

UNIVERSITÉ DE DROIT, D'ÉCONOMIE ET DES SCIENCES D'AIX-MARSEILLE III
(AIX-MARSEILLE III)

N° attribué par la bibliothèque
19/8/A/I/X/3/0/0/9/0/

Organisation des phytocénoses en milieu insulaire méditerranéen perturbé

Analyse des inter-relations entre les colonies de Goélands
leucophées et la végétation des îles de Marseille

THESE

pour obtenir le grade de :

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE DROIT, D'ÉCONOMIE ET DES SCIENCES
D'AIX-MARSEILLE

Discipline : *Biologie des populations et Ecologie*

présentée et soutenue publiquement

par

Eric VIDAL

le 12 novembre 1998

Directeurs de thèse : *Thierry Tatoni (MC) et Marcel Barbero (Pr)*

JURY

M. Max Debussche , Directeur de Recherche CNRS	Rapporteur
M. Yves Frénot , Chargé de Recherche CNRS	Rapporteur
M. Pierre Jouventin , Directeur de Recherche CNRS	Examineur
M. Jean-Claude Lefeuvre , Professeur MNHN	Examineur

Organisation des phytocénoses en milieu insulaire méditerranéen perturbé

Analyse des inter-relations entre les colonies de Goélands leucophées et la végétation des îles de Marseille

Sommaire

• Introduction Problématique générale	p.5
• 1 Cadre conceptuel général de l'étude	p.11
1.1 Effets des colonies d'oiseaux marins sur la flore et la végétation des écosystèmes insulaires	p.13
1.1.1 Actions physiques	
1.1.2 Actions chimiques	
1.1.3 Impacts sur la représentation des traits de vie au sein des communautés	
1.1.4 Erosion des sols	
1.1.5 Rôle dans la survie de certains taxons	
1.2 L'expansion démographique du Goéland leucophée <i>Larus cachinnans</i> dans l'aire méditerranéenne : impacts connus sur les milieux naturels	p.20
1.2.1 Contexte général	
1.2.2. Le cas du Goéland leucophée	
1.2.3 Impacts sur la faune	
1.2.4 Impacts sur la flore et la végétation	
1.2.5 Le Goéland leucophée : une espèce surabondante ?	
• 2 Cadre méthodologique	p.29
2.1 Cadre de l'étude	p.31
2.1.1 Cadre physique	
2.1.1.1 Eléments géologiques et pédologiques	
2.1.1.2 Contexte climatique	
2.1.2 Histoire de l'occupation humaine sur les îles de Marseille	
2.1.3. Cadre biotique et écologique	
2.1.3.1. La flore et la végétation	
2.1.3.2 La faune vertébrée	
2.1.3.3. Les colonies marseillaises de Goélands leucophées	
2.2 Méthodes d'étude	p.36
2.2.1. Stratégie d'échantillonnage	
2.2.2. Méthodes de terrain	
2.2.2.1. Analyse floristique diachronique à l'échelle de chaque île et îlot	
2.2.2.2. Approche synchronique (relevés systématiques)	
2.2.2.3. Caractéristiques topographiques et mésologiques des placettes d'étude	
2.2.2.4 Mesure des pressions de perturbation par les zoopopulations sur les placettes	
2.2.3. Traits d'histoire de vie des végétaux	
2.2.3.1. Modes de dispersion	
2.2.3.2. Types biologiques	
2.2.3.3. Stratégies CSR de Grime	
2.2.3.4. Taille des taxons	
2.2.3.5. Types biogéographiques	
2.2.4. Analyses chimiques de la fraction fine du sol	
2.2.5. Traitements statistiques et méthodes d'analyses multivariées	
2.2.5.1. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)	
2.2.5.2. Analyse en Composantes Principales (ACP)	
2.2.5.3. Analyse Canonique des Correspondances (ACC)	
2.2.5.4. Analyse de co-inertie (ou de co-structure)	
2.2.5.5. Analyse trois tableaux dite analyse RLQ	

• 3 Analyse de l'impact direct des Goélands leucophées sur la végétation et le sol des îles de Marseille	p.49
Introduction	p.51
3.1 Utilisation des matériaux de nidification par le Goéland leucophée	p.51
3.2 Impact sur la composition chimique de la fraction fine du sol	p.54
3.3 Rôle des Goélands leucophées dans la dissémination des espèces végétales	p.57
• 4 Analyse diachronique des changements floristiques survenus sur les îles de Marseille	p.59
4.1 Démarche générale	p.61
4.2 Validité des comparaisons diachroniques et précautions méthodologiques	p.61
4.3 Analyse quantitative des changements floristiques	p.62
4.3.1 Changements dans la richesse spécifique	
4.3.2 Etude du turnover floristique	
4.3.2.1 Approche biogéographique classique	
4.3.2.2 Approche métapopulationnelle	
4.3.2.2.1 Valeur des turnovers <i>per species</i>	
4.3.2.2.2 Influence du mode principal de dissémination	
4.3.2.2.3 Influence de la taille des taxons	
4.3.2.2.4 Influence du type biologique	
4.3.2.2.5 Stratégies CSR selon le modèle de Grime	
4.3.2.2.6 Influence du type biogéographique	
4.3.2.3. Conclusions du paragraphe et perspectives	
4.4 Analyse qualitative des changements floristiques	p.77
4.5 Analyse fonctionnelle des taxons nouvellement implantés	p.80
4.5.1 Types biologiques	
4.5.2 Modes de dispersion	
4.5.3 Stratégies CSR selon le modèle de Grime	
4.5.4 Types biogéographiques	
• 5 Analyse des patrons d'organisation des phytocénoses sur les îles de Marseille et le massif de Marseilleveyre	p.85
5.1 Recherche des principaux gradients écologiques	p.87
5.1.1. Analyse globale du jeu total de placettes	
5.1.2 Analyse du jeu de placettes insulaires (placettes continentales exclues)	
5.1.2.1 Ensemble des placettes insulaires (archipels de Riou et du Frioul)	
5.1.2.2. Placettes de l'archipel de Riou	
5.1.2.3. Placettes de l'archipel du Frioul	
5.1.3 Analyse du jeu de placettes continentales	
5.2 Facteurs explicatifs des patrons d'organisation floristique	p.108
5.2.1 Influence des variables du milieu sur la composition et l'abondance des espèces végétales	
5.2.2 Influence des variables du milieu sur les traits d'histoire de vie des espèces	
5.3 Patrons d'organisation de la richesse floristique	p.116
5.3.1 Introduction	
5.3.2 Organisation de la richesse floristique sur les placettes de 100 m ²	
5.3.2.1 Ensemble des 241 placettes (insulaires et continentales)	
5.3.2.2 Ensemble des 171 placettes disposées sur les îles de Marseille	

• 6 Organisation des densités de goélands nicheurs sur les îles de Marseille	p.127
6.1 Introduction	p.129
6.2 1er niveau : densités moyennes sur chaque île (analyse globale à l'échelle de l'île)	p.130
6.3 2ème niveau : densités locales sur l'ensemble des placettes d'étude (analyse globale à l'échelle de la placette)	p.133
6.4 Comparaison de la répartition des densités locales entre les quatre plus grandes îles	p.135
6.5 Conclusion	p.137
• 7 Synthèse discussion perspectives	p.139
7.1 Influence des colonies de Goélands leucophées sur les communautés végétales des îles de Marseille	p.141
7.2 Convergence des patrons de réponse à l'action des oiseaux marins	p.144
7.3 Influence des Goélands leucophées sur d'autres compartiments de l'écosystème	p.145
7.3.1 Autres apports du programme de recherche	
7.3.2 Vers un emballement possible du système ?	
7.4 Perspectives de gestion écologique	p.148
7.4.1 Gestion des populations de Goélands leucophées	
7.4.2 Actions locales et ponctuelles en terme d'écologie de la restauration	
7.5 Perspectives de recherche	p.151
• Références bibliographiques	p.153

Introduction - Problématique générale

Why focus on Islands ?

" Island populations communities and ecosystems are self-maintaining entities with well-defined geographical limits that contain the fundamental processes, properties, and interactions of ecological systems - but they often do so in simpler ways, without the complexity of most continental systems. [...] There are however, a number of difficulties inherent to examining biological diversity and ecosystem function on islands. First, islands are not just less diverse than continental ecosystems, their disharmony may also make them different in some fundamental ways. Second, few islands are unaltered by humanity, and often anthropogenic alterations have taken place on a scale even greater than that in most continental system. "

Vitousek P.M., Adersen H. & Loope L.L. (1995) *Islands: biological diversity and ecosystem function.*

Les systèmes insulaires représentent des sites pertinents pour étudier les patrons et les processus écosystémiques en raison de la simplification des communautés et des interactions biotiques, notamment sur les îles de faible superficie ou fortement isolées (Whitehead & Jones, 1969 ; Eliasson, 1995 ; Greuter, 1995). Du fait de leur isolement et des contraintes particulières qui y règnent, ces systèmes abritent fréquemment des taxons endémiques ou nettement différenciés d'un point de vue génétique ainsi que des assemblages dysharmoniques d'espèces, déséquilibrés sur le plan taxinomique et trophique (Blondel, 1995). Mais l'insularité, si elle conduit au particularisme et à l'originalité des biocénoses, constitue un profond facteur d'accentuation de la fragilité de ces milieux, dont les capacités intrinsèques de résilience sont largement limitées du fait de leur simplicité, des capacités réduites de dispersion des taxons (Carlquist, 1966, 1974 ; Barret, 1996 ; Cody & MacOverton, 1996) et dans une certaine mesure de la rareté des espèces redondantes (Cushman, 1995). Ainsi, les phytocénoses insulaires se révèlent particulièrement vulnérables face aux perturbations (Whittaker, 1995), particulièrement celles d'origine anthropique (Adersen, 1991), et sont fréquemment le siège de profonds déséquilibres écosystémiques et de phénomènes aigus d'invasions biologiques (D'Antonio & Dudley, 1995).

Avec près de 5000 îles et îlots, le bassin méditerranéen recèle l'un des groupes d'îles les plus importants au monde (Delanoë *et al.*, 1996). La flore des îles méditerranéennes constitue une part importante de la diversité végétale méditerranéenne, et les grandes îles possèdent un taux d'endémisme végétal compris entre 7 et 13 % (Médail & Quézel, 1997). Même les plus minuscules îlots peuvent présenter une originalité floristique remarquable, avec parfois des taxons endémiques limités à un seul d'entre eux (Greuter, 1995), ou strictement inféodés aux très petits îlots ["islet specialists"] (Höner & Greuter, 1988). Les flores insulaires méditerranéennes s'avèrent cependant souvent

appauvries ou menacées par une implantation humaine généralement ancienne et une fréquentation actuelle parfois intense (Morey *et al.*, 1992 ; Olivier *et al.*, 1995).

Dans l'aire méditerranéenne, les populations de Goélands leucophées *Larus cachinnans* connaissent depuis une trentaine d'années une expansion démographique forte et continue, du fait de dérèglements d'origine anthropique (Thibault *et al.*, 1996). La mise à disposition par l'homme de ressources alimentaires abondantes, faciles d'accès et régulièrement renouvelées (ordures ménagères et rebuts de la pêche professionnelle), combinée à la protection de sites littoraux utilisés pour la nidification de l'espèce, sont responsables de cette explosion démographique (Beaubrun, 1994). De ce fait, avec plus de 120 000 couples nicheurs recensés en Méditerranée occidentale, le Goéland leucophée est souvent considéré comme une espèce surabondante, génératrice de problèmes environnementaux ou de santé publique et nécessitant ponctuellement la mise en oeuvre d'opérations de régulation (Defos du Rau *et al.*, 1997). Très plastique sur le plan écologique, cette espèce a colonisé des milieux très variés (lagunes, bordures de fleuves, habitat urbain), mais manifeste une préférence nette pour la nidification sur les îlots rocheux, qui hébergent ainsi, actuellement, les plus importantes colonies mondiales (Morais *et al.*, 1995 ; Vidal *et al.*, 1997 ; Bosch & Sol, 1998).

Les différentes actions exercées par les oiseaux marins au niveau des sites de nidification (piétinement, arrachage de la végétation, dépôt de guano) sont susceptibles d'affecter grandement la végétation sur les colonies, particulièrement en milieu insulaire (e.g. Gillham, 1956a ; Sobey & Kenworthy, 1979 ; Hogg & Morton, 1983).

Ainsi, l'objectif principal de ce travail a consisté à analyser les conséquences de l'expansion forte et rapide des populations insulaires de Goélands leucophées sur la composition, l'organisation et la dynamique des phytocénoses des petites îles méditerranéennes qui, jusqu'à une période récente, n'hébergeaient souvent que des communautés d'oiseaux marins réduites et dégradées (Zotier, 1997).

Le site d'étude choisi pour mener ces investigations correspond aux îles du golfe de Marseille (sud-est de la France), regroupées en deux "archipels" : l'archipel de Riou et l'archipel du Frioul. En effet, ce site-atelier rassemble diverses caractéristiques, qui en font un lieu pertinent pour la mise en oeuvre de cette trajectoire de recherche : (i) avec près de 18000 couples nicheurs, il constitue la plus importante colonie française de l'espèce, et l'une des plus importantes au monde ; (ii) les populations ont connu une croissance forte et soutenue (on ne recensait qu'une centaine de couples en 1922, et seulement 2500 en 1963) ; (iii) les îles de Marseille présentent une large gamme de caractéristiques physiographiques (taille, isolement, relief) et de densités de goélands, permettant ainsi d'analyser l'impact des zoopopulations dans des situations variées ; (iv) l'absence d'occupation humaine permanente sur la plupart des îles, ainsi que l'existence de structures de gestion des sites, autorisent la mise en place de protocoles d'étude à long terme, de bonnes conditions de travail de terrain et la possibilité d'entreprendre ultérieurement des opérations de réhabilitation ou de restauration écologique.

Dans le cadre de ce travail, nous avons plus particulièrement tenté de répondre aux interrogations suivantes :

- L'explosion démographique récente des populations nicheuses de Goélands leucophées a-t-elle engendré des modifications notables de la flore et de la végétation des îles de Marseille, et si tel est le cas, comment se manifestent ces changements phytocénotiques en terme de richesse, de composition floristique et de traits d'histoire de vie des espèces ?
- Comment se structurent et s'organisent les phytocénoses actuelles sous la double pression des contraintes liées au particularisme de l'environnement physique du site (isolement, fragmentation des populations, topographie et climat particuliers) et aux perturbations exercées par les zoopopulations ?
- De quelle manière s'exercent et se distribuent du point de vue spatial les pressions environnementales occasionnées par les colonies d'oiseaux marins ?

Les conséquences des actions directes et indirectes des oiseaux marins sur la végétation méditerranéenne n'ayant, à ce jour, fait l'objet que de très peu de recherches, une synthèse bibliographique sur le sujet a dans un premier temps été réalisée en s'intéressant notamment aux travaux conduits sur des îles où les oiseaux marins forment des colonies particulièrement importantes et denses : les îles subantarctiques et celles de l'Atlantique Nord. Nous avons également ressenti la nécessité de réaliser en amont de ce travail, une synthèse bibliographique fouillée des impacts occasionnés par l'expansion forte du Goéland leucophée sur la flore et la faune méditerranéennes, car une telle synthèse n'était pas disponible. Celle-ci a été entreprise afin notamment de saisir la mesure exacte des déprédations induites par le développement de l'espèce, de tenter de déterminer si celles-ci s'inscrivent réellement dans le cadre des dégâts causés par une espèce surabondante ["bird pest species"] et de mettre éventuellement en évidence les lacunes et les priorités en terme de recherche scientifique en ce domaine.

En ce qui concerne l'étude proprement dite, conduite sur les archipels marseillais, quelques investigations préliminaires ont été mises en oeuvre afin d'analyser l'importance de certaines actions directes occasionnées à la végétation par les colonies de goélands : arrachage de matériel végétal pour la construction des nids, modifications chimiques des sols et dissémination ornithochore des espèces végétales, en particulier des taxons allochtones.

