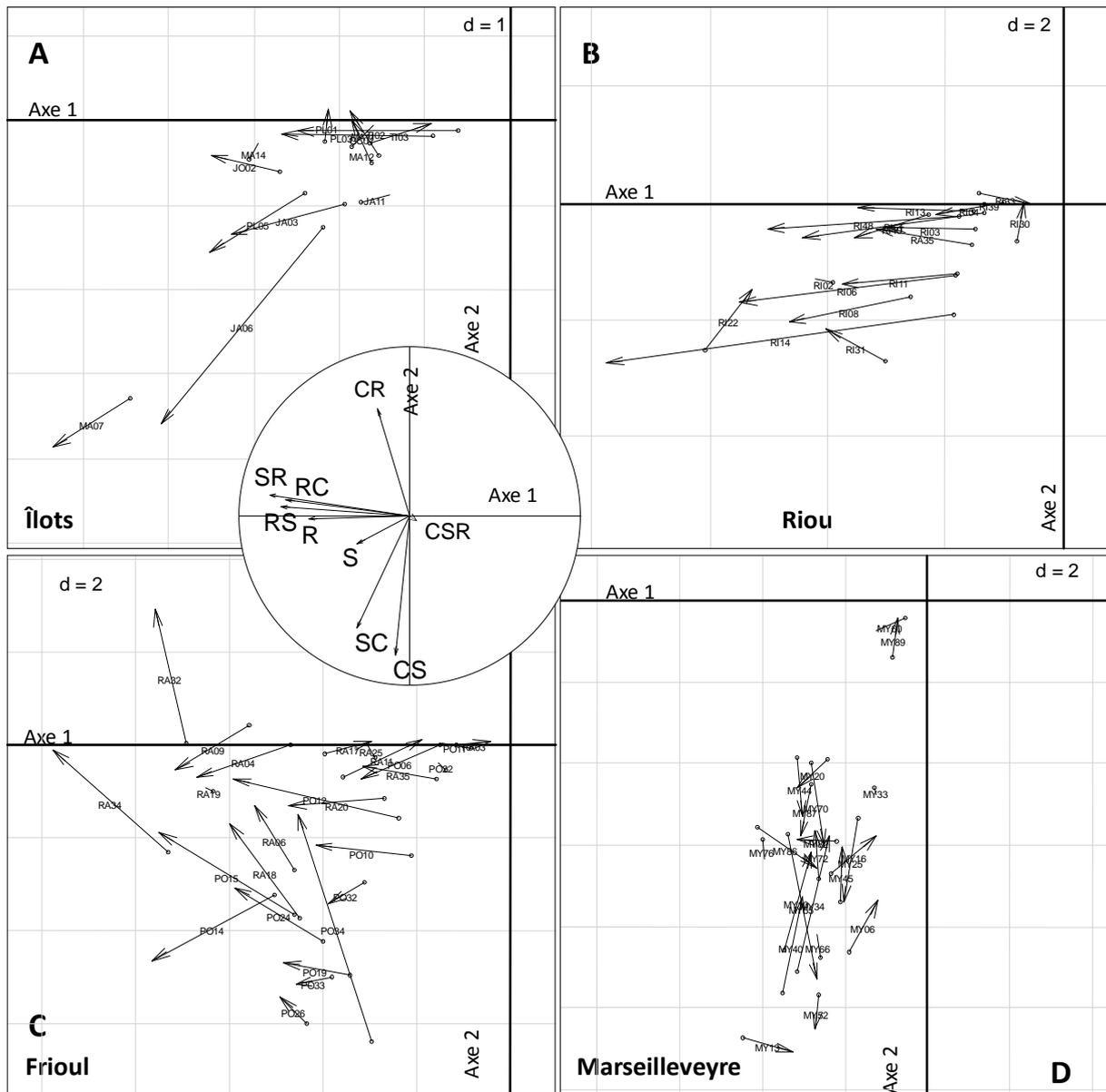


Figure 4 : **A à D** : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des stratégies démographiques de Grime entre 1997 et 2008, l'origine de chaque vecteur correspond à la position de la placette en 1997 et l'extrémité à sa position en 2008. Chaque vecteur représente une placette, sa direction et son sens sont le résultat de l'augmentation ou de la diminution des effectifs des stratégies de Grime. **Îlots** = toutes les îles de l'archipel de Riou excepté Riou. **E** : Cercle de corrélation des stratégies démographiques de Grime. L'inertie des axes 1 et 2 sont respectivement de 26,21 % et 17,31 %.

qu'au niveau des stratégies CR et CS.

Au niveau des types de dissémination (figure 5), les placettes insulaires (figure 5A, B, C) montrent d'importantes amplitudes de changement. En moyenne, les placettes insulaires s'enrichissent en espèces à dissémination à longue distance. Les placettes continentales (figure 5D) ne montrent pas de changements préférentiels.

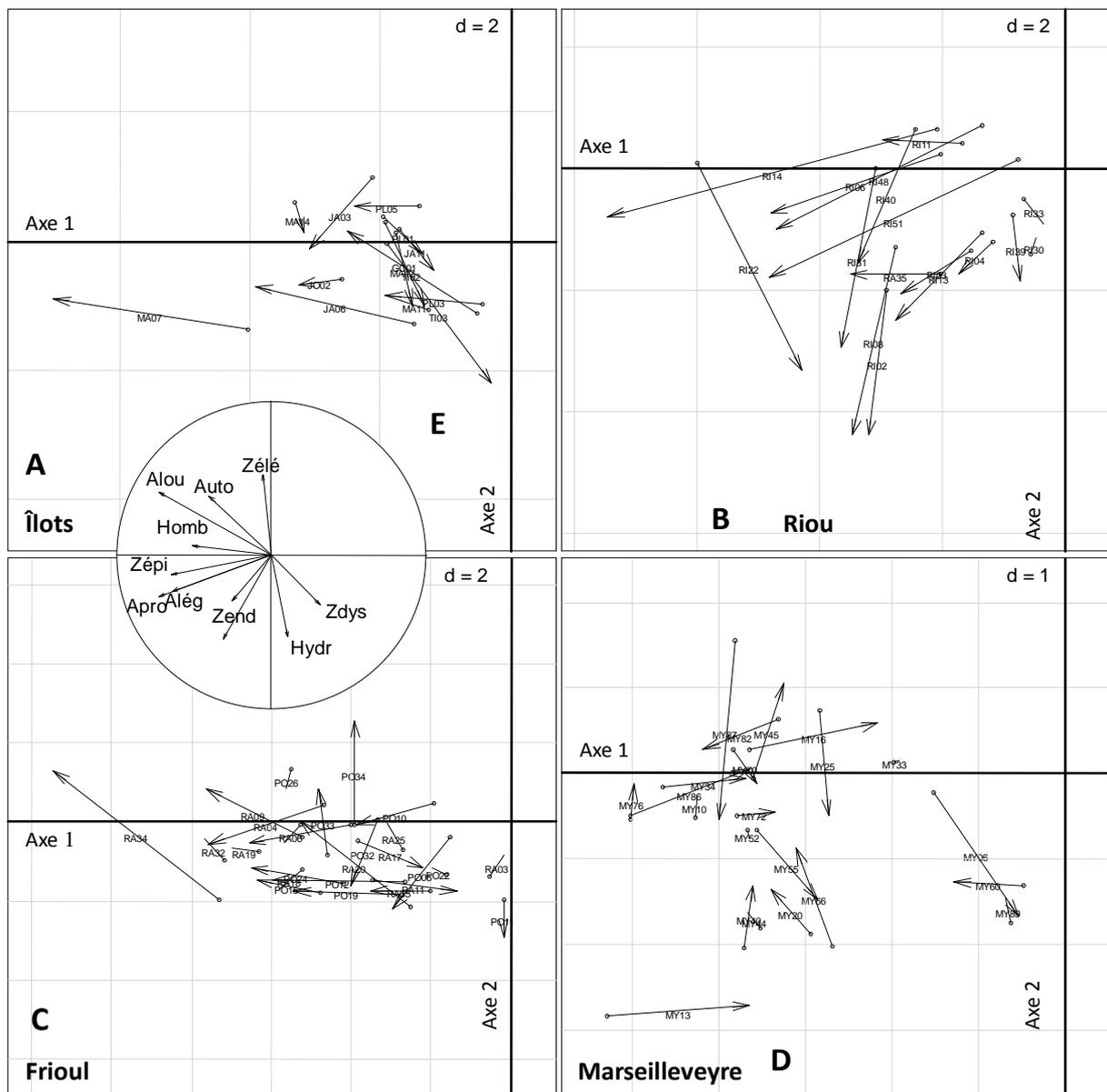


Figure 5 : **A à D** : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des types de dissémination entre 1997 et 2008. L'origine de chaque vecteur correspond à la position de la placette en 1997 et l'extrémité à sa position en 2008. Chaque vecteur représente une placette, sa direction et son sens sont le résultat de l'augmentation ou de la diminution des effectifs des types de dissémination. **Îlots** = toutes les îles de l'archipel de Riou excepté Riou. **E** : Cercle de corrélation des types de dissémination. L'inertie des axes 1 et 2 sont respectivement de 23,58 % et 13,69 %.

L'analyse des types biologiques de Raunkier (figure 6) montre que les placettes insulaires (figures 6A, B, C) vont vers le pôle à espèces annuelles, bisannuelles (thérophytes T, hémicryptophytes H) et géophytes (G). Les placettes continentales ne montrent pas de changements particuliers (figure 6D).