L'établissement d'inventaires floristiques pour chaque île et îlot considéré, associé à la comparaison avec les inventaires anciens disponibles, a permis dans une première phase d'analyser l'intensité et la nature des changements floristiques survenus durant une période de plusieurs décennies, période pendant laquelle l'expansion des goélands s'est exercée avec le maximum d'acuité. Dans ce cadre, une attention particulière a été portée aux phénomènes de turnover d'espèces (balance entre les taux d'extinction et de colonisation), tant selon l'approche biogéographique classique (MacArthur & Wilson, 1963, 1967) que du point de vue des concepts récents issus de l'approche métapopulationnelle (Hanski, 1991). Pour la première fois, les traits d'histoire de vie de l'ensemble des espèces du cortège floristique ont pu être confrontés de manière détaillée avec l'intensité des turnovers spécifiques, grâce à

l'exploitation de la base de données floristiques développée à l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (e.g. Roche, 1994 ; Médail, 1996).

Grâce à la mise en place d'un important jeu de placettes d'étude sur les îles de Marseille, ainsi que sur le continent proche, ont ensuite été étudiés les patrons d'organisation des phytocénoses de ces sites (richesse, composition, caractéristiques fonctionnelles), sous l'effet conjugué des conditions topographiques et mésologiques et des contraintes environnementales exercées par les zoopopulations.

Une première étape a consisté à mettre en évidence les principaux gradients écologiques sous-tendant l'organisation des phytocénoses, en considérant tour à tour différents jeux de placettes (l'ensemble des placettes, puis les seules placettes insulaires, et enfin les placettes continentales correspondant à une situation de "pseudo-référence" vis-à-vis des perturbations par les zoopopulations).

Une seconde étape a permis, par l'emploi d'outils statistiques appropriés, de rechercher les facteurs explicatifs des patrons phytocénotiques tant en ce qui concerne la composition floristique et l'abondance des espèces, que la représentation des différents traits d'histoire de vie des taxons présents. L'accent a été mis sur le rôle joué par les zoopopulations sur les patrons d'organisation floristique et fonctionnelle des différentes composantes phytocénotiques.

L'ensemble des données de terrain, recueillies sur les colonies de Goélands leucophées des îles de Marseille, a fait l'objet d'une analyse multi-échelle afin d'identifier les facteurs d'organisation spatiale des densités d'oiseaux nicheurs. Outre l'apport de ce volet d'étude à la connaissance encore défailante de l'écologie de l'espèce en milieu insulaire, il a également conduit à une meilleure compréhension de la distribution spatiale des pressions de perturbation exercées par les goélands sur les phytocénoses du site.

Les résultats obtenus dans le cadre de ce travail ont ensuite été synthétisés et discutés au regard des travaux déjà réalisés dans d'autres systèmes insulaires. Nous avons en particulier étudié si les perturbations exercées par les oiseaux marins sur la végétation se traduisent par la favorisation des mêmes espèces et des mêmes traits d'histoire de vie dans des contextes bioclimatiques et écologiques différents ou si, au contraire, des patrons divergents de réponse aux perturbations apparaissent en fonction des conditions écologiques.

Enfin, ont été abordées les possibilités de mener des opérations de restauration écologique sur les sites fortement dégradés par l'expansion démographique du Goéland leucophée, que ce soit par la limitation des populations d'oiseaux, ou par des interventions directes sur le milieu.

1 - Cadre conceptuel général de l'étude

"Since particular plant species are associated with the presence of gulls, and normal coastal vegetation is absent or much reduced in gull colonies, it can be concluded that gulls are responsible for the vegetation associated with their breeding sites"

Sobey & Kenworthy (1979) *Journal of Ecology* 67: 469-496.

"Put simply, gulls flourish in the effluence of affluence"

Blockpoel H. & Spaans L. (1991) *Acta XX Congressus Internationalis Ornithologici*

De manière à mieux cerner le cadre conceptuel dans lequel va évoluer le contenu de ce mémoire, une rapide synthèse de l'acquis bibliographique réalisé dans les deux thématiques scientifiques à la confluence desquelles se situe ce travail est présentée ci-après :

- i) L'effet des colonies d'oiseaux marins sur la végétation des écosystèmes insulaires.
- ii) L'explosion démographique récente des populations de Goélands leucophées dans l'aire méditerranéenne et son impact sur les milieux naturels.

1.1 Effets des colonies d'oiseaux marins sur la flore et la végétation des écosystèmes insulaires

Du fait de leur isolement, d'une influence humaine souvent moindre et dans certains cas de l'absence de prédateurs terrestres, les îles hébergent fréquemment d'importantes colonies d'oiseaux marins qui y trouvent la quiétude nécessaire à l'accomplissement de leur cycle de nidification (ex. Burger & Gochfeld, 1994). Ainsi l'archipel Crozet, en zone subantarctique, l'un des sites au monde les plus riches en oiseaux marins, héberge plus de 25 millions de couples d'oiseaux marins nicheurs pour 37 espèces ; les plus gros effectifs étant représentés par les Prions de Salvin *Pachyptila salvini* et les Gorfous macaronis *Eudyptes chrysalophus*, avec plusieurs millions d'individus (Jouventin, 1994). Sous d'autres latitudes, d'autres espèces d'oiseaux marins forment également d'imposantes colonies. On connaît ainsi des colonies de 800 000 couples de Guillemots de Brünnich *Uria lomvia*, de 100 000 couples de Fulmars *Fulmarus glacialis* ou encore de 80 000 couples de Goélands à bec cerclé *Larus delawarensis* (Brown *et al.*, 1990).

Les naturalistes ont de longue date été frappés par le caractère particulier de la flore et de la végétation associées aux colonies d'oiseaux marins. Ainsi, dès la fin du XIX^{ème} siècle, au retour d'une expédition sur l'île Marion (subantarctique), Moseley (1892) faisait part des liens étroits existant entre la nature et la luxuriance de la végétation de l'île et la présence des colonies d'oiseaux marins, notamment du fait de l'abondance de leurs déjections. Ainsi, de nombreux scientifiques, souvent des ornithologues, ont proposé des termes imagés pour décrire la flore et la végétation particulières associées à la présence des oiseaux marins (*In* Sobey & Kenworthy, 1979) : "animal-increased" (Poore & Robertson, 1949), "bird-created" (Breslina & Karpovich, 1969), "dung-loving" (Chapman, 1964), "bird-dung-loving" (Gronlie, 1948). L'adjectif "ornithocoprophile" (ex. Gronlie, 1948 ; Ornduff, 1965), est maintenant largement admis et utilisé pour désigner la végétation et les espèces végétales strictement ou facultativement inféodées aux dépôts de guano. Toutefois, l'action des oiseaux marins sur la végétation ne se limite pas à l'enrichissement des sols en composés azotés et phosphorés. Ces animaux, du fait de leur nombre souvent important, de leur caractère colonial et des divers comportements associés à leur cycle de nidification, exercent bien d'autres actions directes et indirectes sur la végétation.

L'influence des populations d'oiseaux marins sur la végétation insulaire a été étudiée sur de nombreuses îles et îlots dans différentes régions du monde (tab. 1.1), que ce soit dans l'hémisphère nord, en Grande-Bretagne (Gillham, 1956a, b ; Sobey & Kenworthy, 1979), en Bretagne (Bioret *et al.*, 1988 ; Bioret *et al.*, 1991), ainsi que sur des îles de la région des Grands Lacs du Canada (Hogg & Morton, 1983 ; Hogg *et al.*, 1988), ou dans l'hémisphère sud : archipel de Tristan da Cunha (Dean *et al.*, 1994), îles subantarctiques : île Marion (Smith, 1976, 1979), archipel Crozet (Joly *et al.*, 1987) , voire zone antarctique : île du Roi George (Tatur & Myrcha, 1989). Cependant, très peu de travaux relatifs à la problématique envisagée ont eu pour cadre le biome méditerranéen. Gillham (1961) a toutefois examiné l'altération des habitats causée par les cormorans, goélands, sternes et puffins sur des îles de la côte ouest australienne soumises au bioclimat méditerranéen. L'impact des oiseaux marins sur la végétation des îles du bassin méditerranéen, bien que parfois mentionné (Beaubrun, 1988, sur des îles Marocaines ; Höner & Greuter, 1988, sur des îlots de la mer Egée ; Bocchieri, 1990 a, b, sur quelques îlots de Sardaigne ; Laguna & Jiménez-Pérez, 1995, sur les îles Columbretes en Espagne ; Médail, 1998 sur des petits îlots de la côte provençale) n'a, à ce jour, fait l'objet que d'investigations succinctes (Paradis & Lorenzoni, 1996, sur des îlots satellites de la Corse).

Malgré leur nombre relativement important, la plupart de ces travaux sont essentiellement descriptifs et correspondent souvent à la simple analyse de la végétation de zones occupées par des oiseaux marins, et parfois à des comparaisons avec les zones adjacentes non occupées par des oiseaux marins. Finalement, peu d'études ont, à ce jour, tenté de comprendre les mécanismes d'actions des oiseaux marins sur la végétation et d'en discerner différents degrés d'impact.

L'action de l'avifaune a de multiples conséquences, directes et indirectes, sur la végétation. Parmi les actions directes, il est possible de distinguer des atteintes physiques à la végétation, des impacts

chimiques et des modifications dans la représentation des traits d'histoire de vie au sein des communautés végétales.

Références	Sites	Espèces concernées	Méthodes d'investigation mises en oeuvre
Gillham (1956 a et b)	Pembrokeshire islands	<i>Fratercula artica</i> <i>Puffinus puffinus</i> <i>Sula bassana</i> <i>Larus fuscus</i>	Analyses de sols Cartographie de la végétation Ethologie de la défécation
Gillham (1961)	îles d'Australie sud-occidentale	<i>Phalacrocorax varius</i> <i>Larus novae-hollandiae</i> <i>Eudyptula minor</i> <i>Puffinus pacificus</i> <i>Puffinus carneipes</i> <i>Puffinus assimilis</i> <i>Pelagodroma marina</i>	Ethologie de la nidification Description de la végétation supportant les nids ou à proximité de ceux-ci Succession des faciès de végétation
Smith (1976) Smith (1979)	île Marion (subantarctique)	Procellariidés fousseurs <i>Diomedea exulans</i> <i>Pygoscelis papua</i> <i>Aptenodytes patagonicus</i>	Analyses de sols Diagnostic chimique des végétaux
Sobey & Kenworthy (1979)	îles nord-est Ecosse	<i>Larus argentatus</i>	Ethologie de la nidification Inventaires floristiques sur sites impactés et non-impactés
Hogg & Morton (1983) Hogg <i>et al.</i> (1988)	îles des grands lacs canadiens	<i>Larus delawarensis</i> <i>Larus argentatus</i>	Inventaires floristiques Placettes 450 m ² Quadrats aléatoires
Joly <i>et al.</i> (1987)	île de la Possession (subantarctique)	<i>Diomedea exulans</i>	Transects Analyses physico-chimiques des sols Inventaires floristiques, biomasse végétale Faune invertébrée
Bioret <i>et al.</i> (1988) Bioret <i>et al.</i> (1991)	îlots bretons	<i>Larus argentatus</i> <i>Larus fuscus</i> <i>Larus marinus</i>	Relevés phytosociologiques
Tatur & Myrcha (1989)	île du Roi George (Antarctique)	<i>Pygoscelis antarctica</i> <i>Pygoscelis adeliae</i> <i>Eudyptes chrysolophus</i>	Analyses et profils de sols Faciès sommaire de la végétation
Dean <i>et al.</i> (1994)	Archipel Tristan da Cunha	<i>Diomedea chlororhynchos</i> <i>Phoebetria fusca</i>	Relevés floristiques qualitatifs et quantitatifs dans quadrats (1m ²)
Paradis & Lorenzoni (1996)	îlots satellites de la Corse	<i>Larus cachinnans</i> <i>Phalacrocorax aristotelis</i>	Relevés phytosociologiques Cartographie végétale

Tableau 1.1 - Quelques-unes des principales études de l'impact des oiseaux marins sur la végétation des écosystèmes insulaires.

1.1.1 Actions physiques

Les oiseaux marins exercent trois types d'actions physiques directes sur la végétation : i) le piétinement ; ii) la construction de nids qui entraîne l'arrachement des fragments de plantes et parfois le creusement de terriers ; iii) les conflits territoriaux entre voisins qui se traduisent souvent par des comportements ritualisés d'arrachage de la végétation (Sobey & Kenworthy, 1979).

i) Le piétinement répété et le stationnement prolongé des oiseaux marins, particulièrement à proximité des nids, au niveau de zones repositoires, ou sur des itinéraires de cheminement, causent de nombreux dommages physiques à la végétation et conduisent souvent à la création de zones de terre nue, dévégétalisées, dont les sols tassés sont impropres à la germination ou à l'émergence des plantules. Gillham (1961) avance que les végétaux soumis au bioclimat méditerranéen s'accommodent mieux des piétinements dus à l'avifaune que les végétaux plus mésophiles, en raison de stratégies de vie plus adaptées. Si l'impact des oiseaux marins est trop prononcé, le site, dont la végétation a été trop profondément dégradée et modifiée, peut ne plus convenir aux oiseaux marins nicheurs qui le désertent alors, permettant ainsi à la végétation de se régénérer. C'est par exemple le cas de nombreuses colonies de Manchots papous (*Pygoscelis papua*) qui, en zone subantarctique se déplacent chaque année d'environ 150 m, afin de pouvoir nidifier sur une végétation non dégradée par la nidification des années précédentes (Bost & Jouventin, 1990). Pour Gillham (1961) les oiseaux qui provoquent la plus nette déstructuration des phytocénoses sont ceux qui nidifient au sommet des buissons (ex *Phalacrocorax varius*), alors que les espèces à nidification hypogée n'ont qu'un effet limité sur la végétation. Ce dernier point de vue n'est pas partagé par Sobey et Kenworthy (1979) pour qui les espèces hypogées (en particulier les puffins et les macareux) affectent très sévèrement la végétation. L'ouverture du milieu par les oiseaux marins nicheurs, particulièrement au sein de formations buissonnantes ou arbustives, semble être admise par tous, et concerner de nombreux groupes d'oiseaux marins (Gillham, 1961 ; Sobey & Kenworthy, 1979 ; Dean *et al.*, 1994).

ii) Le prélèvement par les oiseaux marins de matériaux végétaux pour la confection des nids est généralement considéré comme ayant peu d'effets sur la végétation (e.g. Beaubrun, 1988) bien que l'importance de ce phénomène ne soit généralement pas quantifiée. D'après Sobey (1975), une part parfois importante du matériel prélevé correspond à du matériel déjà sec ou mort. Les matériaux de construction sont généralement prélevés parmi la végétation adjacente à l'emplacement du nid, lorsque celui-ci est situé en zone végétalisée (Sobey & Kenworthy, 1979 ; Morton & Hogg, 1989). L'humus provenant des matériaux utilisés pour la confection des nids permet parfois l'établissement d'une végétation permanente sur des zones de rochers ou de galets auparavant dépourvues de toute végétation (Hogg & Morton, 1983).

iii) Les conflits territoriaux entre proches voisins correspondent à un comportement classique chez les oiseaux marins, qui se traduit, notamment chez de nombreuses espèces de goélands, par un comportement ritualisé d'arrachage de végétation désigné sous le terme de "grass-pulling" ou "pecking-into-the-ground" par les éthologues (Timbergen, 1953). Son impact sur la végétation est très difficile à quantifier, mais a probablement des conséquences réduites (Sobey & Kenworthy, 1979).

1.1.2 Actions chimiques

Les déjections des oiseaux occasionnent généralement un apport important en dérivés azotés, phosphorés, potassiques, magnésiques et calciques (Gillham, 1956a ; Smith, 1976, 1977, 1978, 1979 ; Sobey & Kenworthy, 1979 ; Iason *et al.*, 1986) bien que celui-ci dépende de l'espèce considérée, et de son régime alimentaire (Frénot, 1986). Un dépôt important de guano peut causer l'élimination de toutes les plantes et lichens, mais des taux moins élevés de déjections peuvent accroître la fertilité du sol et la croissance des végétaux (Gillham, 1961) et favoriser le développement des lichens ornithocoprophiles (Clauzade et Roux, 1975). Iason *et al.* (1986) ont calculé un apport de fientes de goélands s'élevant jusqu'à 300 kg par hectare en un été, sur une île d'Ecosse ; cet enrichissement du substrat n'a toutefois pas provoqué une augmentation de la productivité primaire nette aérienne mais plutôt un accroissement du contenu en composés azotés des végétaux, comme l'ont également montré Bazely *et al.* (1991) chez *Festuca rubra*. Dans le cas d'écosystèmes subantarctiques, aux sols généralement pauvres en composés azotés et phosphorés, l'apport dû aux oiseaux et mammifères marins permet de compenser ces déficits (Smith, 1978 ; Joly *et al.*, 1987). Toutefois, les teneurs en composés azotés ne sont pas systématiquement plus élevées dans les sites de nidification, car dans certains cas (substrat rocheux et précipitations abondantes), une grande partie des fientes peut-être très rapidement lessivée et retourner à la mer sous forme non dissoute (Frénot, 1986). Le creusement de terriers par les Procellariiformes à nidification hypogée et le piétinement du sol sont également susceptibles de modifier le statut des minéraux dans le sol (e.g. Smith, 1976). En plus du dépôt de guano, l'apport de gouttelettes d'eau salée à la faveur des plumes des oiseaux ainsi que l'excrétion de sel par les glandes à sel des albatros contribuent à l'augmentation de la salinité des sols et sont susceptibles d'avoir un effet non négligeable sur la végétation (Joly *et al.*, 1987 ; Bioret *et al.*, 1988). Tout ceci concourt généralement à la disparition ou à la raréfaction des végétaux initialement présents et au développement d'espèces rudérales, surtout nitrophiles et halophiles. Selon Gillham (1961), la spécificité du climat méditerranéen accentue le caractère drastique des habitats perturbés par l'avifaune, car la sécheresse et l'évaporation augmentent la concentration du guano dans le sol. Ainsi, des espèces identiques, développées au sein de sites de nidification sont plus sévèrement affectées en Australie méditerranéenne que dans les régions plus froides et humides des îles subantarctiques ou de Grande-Bretagne ; mais même dans ces dernières, les contenus en azote et phosphore du sol sont plus élevés en été qu'en hiver où le lessivage est plus intense (Iason *et al.*, 1986). Enfin, l'apport parfois important d'éléments allochtones tels que des débris coquilliers ou des ossements, qui sont ensuite progressivement intégrés aux sols, peut entraîner une augmentation notable de la teneur en calcaire total, comme cela a été montré pour les sites de nidification du Goéland dominicain *Larus dominicanus* en zone subantarctique (Frénot, 1986).

1.1.3 Impacts sur la représentation des traits de vie au sein des communautés

Les sites de nidification et les reposoirs comportent généralement un grand nombre d'espèces allochtones (Abbott, 1977 ; Dean *et al.* 1994), annuelles et pour la plupart rudérales (stratégies R, RC et RS *sensu* Grime, 1977), à dissémination essentiellement de type dyszoochore, endozoochore ou anémochore léger. Au niveau des îles des grands lacs canadiens, les laridés et particulièrement le Goéland à bec cerclé *Larus delawarensis* constituent le facteur majeur de dissémination des espèces végétales allochtones. Ces espèces peuvent en outre fréquemment s'établir et prospérer à la faveur des habitats très perturbés, créés par la nidification des goélands, et notamment au niveau des taches d'ouverture de la végétation (Morton & Hogg, 1989).

1.1.4 Erosion des sols

En ce qui concerne les actions indirectes de l'avifaune, la déstructuration du couvert végétal et la création de placages de terre nue favorisent les phénomènes érosifs sur les sites de nidification et les reposoirs (Hall & Williams, 1981), particulièrement en bioclimat méditerranéen aux pluies violentes. Le décapage du sol peut présenter un caractère irréversible en inhibant les capacités de résilience des systèmes impactés. Les espèces nichant dans des terriers, notamment les Procellariiformes, forment souvent des colonies denses, et peuvent entraîner des phénomènes d'érosion très prononcée (Dean *et al.*, 1994). Pour Frénot (1986), les manchots, du fait d'un poids élevé (jusqu'à 15 kg pour le Manchot royal *Aptenodytes patagonicus*), d'une surface d'appui au sol réduite, et du parcours régulier des mêmes itinéraires, provoquent une érosion extrême des sols, conduisant parfois à l'effondrement des chemins d'accès aux colonies. Ils sont même responsables de l'apparition de stries extrêmement profondes au niveau des rochers eux-mêmes (Spletstoesser, 1985).

1.1.5 Rôle dans le maintien de certains végétaux

La survie et le maintien de certaines espèces végétales autochtones dépendent parfois des perturbations exercées par les oiseaux marins. Ainsi, en Nouvelle-Zélande, la régression inquiétante de plusieurs espèces côtières de *Lepidium* (Brassicaceae) semble liée au déclin de nombreuses colonies d'oiseaux marins, victimes des mammifères introduits (Norton *et al.*, 1997). Ces oiseaux, par leur abondance, maintenaient des zones ouvertes, participaient à la dispersion des graines et apportaient l'enrichissement minéral nécessaire à la croissance des *Lepidium*. Ornduff (1965) parle même d'*ornithocoprophilous endemism* pour désigner la dépendance stricte de certains taxons végétaux, telles diverses espèces du genre *Senecio* (Compositae) vis-à-vis des sols couverts de guano et perturbés par l'action des oiseaux marins. En situation insulaire méditerranéenne, le maintien de certaines espèces végétales à forte valeur patrimoniale semble, au moins en partie, conditionné par les perturbations entretenues par l'activité des oiseaux marins, et notamment du Goéland leucophée *Larus cachinnans*. C'est en particulier le cas de *Delphinium pictum* subsp. *requienii* sur les îles d'Hyères (Médail *et al.*, 1995), ou encore *Dracunculus muscivorus* sur des îlots satellites de la Corse (Paradis & Lorenzoni, 1996).

Au vu de cette rapide synthèse de l'effet des colonies d'oiseaux marins sur la flore et la végétation, il apparaît clairement que ceux-ci exercent une influence forte sur l'organisation et la dynamique des phytocénoses. Toutefois, la nature et l'intensité des effets semblent varier selon les groupes d'oiseaux considérés, particulièrement en fonction des caractéristiques des colonies (denses ou lâches), du déplacement ou non de celles-ci d'une année à l'autre, du caractère épigé ou hypogé de la nidification selon que les oiseaux utilisent ou pas des matériaux végétaux frais pour construire leur nid, qu'ils nichent parmi la végétation dense ou qu'ils préfèrent les falaises rocheuses peu végétalisées, et probablement selon la durée de leur cycle de nidification. Il est cependant possible de proposer le schéma général suivant (fig. 1.1) pour synthétiser l'effet des colonies d'oiseaux marins sur la végétation des milieux insulaires :

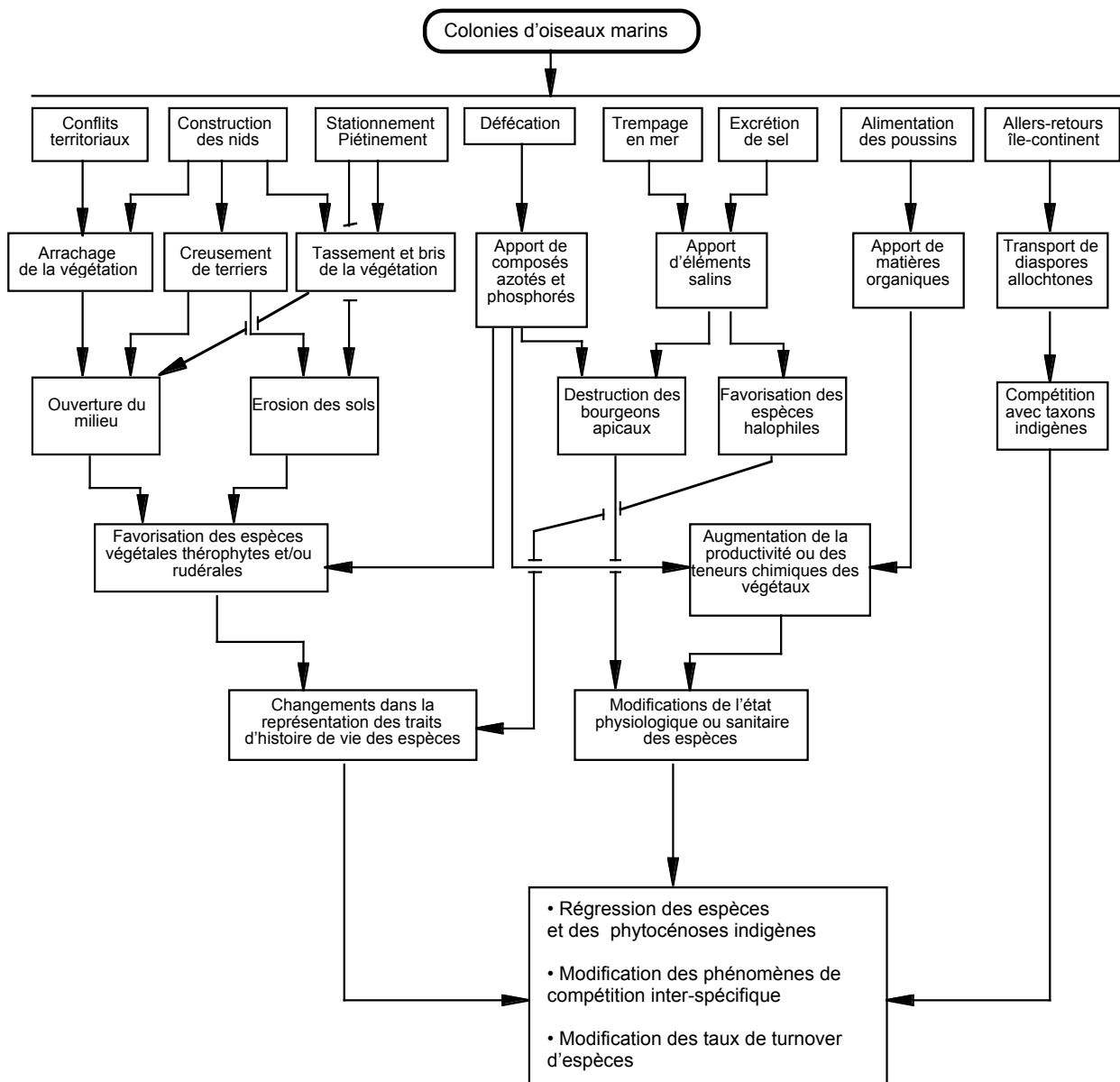


Figure 1.1 - Représentation synthétique et schématique des différentes actions exercées par les colonies d'oiseaux marins sur les phytocénoses insulaires.

1.2 L'expansion démographique du Goéland leucophée *Larus cachinnans* dans l'aire méditerranéenne : impacts connus sur les milieux naturels

1.2.1 Contexte général

Les problèmes environnementaux liés à la surabondance de certaines espèces animales, notamment les oiseaux ("bird pests" ou "oiseaux à risques") sont devenus particulièrement aigus durant ces dernières décennies (Feare, 1991 ; Clergeau, 1997). C'est en particulier le cas pour les laridés dont de nombreuses espèces sont opportunistes et plastiques sur le plan écologique, et donc particulièrement adaptées à vivre en milieu anthropisé du fait de leur capacité à exploiter différentes ressources issues des sociétés humaines (Blokpoel & Spaans, 1991). Ainsi, plusieurs espèces ont récemment connu une forte expansion démographique, particulièrement en Europe (Thomas, 1972 ; Spaans *et al.*, 1991) et en Amérique du Nord (Blokpoel & Scharf, 1991). Spaans et Blokpoel (1991) et Coulson (1991) recensent 6 espèces de laridés considérées comme surabondantes dans le monde : le Goéland à ailes blanches *Larus glaucescens* et le Goéland à bec cerclé *L. delawarensis* en Amérique du Nord, la Mouette australienne *L. novaehollandiae* en Australie et Nouvelle-Zélande, la Mouette rieuse *L. ridibundus*, le Goéland argenté *L. argentatus* et le Goéland brun *L. fuscus* en Europe. Ces explosions démographiques occasionnent de nombreux problèmes environnementaux qui inquiètent les organismes de gestion et de recherche : nidification en milieu urbain (Vincent, 1994 ; Cadiou, 1997 ; Raven & Coulson, 1997), impacts sur le milieu naturel (Thomas, 1972 ; Swennen, 1989 ; Harris & Wanless, 1997), dégâts aux exploitations agricoles (Blokpoel & Struger, 1988), perturbation du trafic aérien (Dolbeer *et al.*, 1993 ; Briot & Eudot, 1997), ou encore transmission de maladies (Monhagan *et al.*, 1985 ; Guiguen & Camin, 1997).

1.2.2. Le cas du goéland leucophée

Dans l'aire méditerranéenne, une autre espèce de goéland, le Goéland leucophée *Larus cachinnans* connaît également une forte expansion démographique depuis les 30-40 dernières années, particulièrement sur la rive nord de la Méditerranée (Yésou & Beaubrun, 1995 ; Thibault *et al.*, 1996). L'aire de nidification de l'espèce s'étend des Açores jusqu'à la mer d'Aral, et peut-être encore plus à l'est (Yésou & Beaubrun, 1995). Longtemps considéré comme la sous-espèce à pattes jaunes du Goéland argenté *Larus argentatus*, voire du Goéland brun *Larus fuscus*, le Goéland leucophée est maintenant largement admis comme espèce à part entière (Yésou, 1991). Une partie importante des effectifs est constituée par la sous-espèce *L. c. michahellis*, de grande taille, qui occupe le bassin méditerranéen et le littoral atlantique depuis les côtes du Maroc jusqu'au sud de la Bretagne (Yésou & Beaubrun, 1995). Le Goéland leucophée est actuellement l'oiseau marin le plus abondant dans le bassin méditerranéen, avec un minimum de 120 000 couples nicheurs en Méditerranée occidentale (Beaubrun, 1993 ; Rose & Scott, 1994 ; Pérennou *et al.*, 1996). Bien que les populations de Méditerranée orientale sont elles aussi en forte augmentation (Rudenko, 1996), il n'existe aucune estimation globale des effectifs de l'espèce. Les plus importantes colonies occidentales sont situées en milieu insulaire, sur l'île Berlenga (Portugal), les îles de Marseille, et les îles Baléares (Guyot & Thibault,

1988 ; Beaubrun, 1994 ; Morais *et al.*, 1995 ; Vidal *et al.*, 1997). La population occidentale présente actuellement un fort taux d'accroissement situé entre 7 et 10 % par an (Beaubrun, 1994 ; Thibault *et al.*, 1996). Cette expansion démographique est due à la conjonction de deux facteurs principaux (Beaubrun, 1994b ; Bosch *et al.*, 1994 ; Oro *et al.*, 1995) : la mise à disposition par l'homme de ressources alimentaires abondantes et faciles d'accès (essentiellement les ordures ménagères déposées dans des décharges à ciel ouvert et les rejets de la pêche professionnelle), combinée à la tranquillité dont bénéficie l'espèce (statut d'espèce protégée ou partiellement protégée dans de nombreux pays, et mise en protection de certains sites de nidification dont de nombreux îles et îlots (fig. 1.2)). Cette espèce, très plastique du point de vue de son habitat de reproduction se rencontre aussi bien en milieu lagunaire qu'en bordure des fleuves, sur des îlots rocheux, voire en milieu urbain littoral (Goutner, 1992). Du fait de sa grande taille, de son comportement colonial et territorial, de son agressivité, de son opportunisme, et de son abondance, le Goéland leucophée est maintenant accusé de provoquer de multiples problèmes environnementaux, et de nombreuses voix s'élèvent pour réclamer la régulation et le contrôle de ses populations.