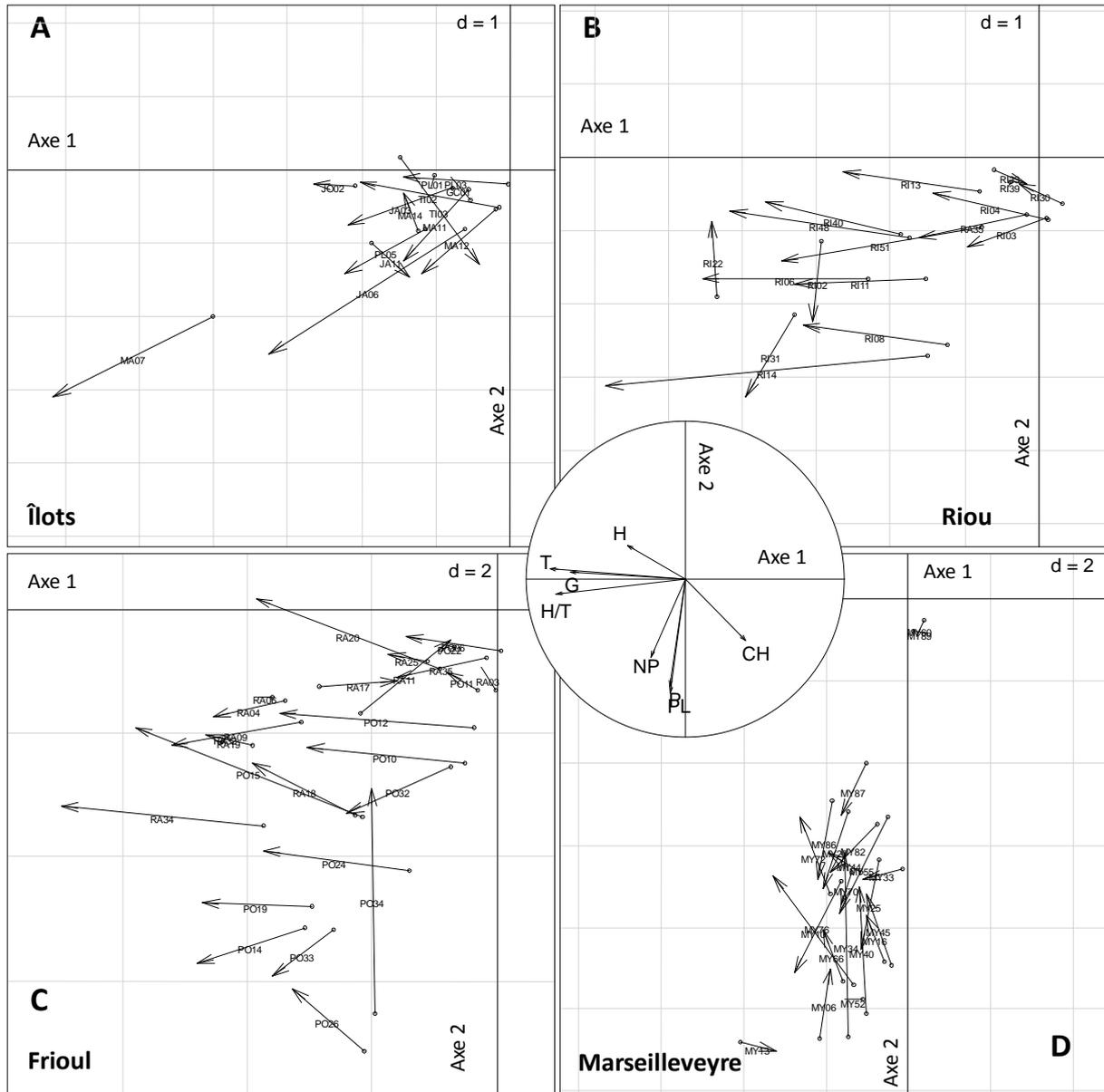


Figure 6 : **A à D** : Plans factoriels 1-2 des Analyses en Composantes Principales réalisées sur les différences au niveau des effectifs des types biologiques de Raunkier entre 1997 et 2008. L'origine de chaque vecteur correspond à la position de la placette en 1997 et l'extrémité à sa position en 2008. Chaque vecteur représente une placette, sa direction et son sens sont le résultat de l'augmentation ou de la diminution des effectifs des types biologiques. **Îlots** = toutes les îles de l'archipel de Riou excepté Riou. **E** : Cercle de corrélation des types biologiques de Raunkier. L'inertie des axes 1 et 2 est respectivement de 28,11 % et 17,83 %.



Nous avons recherché quelles étaient les variables mésologiques corrélées à ces changements qualitatifs de la flore. Il en ressort que les changements exposés précédemment (figures 4 à 7) sont significativement et positivement corrélés aux variables relatives à l'impact des goélands (tableau III).

	Nombre de nids par placette		Densité de couples par île	
	r <sup>2</sup>	significativité	r <sup>2</sup>	significativité
Stratégies démographiques	0,080	**	0,080	*
Types de dissémination	0,072	*	0,071	*
Type biologiques	0,090	**	0,082	*
Type biogéographiques	0,070	*	0,099	**

Tableau III : Résultats des régressions linéaires simples entre les coordonnées des placettes sur l'axe des ACP normées sur les différences et les variables relatives aux goélands. Les coordonnées des placettes sur les axes sont prises à partir de chaque ACP normée faite sur les traits d'histoire de vie (figures 4 à 7).

### 3.3 Quantification des changements dans les cortèges floristiques

Le calcul des turnovers  $Sr$  à l'échelle de la placette nous montre d'importantes variations au sein de chaque île (figure 8). La corrélation entre les valeurs de  $Sr$  par placette et la surface de l'île n'est pas significative. Il n'y a donc pas de relation entre la surface de l'île turnover relatif annuel par placette. Notons que les placettes continentales (Marseilleveyre) présentent une valeur moyenne de  $Sr$  très significativement inférieure à celle des îles (test de Student,  $t = -7,003$ ,  $ddl = 76$ ,  $p < 0,001$ ,  $\alpha = 0,05$ ). Les valeurs de  $Sr$  sont fortement corrélées aux variables relatives aux goélands (nombre de nids par placette :  $r^2 = 0,103$ ,  $p = 0,004$  ; densité de

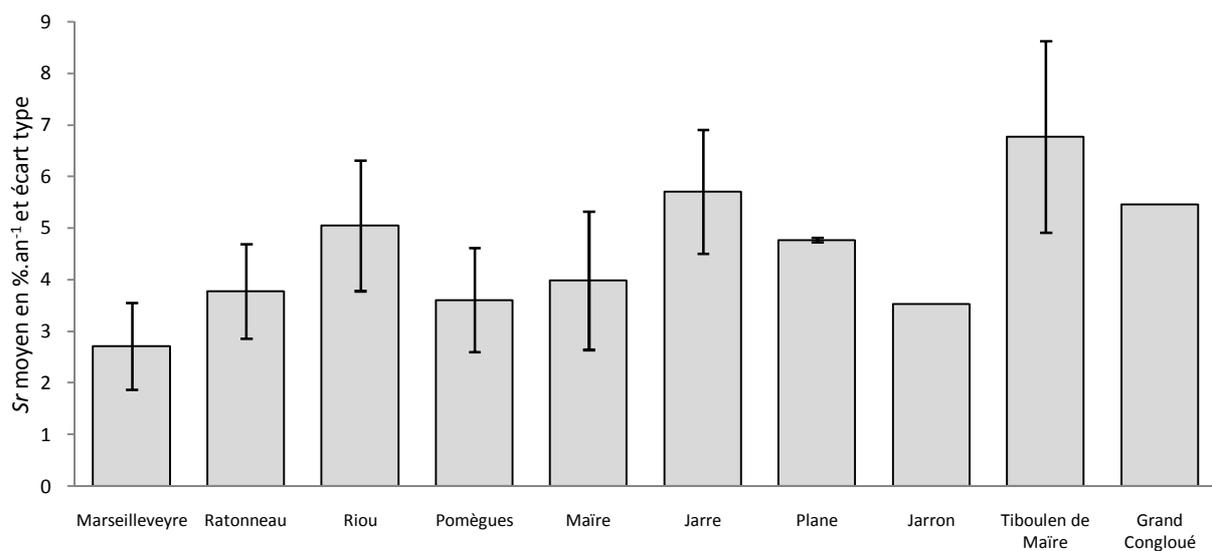


Figure 8 : Histogrammes du turnover moyen ( $Sr$  moyen) et écart type pour chaque île et Marseilleveyre. Les îles sont rangées par ordre décroissant de surface.

goélands nicheurs par île :  $r^2 = 0,324$ ,  $p < 0,001$  ; recouvrement en reposoir :  $r^2 = 0,257$ ,  $p < 0,001$ ).

Concernant le turnover par espèce, nous calculons 73 valeurs de  $Sr$  possibles. Sur ces 73 valeurs, deux regroupent près de 53,10 % des espèces. Ces valeurs sont 0 et 9,09, autrement dit les valeurs de turnover minimum et maximum. Une valeur de  $Sr$  égale à 0 signifie que l'espèce n'a disparue d'aucune placette et n'est apparue sur aucune placette entre 1997 et 2008, ce sont les espèces à turnover nul (par exemple *Sarcocornia fruticosa*, *Thymelaea tartonraira*). Une espèce qui a disparue de toutes les placettes de 1997 et/ou qui était absente des placettes en 1997, correspond à une espèce à turnover maximum (par exemple *Biscutella laevigata*, *Cerastium pumilum*). La valeur  $Sr$  maximum (9,09) concerne 47,67 % des espèces. En considérant ces valeurs de turnover  $Sr$  et d'indice de migration  $Im$  relativement aux traits d'histoire de vie, il en ressort de forts contrastes (figure 9 à 12).

Concernant les valeurs de  $Sr$  nul ou maximum (0 et 9,09) en fonction des différentes stratégies démographiques de Grime, nous pouvons observer que les espèces à turnover maximum sont principalement représentées par les espèces à stratégie R au sens large (figure 9). Seules les stratégies RS et SR ont une valeur moyenne de  $Im$  significativement positive (respectivement de  $Im = 2,3$  avec  $t = 2,78$ ,  $ddl = 30$ ,  $p = 0,009$  et  $Im = 1,5$  avec  $t = 3,029$ ,  $ddl = 72$ ,  $p = 0,004$ ) ce qui veut dire que cette stratégie présente une dynamique colonisatrice.

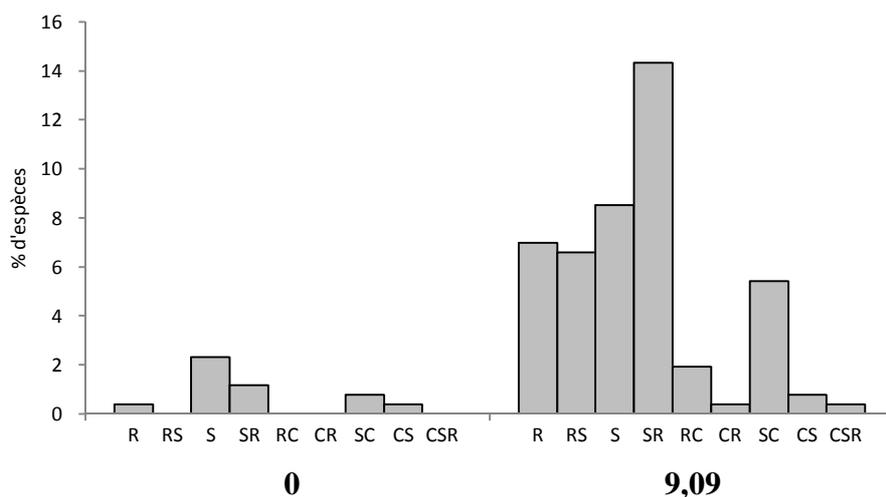


Figure 9 : Pourcentage d'espèces pour les différentes stratégies démographiques de Grime et pour les valeurs de  $Sr$  minimum (0) et maximum (9,09).

Pour les types de disséminations, les espèces les plus représentatives d'un turnover maximum présentant une dissémination adaptée au vent ont souvent un turnover maximal (Alég, Alou et

Apro) (figure 10). Aucune stratégie de dissémination ne présente une valeur moyenne de  $Im$  significativement différente de zéro. Nous ne pouvons a priori donc pas préciser quelle est la dynamique de chacun des types de dissémination.

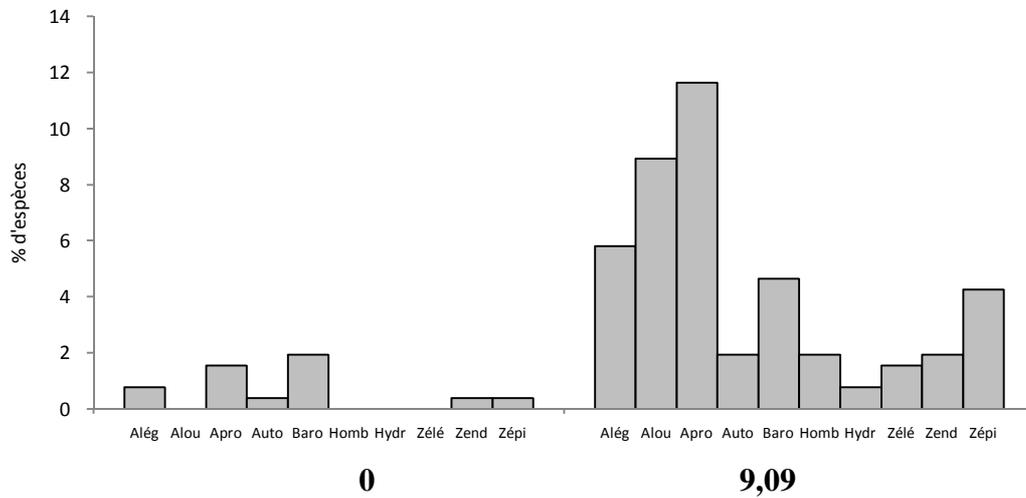


Figure 10 : Pourcentage d'espèces pour les différents types de disséminations et pour les valeurs de  $Sr$  minimum (0) et maximum (9,09).