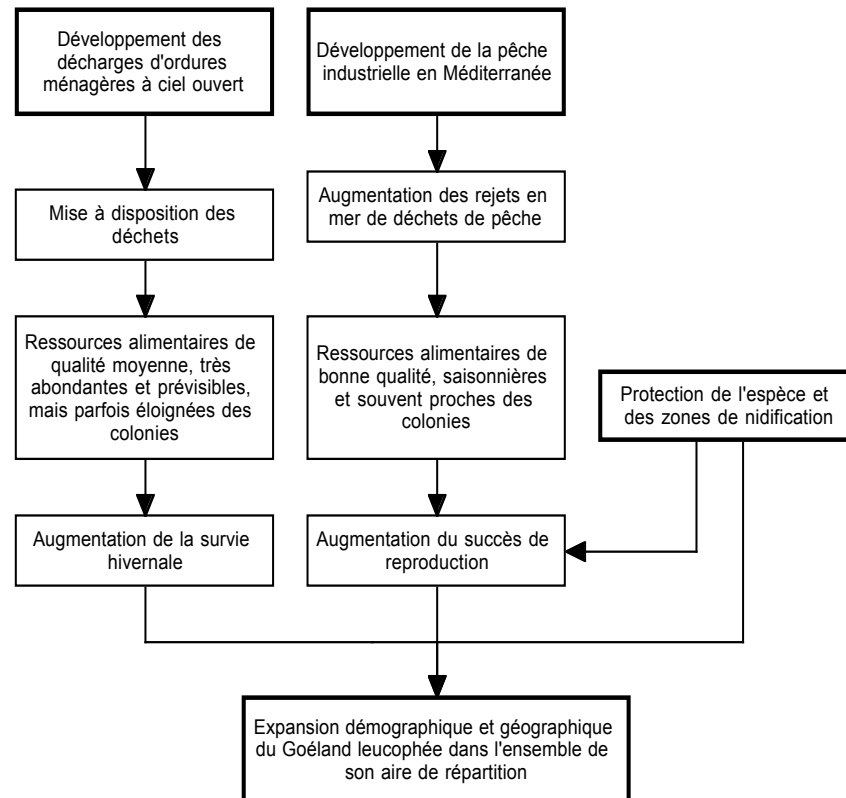


Figure 1.2 - Représentation schématique des facteurs de l'expansion des populations nicheuses de Goéland leucophée dans l'aire méditerranéenne - D'après Beaubrun (1988, 1994) modifié.

La surabondance d'une espèce animale, est une notion quelque peu subjective qui dépend grandement de la perception collective de l'espèce en question, et de l'importance accordée aux différentes interactions entre la population animale concernée et les différents intérêts humains qui sont affectés (Clergeau, 1997). Pour être considérée comme surabondante, une espèce animale doit remplir

trois conditions principales (Blokpoel & Spaans, 1991) : i), elle doit présenter une expansion démographique (et souvent géographique) forte et soutenue ; ii) ses effectifs doivent être supérieurs au niveau le plus élevé jamais enregistré jusqu'alors ; iii) le développement de cette espèce doit entrer en conflit avec certains intérêts humains. Bien qu'incomplètes, les données sur l'historique, la dynamique et la distribution du Goéland leucophée dans l'aire méditerranéenne (e.g. Thibault *et al.*, 1996) montrent clairement que l'espèce remplit les deux premières conditions, et que sa dynamique correspond au patron général observé chez les espèces surabondantes. Parmi les nombreux intérêts humains susceptibles d'être affectés par les pullulations d'oiseaux, les impacts sur la faune et la flore et les interférences avec les politiques de conservation des espèces ou des milieux sont régulièrement mentionnés (Feare, 1991).

Nous nous proposons donc de synthétiser et d'analyser les conséquences connues à ce jour, de l'explosion démographique du Goéland leucophée sur le milieu naturel. Nous tenterons ainsi de déterminer si, de ce point de vue-là au moins, le Goéland leucophée peut en l'état actuel de nos connaissances, être objectivement considéré comme une espèce surabondante. En effet, alors que l'impact des autres espèces de laridés est relativement bien documenté, en particulier pour le Goéland argenté en Europe centrale et du Nord (e.g. Thomas, 1972 ; Spaans *et al.*, 1991), celui du Goéland leucophée n'a encore jamais fait l'objet d'une synthèse approfondie, hormis quelques tentatives (e.g. Beaubrun, 1994). Les données qui suivent s'appuient sur une large compilation et une analyse des travaux publiés.

1.2.3 Impacts sur la faune

Les conséquences de l'expansion démographique du Goéland leucophée sur la faune vertébrée ont été ponctuellement bien étudiées, particulièrement pour les espèces d'oiseaux à valeur patrimoniale. Les interactions possibles entre le Goéland leucophée et les autres espèces d'oiseaux peuvent être de trois ordres : prédation (sur les oeufs, les poussins ou les adultes), kléptoparasitisme et compétition pour les sites de nidification. Le tableau 2.1 résume et rassemble les déprédations connues et documentées exercées par le Goéland leucophée sur les autres espèces d'oiseaux.

Espèce	Site	Impact					Conséquences	Ref
		Prédation	Kleptoparasitisme	Compétition pour les sites de nidification				
Reptiles								
<i>Podarcis</i> sp.	îles des Baléares (SP)	Oui					Menaces	1
	île Berlenga (P)	Oui					Menaces	1
<i>Podarcis hispanica</i>	îles Columbretes (SP)	Oui					Menaces	18
Oiseaux								
		Oeufs	Poussins	Adultes				
<i>Phoenicopterus ruber</i>	Delta du Rhône (F)	Oui	Oui	-	-	-	Tolérable	2
<i>Larus audouini</i>	Delta de l'Ebro (SP)	Oui	Oui	Oui	Oui	-	Tolérable	3, 7
	îles Chaffarines (SP)	Oui	Oui	Oui	Oui	Oui	Menaces ?	4-8
	îles Columbretes (SP)	Oui	-	-	-	-	?	9
	île de l'Asinara (I)	Oui	-	-	-	Oui	Menaces	10
	îles des Baleares (SP)	Oui	Oui	-	Oui	Oui	Menaces	16
	Corse (F)	-	Oui	-	-	-	Menaces	17
<i>Hydrobates pelagicus</i>	île Fifla (M)	-	Oui	Oui	-	-	Extinction	11
	île Plane (F)	-			-	-	Menaces	12
<i>Sterna</i> sp., <i>Larus genei</i>	Delta du Rhône (F)	-	-	-	-	Oui	Menaces	13, 14
<i>Apus apus</i>	Côtes méditerranéennes françaises	-	-	Oui	Non	Non	Menaces ?	15
<i>Apus pallidus</i>	Archipel de Riou (F)	-	-	Oui	Non	Non	?	19

Tableau 1.2 - Impacts connus du Goéland leucophée sur la faune vertébrée du bassin méditerranéen.
F: France, I: Italie, M: Malte, P: Portugal, SP: Espagne

Références : 1. Beaubrun, 1994 ; 2. Salathé, 1983 ; 3. Oro & Martinez-Vilalta, 1994 ; 4. Varela & De Juana, 1986 ; 5. Bradley, 1986 ; 6. De Juana *et al.*, 1984 ; 7. González-Solis *et al.*, 1995 ; 8. González-Solis *et al.*, 1997 ; 9. Castilla, 1995 ; 10. Monbailliu & Torre, 1986 ; 11. Borg *et al.*, 1995 ; 12. Walmsley, 1986 ; 13. Sadoul, 1996 ; 14. Sadoul *et al.*, 1996 ; 15. Gory & André, 1997 ; 16. De Juana, 1984 ; 17. Thibault *et al.*, 1996 ; 18. Castilla & Labra, 1998 ; 19. Vidal & Mante, inédit.

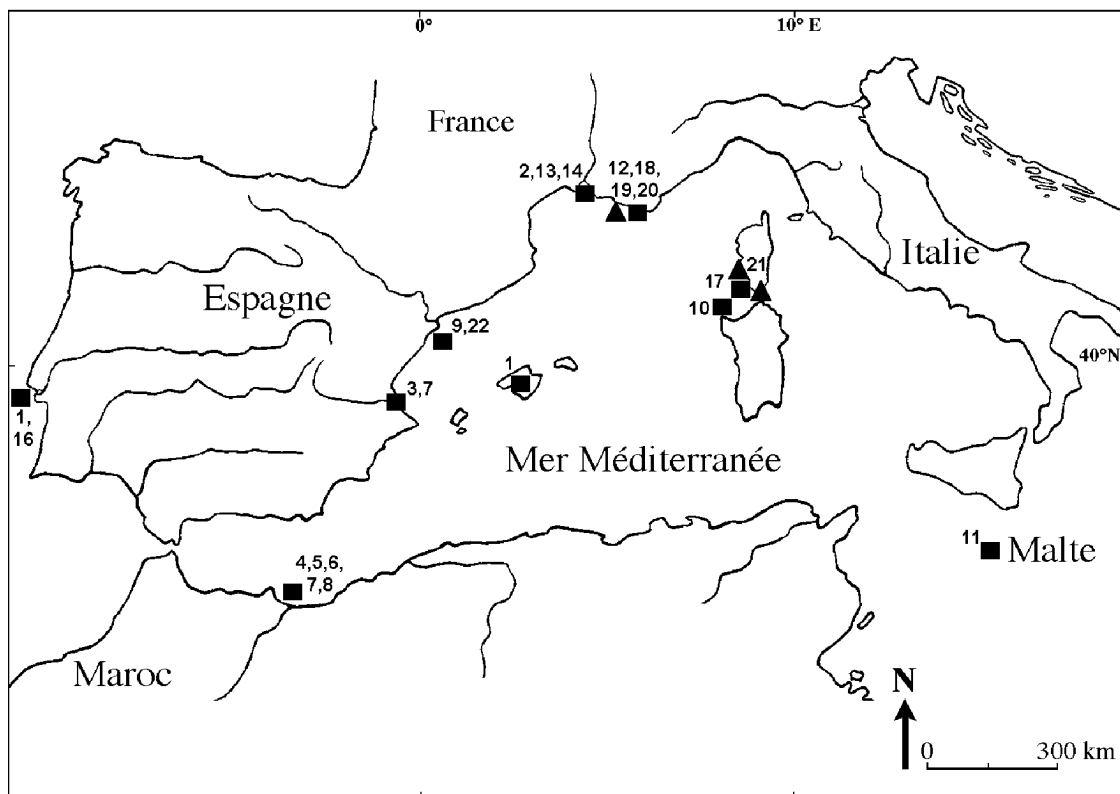


Figure 1.3 - Localisation des principales déprédations signalées, exercées par les Goélands leucophées sur les milieux naturels. H Impact sur la flore et la végétation ; B Impact sur la faune.

Références :1. Beaubrun, 1994 ; 2. Salathé, 1983 ; 3. Oro and Martinez-Vilalta, 1994 ; 4. Varela and De Juana, 1986 ; 5. Bradley, 1986 ; 6. De Juana *et al.*, 1984 ; 7. González-Solis *et al.*, 1995 ; 8. González-Solis *et al.*, 1997 ; 9. Castilla, 1995 ; 10. Monbailliu and Torre, 1986 ; 11. Borg *et al.*, 1995 ; 12. Walmsley, 1986 ; 13. Sadoul, 1996 ; 14. Sadoul *et al.*, 1996 ; 15. Gory and André, 1997 ; 16. De Juana, 1984 ; 17. Thibault *et al.*, 1996 ; 18. Vidal *et al.*, 1997 ; 19. Vidal *et al.*, 1998a ; 20. Vidal *et al.*, 1998b ; 21. Paradis and Lorenzoni, 1996 ; 22. Laguna and Jiménez-Pérez, 1995.

Sur la colonie de Flamants roses *Phoenicopterus ruber* du delta du Rhône, Salathé (1983) a montré que la prédation exercée par les Goélands leucophées sur les oeufs et les poussins de flamants représentait au minimum 11 % du total des oeufs pondus. Cette prédation semble être essentiellement le fait de quelques oiseaux "spécialisés" nichant à proximité immédiate de la colonie de flamants. Cet auteur estimait toutefois que la pression prédatrice exercée par les goélands ne semblait pas, à l'époque de l'étude, avoir un impact trop néfaste sur la démographie des flamants. L'auteur s'inquiétait cependant des conséquences potentielles d'une augmentation future des effectifs de goélands.

Les interactions du Goéland leucophée avec le Goéland d'Audouin *Larus audouinii* sont particulièrement bien documentées, dans la mesure où cette espèce endémique est la seule espèce méditerranéenne classée en catégorie I des espèces d'oiseaux menacées en Europe (Tucker & Heath, 1994). Dans le delta de l'Ebre (Espagne), où 7000 couples de Goélands d'Audouin (plus de 60 % de la population mondiale) nichent à proximité de 1100 couples de Goélands leucophées, Oro et Martinez-Vilalta (1994) ont montré que le kléptoparasitisme et la prédation exercés par le Goéland leucophée à l'encontre du Goéland d'Audouin était relativement faible et tolérable. Cette relativement bonne

cohabitation semblait liée à l'abondance des ressources alimentaires alternatives et faciles d'accès à proximité de la colonie (décharges d'ordures ménagères et résidus de chalutage). Toutefois, les taux de kléptoparasitisme et de prédation furent significativement plus élevés durant une interruption régionale de la pêche professionnelle, mais leur influence sur le succès de reproduction du Goéland d'Audouin n'est pas connue. La situation est nettement différente dans les îles Chaffarines qui hébergent la deuxième plus importante colonie mondiale de Goélands d'Audouin. La prédation exercée par les Goélands leucophées sur les oeufs et les poussins de Goélands d'Audouin, est à l'origine de la mise en place d'un intense programme de régulation des populations nicheuses de Goélands leucophée (De Juana *et al.*, 1984 ; Alvarez, 1992 ; Gonzalez-Solis *et al.*, 1997). Sur ce site, Bradley (1986) a montré que 64 % de la mortalité des poussins était due à une prédation par le Goéland leucophée. Actuellement, les Goélands leucophées, dont le nombre a été fortement réduit par les opérations de contrôle ne constituent plus une menace pour le Goéland d'Audouin (Gonzalez-Solis *et al.*, 1995). Sur l'île de l'Asinara (Italie) (Monbaillu & Torre, 1986), comme sur les îles Chaffarines (Espagne) (Varela & de Juana, 1986), les meilleurs sites de nidification ont été pré-emptés par le Goéland leucophée qui présente un cycle de nidification précoce. Dans la colonie des îles Columbretes (Espagne), Castilla (1995) a montré expérimentalement que 78 % des pontes artificielles de Goélands d'Audouin peuvent être détruites par le Goéland leucophée après une seule journée d'exposition, et 100 % au bout d'une semaine. Enfin, sur une colonie corse, la totalité des poussins issus d'une centaine de couples de Goélands d'Audouin a été prédatée par quelques individus spécialisés de Goélands leucophées, et ce, deux années consécutives (Thibault *et al.*, 1996).

Dans les salins de Camargue, le Goéland leucophée pré-empte les meilleurs sites de nidification (i.e. les îlots protégés des prédateurs et des inondations), au détriment des autres petits charadriiformes coloniaux (notamment les sternes *Sterna* sp. et le Goéland railleur *Larus genei*), qui sont alors contraints de nicher sur des sites de mauvaise qualité. Ces oiseaux présentent alors un succès de reproduction très faible, insuffisant pour assurer un recrutement correct des populations (Sadoul, 1996 ; Sadoul *et al.*, 1996). Des recensements récents ont montré que près des 2/3 des 1720 couples nicheurs de Goélands leucophées sont actuellement implantés sur des sites auparavant occupés par d'autres espèces de Charadriiformes (Sadoul, 1996).

Le Pétrel tempête *Hydrobates pelagicus* semble également souffrir de la prédation exercée par le Goéland leucophée, dans la mesure où ses populations méditerranéennes sont faibles et limitées à un petit nombre de sites de nidification (Massa & Sultana, 1991). Sur l'île Filfla (Malte), 48 pelotes de réjection contenaient les restes de 32 Pétrels tempête, adultes et poussins (Borg *et al.*, 1995). Les auteurs attribuaient partiellement le déclin de la plus importante colonie méditerranéenne de l'espèce à l'augmentation des effectifs du Goéland leucophée. Sur l'île Plane (archipel de Riou, France) une petite colonie de Pétrels tempête a disparu du fait de l'explosion démographique des Goélands (Walmsley, 1986). Pour Zotier *et al.* (1992) la prédation du Goéland leucophée sur le Pétrel tempête est un phénomène courant et inquiétant sur la plupart des sites de nidification. Toutefois, aucune estimation globale de l'ampleur et des conséquences du phénomène n'a encore été réalisée.

D'autres espèces d'oiseaux sont également amenées à "cohabiter" avec le Goéland leucophée. Ainsi, sur les 20 ha des petites îles Medes (sud-est de l'Espagne), 7500 couples de Goélands leucophées nichent au contact d'une colonie plurispécifique d'environ 1000 couples d'ardéidés (Héron garde-boeufs *Bubulcus ibis*, Héron bihoreau *Nycticorax nycticorax* et Aigrette garzette *Egretta garzetta*). En dépit de cette proximité, les attaques kléptoparasites ou prédatrices sur les hérons sont peu fréquentes, et leur succès quasi nul (Bosch, 1996). Dans ce cas également, le peu d'impact exercé par les goélands est mis sur le compte de la présence au voisinage immédiat du site d'une nourriture abondante et facile d'accès (déchets).

Enfin, Gory et André (1997) signalent que la prédation sur le Martinet noir *Apus apus* semble en extension sur le littoral méditerranéen français. Pour notre part, nous avons noté que certains goélands nicheurs des îles de Marseille se sont spécialisés dans la prédation des Martinets pâles, qui sont capturés en nombre parfois important, jusqu'à plusieurs dizaines d'individus pour un seul couple (Vidal & Mante, inédit).

Beaubrun (1994) indique que le Goéland leucophée capture régulièrement des lézards, notamment les espèces endémiques *Podarcis lilfordi* et *Podarcis pityusensis* aux Baléares et *Podarcis bocagei berlengensis* sur l'île Berlenga (Portugal). Cette dernière espèce semble avoir particulièrement régressé de certains sites. Récemment, dans le cadre d'une étude expérimentale, Castilla & Labra (1998) ont mis en évidence que sur les îles Columbretes (Espagne), le Goéland leucophée est susceptible d'exercer une pression de prédation forte sur les populations d'un petit saurien endémique, *Podarcis hispanica atrata*.

Même si certains mammifères sont occasionnellement consommés par le Goéland leucophée (Beaubrun, 1988, 1994 ; Bosch *et al.*, 1994), aucune espèce ne semble actuellement en pâtir vraiment. Au contraire, les déchets organiques et les cadavres de poussins sur les colonies sont susceptibles de constituer des ressources alimentaires supplémentaires pour les populations de Rats noirs *Rattus rattus* introduits en milieu insulaire, qui voient ainsi leurs densités localement augmentées (Vidal *et al.*, 1997).

1.2.4 Impacts sur la flore et la végétation

L'impact du Goéland leucophée sur la flore et la végétation a parfois été mentionné (Knoerr (1960) sur les îles de Marseille ; Beaubrun (1988) sur le littoral marocain ; Bocchieri (1990 *a,b*) en Sardaigne ; Laguna & Jimenez-Perez (1995) sur les îles Columbretes ; Médail (1998) sur des îlots varois), mais n'a fait l'objet, jusqu'à la réalisation de ce travail, que d'investigations réduites. Seuls Paradis et Lorenzoni (1996) ont réalisé une première approche phytosociologique succincte du phénomène sur des îlots satellites du sud de la Corse. Ces auteurs considèrent qu'à faible densité, les perturbations occasionnées par les goélands contribuent à une augmentation de la richesse et de la diversité végétale. Par contre, lorsque l'action des goélands est trop intense et s'exerce trop longtemps, la végétation des îlots s'appauvrit en espèces et les groupements halo-nitrophiles (à *Atriplex prostrata*) et

halo-phosphato-nitratophiles (à *Lavatera arborea*) sont favorisés, et se substituent aux groupements habituels de ces îlots. Ce travail ne correspond cependant qu'à une simple analyse descriptive de quelques communautés végétales au niveau de sites occupés par les Goélands leucophées. A ce jour, aucune étude n'a encore abordé le problème du point de vue de l'évolution spatio-temporelle des communautés, n'a encore mis en relation l'importance des colonies avec l'intensité des effets ou n'a tenté d'identifier précisément les différents modes par lesquels cette espèce exerce une action sur la flore et la végétation.

1.2.5 Le Goéland leucophée : une espèce surabondante ?

Ce rapide panorama permet de mettre en évidence que les conséquences de l'explosion démographique des populations de Goélands leucophées sur les milieux naturels sont globalement du même ordre que les perturbations occasionnées par les autres laridés surabondants, dont le Goéland argenté (Thomas, 1972 ; Spaans *et al.*, 1991), espèce très proche du Goéland leucophée d'un point de vue taxonomique, écologique et comportemental (Yésou, 1991). L'expansion forte et continue du Goéland leucophée est à l'origine de perturbations qui s'exercent de différentes façons : kléptoparasitisme, notamment sur le Goéland d'Audouin, prédation sur certaines espèces au statut parfois fragile, compétition pour les sites de nidification. La plupart des dommages sérieux ont été recensés au niveau des grandes colonies, là où la pression exercée par ces oiseaux est la plus intense et la plus constante (fig. 2.2). Ainsi, il est difficile de faire la distinction entre les effets qui seraient véritablement liés à la surabondance de l'espèce, et ceux qui résulteraient uniquement de la nature coloniale de son mode de reproduction. Cette distinction n'est toutefois jamais faite, pour des espèces considérées unanimement comme surabondantes, comme le Goéland argenté, qui pourtant fait l'objet d'importants programmes de régulation depuis près d'un demi-siècle, afin d'en limiter les effets sur le milieu naturel.

En ce qui concerne les impacts sur la faune vertébrée, cas les plus fréquemment mentionnés, une pression trop forte et prolongée des Goélands leucophée peut affecter sérieusement la dynamique de l'espèce-cible, et parfois, entraîner son déclin voire sa disparition. Beaubrun (1994) cite plus de 40 espèces de vertébrés terrestres qui font l'objet d'une prédation par le Goéland leucophée, mais en fin de compte, rares sont celles qui semblent réellement souffrir de son expansion. Il semble toutefois que dans le cas d'espèces animales à effectif réduit ou à répartition limitée, les conséquences de l'expansion du Goéland leucophée doivent être considérées avec sérieux. C'est en particulier le cas des petits charadriiformes coloniaux, et à un degré moindre du Goéland d'Audouin et du Pétrel tempête. Cependant, le manque d'études précises et d'investigations globales est susceptible de masquer l'ampleur réelle du phénomène. Enfin, l'absence de données quantitatives anciennes ne permet pas d'affirmer avec certitude que les interactions entre certaines espèces animales menacées et le Goéland leucophée ont augmenté proportionnellement à l'expansion des effectifs de goélands, car dans de

nombreux cas, seule une petite fraction des goélands se spécialise et est responsable de la majorité des actes de prédation.

Quoiqu'il en soit, du point de vue de l'impact et des perturbations occasionnées à certaines espèces d'intérêt patrimonial, cette rapide synthèse des travaux sur le sujet montre que le Goéland leucophée peut, au moins localement, être considéré comme une espèce surabondante (la troisième condition est localement remplie). Toutefois, il apparaît que des études complémentaires sont urgemment nécessaires afin de mieux cerner l'ampleur, la gravité et la portée du phénomène. Ainsi, alors qu'en France en particulier, de nombreuses demandes de régulation de l'espèce se font jour, émanant souvent d'associations de chasseurs, et que des autorisations de destruction sont parfois accordées à de tels organismes (Beaubrun, 1994), aucune étude n'a jusqu'alors été entreprise pour quantifier l'impact du Goéland leucophée sur les espèces gibier. En outre, nos connaissances de la biologie et de l'écologie de l'espèce, de ses effectifs totaux, de la taille des colonies, de son utilisation des ressources alimentaires ou encore du taux réel de sa croissance démographique, sont encore largement fragmentaires, bien que la dynamique expansionniste du Goéland leucophée rappelle celle, plus ancienne, du Goéland argenté, et aurait du inciter plus fortement les organismes de recherche et les pouvoirs publics à s'investir plus tôt sur le sujet.

2 - Cadre méthodologique

2.1 - Cadre de l'étude

Cette étude a été conduite sur 9 îles et îlots du golfe de Marseille (sud-est de la France, *approx.* 43°15' N, 5°15' E), qui hébergent d'importantes colonies de Goélands leucophées *Larus cachinnans*, en expansion forte depuis une quarantaine d'années. Ces îles, faiblement distantes de la côte, ont été isolées du continent durant la dernière transgression marine, aux alentours de 7000-8000 B.P. (Sartoretto *et al.*, 1996) et sont donc issues d'un phénomène géologique relativement récent.

2.1.1 - Cadre physique

Le golfe de Marseille compte 11 îles et îlots présentant une superficie supérieure à 1 ha (dont 6 de superficie supérieure à 10 ha) (fig. 2.1 ; tab. 2.1). L'ensemble représente environ 345 ha de terres émergées ; les plus grandes îles avoisinant les 100 ha (Ratonneau : 95 ha, Riou : 90 ha et Pomègues : 89 ha). Ces îles et îlots, grossièrement distribués selon un axe nord-ouest / sud-est, se répartissent essentiellement entre deux archipels, l'archipel de Riou, au sud et l'archipel du Frioul à l'ouest de l'agglomération marseillaise. La topographie du site est "tourmentée" et présente de forts dénivelés et des à-pic vertigineux. Ainsi, l'île de Riou (90 ha) culmine à 191 m, et l'île Maïre (28 ha) s'élève à 156 m au dessus du niveau de la mer. Les îles de Marseille sont d'origine continentale et ce relief correspond aux parties sommitales émergées de blocs de calcaire compacts. De nombreux éléments géologiques tels que grottes, lapiaz, avens attestent de processus d'érosion en milieu karstique.

îles	Surface (ha)	Dist au continent (m)	Altitude (m)
Grand Congloué	2	3525	50
Tiboulén de Maïre	2,3	525	47
Jarron	3	800	33
Plane	15	2100	22
Jarre	18	800	57
Maïre	27,6	50	141
Pomègues	89	2800	86
Riou	90,3	3100	190
Ratonneau	95	1800	74

Tableau 2.1 - Caractéristiques physiographiques des îles considérées dans cette étude [d'après Cheylan (1985) et Médail & Vidal (1998)].

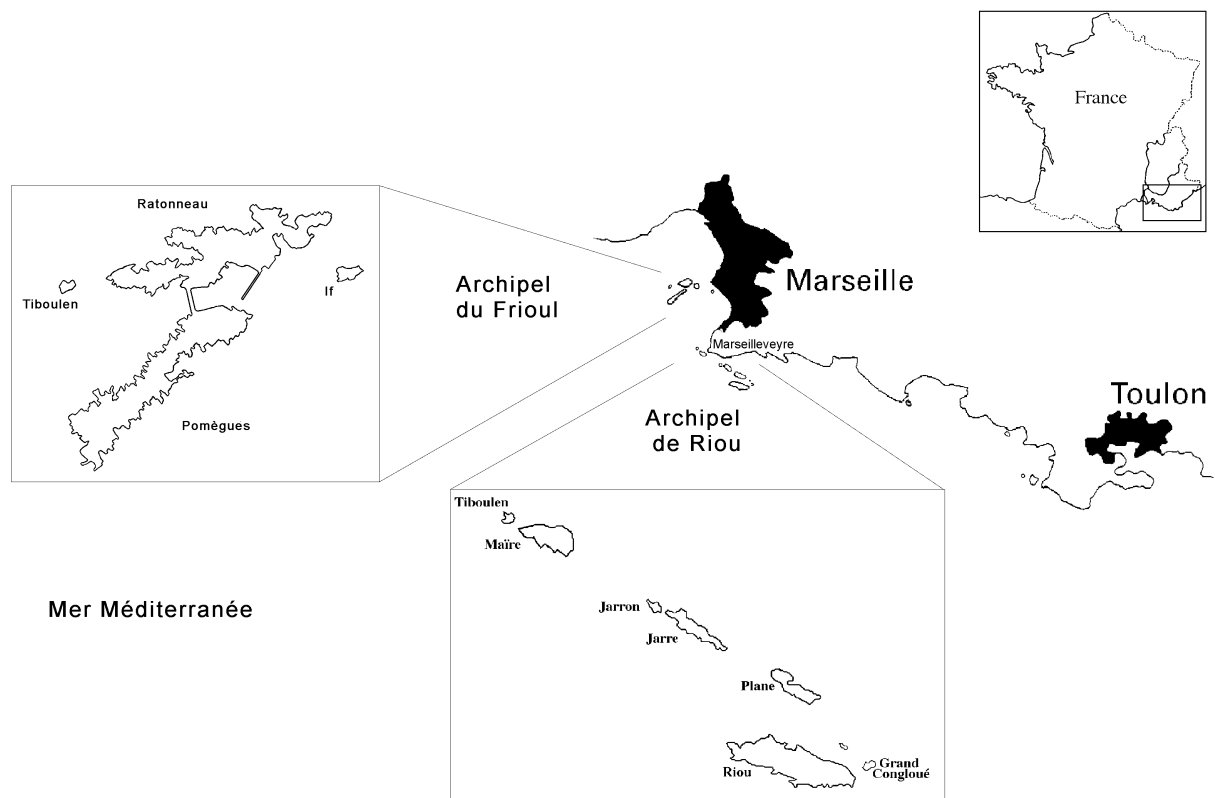


Figure 2.1 - Carte de situation des principales îles du golfe de Marseille

2.1.1.1 Eléments géologiques et pédologiques

D'un point de vue géologique, les îles de Marseille sont essentiellement constituées de calcaire tertiaire urgonien (calcaire biodétritique compact à rudistes) (Denizot, 1934). Sur la partie nord-ouest de l'île de Riou, deux talwegs d'une centaine de mètres de longueur ont été comblés de sables composés de matériaux pétrographiques alpins. Ces dépôts de sable correspondent probablement au remaniement au cours du quaternaire d'un matériel amené dans le secteur de la chaîne de la Nerthe par un ancien cours de la Durance au Pontien ou au Pliocène, puis déplacés par transport éolien jusqu'à l'île de Riou vers la fin du Würm (Courtin & Froget, 1969).

Il n'y a aucun point d'eau douce permanent sur les îles et l'eau pluviale n'est que rarement et brièvement retenue dans des cavités naturelles.

Les sols des îles sont essentiellement squelettiques et réduits. Toutefois, dans les fonds de vallons, les sols présentent localement une formation structurée avec des horizons lités. Il s'agit alors de sols à humus brun sous les pins d'Alep *Pinus halepensis*, ou sous les buissons de lentisques *Pistacia lentiscus*, ou encore de sols calcimorphes (rendzines) dans les zones à matorral dense (Kabouche, 1998).

2.1.1.2 Contexte climatique

Le climat des îles de Marseille est particulièrement xérique, du fait de la conjonction de quatre facteurs : un déficit hydrique très marqué, un ensoleillement très important, des températures élevées, et un caractère très venté. Les données météorologiques à notre disposition pour la rade de Marseille proviennent de la station du sémaphore de Pomègues (archipel du Frioul), et pour la zone continentale, de l'observatoire de Marseille (Palais Lonchamp).

Les vents, majoritairement du secteur nord-ouest (Mistral), et dans une moindre mesure du secteur sud-est balaient fréquemment les îles de Marseille. Ainsi, sur Pomègues, on enregistre en moyenne 53 jours/an de vent > 60 km/h. Sur ce site, la température moyenne annuelle est de 15,2°C, la température moyenne du mois le plus froid est de 10,9°C et celle du mois le plus chaud est de 19,5°C. Les précipitations moyennes annuelles enregistrées par la station du sémaphore de Pomègues (période 1960-1996) correspondent à 327,4 mm. Un tel déficit hydrique, y compris par rapport à la station marseillaise continentale (fig. 2.2) positionne les îles de Marseille, du point de vue du régime des précipitations, dans un contexte climatique méditerranéen très marqué, à la limite du semi-aride, et font du site le pôle absolu de xéricité en France (Douguedroit, 1997). Les moyennes mensuelles des précipitations sont généralement inférieures à 60 mm. Les périodes les plus arrosées sont les mois de septembre, octobre et février. La saison sèche débute vers le mois de mai et culmine en juillet et en août (Douguedroit, 1983).