En ce qui concerne les types biologiques de Raunkier, la majorité des espèces à turnover maximal sont des espèces annuelles ou bisannuelles (T ou H/T) (figure 11). Le type thérophyte (T) présente une valeur moyenne  $Im$  significativement positive ( $t = 4,507$ ,  $ddl = 91$ ,  $p < 0,001$ ). En revanche, les espèces de type chaméphytes présentent une valeur de  $Im$  moyenne significativement inférieure à zéro ( $t = -2,531$ ,  $ddl = 52$ ,  $p = 0,014$ ). Ainsi les espèces annuelles ont tendance à coloniser les placettes alors que les chaméphytes tendent à disparaître des placettes.

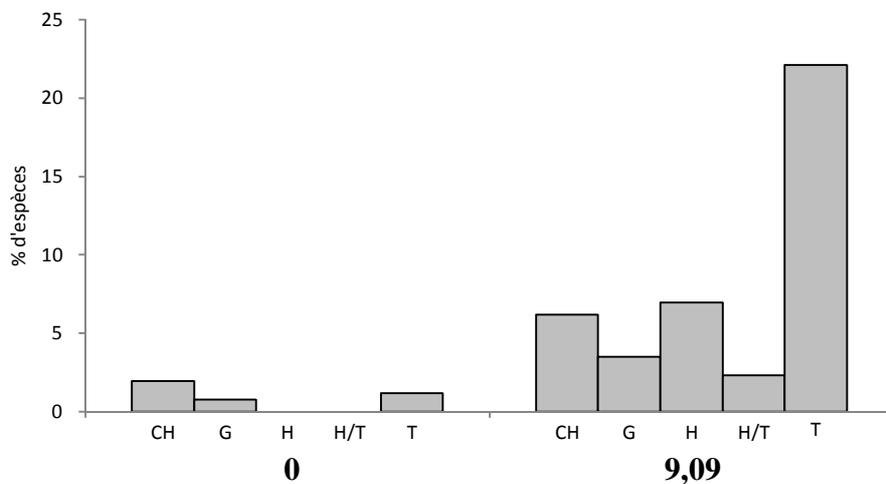


Figure 11 : Pourcentage d'espèces pour les différents types biologiques de Raunkier et pour les valeurs de  $Sr$  minimum (0) et maximum (9,09).

A propos des types biogéographiques (figures 12), la plupart des espèces à turnover maximum ont une aire de répartition vaste (cosmopolite, eurasiatique ou méditerranéenne). Il n'y a que les espèces Sub-tropicales (SubTrop) qui présentent une valeur moyenne de *Im* significativement supérieure à 0 (test de Wilcoxon,  $V = 28$ ,  $n = 7$ ,  $p = 0,016$ ). Les espèces Subtropicales ont donc tendance à coloniser les placettes.

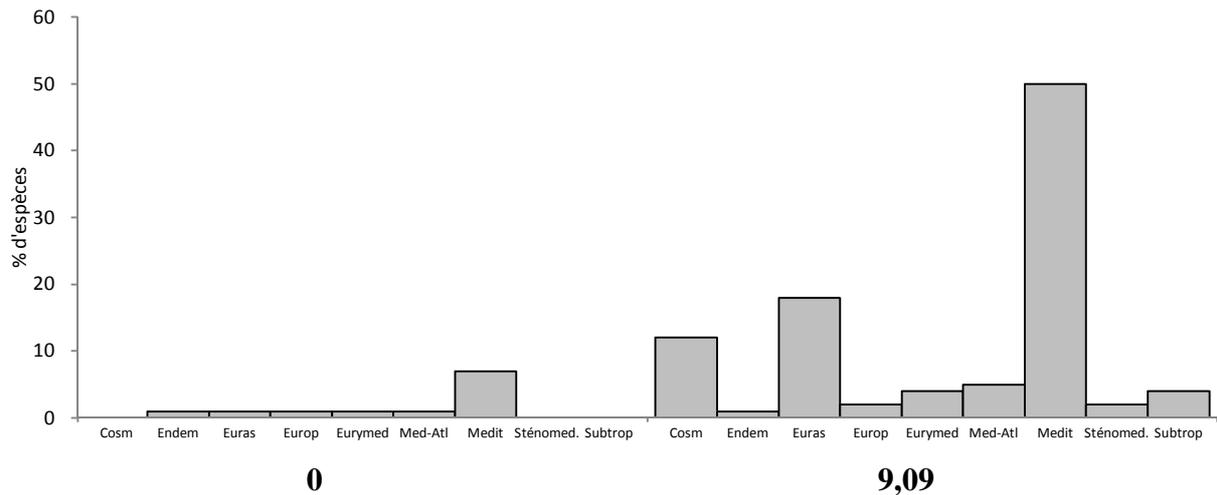


Figure 12 : Pourcentage d'espèces pour les différents types biogéographiques et pour les valeurs de *Sr* minimum (0) et maximum (9,09).

### 3.4 Analyse des changements au niveau des traits d'histoire de vie

Pour chaque trait biologique (annexe 6), les effectifs moyens par placette ont été comparés entre 1997 et 2008. Seuls les différences significatives ont été considérées ici et synthétisées sous forme de tableau (annexes 7a, b, c, d, e). Pour des raisons de rédactions, seuls les résultats les plus informatifs sont présentés.

Pour résumer ces résultats, nous pouvons dire que globalement, les changements floristiques ont lieux sur les îles. Le continent ne montre quasiment pas de changement, notamment en ce qui concerne la richesse spécifique et les stratégies de Grime. Les changements se caractérisent par un enrichissement global d'espèces (annexe 7a) adaptées aux perturbations et/ou à une certaine forme d'eutrophisation du milieu (annexe 7b), présentant un type de dissémination à longue distance (annexe 7c), à cycle de vie annuel, bisannuel ou passant une partie de l'année sous forme de bulbe (annexe 7c) et enfin présentant une aire biogéographique relativement vaste (annexe 7e).

## **4 DISCUSSION**

### **Structures de végétation en 2008**

L'analyse des structures de végétation pour la campagne 2008 confirme des gradients écologiques identiques à ceux observés en 1997. Nous retrouvons ainsi une opposition entre le continent non impacté par les colonies de goélands et les îles présentant des cortèges floristiques caractéristiques des zones perturbées (figure 2). Nous observons aussi un gradient de salinité pour le continent et les îles. La végétation insulaire est caractérisée par un pôle d'espèces stress-rudérales et halo-nitrophiles et un pôle d'espèces plutôt rudérales étant moins adaptées au stress halin. Ainsi, il apparaît clairement que la végétation des îles de Marseille est très fortement structurée par les colonies de goéland.

### **Comparaison des structures de végétation entre 1997 et 2008**

Comme l'indique la comparaison des structures de végétation entre les deux campagnes de terrain, il n'y a pas de changements significatifs (figure 3). Ceci prouve que le rôle structurant des colonies de goélands est permanent à l'échelle globale des îles. Les changements sur un tel pas de temps ne semblent être détectables que sur une échelle spatiale plus fine qui permet de mettre en évidence des processus écosystémiques plus fins.

### **Quantification des changements des cortèges floristiques à l'échelle de la placette**

Lorsque nous focalisons les différences au niveau des cortèges à l'échelle de la placette (figures 4 à 7), il apparaît que les placettes insulaires prennent une nette direction vers des cortèges floristiques rudéraux (figures 4A, B, C). En effet, contrairement aux placettes continentales (figure 4D), les placettes insulaires s'enrichissent en espèces rudérales au sens large (figure 4E). Ces changements sont plus marqués là où la pression de perturbation des goélands est la plus prononcée, c'est-à-dire sur l'archipel de Riou (figures 4A, B). C'est sur cet archipel que l'enrichissement du cortège floristique en espèces stress-rudérales est le plus prononcé. Les placettes du Frioul présentent aussi des communautés rudéralisées mais avec une direction préférentielle vers le pôle rudéral-compétiteur au sens large (figure 4C). Cette différence implique que l'intensité de la perturbation joue sur l'intensité des changements floristiques. En outre, comme l'ont montré Vidal (1998) et Bonnet *et al.* (1999) la composition floristique des deux archipels est sensiblement différente du fait de la variation de l'intensité et de l'ancienneté de la pression de perturbation des goélands entre les deux archipels. L'archipel de Riou est en effet plus riche en espèces stress-rudérales (Vidal, 1998) alors que le Frioul présente une dominance des espèces compétitrices-rudérales au sens large (Bonnet *et*

*al.*, 1999). Les directions différentes prises par les deux archipels montrent que la composition floristique initiale influence la dynamique de végétation et que l'intensité de la perturbation joue aussi sur la direction des changements des communautés floristiques. De même, les îles sont marquées par un enrichissement des cortèges floristiques en espèces ayant une dispersion à longue distance (figures 5A, B, C). D'un point de vue de la dynamique de végétation, cette observation peut s'expliquer par le fait que les colonies de goélands créent de nouveaux habitats favorables à l'implantation d'espèces dont les stratégies de reproduction et de dispersion des diaspores, permettent de coloniser des milieux éloignés des populations génitrices. Ainsi, ce type d'espèce généraliste est favorisé au détriment des espèces qui dépendent de la persistance des conditions favorables du milieu (Krauss *et al.*, 2004 ; Garrido *et al.*, 2005 ; Li *et al.*, 2005), ce qui est le cas des plantes barochores. Ces espèces à faible capacité de dispersion peuvent difficilement répondre aux variations des conditions mésologiques induisant la disparition de l'habitat. L'intensité croissante de la pression de perturbation de la part des goélands représente donc une menace pour ce type d'espèce. Il est important de noter que ces changements ne s'opèrent pas sur les placettes continentales (figure 5D). Ces remarques sont corroborées par l'enrichissement des placettes insulaires en espèces à durée de vie brève (thérophytes et hémicryptophytes) ou passant une partie du cycle sous forme de bulbe (géophytes) (figures 6A, B, C). Notons que l'enrichissement des placettes en espèces de ces types s'accompagne généralement d'une diminution des chaméphytes (figure 6E). En effet, les espèces longévives, adaptées au stress environnemental, laissent place aux espèces adaptées aux perturbations et à un milieu changeant. Ainsi, le maintien et le renouvellement des espèces chaméphytes semblent être compromis par la progression des espèces adaptées aux milieux perturbés par les colonies de goélands. Les placettes du continent ne montrent pas de changements particuliers au niveau des différents types biologiques de Raunkier (figure 6D). L'examen des cortèges floristiques relatifs aux types biogéographiques abonde dans le sens d'une favorisation des espèces généralistes. En effet, les placettes insulaires s'enrichissent en espèces à aire de répartition relativement importante (Cosmopolite, Eurasiatique, Méditerranée) (figures 7A, B, C). Les changements les plus importants s'observent sur Riou (figure 7B). Encore une fois, les changements au niveau des placettes continentales ne montrent pas de direction préférentielle (figure 7D). L'enrichissement des cortèges floristiques insulaires en espèces à large aire de répartition montre que ce sont les plantes ayant une forte plasticité écologique qui sont favorisées. Ceci signifie les milieux favorables au développement des espèces spécialistes – généralement à aire biogéographique restreinte – disparaissent au profit de milieux perturbés, donc

changeants, au sein desquels seules les espèces opportunistes peuvent s'y développer (Krauss *et al.*, 2004).