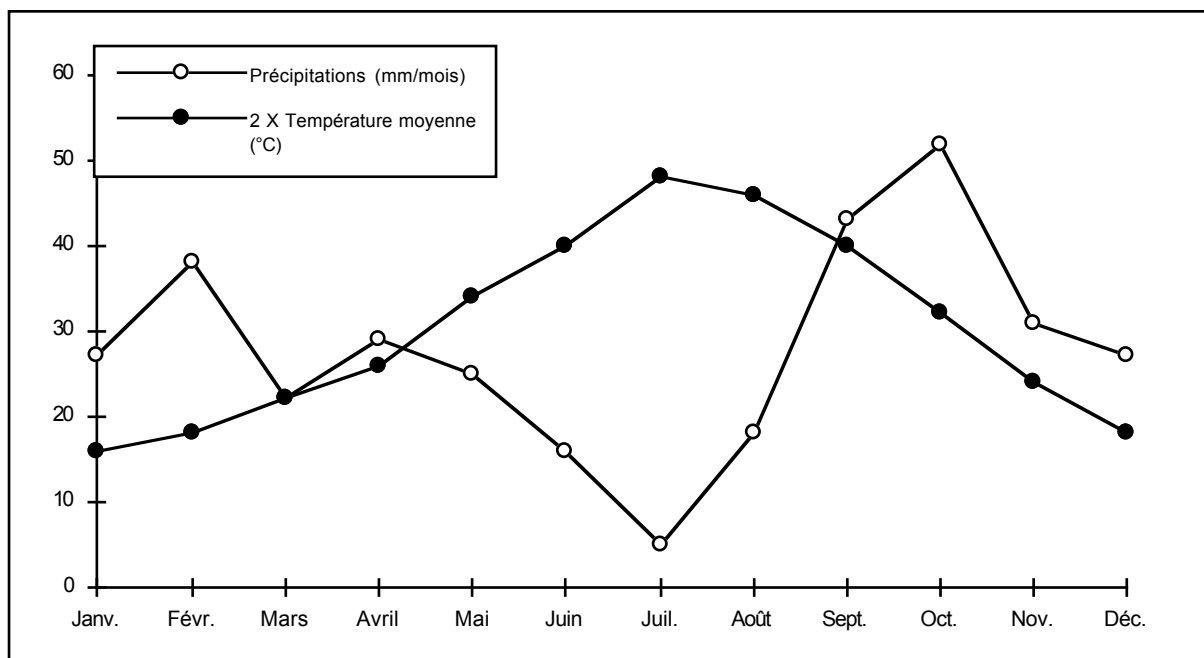


Figure 2.2 - Diagramme ombrothermique des îles de Marseille (station de Pomègues) pour la période 1960-1997.

2.1.2 Histoire de l'occupation humaine sur les îles de Marseille

L'occupation humaine des îles de Marseille est très ancienne. Selon Courtin et Froget (1969), et Gantes (1997), les îles de Marseille (en particulier Riou et Maïre) ont été le théâtre d'une occupation néolithique correspondant à une civilisation du Cardial moyen (7000 BP). Plus tard, aux alentours du VI^e et V^e siècles avant Jésus-Christ, il semble que les îles de Marseille aient hébergé des pêcheries gallo-romaines (Gantes, 1997). A partir du XIV^e siècle, une vigie érigée au sommet de Riou, afin de prévenir les habitants de Marseille des attaques de pirates, sera en activité durant plusieurs siècles. D'après Bouillon-Landais (1859), la ville de Marseille puis l'Etat ont régulièrement affermé aux enchères les herbages des îles au XVII^e et XVIII^e siècles auprès des bergers et chevriers. Sur l'île de Riou, une exploitation de sable fût en activité au XIX^e siècle, avant que l'ensemble de l'archipel de Riou devienne propriété militaire (jusqu'en 1991). L'archipel du Frioul connut en outre une brève période d'urbanisation avec la construction de la Z.A.C. de Port-Frioul dans les années 1970 (quelques dizaines d'habitants permanents).

Actuellement, l'archipel de Riou est propriété du Conservatoire du Littoral et des Rivages Lacustres depuis 1992 et sa gestion est confiée au Conservatoire-Etudes des Ecosystèmes de Provence. L'archipel du Frioul appartient pour l'essentiel à la Ville de Marseille et pour partie au Ministère de la Défense. La Division de l'Ecologie et des Espaces Verts de la Ville de Marseille coordonne l'ensemble des opérations de gestion, particulièrement sur les îles de Pomègues et de Ratonneau.

2.1.3. Cadre biotique et écologique

Parce qu'elles hébergent une faune et une flore très originales, les îles de Marseille sont éligibles à divers classements de type patrimonial : Zone Naturelle d'Intérêt Ecologique Faunistique et Floristique (Z.N.I.E.F.F. 13 70 Z 00), Zone Importante pour la Conservation des Oiseaux (Z.I.C.O. PAC07), réseau Natura 2000 (PR106, PR284).

2.1.3.1. La flore et la végétation

La végétation des îles de Marseille correspond à une végétation basse, voire rase, essentiellement constituée de matorrals bas structurés autour d'espèces telles que *Pistacia lentiscus*, *Rosmarinus officinalis*, *Erica multiflora*, *Coronilla juncea*, *Cistus albidus*, dépassant rarement 1 m de haut, en mosaïque avec des pelouses xériques à *Brachypodium retusum* et à des formations halophiles littorales de type phryganes, à base notamment de *Limonium* div. sp., *Senecio cineraria*, *Crithmum maritimum*, *Thymelaea hirsuta*, *Thymelaea tartonraira*. Dans certains fonds de vallons ou ubacs légèrement plus mésophiles parviennent toutefois à se développer des formations arborées très réduites, constituées de *Pinus halepensis*, *Tamarix gallica* et *Ficus carica*. Ces îles hébergent en outre certaines espèces végétales particulièrement remarquables, notamment des taxons thermophiles endémiques ou en limite

d'aire de répartition, tels que *Astragalus tragacantha*, *Galium minutulum*, *Stachys brachyclada*, *Limonium pseudominutum*, *Hymenolobus procumbens* subsp. *revelieri*, *Teucrium polium* subsp. *purpurascens*.

2.1.3.2 La Faune vertébrée

La faune vertébrée des archipels marseillais comporte une trentaine d'espèces dont près de 25 sont protégées par la loi (Cheylan, 1984, 1986, 1987 ; Bayle & Vidal, 1994 ; Aillaud & Bayle, 1996 ; Poitevin & Bayle, 1995 ; Vidal *et al.*, 1997 ; Zotier & Vidal, à paraître). D'un point de vue faunistique, ces îles sont surtout connues pour leurs colonies d'oiseaux marins. On y rencontre en particulier les trois espèces de Procellariiformes présents en Méditerranée : Puffin cendré *Calonectris diomedea* (300 couples), Puffin de Méditerranée *Puffinus yelkouan* (50 couples) et Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* (100-150 couples). Ainsi, les îles de Marseille constituent avec l'île d'Ibiza dans l'archipel des Baléares, les deux seuls sites connus en Méditerranée où ces trois espèces nidifient en sympatrie (Aguilar, 1991 ; Bayle & Vidal, 1994). Enfin, les îles de Marseille hébergent également la plus importante colonie française de Goélands leucophées *Larus cachinnans* avec près de 18 000 couples nicheurs (Vidal *et al.*, 1997), en expansion constante depuis quelques décennies.

2.1.3.3. Les colonies marseillaises de Goélands leucophées

La nidification du Goéland leucophée sur les îles de Marseille est mentionnée dès le siècle dernier (Jaubert & Lapommeraye, 1859) faisant de ce site le site initial d'implantation de l'espèce en France. Toutefois, la première donnée chiffrée date seulement de 1922 et fait état d'une centaine de couples sur la partie orientale de l'île de Riou (Heim de Balzac, 1923). Par la suite, les îles de Marseille ont été visitées à plusieurs reprises par des ornithologues, permettant ainsi d'avoir une idée assez précise de l'expansion démographique et géographique du Goéland leucophée sur le site (*In* Launay, 1983) (fig. 2.3). Cette expansion a affecté l'ensemble des îles et îlots des archipels, avec toutefois un rythme et une intensité variables. L'îlot du Grand Congloué, très proche de l'implantation initiale de la colonie, constitue la deuxième île colonisée, vers 1930 (Heim de Balzac & Mayaud, 1932). Sur l'île de Riou, 400 couples nicheurs sont dénombrés en 1937 (Meylan, 1939), plus de 2500 en 1963, près de 6000 en 1983 (Launay, 1983) et plus de 8500 en 1995 (Vidal, 1995). Un autre cas très significatif est représenté par l'évolution des effectifs sur l'île Plane (15 ha) : 12 à 15 couples en 1954, 500 couples en 1977, 1000 couples en 1983 et 2340 en 1995 (Launay, 1983 ; Vidal, 1995). En ce qui concerne l'archipel du Frioul, aucune donnée n'est disponible avant 1980. A cette date, 300 couples environ sont recensés. Il y en a 2950 en 1994, dont 1297 sur Ratonneau et 1466 sur Pomègues (Vidal, 1995 ; Aillaud & Bayle, 1996). Ainsi, d'une centaine de couples en 1922, les effectifs de Goélands leucophées sur les îles de Marseille sont passés à plus de 17 000 couples en 1994/1995 (Vidal *et al.*, 1997), soit un taux moyen d'accroissement de l'ordre de 7,4% par an. Les îles de Marseille hébergent donc actuellement plus de la moitié des 32 000 couples de Goélands leucophées nicheurs en France (Yésou & Beaubrun, 1995) et représentent un des bastions de l'espèce au niveau mondial (Beaubrun, 1993). Les raisons de cet

accroissement sont très classiques (voir chap I) et tiennent essentiellement à l'exploitation intensive par les goélands des décharges à ciel ouvert de la région, notamment du gigantesque site d'Entressen (à 70 km au nord-ouest), qui reçoit quotidiennement les ordures de l'agglomération marseillaise, mais également des autres décharges du littoral péri-marseillais (Sadoul, 1998). Les Goélands leucophées ont longtemps été considérés comme une sous espèce du Goéland argenté *Larus argentatus* (Goélands argentés "à pattes jaunes") avant d'être récemment élevés au rang d'espèce à part entière (e.g. Yésou, 1991). Le cycle de reproduction de l'espèce est maintenant relativement bien connu (Isenmann, 1976 ; Launay, 1983 ; Yésou & Beaubrun, 1995). La plupart des oiseaux commencent à occuper les sites de nidification dès les mois de septembre-octobre et présentent un comportement territorial souvent très marqué. Toutefois, certains reproducteurs (jeunes oiseaux ?) ne rejoignent les colonies que plus tard, en fin de période hivernale. La ponte, qui comprend généralement trois oeufs, débute dès la mi-mars dans le Midi de la France, mais peut se prolonger jusqu'à la fin du mois d'avril. L'incubation dure une trentaine de jours et les poussins demeurent à proximité immédiate du nid jusqu'à leur envol, 35 à 50 jours plus tard. En période estivale, une part importante des oiseaux reproducteurs déserte ses quartiers de nidification et effectue une migration vers les grands lac alpins, la mer du Nord ou le littoral atlantique de la France (Yésou, 1985 ; Géroudou, 1989 ; Yésou & Beaubrun, 1995).

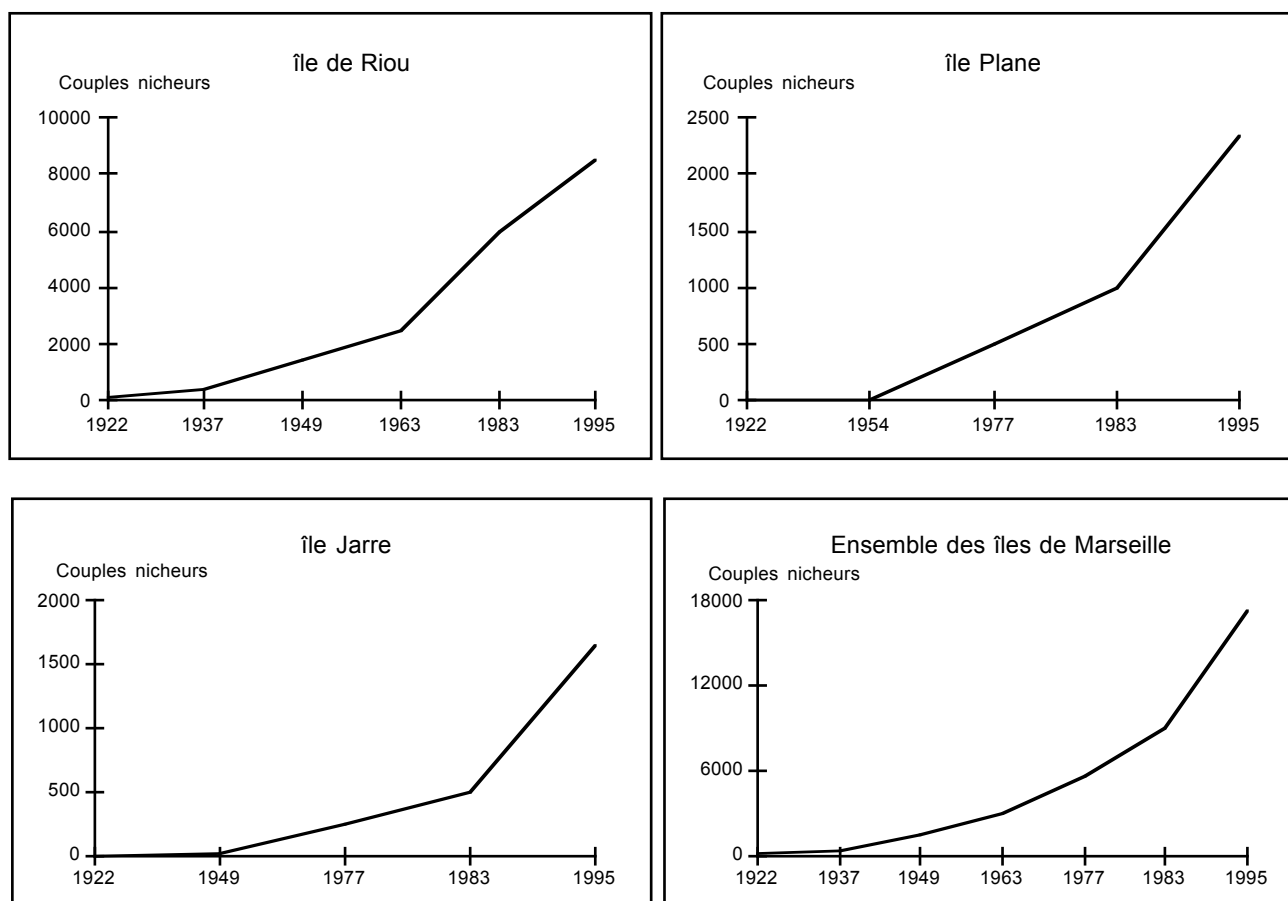


Figure 2.3 - Evolution démographique des colonies de Goélands leucophées sur les îles de Marseille

2.2 - Méthodes d'étude

2.2.1. Stratégie d'échantillonnage

Pour la réalisation de ce travail, nous avons mis en place un plan d'échantillonnage systématique suivant une grille spatialement référencée, destiné à poursuivre deux objectifs majeurs (fig. 2.4) :

- i) Réaliser une analyse diachronique de l'évolution des peuplements floristiques sous la pression récente et croissante des populations nicheuses de Goélands leucophées.
- ii) Mettre en relation la distribution et la nature actuelles des composantes floristiques étudiées avec l'organisation spatiale des pressions de perturbation et avec les paramètres physiques et biotiques du milieu.

Trois échelles spatiales emboîtées ont été successivement envisagées : (i) chaque île et son cortège floristique comme unité élémentaire, (ii) placettes de 100 et 500 m² disposées sur les îles et le continent proche (partie littorale du massif de Marseilleveyre), (iii) quadrats de 1m² positionnés au sein d'un jeu réduit de placettes sélectionnées par analyses statistiques multivariées, et représentatif de l'ensemble des placettes insulaires. Notre protocole d'étude va en outre reposer sur trois principaux volets d'investigation, qui par la complémentarité de leur niveau d'analyse doivent permettre de répondre avec un maximum d'objectivité aux questions scientifiques qui sous-tendent l'ensemble de ce travail et qui ont motivé la mise en oeuvre de ce programme de recherche. Ces trois axes d'étude principaux se déclinent comme suit : (i) analyse diachronique des changements survenus au sein des cortèges floristiques des différentes îles, (ii) étude des patrons d'organisation des phytocénoses insulaires sous l'effet des zoopopulations, au sein d'un jeu de placettes insulaires, et comparaison avec les phytocénoses continentales ("référence" non perturbée), (iii) analyse de l'organisation spatiale des pressions de perturbation exercées par les zoopopulations.