### **Analyse du turnover à l'échelle de la placette**

Comme l'ont montré les résultats concernant le turnover relatif annuel  $Sr$ , les placettes soumises aux plus fortes intensités de perturbation provenant des goélands présentent des valeurs de  $Sr$  les plus élevées. De plus, nous avons montré que, lorsque nous considérons l'échelle de la placette, le turnover relatif annuel n'est pas corrélé avec la surface de l'île. Ceci est en contradiction avec ce qu'avait montré Vidal (1998), à savoir que le turnover à l'échelle de l'île est corrélé avec la surface de l'île. En outre, les valeurs de turnover calculées à l'échelle de l'île (0,9 %. $\text{an}^{-1}$  pour le Tiboulen de Maire, Vidal, 1998) sont bien inférieures à ceux calculés à l'échelle de la placette (7,35 %. $\text{an}^{-1}$  pour une des placettes de Tiboulen de Maire). Il est donc intéressant d'observer l'effet de l'échelle spatiale sur le turnover. Les placettes présentes sur les grandes îles, comme Riou, Pomègues et Ratonneau, connaissent une variabilité considérable en terme de turnover (de 2,25 à 6,61 %. $\text{an}^{-1}$  pour Riou par exemple) dont certaines sont équivalentes voire supérieures à celles des îlots (4,96 %. $\text{an}^{-1}$  pour le Grand Congloué). Nous pouvons expliquer ce phénomène par le fait que chaque placette est entourée d'une matrice de végétation. Ainsi, les flux de propagules entre cette matrice et la placette ne rencontrent aucune barrière contrairement à l'île qui, entourée par la mer, montre de faibles flux de propagules. Ainsi, une placette présente au sein d'une matrice riche en espèces tendra à présenter un renouvellement floristique plus important. Or, il s'avère que la diversité d'habitats joue un rôle clé dans la structuration de la diversité spécifique (Médail & Vidal, 1998 ; Benton *et al.*, 2003 ; Triantis *et al.*, 2003 ; Triantis *et al.*, 2005 ; Hendricky *et al.*, 2007) et la diversité d'habitats est corrélée à la surface de l'île (Médail & Vidal, 1998). Une autre hypothèse pourrait expliquer ce phénomène : les colonies de goélands ne sont pas uniformément réparties sur les îles. En effet, les données du CEEP montrent que sur Riou, par exemple, les densités varient de 10 à 100 couples à l'hectare en fonction du secteur considéré. Or, le turnover au sein des placettes est positivement corrélé à la densité de goélands par secteur ( $r^2 = 0,32$ , ddl = 76,  $p < 0,001$ ). En outre, il est important de noter que sur certaines placettes insulaires la pression de perturbation semble aboutir à la disparition de toute forme de végétation (obs. pers.). En effet, des relevés de végétation de la campagne 1997 indiquent des forts taux de recouvrement en végétation. Or, pour ces mêmes placettes, nos relevés de la campagne 2008 montrent des taux de recouvrement de végétation bien plus faibles. Ceci se vérifie particulièrement pour les placettes de 1997 qui présentaient un fort taux de

recouvrement de *Lavatera arborea*, peut-être l'ultime espèce capable de résister à de très fortes concentrations en nitrates et phosphates. Il se pourrait qu'à l'avenir, même la végétation rudérale ne puisse pas se maintenir et tende à disparaître là où la pression de perturbation sera trop intense et permanente.

### **Analyse fine des changements au niveau des traits d'histoire de vie**

Les taux de turnover par placette peuvent s'expliquer en considérant les turnovers par espèce. En effet, les résultats montrent d'une part que plus de la moitié des espèces ont un turnover maximal et que d'autre part, parmi elles, les types d'espèces rudérales (notamment les SR et RS), annuelles, bisannuelles ou géophytes, à capacité de dispersion à longue distance et à aire biogéographique relativement vaste sont dominantes. Le renouvellement des cortèges floristiques est principalement mené par ces espèces généralistes. De plus, lorsque nous analysons les valeurs de *Im* et les résultats des comparaisons d'effectifs (annexes 7a, b, c, d, e) ces espèces présentent une dynamique colonisatrice, contrairement aux espèces stress tolérantes strictes qui, bien que présentant pour la plupart un turnover maximum, n'ont pas tendance à coloniser les placettes. Les espèces chaméphytes ne sont pas nombreuses à présenter un turnover maximum, mais elles tendent à disparaître des placettes (annexe 7d). Ces résultats montrent que les espèces généralistes sont fortement favorisées dans la colonisation des placettes. Or comme l'a montré Krauss *et al.* (2004), les espèces généralistes sont favorisées dans les milieux perturbés alors que les spécialistes (dans notre cas les chaméphytes stress-tolérantes) sont caractérisées par une dynamique régressive. L'apparent maintien des chaméphytes s'explique par le fait que ce sont des espèces longévives qui subsistent un certain temps en petites populations, retardant ainsi l'échéance de leur disparition (Krauss *et al.*, 2004). L'influence des colonies de goélands sur ces phénomènes est prépondérante. En effet, l'archipel de Riou est plus impacté que le Frioul car les variations sont plus importantes comparées au Frioul (annexes 7b, c, d, e).

### **Conclusions et perspectives**

Nous pouvons dès à présent affirmer que les colonies de goélands ont un impact considérable sur la structure de végétation des îles mais aussi et surtout sur la dynamique des cortèges floristiques. Notre étude souligne le fait que les processus sous jacents à ces changements se jouent à une échelle plus fine que l'île : l'échelle de la placette. Nous démontrons que la prise en compte d'une échelle fine est primordiale pour appréhender les relations entre différents compartiments biocénotiques. Nous avons aussi montré que les colonies de goélands sont directement responsables de l'enrichissement des îles en espèces végétales généralistes

adaptées aux milieux perturbés au détriment des espèces spécialistes stress-tolérantes. En outre, il apparaît que les cortèges floristiques tendent à s'appauvrir en termes de diversité fonctionnelle. Nous avons aussi démontré que non seulement la présence de colonies de goélands est responsable des changements, mais qu'en plus, l'amplitude du changement est directement liée à l'intensité de la perturbation. Ainsi, la seule prise en compte des paramètres comme la surface de l'île et sa distance au continent ne suffisent pas pour comprendre les structures de végétation au sein des écosystèmes insulaires. De plus, la prise en compte des traits d'histoire de vie des végétaux ne suffit pas non plus pour expliquer la dynamique des écosystèmes insulaires dans leur intégralité. Il est donc plus que nécessaire de prendre en compte les compartiments de la biocénose autres que la végétation comme par exemple l'avifaune. En effet, comme l'ont montré de nombreuses études, les oiseaux marins présentent une source de perturbations très importante concernant les communautés végétales au niveau des flux de nutriments (Anderson & Polis, 1999), de la chimie du sol et de la productivité végétale (García *et al.*, 2002 ; Bancroft *et al.*, 2005 ; Ellis, 2005 ; Wait *et al.*, 2005), au niveau de la dynamique des populations (Maesako, 1999 ; Mulder & Keall, 2001 ; Calviño-Cancela, 2002), et concernant la dynamique de végétation à l'échelle de l'île (Vidal *et al.*, 2000) Mais, à notre connaissance, aucune étude diachronique ne porte sur la dynamique de végétation, à une échelle spatiale fine. Ainsi, nous pouvons clairement observer que les relations de causes à effets des colonies de goélands sur les communautés végétales des îles de Marseille se jouent à une échelle spatiale fine et déjà perceptible sur un pas de temps relativement court. En termes de conservation, notre étude montre que les activités humaines peuvent indirectement avoir des conséquences néfastes et considérables sur la biodiversité. En effet, l'explosion démographique des colonies de goélands sur les îles de Marseille est à mettre en relation directe avec l'existence des décharges à ciel ouvert. Afin d'éviter que l'altération des communautés végétales s'accroisse et que les perturbations dues aux goélands aboutissent à la disparition des espèces végétales caractéristiques des îles marseillaises voire de toute forme de végétation, il apparaît urgent de maîtriser la démographie de cette espèce. A l'heure actuelle, les gestionnaires des archipels marseillais (CEEP) limitent au mieux l'impact des goélands en stérilisant les œufs, réduisant localement l'augmentation de la quantité de matière organique résultants de l'apport de nourriture par les adultes aux jeunes individus et la concentration en nitrates et en phosphates du sol due aux déjections de ces derniers. Cependant, ces actions ne sont pas suffisantes car, comme le montrent Bosch *et al.* (2000), l'élimination des œufs ou des adultes ne permet pas de réduire les effectifs de goélands sur les îles espagnoles. En revanche, d'après Cadiou & Yésou (2006), la disparition des principales

ressources alimentaires, les décharges à ciel ouvert, aboutie à la chute considérable des effectifs des goélands sur les îles bretonnes : jusqu'à -83 % en vingt ans. Il serait donc souhaitable de mener à bien une telle opération dans notre région pour réduire fortement l'impact des goélands sur les communautés végétales des îles de Marseille.

Notre étude de l'impact des goélands sur la végétation à une échelle spatiale fine sera complétée, durant les mois à venir, par l'inventaire exhaustif de toutes les îles de Marseille afin de comparer les processus de dynamique de végétation à une échelle spatiale plus vaste en conservant un pas de temps identique. A l'avenir, nous projetons de poursuivre les relevés floristiques basés sur ces deux échelles spatiales afin de suivre l'évolution de la flore des îles sur des échelles de temps plus vastes. Nous disposons ainsi d'un protocole de suivi prêt pour l'étude de la végétation en cas de fermeture des décharges afin d'analyser la réaction des communautés végétales face à la disparition de la pression de perturbation. En attendant, il serait souhaitable de mettre en place des systèmes d'exclusion afin d'éliminer localement l'impact des goélands dans le but de tester la résilience de l'écosystème.

## Références bibliographiques

- Aillaud G.J & Crouzet A., 1988. Un milieu difficile, des plantes adaptées : La végétation littorale (halophytes et xérophytes) du Sud du golfe de Marseille.
- Anderson B. W. & Polis G. A., 1999. Nutrient fluxes from water to land: seabirds affect plant nutrient status on Gulf of California islands. *Oecologia*, 118, 324-332.
- Bancroft W. J., Roberts J. D., Gargaklis M. J., 2005. Burrowing seabirds drive decreased diversity and structural complexity, and increased productivity in insular-vegetation communities. *Australian Journal of Botany*, 53, 231-241.
- Barbault R., 1987. *Ecologie générale, structure et fonctionnement de la biosphère*. Dunod, ed. 2003, 326 pp.
- Baumberger T., Petit E., Wainschtein P., 2007. Caractérisation des communautés végétales associées à *Astragalus tragacantha* L., *Plantago subulata* L. subsp. *subulata*, *Thymelaea tartonraira* (L.) All. subsp. *tartonraira* et premiers éléments de démographie. Mémoire de Master 1, Université Aix-Marseille 3, 27 pp.
- Benton T. G., Vickery J. A., Wilson J. D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 182-188.
- Blondel J., 2006. The 'Design' of Mediterranean Landscapes: a Millennial Story of Humans and Ecological Systems during the Historic Period. *Human Ecology*, 34, 713-729.
- Bonnet V., Vidal E., Médail F., Tatoni T., 1999. Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen périurbain (îles du Frioul, Marseille). *Revue d'Ecologie (la Terre et la Vie)*, 54, 3-18.
- Bosch M., Oro D., Cantos F.J., Zabala M., 2000. Short-term effects of culling on the ecology and population dynamics of the yellow-legged gull. *Journal of Applied Ecology*, 37, 369-385.
- Cadiou B., Yésou P., 2006. Evolution des populations de goélands bruns, argentés et marins *L. fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus*, dans l'archipel de Molène (Bretagne, France) : Bilan de 50 ans de suivi des colonies. *Revue d'écologie*, 61, 159-173.
- Calviño-Cancela M., 2002. Spatial patterns of seed dispersal and seedling recruitment in *Corema album* (Empetraceae): the importance of unspecialized dispersers for regeneration. *Journal of Ecology*, 90, 775-784.
- Chessel D., Carrel G., 1997. Avant-après, amont-aval : les couples de tableaux totalement appariés. Fiche ADE4, <http://pbil.univ-lyon1.fr/R/themaold/thema46.pdf>
- Dolédec S., Chessel D., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Ecology*, 31, 277-294.
- Duhem C., 2004. *goélands surabondants et ressources alimentaires anthropiques : Cas des colonies insulaires de goélands leucophées du littoral provençal*. Thèse Université Aix-Marseille 3, 195 pp.
- Ellis J. C., 2005. Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology*, 181, 227-241.
- Fukami T., Wardle D.A., Bellingham P.J., Mulder C.P.H., Towns D.R., Yeates G.W., Bonner K.I., Durrett M.S., Grant-Hoffman M.N., Williamson W.M., 2006. Above- and below-ground impacts of introduced predators in seabird-dominated island ecosystems. *Ecology Letters*, 9, 1299-1307.
- Gachet S., Véla E., Tatoni T., 2005. BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation*, 14, 1023-1034.
- García L. V., Marañón T., Ojeda F., Clemente L., Redondo R., 2002. Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands. *Oikos*, 98, 75-86.
- Garrido J.L., Rey P.J., Herrera C.M., 2005. Pre- and post-germination determinants of spatial variation in recruitment in the perennial herb *helleborus foetidus* L. (Ranunculaceae). *Journal of Ecology*, 93, 60-66.

- Grime J. P., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242, 344-347.
- Grime J. P., 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26-31.
- Heaney L. R., 2000. Dynamic disequilibrium: a long-term, large-scale perspective on the equilibrium model of island biogeography. *Global Ecology & Biogeography*, 9, 59-74.
- Hendricky F., Maelfait J.-P., Van Wingerden W., Schweiger O., Speelmans M., Aviron S., Augenstein I., Billeter R., Bailey D., Buckacek R., Burel F., Diekötter T., Dirksen J., Herzog F., Liira J., Roubalova M., Vandomme V., Bugter R., 2007. How landscape structure, land-use intensity and habitat diversity affect components of total arthropod diversity in agricultural landscape. *Journal of Applied Ecology*, 44, 340-351.
- Huges C., Eastwood R., 2006. Island radiation on a continental scale: Exceptional rates of plant diversification after uplift of the Andes. *PNSA*, 103, 27, 10334-10339.
- Knoerr A., 1960. Le milieu, la flore, la végétation, la biologie des halophytes dans l'archipel de Riou et sur la côte sud de Marseille. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturel de Marseille*, 20, 89-173.
- Krauss J., Klein A.-M., Steffan-Dewenter I., Tschardt T., 2004. Effects of habitat area, isolation, and landscape diversity on plant species richness of calcareous grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 13, 1427-1439.
- Legendre P., Gallagher E. D., 2001. Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129, 271-280.
- Li F.-R., Zhao L.-Y., Zaho X.-Y., Zhang T.-H., Li G.A., 2005. The relative importance of pre- and post-germination determinants for recruitment of an annual plant community on moving sandy land. *Annals of Botany*, 96, 1215-1223.
- Lomolino M. V., 2000. A call for a new paradigm of island biogeography. *Global Ecology & Biogeography*, 9, 1-6.
- MacArthur R. H. & E. O. Wilson, 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17, 373-387.
- MacArthur R. H. & E. O. Wilson, 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press., Princeton, N. J., 203 pp.
- Maesako Y., 1999. Impacts of streaked shearwater (*Calonectris leucomelas*) on tree seedling regeneration in a warm-temperate evergreen forest on Kanmuriijima Island, Japan. *Plant Ecology*, 145, 183-190.
- Médail F., Vidal E., 1998. Organisation de la richesse et de la composition floristique d'îles de Méditerranée occidentale (sud-est de la France). *Canadian Journal of Botany*, 76, 321-331.
- Médail F., Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in mediterranean bassin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13, 1510-1513.
- Médail F., Quézel P., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, 572 pp.
- Molinier R., Muller P., 1938. La dissémination des espèces végétales. *Revue Générale de Botanique*, 50, 1-178.
- Morey M., Bover M. J., Casa J. A., 1992. Change in Environmental Stability and the Use of Resources on Small Islands: the case of Formentera Balearic Islands, Spain. *Environmental Management*, 16, 5, 575-583.
- Mulder C. P. H. & Keall S. N., 2001. Burrowing seabird and reptiles: impacts on seeds, seedlings and soil in an island forest in New Zealand. *Oecologia*, 127, 350-360.
- Pignatti S., 1982. *Flora d'Italia*. Edagricole, Bologna, 3 volumes.
- Ricklefs R. E. & Bermingham E., 2001. Nonequilibrium Diversity Dynamics of the Lesser Antillean Avifauna. *Science*, 294, 1522-1524.
- Savolainen, V., Anstett, M.-C., Lexer, C., Hutton, I., Clarkson, J.-J., Norup, M. V., Powell, M. P., Springate, D., Salamin, N., Baker, W. J., 2006. Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature*, 441, 210-213.
- Skórka P., Wójcik J.D., Martyka, R. (2005). Colonisation and population growth of yellow-legged gull *Larus*

- cachinnans* in southeastern Poland: Causes and influence on native species. *Ibis*, 147, 471-482
- Stuessy T. F., Jakubowsky, G., Gómez, R. S., Pfosser, M., Schlüter, P. M., Fer, T., Sun, B.-Y., Kato, H., 2006. Anagenetic evolution in island plants. *Journal of Biogeography*, 33, 1259-1265.
- Torre F. & Chessel D., 1995. Co-structure de deux tableaux totalement appariés. *Revue de statistique appliquée*, 43, 109-121.
- Triantis K.A., Mylonas M., Lika K., Vardinoyannis K., 2003. A model for the species-area-habitat relationship. *Journal of biogeography*, 30, 19-27.
- Triantis K.A., Mylonas M., Weiser M. D., Lika K., Vardinoyannis K., 2005. Species richness, environmental heterogeneity and area: a case study based on land snails in Skyros archipelago (Aegean sea, Greece). *Journal of Biogeography*, 32, 1727-1735.
- Véla E., 2002. *Biodiversité des milieux ouverts en région méditerranéenne. Cas de la végétation des pelouses sèches du Luberon (Provence calcaire)*. Thèse Université Aix-Marseille 3, 306 pp + annexes.
- Vidal E., 1998. *Organisation des phytocénoses en milieu insulaire méditerranéen perturbé. Analyse des interrelations entre colonies de goélands leucophées et la végétation des îles de Marseille*. Thèse Université Aix-Marseille 3, 166 pp + annexes
- Vidal E., Médail F., Tatoni T., 1998a. Is the yellow-legged gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiversity and Conservation*, 7, 1013-1026.
- Vidal E., Médail F., Tatoni T., Vidal P., Roche P., 1998b. Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls in Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecologia*, 19, 241-250.
- Vidal E., Médail F., Tatoni T., Roche P., Vidal P., 1998c. Impact of gull colonies on the flora of the Riou Archipelago (Mediterranean islands of south-east France). *Biological Conservation*, 84, 235-243.
- Vidal E., Médail F., Tatoni T., Bonnet V., 2000. Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia*, 122, 427-434.
- Vidal E., Roche P., Bonnet V., Tatoni T., 2001. Nest-density distribution patterns in a yellow-legged gull archipelago colony. *Acta Oecologia*, 22, 245-251.
- Wait D. A., Aubrey D. P., Anderson W. B., 2005. Seabird guano influences on desert islands: soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. *Journal of arid environments*, 60, 681-695.
- Whittaker, R. J., 2000. Scale, succession and complexity in island biogeography: are we asking the right questions? *Global Ecology & Biogeography*, 9, 75-85.
- Whittaker, R. J., Ladle, R. J., Araújo, M. B., Fernández-Palacios, J. M., Delgado, J. D., Arévalo, J. R., 2007. The island immaturity – speciation pulse model of island evolution: an alternative to the "diversity begets diversity" model. *Ecography*, 30, 321-327.

## Annexes

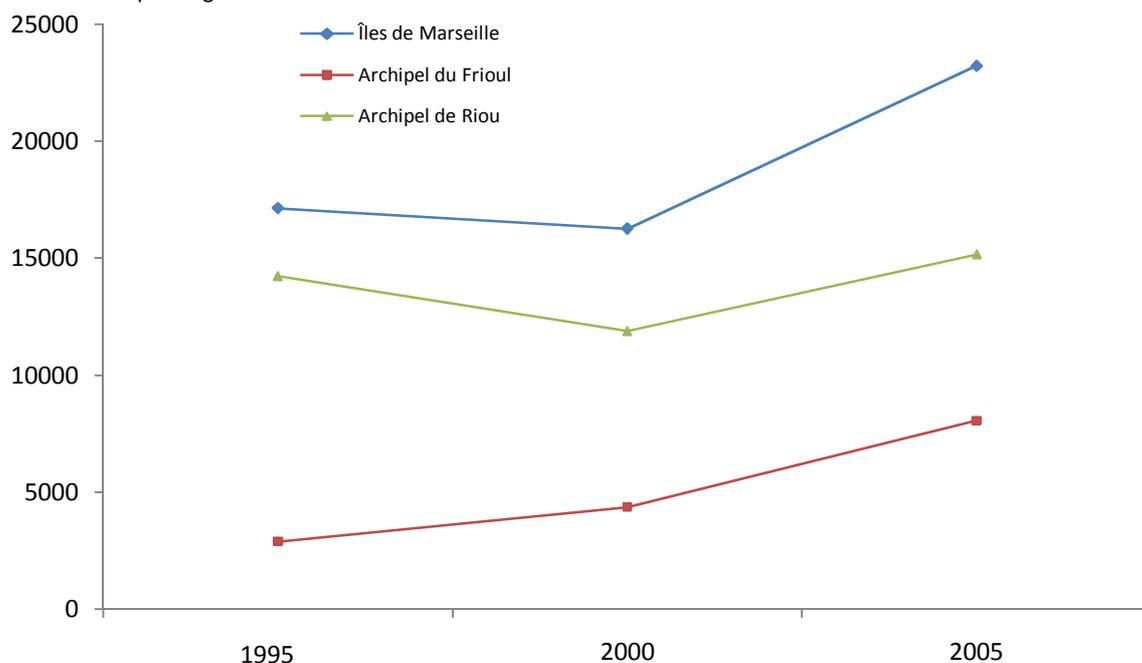
### Table des annexes

Annexe 1 : Effectifs totaux (nombre de couples nicheurs), densité et tendances des colonies de goélands sur les archipels marseillais en 1995, 2000 et 2005 (données du CEEP) .....	I
Annexe 2 : Carte schématique des îles de Marseille concernées par l'étude .....	II
Annexe 2a : Tableau des caractéristiques physiographiques des îles considérées dans cette étude et du nombre de placettes étudiées (d'après Cheylan (1985) et Médail & Vidal (1998) <i>in</i> Vidal (1998) modifié) .....	III
Annexe 2b : Diagramme ombrothermique de Marseille (station du Palais Longchamp, Marseille, période de 1998 à 2008) .....	III
Annexe 4 : Tableau des coordonnées GPS de chaque placette ; * : placettes supplémentaires n'ayant pas été étudiées lors de la campagne de 1997 .....	IV
Annexe 5 : Tableau des codes Genre / espèce / sous espèce.....	V
Annexe 6 : Code des traits d'histoire de vie (Véla, 2002 ; Gachet <i>et al.</i> , 2005). .....	VI
Annexe 7 : Tableaux des résultats des tests sur la variation de la composition floristique au sein des placettes d'étude entre 1997 et 2008 (N=nombre de placettes, pour les codes voir annexe 6).....	VII

Annexe 1 : Effectifs totaux (nombre de couples nicheurs), densité et tendances des colonies de goélands sur les archipels marseillais en 1995, 2000<sup>4</sup> et 2005 (données du CEEP)