2.2.2. Méthodes de terrain

2.2.2.1. Analyse floristique diachronique à l'échelle de chaque île et îlot

La flore (phanérogames et ptéridophytes) des îles de Marseille a fait l'objet par le passé d'inventaires très détaillés, tant en ce qui concerne l'archipel de Riou (Knoerr, 1960) que l'archipel du Frioul (Laurent & Deleuil, 1938). Ces inventaires très précis représentent donc des archives floristiques sub-récentes qui rendent compte de manière fiable de la composition floristique insulaire avant les perturbations occasionnées par l'explosion démographique des colonies de Goélands. L'ensemble des 9 îlots pour lesquels des inventaires anciens sont disponibles a été ré-inventorié par nos soins sur une période s'étalant de la fin de l'année 1995, jusqu'au début de l'année 1998. Ceci a permis d'étudier les changements survenus dans ces flores, sur une période de plusieurs décennies. Du fait d'une richesse spécifique élevée, et des difficultés d'accès et de déplacement sur les sites, les inventaires de terrain ont nécessité plus de 1500 heures.hommes de prospection.

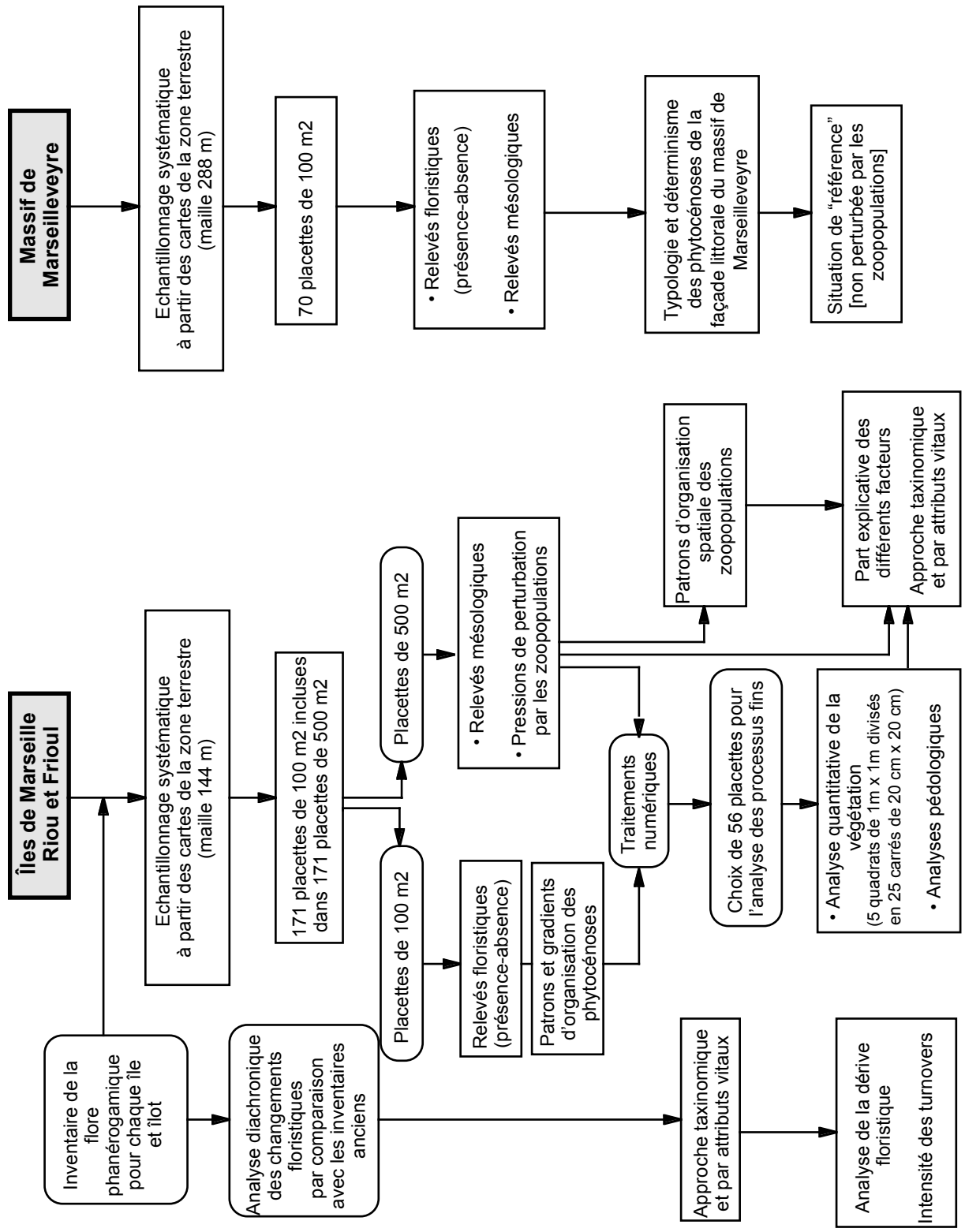


Figure 2.4 - Représentation schématique du plan d'échantillonnage mis en oeuvre dans le cadre de cette étude

2.2.2.2. Approche synchronique (relevés systématiques)

Etant donnée la taille relativement réduite (environ 345 ha de zone insulaire) et le caractère très circonscrit des territoires étudiés, nous avons opté pour une stratégie d'échantillonnage de type systématique. Nous avons superposé une grille de 1 cm x 1 cm aux cartes des sites au 1/10 000° afin de déterminer l'emplacement des placettes d'étude (ou plus précisément du centre des placettes) (fig. 2.5).

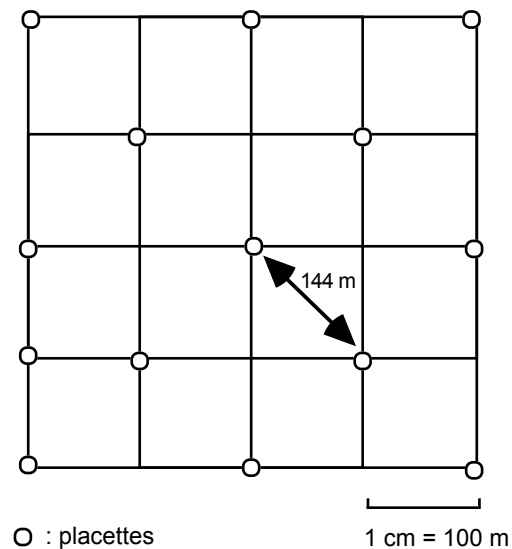


Figure 2.5 - Représentation schématique de la grille d'échantillonnage suivie pour la mise en place des placettes

La distance "à plat" entre 2 placettes voisines est donc de 144 m. Les placettes (circulaires) sont ensuite positionnées sur le terrain le plus précisément et le plus objectivement possible, quelles que soient les caractéristiques de l'emplacement déterminé (pente forte, site difficile d'accès,...). L'emplacement du centre des placettes est matérialisé par un piquet en bois, porteur d'un numéro d'identification. Seules ont été supprimées certaines placettes sur l'archipel du Frioul, lorsque leur emplacement correspondait à une zone habitée (surface asphaltée ou jardins privés) ou interdite d'accès (terrain militaire). Au total, 171 placettes ont été disposées sur le site d'étude, selon la répartition suivante : Riou (51 placettes), Pomègues (40), Ratonneau (36), Maire (15), Jarre (11), Plane (9), Jarron (3), Grand Congloué (3), Tiboulén (3).

De manière à disposer d'une référence continentale (site non soumis aux contraintes de l'insularité et à celles des zoopopulations), d'autres placettes ont été mises en place sur la façade littorale du massif de Marseilleveyre situé en face et à faible distance de l'archipel de Riou. Afin de couvrir la même amplitude longitudinale que l'archipel de Riou, sans pour autant avoir à "gérer" un nombre trop important de placettes, la maille de l'échantillonnage a été doublée permettant ainsi de diviser par 4 la densité des

placettes par unité de surface. Au total 70 placettes ont ainsi été positionnées en situation continentale.

Méthodes de relevé de la flore et de la végétation sur les placettes d'étude

L'ensemble des placettes disposées sur les îles ou le continent a fait l'objet d'inventaires exhaustifs de la flore (en présence-absence). Les placettes de l'archipel de Riou et du Frioul, soumises à des conditions environnementales drastiques et changeantes, ont fait l'objet de deux campagnes d'inventaire : la première au début du printemps (mars-avril), la seconde en fin de printemps (mi-mai à fin juin), ceci afin de pouvoir prendre en compte les nombreuses espèces éphémères et fugaces présentes sur ces sites insulaires, ainsi que les taxons rudéraux, à développement plus tardif. Les placettes continentales (massif de Marseilleveyre), soumises à des conditions méditerranéennes plus "classiques" ont été inventoriées en une seule campagne de terrain (avril-mai). La détermination des taxons a été réalisée à l'aide de flores classiques, en particulier celles de Coste (1937) et Tutin *et al.* (1964-1993). La nomenclature adoptée suit celle proposée par Kerguélen (1993).

Les données issues des inventaires floristiques réalisés sur les placettes insulaires ont été traitées par une analyse factorielle des correspondances, puis par une classification ascendante hiérarchique de moment d'ordre 2 (CAHM2) afin de sélectionner un jeu réduit de placettes (56 placettes) représentatives de l'ensemble des phytocénoses rencontrées sur les archipels marseillais. Une analyse quantitative de la végétation a été réalisée sur chacune de ces 56 placettes. Pour ce faire, 5 quadrats de 1 m², divisés en 25 petits carrés de 20 cm x 20 cm ont été disposés de manière systématique au sein du sous-échantillon de placettes de 100 m² (fig. 2.6). A chaque espèce végétale rencontrée sur un des quadrats de 1 m², est associé le nombre de petits carrés de 20 cm x 20 cm dans lesquels le taxon considéré est présent. Ainsi, en sommant les résultats obtenus pour les 5 quadrats, il est possible d'attribuer un coefficient d'abondance (de 1 à 125) à chaque espèce végétale rencontrée et donc de quantifier l'abondance des espèces constitutives du tapis végétal.

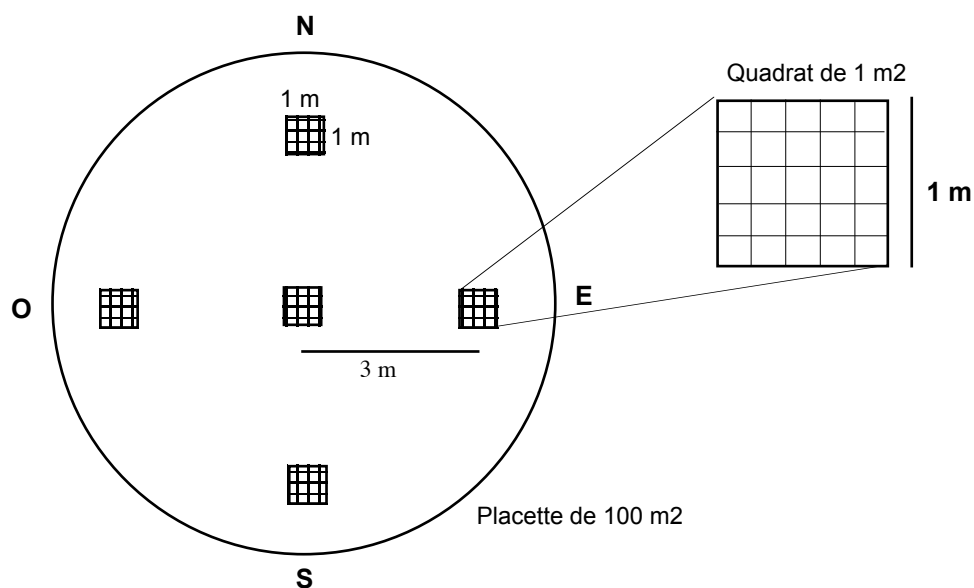


Figure 2.6 - Stratégie d'échantillonnage semi-quantitative de la végétation sur les placettes d'étude

2.2.2.3. Caractéristiques topographiques et mésologiques des placettes d'étude

A chaque placette d'étude ont été associées les caractéristiques topographiques et mésologiques suivantes :

Topographiques :

- altitude et distance (horizontale) à la mer : mesurées sur cartes (à 5m près).
- Pente : divisée en 6 classes (0 : plat ; 1 : <10% ; 2 : 10-25% ; 3 : 25-50% ; 4 : 50-75% ; 5 : >75%).
- exposition : 9 catégories d'exposition moyenne ont été considérées. Afin de pouvoir être intégrées dans des traitements de données, ces expositions ont été affectées d'un coefficient arithmétique selon un gradient Nord-Sud croissant, comme suit : N : 1 , N-E : 2, E : 3, S-E : 4, S : 5, S-O : 4, O : 3, N-O : 2 et exposition "nulle" : 3 (valeur moyenne).

Mésologiques :

Les différents recouvrements considérés ont été répartis au sein de 6 classes d'abondance (0 : recouvrement nul; 1 : <10% ; 2 : 10-25% ; 3 : 25-50% ; 4 : 50-75% ; 5 : >75%). Ainsi, ont été évalués, pour chaque placette, les recouvrements suivants :

- recouvrement total de la végétation
- recouvrement de la strate "arborée haute" (>4m)
- recouvrement de la strate "arborée" (2-4 m)

- recouvrement de la strate "arbustive haute" (1-2m)
- recouvrement de la strate "arbustive" (50-100 cm)
- recouvrement de la strate "herbacée" (< 50 cm)
- recouvrement en rochers (roche mère affleurante)
- recouvrement en blocs ($\varnothing > 20\text{cm}$)
- recouvrement en cailloux ($\varnothing < 20\text{cm}$)
- recouvrement en terre nue

2.2.2.4 Mesure des pressions de perturbation par les zoopopulations sur les placettes

L'un des objectifs de ce travail consiste à mettre en relation les caractéristiques des phytocénoses relevées sur les placettes de 100m², avec l'intensité et la nature des perturbations exercées par les zoopopulations. Nous avons choisi de quantifier cette pression écologique au sein d'une superficie de 500m² (rayon : 12,65 m), englobant les placettes d'étude floristique de 100m². Sur chacune de ces "placettes" de 500 m² ont été effectuées les 2 mesures suivantes :

Nombre de couples de goélands nicheurs

Le Goéland leucophaé est une espèce coloniale très attachée à son territoire de nidification, sur lequel les individus nicheurs passent l'essentiel de leur temps durant la période s'étendant depuis la mise en place des territoires de pontes (vers le mois de décembre), jusqu'à l'envol des jeunes (vers le mois de juin). C'est donc à proximité des nids que s'exerce l'essentiel de l'action des goélands vis à vis de la végétation : arrachage des végétaux, piétinement, défécation (Sobey, 1977; Beaubrun, 1988). Aussi, la façon la plus simple, et la plus objective de quantifier l'intensité de la perturbation exercée localement par les oiseaux marins, nous a semblé être le recensement du nombre de couples nicheurs au sein des placettes de 500 m². Les comptages ont été réalisés vers le milieu de la période de ponte (avril), moment où les nids sont les plus visibles et les plus nombreux. Plus tôt, un certain nombre de couples reproducteurs "tardifs" n'ont pas encore effectué la construction de leur nid (qui est donc difficilement détectable) ; plus tard, certains nids sont déjà détruits (les matériaux de construction ont été dispersés), et sont donc également difficiles à repérer et à dénombrer.