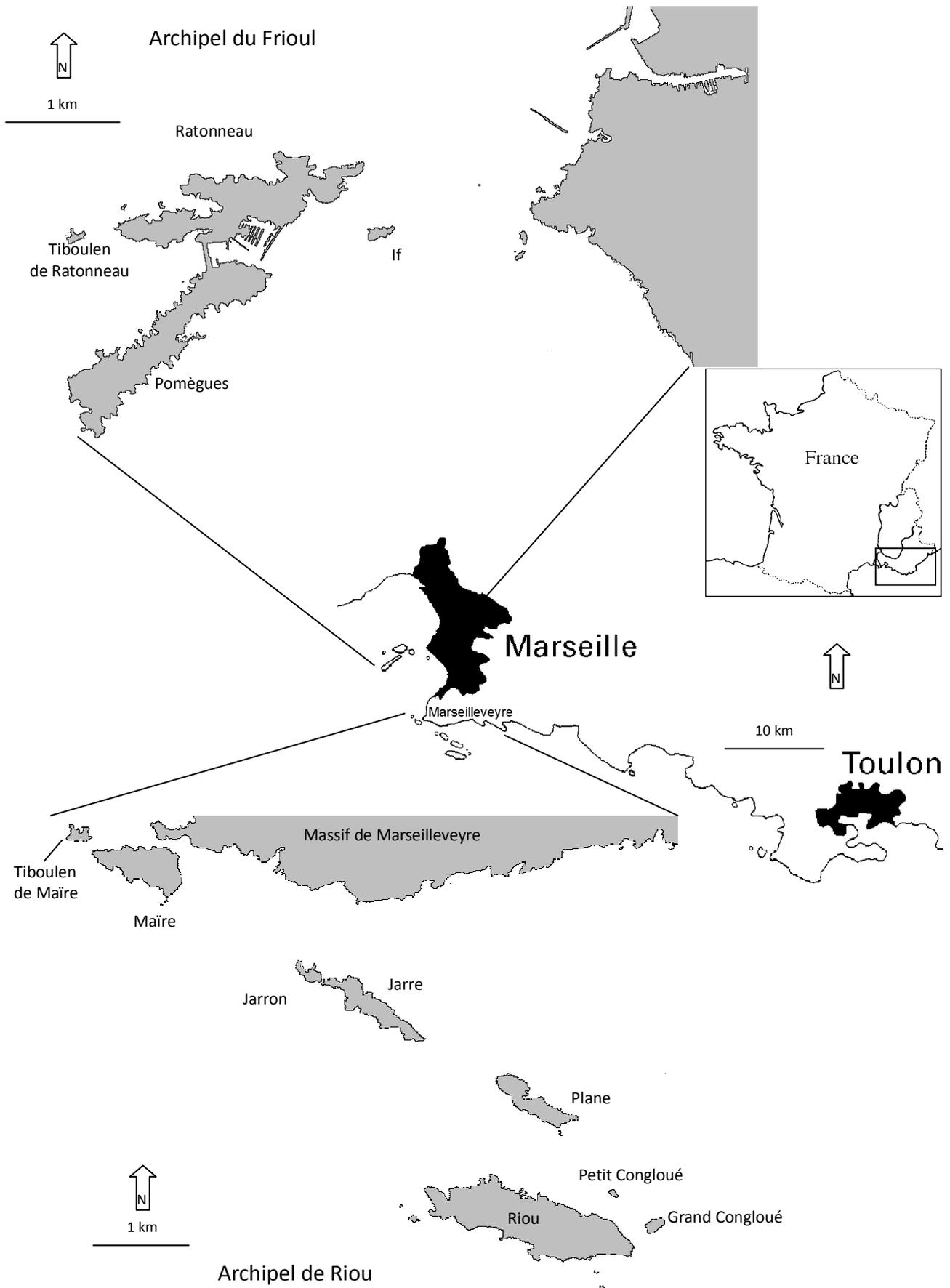
	Effectifs estimés (nombre de couples nicheurs)			Densités (nombre de couples nicheurs par hectare)			Tendances		
	1994/1995	2000	2005	1994/1995	2000	2005	1995-2000	2000-2005	1995-2005
Riou	8520	6111	8213	92,22	66,14	88,89	-28,27%	34,40%	-3,60%
Jarre et Jarron	1654	1845	2387	78,91	88,02	113,88	11,55%	29,38%	44,32%
Plane	2338	1965	2161	158,29	133,04	146,31	-15,95%	9,97%	-7,57%
Maïre	1196	1604	1964	43,02	57,70	70,65	34,11%	22,44%	64,21%
Petit Congloué	60	24	51	120,00	48,00	102,00	-60,00%	112,50%	-15,00%
Grand Congloué	339	223	281	162,20	106,70	134,45	-34,22%	26,01%	-17,11%
Tiboulen de Maïre	130	119	107	57,78	52,89	47,56	-8,46%	-10,08%	-17,69%
<b>Archipel de Riou</b>	<b>14237</b>	<b>11891</b>	<b>15164</b>	<b>88,56</b>	<b>73,97</b>	<b>94,33</b>	<b>-16,48%</b>	<b>27,53%</b>	<b>6,51%</b>
Ratonneau	1297	1786	3882	16,34	22,49	48,89	37,70%	117,36%	199,31%
Pomègues	1466	2432	3945	16,66	27,64	44,83	65,89%	62,21%	169,10%
Tiboulen de Ratonneau	70	98	161	70,00	98,00	161,00	40,00%	64,29%	130,00%
If	70	64	77	22,80	20,85	25,08	-8,57%	20,31%	10,00%
<b>Archipel du Frioul</b>	<b>2903</b>	<b>4380</b>	<b>8065</b>	<b>16,93</b>	<b>25,54</b>	<b>47,03</b>	<b>50,88%</b>	<b>84,13%</b>	<b>177,82%</b>
<b>Îles de Marseille</b>	<b>17140</b>	<b>16271</b>	<b>23229</b>	<b>51,59</b>	<b>48,98</b>	<b>69,92</b>	<b>-5,07%</b>	<b>42,76%</b>	<b>35,53%</b>

Effectif de couple de goélands



4 Le recensement de 2000 présente une sous estimation des effectifs du fait d'un effort et de moyens de prospection moindres qu'en 1995 et 2005.

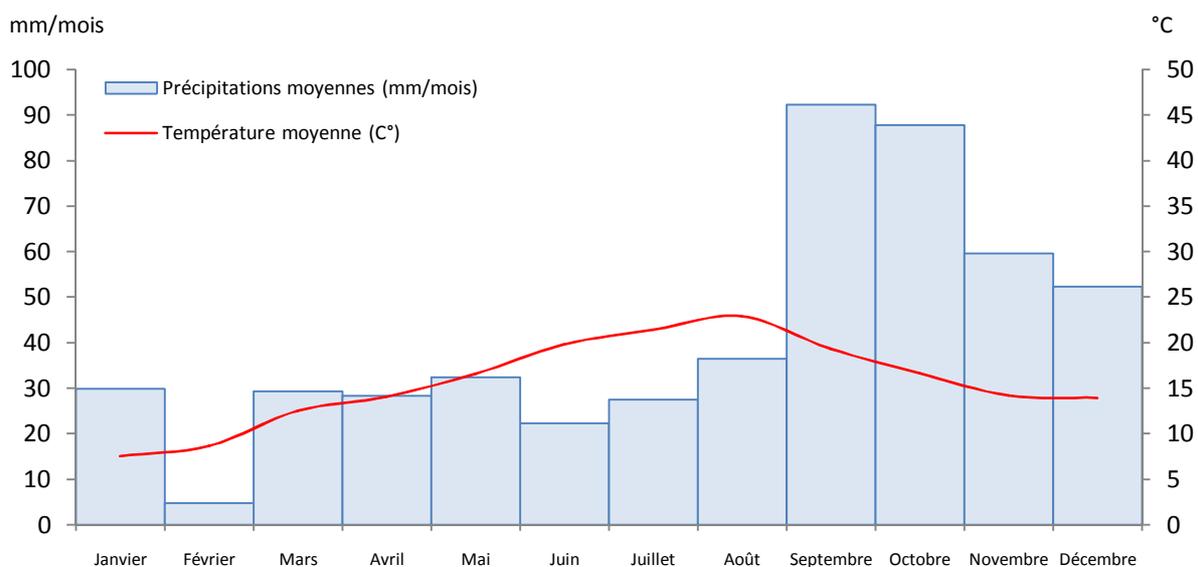
Annexe 2 : Carte schématique des îles de Marseille concernées par l'étude



Annexe 2a : Tableau des caractéristiques physiographiques des îles considérées dans cette étude et du nombre de placettes étudiées (d'après Cheylan (1985) et Médail & Vidal (1998) in Vidal (1998) modifié)

Îles	Surface (ha)	Distance au continent (m)	Altitude (m)	Nombre de placettes
Grand Congloué	2	3525	50	3
If	3,3	1450	23	3
Jarre	18	800	57	3
Jarron	3	800	33	1
Maïre	27,6	50	141	4
Petit Congloué	0,4	3520	20	1
Plane	15	2100	22	3
Pomègues	89	2800	86	12
Ratonneau	95	1800	74	13
Riou	90,3	3100	190	16
Tiboulén de Maïre	2,3	525	47	2
Tiboulén de Ratonneau	1,1	4710	30	2

Annexe 2b : Diagramme ombrothermique de Marseille (station du Palais Longchamp, Marseille, période de 1998 à 2008)



Annexe 4 : Tableau des coordonnées GPS de chaque placette ; \* : placettes supplémentaires n'ayant pas été étudiées lors de la campagne de 1997

île / continent	Identifiant placette (ldp)	Latitude (Lambert 2, mètres)	Longitude (Lambert 2, mètres)	Latitude Nord (WGS84, degrés minutes)	Longitude Est (WGS84, degrés minutes)	île / continent	Identifiant placette (ldp)	Latitude (Lambert 2, mètres)	Longitude (Lambert 2, mètres)	Latitude Nord (WGS84, degrés minutes)	Longitude Est (WGS84, degrés minutes)	
Grand Congloué	GC01	849640.27	1801929.78	43°10.567994	5°24.122238	Ratonneau	RA03	840493.07	1813258.33	43°16.859701	5°17.703271	
	GCX1*	849539.30	1801837.81	43°10.520573	5°24.045282		RA04	840579.39	1813146.49	43°16.797696	5°17.763817	
	GCX2*	849552.10	1801951.22	43°10.581395	5°24.057958		RA06	840718.52	1813048.30	43°16.741973	5°17.863682	
If*	IF01	842935.46	1813183.45	43°16.769567	5°19.502180	RA09	840908.34	1813101.55	43°16.766806	5°18.005133		
	IF01	842935.42	1813272.54	43°16.817565	5°19.504649	RA11	841068.01	1813674.03	43°17.071983	5°18.138803		
	IF03	843087.49	1813233.18	43°16.793243	5°19.615679	RA17	841396.66	1813747.99	43°17.105142	5°18.383227		
Jarre	JA03	846346.08	1804424.25	43°11.980509	5°21.768299	RA18	841371.29	1813545.00	43°16.996298	5°18.358861		
	JA06	846552.60	1804217.89	43°11.865058	5°21.914510	RA19	841389.98	1813317.11	43°16.873142	5°18.366293		
Jarron	JA11	846976.38	1803859.53	43°11.663206	5°22.216357	RA20	841494.27	1813658.31	43°17.054839	5°18.452710		
	JO02	845859.32	1804479.53	43°12.020377	5°21.411441	RA25	842598.02	1813809.93	43°17.113989	5°19.270905		
Maire	MA07	844034.09	1805699.45	43°12.715207	5°20.101696	RA34	842069.03	1813677.47	43°17.053439	5°18.877097		
	MA11	844196.08	1805521.48	43°12.616003	5°20.215998	RA35	842149.68	1813811.41	43°17.123952	5°18.940317		
	MA12	844311.89	1805602.72	43°12.657384	5°20.303576	RA38	842263.01	1813888.47	43°17.163153	5°19.026048		
	MA14	844367.30	1805711.97	43°12.715097	5°20.347460	RI02	847365.41	1802131.58	43°10.724289	5°22.453604		
	MY06	845802.19	1806099.51	43°12.894242	5°21.415226	RI03	847406.80	1801956.70	43°10.629223	5°22.479093		
	MY10	845990.88	1806313.34	43°13.005524	5°21.560262	RI04	847471.15	1802208.11	43°10.763312	5°22.533615		
	MY13	846208.56	1806131.06	43°12.902817	5°21.715426	RI06	847556.49	1802086.23	43°10.695879	5°22.592961		
	MY16	846441.47	1805542.76	43°12.581067	5°21.870276	RI08	847650.92	1802188.91	43°10.749222	5°22.665392		
	MY20	846619.39	1805337.91	43°12.467020	5°21.995490	RI11	847763.33	1802132.92	43°10.716718	5°22.746538		
	MY25	846796.29	1805948.44	43°12.792235	5°22.143119	RI13	847816.81	1802276.6	43°10.792999	5°22.789999		
	MY33	847206.09	1805955.43	43°12.787473	5°22.445139	RI14	847863.27	1802033.25	43°10.660942	5°22.817258		
	MY34	847190.05	1806348.4	43°12.999500	5°22.444514	RI22	848149.07	1802120.88	43°10.702180	5°23.030123		
	MY40	847594.29	1806371.38	43°13.003454	5°22.742913	RI30	848365.56	1801571.19	43°10.401550	5°23.173769		
	MY44	848054.28	1805659.05	43°12.610122	5°23.061368	RI31	848444.84	1802087.78	43°10.678167	5°23.246881		
Massif de Marseilleveyre	MY45	848035.58	1806022.26	43°12.806172	5°23.057972	RI33	848421.41	1801711.82	43°10.476136	5°23.218892		
	MY52	848428.59	1806443.53	43°13.024889	5°23.359480	RI39	848656.95	1801670.79	43°10.449106	5°23.391079		
	MY55	848580.69	1806619.32	43°13.116402	5°23.476544	RI40	848746.77	1801970.67	43°10.608764	5°23.465766		
	MY60	849210.8	1806039.98	43°12.791103	5°23.924033	RI48	848992.76	1801870.58	43°10.549694	5°23.643957		
	MY66	850005.3	1806073.8	43°12.2616 5	5°24.0154 2	RI51	849233.02	1801753.75	43°10.481722	5°23.817445		
	MY70	850401.27	1805706.25	43°12.586276	5°24.791184	Tiboulen de	TI02	843402.68	1805962.75	43°12.870013	5°19.644038	
	MY72	850630.63	1805506.55	43°12.473861	5°24.954333	Maire	TI03	843406.26	1805876.81	43°12.823642	5°19.644266	
	MY76	851040.09	1805528.55	43°12.477060	5°25.256505	Tiboulen de	TR01	839784.57	1813041.46	43°16.757212	5°17.174812	
	MY82	845365.99	1806101.52	43°12.904349	5°21.094004	Ratonneau*	TR02	839866.56	1813063.77	43°16.767573	5°17.235889	
	MY86	844958.28	1806488.05	43°13.120996	5°20.804615							
	MY87	844803.88	1805858.83	43°12.785217	5°20.673143							
	MY89	844196.43	1806032.69	43°12.891388	5°20.230633							
	Petit Congloué*	PC	849167.52	1802227.03	43°10.738040	5°23.782801						
	Plane	PL01	847949.02	1803388.87	43°11.389400	5°22.919048						
PL03		848151.49	1803369.35	43°11.374656	5°23.067550							
PL05		848290.73	1803093.76	43°11.223290	5°23.162185							
PO06		840026.6	1811130.63	43°15.722862	5°17.300353							
PO10		840117.42	1811219.28	43°15.768783	5°17.369758							
PO11		840149.82	1811019.97	43°15.660750	5°17.388120							
PO12		840226.32	1811725.67	43°16.039392	5°17.464072							
PO14		840229.88	1811300.87	43°15.810462	5°17.454922							
PO15		840314.95	1811633.95	43°15.988183	5°17.526870							
PO19		840533.07	1811856.68	43°16.103755	5°17.693854							
Pomègues	PO22	840782.59	1812235.44	43°16.302746	5°17.888336							
	PO24	840762.84	1811850.61	43°16.095822	5°17.863082							
	PO26	840837.47	1811933.73	43°16.139087	5°17.920412							
	PO32	841103.84	1812442.02	43°16.407513	5°18.130937							
	PO33	841187.25	1812391.05	43°16.378357	5°18.191017							
	PO34	841218.98	1812589.63	43°16.484695	5°18.219940							

## Annexe 5 : Tableau des codes Genre / espèce / sous espèce

Code	Genre espèce / sous-espèce	Code	Genre espèce / sous-espèce	Code	Genre espèce / sous-espèce	Code	Genre espèce / sous-
Aegova	Aegilops ovata	Daucar	Daucus carota s.l.	Limvir	Limonium virgatum	Solnig	Solanum nigrum
Aetbul	Aetheorhiza bulbosa	Diasyl	Dianthus sylvestris s.l.	Linstr	Linum strictum	Sonas0	Sonchus asper asper
Allacu	Allium acutiflorum	Dipmur	Diplotaxis muralis	Linsup	Linaria supina	Sonas9	Sonchus asper
Allcom	Allium commutatum	Ditvis	Dittrichia viscosa	Lobmar	Lobularia maritima	Sonole	Sonchus oleraceus
Allole	Allium oleraceum s.l.	Dorpen	Dorycnium pentaphyllum	Lonimp	Lonicera implexa	Sonten	Sonchus tenerrimus
Allsp	Allium sp.	Ecbela	Ecballium elaterium	Lotcyt	Lotus cytisoides s.l.	Stedub	Spergularia rubra
Allsph	Allium sphaerocephalon	Echasp	Echium asperimum	Lotedu	Lotus edulis	Stabra	Stachys brachyclada
Ameova	Amelanchier ovalis	Echcal	Echium calycinum	Malpar	Malva parviflora	Stadub	Stachys dubia
Anaarv	Anagallis arvensis	Echrit	Echinops ritro	Malsyl	Malva sylvestris s.l.	Stemed	Stellaria media
Antsec	Anthemis secundiramea	Echvu9	Echium vulgare pustulatum	Matinc	Matthiola incana	Stioff	Stipa offneri
Antvul	Anthyllus vulneraria s.l.	Ephdis	Ephedra distachya	Medar	Medicago arborea	Suaspi	Suaeda spicata
Aphmo	Aphyllantes monspeliensis	Erimul	Erica multiflora	Medlit	Medicago littoralis	Suaver	Suaeda vera
Arelep	Arenaria leptoclados	Erochi	Erodium chium	Medmi	Medicago minima	Tamco	Tamus communis
Argzan	Argyrobolium zanonii	Erocic	Erodium ciconium	Nardub	Narcissus dubius	Teaur	Teucrium aureum
Aripis	Aristolochia pistolochia	Eromal	Erodium malacoides	Odolot	Odontites luteus s.l.	Teucha	Teucrium chamaedrys
Arivul	Arisarum vulgare	Erover	Erophila verna	Onomi	Ononis minutissima	Teufia	Teucrium flavum
Arrela	Arrhenatherum elatius	Erycam	Eryngium campestre	Onorec	Ononis reclinata	Teupol	Teucrium polium s.l.
Artca9	Artemisia caerulescens gallica	Eupcha	Euphorbia characias	Ophful	Ophrys fusca	Thyta0	Thymelaea tartonraira
Artnem	Arthrocnemum	Eupexi	Euphorbia exigua	Orovav	Orobancha variegata	Thyvul	Thymus vulgaris s.l.
Aspacu	Asparagus acutifolius	Euphel	Euphorbia helioscopia	Panmar	Pancreas maritimum	Trapo9	Tragopogon porrifolius
Aspaes	Asphodelus aestivus	Euplin	Euphorbia linifolia	Paprho	Papaver rhoeas	Trigl	Trinia glauca
Aspfis	Asphodelus fistulosus	Euppep	Euphorbia peplus s.l.	Papso	Papaver somniferum	Trimon	Trigonella monspeliaca
Aspram	Asphodelus ramosus	Euppit	Euphorbia pithyusa	Parinc	Parapholis incurva	Trisca	Trifolium scabrum
Asprut	Asplenium ruta-muraria s.l.	Eupsul	Euphorbia sulcata	Parjud	Parietaria judaica	Triste	Trifolium stellatum
Asptri	Asplenium trichomanes	Eupten	Euphorbia tenuifolia	Phamin	Phalaris minor	Umbrul	Umbelicus rupestris
Astaqu	Nauplius aquaticus	Evapyg	Evax pygmaea s.l.	Phasor	Phagnalon sordidum	Urodal	Urospermum
Astlin	Asterolinon linum-stellatum	Fesovi	Festuca ovina	Phiang	Phillyrea angustifolia	Uropic	Urospermum picroides
Astmar	Asteriscus maritimus	Foevu9	Foeniculum vulgare piperitum	Philat	Phillyrea latifolia	Urture	Urtica urens
Asttra	Astragalus tragacantha	Frahir	Frankenia hirsuta	Pinhal	Pinus halepensis s.l.	Valmur	Valantia muralis
Athral	Atriplex halimus	Frapul	Frankenia pulverulenta	Pipcae	Piptatherum coerulescens	Vinhir	Vincetoxicum hirundinaria
Atrpro	Atriplex prostrata	Fumbic	Fumaria bicolor	Pipmil	Piptatherum miliaceum		
Avebar	Avena barbata	Fumcap	Fumaria capreolata	Pislen	Pistacia lentiscus		
Avebro	Avena bromoides	Fumer9	Fumana ericoides montana	Pister	Pistacia terebinthus		
Betvul	Beta vulgaris s.l.	Fumlae	Fumana laevipes	Placor	Plantago coronopus		
Bislae	Biscutella laevigata	Fumsp	Fumana sp.	Plalag	Plantago lagopus		
Bradis	Brachypodium distachyon	Fumthy	Fumana thymifolia s.l.	Plasub	Plantago subulata		
Braret	Brachypodium retusum	Galapa	Galium aparine	Poaann	Poa annua		
Brodia	Bromus diandrus s.l.	Galcor	Galium corrudifolium	Poainf	Poa infirma		
Bromad	Bromus madritensis	Galgr	Galium gr.	Poltet	Polycarpon tetraphyllum		
Brorub	Bromus rubens	Galmur	Galium murale	Porole	Portulaca oleracea		
Broste	Bromus sterilis	Gaufra	Gaudinia fragilis	Quecoc	Quercus coccifera		
Bupbal	Bupleurum baldense	Germol	Geranium molle	Queile	Quercus ilex s.l.		
Calarv	Calendula arvensis	Gerro9	Geranium robertianum	Raprug	Rapistrum rugosum		
Cammo	Camphorosma monspeliaca	Gerrot	Geranium rotundifolium	Reipic	Reichardia picroides		
Capbur	Capsella bursa-pastoris	Glafla	Glaucium flavum	Resalb	Reseda alba		
Carcor	Carlina corymbosa	Gloaly	Globularia alypum	Rhaala	Rhamnus alaternus s.l.		
Cardis	Carex distachya	Gouare	Gouffeia arenarioides	Rhaste	Rhagadiolus stellatus		
Cardra	Cardaria draba	Halpor	Halimione portulacoides	Rhucor	Rhus coriaria		
Carha0	Carex halleriana halleriana	Hedcre	Hedypnois cretica	Rosoff	Rosmarinus officinalis		
Carlan	Carthamus lanatus	Hedrha	Hedypnois rhagadioloides	Rubper	Rubia peregrina s.l.		
Carpyc	Carduus pycnocephalus	Helape	Helianthemum apenninum	Rumint	Rumex intermedius		
Carten	Carduus tenuiflorus	Heleur	Heliotropium europaeum	Rusacu	Ruscus aculeatus		
Catmar	Catapodium marinum	Heloel	Helianthemum oelandicum s.l.	Rutang	Ruta angustifolia		
Catri0	Catapodium rigidum rigidum	Helpil	Helianthemum pilosum	Sagmar	Sagina maritima		
Cencal	Centaurea calcitrapa	Helsto	Helichrysum stoechas	Sarfru	Sarcocornia fructicosa		
Cenmel	Centaurea melitensis	Helsyr	Helianthemum syriacum	Scomur	Scorpiurus muricatus s.l.		
Cenrub	Centranthus ruber	Hormu	Hordeum murinum leporinum	Sedacr	Sedum acre		
Cepleu	Cephalaria leucantha	Horpet	Hornungia petraea	Sedalb	Sedum album		
Cerarv	Cerastium arvense s.l.	Hympr9	Hymenolobus procumbens	Sedcae	Sedum caespitosum		
Cerpum	Cerastium pumilium	Hyoalb	Hyoscyamus albus	Seddas	Sedum dasyphyllum		
Cersem	Cerastium semidecandrum	Hyorad	Hyoseris radiata	Sedli0	Sedum litoreum litoreum		
Cheal9	Chenopodium album	Ibestr	Iberis stricta	Sedoch	Sedum ochroleucum		
Cheint	Cheirolophus intybaceus	Inucr9	Inula crithmoides mediterranea	Sedsed	Sedum sediforme		
Chemur	Chenopodium murale	Irlit	Iris lutescens	Sencin	Senecio cineraria		
Cherub	Chenopodium rubrum	Junoxy	Juniperus oxycedrus s.l.	Senleu	Senecio leucanthemifolius		
Cisalb	Cistus albidus	Junpho	Juniperus phoenicea s.l.	Senvul	Senecio vulgaris		
Cismon	Cistus monspeliensis	Lacper	Lactuca perennis	Sidrom	Sideritis romana		
Cissal	Cistus salviifolius	Lagova	Lagurus ovatus	Silgal	Silene gallica		
Clefla	Clematis flammula	Lamam	Lamium amplexicaule	Silita	Silene italica		
Corjun	Coronilla juncea	Lampur	Lamium purpureum	Silmar	Silybum marianum		
Comon	Coris monspeliensis	Lasgal	Laserpitium gallicum	Silsed	Silene sedoides		
Cresan	Crepis sancta	Lavarb	Lavatera arborea	Sisiri	Sisymbrium irio		
Crimar	Crithmum maritimum	Lavlat	Lavandula latifolia	Sisrun	Sisymbrium runcinatum		
Cusepi	Cuscuta epithymum	Limpse	Limonium pseudominutum	Silvul	Silene vulgaris		
Dacglo	Dactylis glomerata s.l.	Limech	Limonium echinoides	Smiasp	Smilax aspera		

Annexe 6 : Code des traits d'histoire de vie (Véla, 2002 ; Gachet *et al.*, 2005).

**Stratégie démographique de Grime**

Code	Définition	Type de milieu	Type d'espèce
CR	compétition-rudéralité	Habitats non perturbés, faibles contraintes abiotiques	Développement végétatif important, forte plasticité écologique, longévive
CS	compétition-stress		
CSR	environnement "moyen"		
R	rudéralité	Milieux fréquemment perturbés et/ou enrichis	Taux de croissance très élevé, cycle de vie rapide, production de diaspores importantes
RC	rudéralité-compétition		
RS	rudéralité stress		
S	stress	Habitats à forte contraintes abiotiques, oligotrophes, xériques	Croissance lente, faible production de diaspores, résistance élevée à la prédation
SC	stress-compétition		
SR	stress-rudéralité		

**Types de dissémination**

Code	Définition et remarque	
Alég	Anémochore léger	Diaspores très légères et/ou, longues distances, libération favorisée par la sécheresse
Alou	Anémochore lourd ou diaspore ailée	Diaspores plus grosse mais dotées d'un dispositif aéroporteur, distance moyenne
Apro	Anémochore à tige projetante	La libération des diaspores s'effectue par balancement des tiges
Auto	Autochore	Projection mécanique des diaspores
Baro	Barochore	Aucun moyen de dispersion particulier
Homb	Hydrombrochore	Diaspores libérées par l'eau de pluie
Hydr	Hydrochore	Diaspores libérées par l'eau ou l'humidité
Zdys	Dyzoochore	Diaspores consommable mais non consommé par l'animal, dissémination accidentelle
Zélé	Zoochore à élaeosome	Attrance de l'animal, souvent les fourmis, par la partie extérieur huileuse de la diaspore
Zend	Endozoochore	Transport par les animaux en passant par le tube digestif
Zépi	Epizoochore	Transport des diaspores par accrochage sur l'animal

**Type biogéographique**

Code	Définition et remarque
Cosm	Cosmopolite
Endem	Endémique
Euras	Eurasiatique
Eurymed	Euryméditerranéen
Med-Atl	Méditerranée-Atlantique
Medit	Méditerranéen
Sténomed.	Sténoméditerranéen
SubMed	Subméditerranéen
Subtrop	Subtropicale

**Type biologique de Raunkier**

Code	Définition	
CH	Chaméphytes	Taxons dont les bourgeons de rénovation se situent à moins de 50 cm
G	Géophytes	Taxons vivaces herbacés aux bourgeons de rénovation endogés
H	Hémichryptophytes	Bourgeons de rénovation < 10 cm
NP	Nanophanérophytes	Bourgeons de rénovation entre 50 cm et 2 m
P	Phanérophytes	Bourgeons de rénovation > 2m
T	Thérophytes	Annuelles herbacées passant la mauvaise saison sous forme de graine

Annexe 7 : Tableaux des résultats des tests sur la variation de la composition floristique au sein des placettes d'étude entre 1997 et 2008 (N=nombre de placettes, pour les codes voir annexe 6). Pour un nombre de placettes  $N > 30$ , un test de Student unilatéral à risque  $\alpha$  de 5 % a été appliqué, pour  $N < 30$  un test de Wilcoxon unilatéral à risque  $\alpha$  de 5 % a été appliqué.

Richesse spécifique		
	significativité	Dynamique (1997 – 2008)
Toutes les placettes d'étude, N=78	***	Progression
Toutes les îles, N=56	***	Progression
Archipel de Riou, N=30	***	Progression
Archipel du Frioul, N=26	***	Progression
Autres îlots, N=14	*	Progression
Riou, N=16	**	Progression
Pomègues, N=13	**	Progression

Annexe 7a : Tableau synthétisant les résultats des tests sur la variation de la richesse spécifique entre 1997 et 2008.

	Stratégie de Grime	significativité	Dynamique (1997 – 2008)
Toutes les placettes d'étude, N=78	CSR	**	Régression
	R	***	Progression
	RC	*	Progression
	RS	**	Progression
	SR	***	Progression
Toutes les îles, N=56	CSR	*	Régression
	R	***	Progression
	RC	*	Progression
	RS	**	Progression
	SR	***	Progression
Archipel de Riou, N=30	CSR	***	Régression
	R	***	Progression
	RS	*	Progression
	SR	***	Progression
Archipel du Frioul, N=26	RS	*	Progression
	SR	***	Progression

Annexe 7b : Tableau synthétisant les résultats des tests sur la variation des stratégies démographiques de Grime entre 1997 et 2008.

	Type de dissémination	significativité	Dynamique (1997 – 2008)
Toutes les placettes d'étude, N=78	Alég	***	Progression
	Alou	*	Progression
	Baro	***	Progression
Toutes les îles, N=56	Alég	***	Progression
	Alou	*	Progression
	Apro	*	Progression
	Baro	***	Progression
	Zépi	*	Progression
Archipel de Riou, N=30	Alég	***	Progression
	Apro	**	Progression
	Auto	**	Régression
	Baro	**	Progression
Archipel du Frioul, N=26	Zépi	*	Progression
	Alou	**	Progression
	Auto	*	Progression
Marseilleveyre, N=22	Baro	*	Progression
	Apro	**	Régression

Annexe 7c : Tableau synthétisant les résultats des tests sur la variation des types de dissémination entre 1997 et 2008.

	Type biologique de Raunkier	significativité	Dynamique (1997 – 2008)
Toutes les placettes d'étude, N=78	CH	***	Régression
	G	**	Progression
	H/T	***	Progression
	T	***	Progression
Toutes les îles, N=56	CH	*	Régression
	G	**	Progression
	H/T	***	Progression
	T	***	Progression
Archipel de Riou, N=30	G	**	Progression
	H/G	*	Régression
	H/T	***	Progression
Archipel du Frioul, N=26	T	***	Progression
	T	***	Progression
Autres îlots, N=14	H/T	**	Progression
	NP	*	Progression
Marseilleveyre, N=22	CH	***	Régression
	H/T	**	Progression

Annexe 7d : Tableau synthétisant les résultats des tests sur la variation des types biologiques de Raunkier entre 1997 et 2008.

	Type biogéographique	significativité	Dynamique (1997 – 2008)
Toutes les placettes d'étude, N=78	Cosm	***	Progression
	Eurymed	*	Progression
	Medit	*	Progression
	Subatl	**	Régression
Toutes les îles, N=56	Cosm	***	Progression
	Eurymed	*	Progression
	SubMed	*	Progression
Archipel de Riou, N=30	Subtrop	**	Progression
	Cosm	**	Progression
	Medit	**	Progression
Archipel du Frioul, N=26	Cosm	**	Progression
	EurMedit	***	Implantation
	Europ	*	Progression
	Subatl	**	Régression
	SubMed	**	Progression
Autres îlots, N=14	Subtrop	***	Progression
	Endem	*	Régression
	EurMedit	*	Progression
	Eurymed	***	Régression
Marseilleveyre, N=22	Subend	***	Implantation
	Medit	*	Régression

Annexe 7e : Tableau synthétisant les résultats des tests sur la variation des types biogéographiques entre 1997 et 2008.

## RESUME :

---

Les îles de Marseille sont soumises à une forte pression de perturbation provenant des colonies de goélands (*Larus michahellis*) en expansion. Notre étude a pour but d'analyser les changements écologiques entre deux dates (1997-2008). Nous disposons d'un réseau de 78 placettes réparties sur les îles et le continent (exempt de colonie). Les variables mésologiques et les paramètres relatifs aux goélands ont été analysés sur 500 m<sup>2</sup> et la flore sur une surface de 100 m<sup>2</sup>. Il en ressort que les goélands ont un impact important sur la structure de végétation. Les patrons de végétation sont semblables entre 1997 et 2008, mais des différences remarquables sont identifiées sur les placettes insulaires. Ces changements se caractérisent par un enrichissement en espèces généralistes c'est-à-dire de type rudéral, à forte capacité de dispersion, à cycle de vie court et ayant une aire biogéographique vaste, au dépend des espèces spécialistes stress-tolérantes. Les changements floristiques sont directement liés à l'intensité de la perturbation. La prise en compte d'une échelle spatiale fine (la placette) met en évidence des processus écosystémiques indiscernables à l'échelle de l'île. Une action urgente de réduction des effectifs de goélands serait souhaitable afin de préserver les communautés végétales de leur altération voire même leur disparition sur les îles de Marseille.

## ABSTRACT:

---

Marseilles' islands are under high disturbance pressure due to gull's (*Larus michahellis*) colonies expansion. The aim of our study is to analyse ecological changes between two dates (1997-2008). A network of 78 plots are distributed on islands and on the continent (gull-free area). Mesological variables and gull pressure were analysed on 500 m<sup>2</sup> and the vegetation on 100 m<sup>2</sup>. The results show that gulls have an important impact on vegetation patterns. Vegetation patterns are similar between 1997 and 2008, but differences are identified on island's plots. These changes are characterized by an enhancement of generalist species as ruderals, with good dispersion capacities, having short life cycle and broad biogeographic distribution, at the expense of specialist stress-tolerant species. Floristic turnover is directly linked to disturbance intensity. Narrow spatial scale (plot scale) highlights ecological processes that couldn't be perceived at broader scale (island scale). Gulls' densities should be reduced dramatically as to preserve island plant communities as well as to avoid their total destruction.

MOTS CLES : communautés végétale ; goélands ; perturbation ; écosystème insulaire ; échelle spatiale

---

KEYWORDS: plant communities ; gulls ; disturbance ; insular ecosystem ; spatial scale