Fréquentation par les Lapins de garenne

Plusieurs indices de présence du lapin peuvent être utilisés pour estimer l'intensité de leur fréquentation sur un site donné : entrées de terriers, grates, coulées, fèces et latrines (Chapuis, 1980). Toutefois, la plupart de ces indices sont liés à la nature du substrat rencontré (ex : pas de terrier en milieu rocheux) et ne permettent pas, dans le cadre précis des îles de Marseille, d'estimer un taux relatif de fréquentation par les lapins. Nous avons donc uniquement pris en considération le nombre de fèces, qui d'après Taylor et Williams (1956) constitue le meilleur indice de fréquentation d'un milieu. En effet, le

nombre de crottes est assez bien proportionnel au nombre de lapins présents et à leur degré d'alimentation sur le site. Généralement, les auteurs distinguent le nombre de crottes sèches (indicatrices d'une fréquentation par les lapins durant une longue période), des crottes fraîches (fréquentation de la zone durant une période très récente). Dans notre cas, l'intense sécheresse et la forte chaleur n'ont pas permis d'effectuer cette distinction, et les fèces ont été groupées en une seule catégorie. Les crottes ont été dénombrées au printemps (période principale des inventaires floristiques) sur 5 quadrats de 1 m², répartis de manière systématique au sein de chaque placette.

2.2.3. Traits d'histoire de vie des végétaux

Cinq critères majeurs ont été employés pour caractériser chaque espèce végétale : le mode principal de dispersion, le type biologique, la stratégie de Grime (modèle CSR), la taille et le type biogéographique. Ces données ont été extraites de la base de données floristiques qui est développée actuellement à l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, et qui contient plus de 1500 taxons végétaux renseignés (Roche, 1994 ; Médail, 1996 ; Boudemaghe, 1998). Dans cette base de données, chaque trait d'histoire de vie est décliné en de nombreuses catégories (ou attributs vitaux). Pour cette étude, différents attributs d'un même trait d'histoire de vie ont souvent été rassemblés afin d'accéder à une information plus synthétique, susceptible d'être plus aisément analysée et discutée. Seuls ces nouveaux "découpages" sont présentés ci-après. Les différentes catégories de traits d'histoire de vie ne seront que succinctement détaillées. Pour plus de détails, on pourra se référer en particulier à Roche (1994), Médail (1996) et Médail *et al.* (1998).

2.2.3.1. Modes de dispersion

Le mode principal de dispersion de chaque espèce a été réparti en différentes catégories selon la classification proposée par Van der Pijl (1982) qui ont été renseignées d'après les données de Molinier et Muller (1938) et d'après des observations personnelles : taxons anémochores légers (Alég) ; diaspores ailées ou anémochores lourds (Alou) ; anémochores à tige projetante (Apro) dont la libération des diaspores s'effectue par balancement des tiges ; taxons autochores mécaniques (AuM) qui par un phénomène de projection assurent eux-mêmes la dispersion des diaspores ; taxons barochores (Baro) qui ne présentent aucun moyen particulier de dissémination ; taxons épizoochores (Zépi), adaptés à la dispersion externe par les animaux ; taxons endozoochores (Zend), transportés après ingestion par les animaux ; taxons zoochores à élaeosome, adaptés à la dispersion par les fourmis (Zmyr) ; taxons dyszoochores (Zdys), transportés volontairement par les vertébrés, sans passage dans le tube digestif ; taxons hydrochores (Hydr) dispersés par la pluie ou la mer.

Ces modes de dispersion seront parfois regroupés en catégories plus synthétiques tenant compte à la fois de la nature de l'agent de dispersion et de la distance potentielle de transport : diaspores zoochores à longue distance de dispersion (Zooch) c'est à dire diaspores épizoochores, dyszoochores et endozoochores ; taxons zoochores à faible distance de dispersion, essentiellement myrmécochores

(Myrm) ; taxons hydrochores (Hdr) ; taxons anémochores (Anem) et taxons sans moyen spécial de dispersion à longue distance, barochores et autochores mécaniques (Nosp).

2.2.3.2. Types biologiques

Sept catégories de types biologiques ont été considérées, d'après la classification de Raunkiaer (1934) modifiée par Ellenberg et Mueller-Dombois (1967) : thérophytes (Th), taxons annuels herbacés qui passent la mauvaise saison à l'état de graines ; hémicryptophytes bisannuels (Hb) ; hémicryptophytes vivaces (Hv), taxons vivaces herbacés dont les bourgeons de rénovation se trouvent à moins de 10 cm de hauteur ; géophytes (G), taxons vivaces herbacés aux bourgeons de rénovation endogés ; chamaéphytes (Ch), taxons ligneux de petite taille dont la hauteur moyenne des bourgeons de rénovation n'excède pas 50 cm ; nanophanérophytes (Np) taxons ligneux dont la hauteur moyenne des bourgeons de rénovation est située entre 50 cm et 2 m ; phanérophytes (Ph), taxons ligneux dont la hauteur moyenne des bourgeons de rénovation est supérieure à 2 m.

2.2.3.3. Stratégies CSR de Grime

Souvent associées à des stratégies démographiques, les catégories du modèle CSR de Grime (1974, 1977, 1985) reposent sur la répartition des végétaux selon trois pôles majeurs correspondant à trois types de contraintes environnementales : la compétition interspécifique, la perturbation et le stress. Les espèces rudérales (R) se développent au sein d'habitats soumis à de fréquentes et intenses perturbations, et présentent un taux de croissance et un cycle de vie rapides, associés à une importante production de diaspores. Les espèces compétitrices (C) présentent un développement végétatif important, une forte plasticité écologique et, dans certains cas, certaines potentialités allélopathiques. Les espèces stress-tolérantes (S) sont présentes dans des habitats "difficiles" aux ressources très limitées et imprévisibles ; elles présentent généralement une croissance lente, une faible production de diaspores et une résistance élevée à la prédation. A partir de ces 3 pôles principaux, sont établies les différentes stratégies CSR de Grime que l'on peut représenter selon un modèle triangulaire :

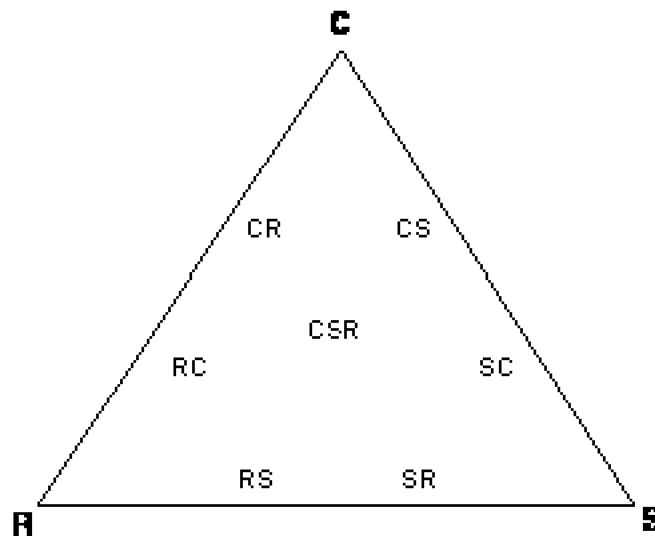


Figure 2.7 - Représentation "triangulaire" des différentes stratégies de vie selon le modèle CSR de Grime.

Les stratégies intermédiaires ainsi considérées sont les suivantes : compétition-stress (CS), compétition-rudéralité (CR), stress-compétition (SC), stress-rudéralité (SR), rudéralité-compétition (RC), rudéralité-stress (RS), enfin, stratégie associée à un environnement "moyen" (CSR). Les 10 stratégies ainsi définies seront qualifiées de stratégies *sensu stricto* (s.s.). Dans le cadre de ce travail, nous considérerons parfois des catégories plus intégratrices (qualifiées de stratégies *sensu lato*, s.l.) obtenues par regroupement de différentes stratégies *sensu stricto*. Ainsi, la stratégie RS s.l. (= RS s.s. + SR s.s.) correspondra à des espèces à stratégie intermédiaire entre une stratégie rudérale et une stratégie de résistance au stress, sans que soit pris en compte un ordre de priorité entre les deux facteurs. De la même manière, nous considérerons les stratégies CR s.l. et SC s.l.

2.2.3.4. Taille des taxons

La taille dominante moyenne des espèces végétales rencontrées sur les sites d'étude a été déterminée selon "Flora Europaea" (Tutin *et al.*, 1964-1993) et distribuée selon 6 classes : 1-10 cm, 10-30 cm, 30-50 cm, 50 cm-1 m, 1-2 m et plus de 2 m.

2.2.3.5. Types biogéographiques

En se référant aux indications de Pignatti (1982) et de Gamisans et Jeanmonod (1993) chaque espèce végétale a été classée parmi 6 types biogéographiques : taxons endémiques et subendémiques (End) ; taxons restreints à tout ou partie de l'aire bioclimatique méditerranéenne stricte ou taxons sténoméditerranéens (SténoM) ; taxons dont l'aire de répartition est centrée sur l'aire méditerranéenne mais débordant plus ou moins vers le nord ou l'est ou taxons euryméditerranéens (EuryM) ; taxons méditerranéens-touraniens, méditerranéens-atlantiques, subatlantiques ou sud-européens (Médit s.l.) ; taxons eurasiatiques, boréaux, subtropicaux, européens ou cosmopolites (Cosm) ; taxons non indigènes, naturalisés, subsponnés ou adventices (Xénoph).

2.2.4. Analyses chimiques de la fraction fine du sol

Les analyses de sols réalisées n'ont concerné que la fraction fine du sol, prélevée dans les 20 premiers centimètres de profondeur. En effet, le caractère extrêmement rocheux des sols des îles de Marseille (la dalle calcaire est généralement affleurante), n'a pas permis d'effectuer des prélèvements sur plusieurs horizons, ni de procéder à une analyse granulométrique.

Les analyses chimiques ont été réalisées selon les protocoles décrits par Aubert (1978) et Baize (1988), par un ingénieur chimiste de l'I.M.E.P, ou, dans le cas du phosphore total par un laboratoire de l'I.N.R.A. certifié ISO 9002. Les analyses suivantes ont été réalisées :

- dosage de l'azote total par la méthode Kjeldahl,
- dosage du carbone organique par la méthode Anne,
- dosage du sodium, potassium, magnésium et calcium par spectrométrie d'absorption atomique,
- dosage du phosphore total par la méthode Olssen,
- mesure du pH en solution aqueuse.

Ces analyses ont été réalisées sur des échantillons de fraction fine de sols prélevés sur le jeu réduit de 56 placettes d'étude (cf. 2.2.2.2)

2.2.5. Traitements statistiques et méthodes d'analyses multivariées

2.2.5.1. Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

L'analyse factorielle des correspondances, mise au point par Benzécri (1973), s'applique à des données qualitatives ou semi-quantitatives et permet de comparer des relevés deux à deux à partir d'un ensemble d'individus sans leur attribuer une valeur particulière. Dans notre cas, les tableaux analysés présentent les relevés floristiques en colonne, et les espèces végétales en ligne. Le nuage des points lignes ou des points colonnes s'étire le long d'une direction privilégiée correspondant à l'axe factoriel. Chaque axe factoriel est caractérisé par une valeur propre traduisant l'inertie du nuage de points le long de l'axe. Le taux d'inertie de l'axe représente quant à lui le pourcentage d'information apporté par l'axe dans l'inertie totale du nuage. Ainsi, la structuration d'un nuage le long d'un axe est proportionnelle au taux d'inertie et à la valeur propre de ce même axe. Les faibles fréquences se répartissent de façon antagoniste aux fortes fréquences de part et d'autre des pôles positifs ou négatifs des axes. Benzécri (1973) précise qu'il n'y a pas lieu de remettre en doute la validité d'un premier axe ayant plus de 50 % de taux d'inertie. Deux facteurs consécutifs ayant des taux voisins peuvent cependant traduire deux types d'informations indépendantes et non brouillées. D'une manière générale, des taux d'inertie supérieurs à 10 % peuvent se révéler significatifs. Une valeur propre d'axe supérieure à 0,6 indique une dichotomie nette sur l'axe alors que des valeurs comprises entre 0,2 et

0,6 traduisent plutôt un gradient le long de l'axe. Le nuage des points lignes correspond au nuage des points colonnes sur un même plan factoriel, mais ils ne sont pas superposables dans l'absolu car ils caractérisent des espaces vectoriels différents.

Par ailleurs, nous avons utilisé une partition en classes d'individus à l'aide d'une Classification Ascendante Hiérarchique de moment d'ordre 2 (CAHM2) qui calcule des distances mathématiques (distances euclidiennes) entre les points-individus à partir de leur coordonnées dans les n dimensions de l'espace factoriel virtuel. La CAHM2 permet de mettre en évidence des groupes d'individus ou de variables selon leur affinité sur l'ensemble de l'espace factoriel.

2.2.5.2. Analyse en Composantes Principales (ACP)

Cette technique est basée sur le même principe que l'AFC, mais pour des données quantitatives cette fois, grâce à une pondération des colonnes entre elles. Chaque variable quantitative a donc le même poids que les autres, quelle que soit son unité ou la valeur des individus. Les individus (placettes) sont mis en correspondance avec des variables quantitatives (composition chimique de la fraction fine du sol). Les axes factoriels sont interprétés à partir des contributions (Vecteurs Propres Orthonormés : VPO) des variables considérées. Il faut préciser que le taux de significativité d'un axe est acceptable si son taux d'inertie représente plus de $1/N$ % (N est le nombre de variables explicatives de l'analyse).

2.2.5.3. Analyse Canonique des Correspondances (ACC)

L'analyse canonique des correspondances (ACC), également appelée AFC sur variables instrumentales (ter Braak, 1986 ; Chessel, 1995 ; Lebreton *et al.*, 1988a, b), offre la possibilité d'effectuer un croisement entre des relevés d'espèces (dont on souhaite expliquer la variance) et des données environnementales (variables supposées explicatives). Le principe général de l'ACC est de contraindre les axes de l'analyse du tableau à expliquer, sous la forme de régression multiple du tableau explicatif. L'ACC facilite la recherche des gradients ou des variables qui correspondent à ceux de l'ACP. Le nuage de l'ACC permet en fait de visualiser la part de l'influence d'une ACP (sur variables explicatives), sur une autre ACP ou sur une AFC (sur variables à expliquer), c'est-à-dire le pourcentage explicatif d'une variable sur une autre.

Outre ce caractère explicatif, l'ACC présente d'autres qualités que ne possède pas l'AFC : cette analyse s'avère moins sensible à la présence d'espèces rares ou à très faible fréquence, ainsi qu'à l'effet Guttman.

Plusieurs paramètres servent à décrire et interpréter l'ACC :

- Le coefficient de corrélation canonique (ccc), qui correspond à la part de la variance des données floristiques expliquée par les variables environnementales ;

- Le coefficient de corrélation r^2 entre le tableau des variables explicatives et les axes factoriels de l'ACC des variables à expliquer (composition floristique) ;
- Le test de significativité de l'analyse qui procède par permutation (méthode de Monte-Carlo). Ce test effectue un grand nombre de fois une ACC en permutant l'ordre des variables et des individus (ACC au hasard), et compare la valeur ainsi obtenue pour chaque point à celle observée dans l'ACC originale. En permutant un grand nombre de fois la fréquence peut être assimilée à la probabilité (loi des grands nombres). Ainsi, si l'ACC est significative, la fréquence des valeurs permutées (x) supérieures à la valeur observée (obs) dans l'ACC initiale, est comprise dans l'intervalle de confiance choisi (généralement, un risque de 5 %).

2.2.5.4. Analyse de co-inertie (ou de co-structure)

L'analyse de co-inertie est une méthode d'analyse multivariée des données couplant deux tableaux et permettant l'analyse simultanée de deux jeux de données (Chessel & Mercier, 1993). En phyto-écologie, il s'agit généralement d'un tableau de données environnementales et d'un tableau floristiques d'abondance d'espèces. Par la mise en oeuvre de méthodes classiques (de type ACP ou AFC), l'analyse de co-inertie recherche des axes orthogonaux sur lesquels la projection de points-échantillons présente la variance la plus importante possible. Ceci garantit la bonne représentation des données initiales sur les graphes (plans factoriels) qui seront construits. En maximisant la covariance (au lieu de la simple corrélation, comme dans le cas de l'ACC), l'analyse de co-inertie maximise le produit de la corrélation par le produit des écarts-types des coordonnées sur les axes. Ceci garantit une bonne corrélation entre les axes, ainsi qu'un pourcentage de variance expliquée aussi élevé que possible.

Une caractéristique pertinente de l'analyse de co-inertie est qu'à l'instar de la régression PLS, elle demeure pertinente même quand le nombre de variables s'avère plus important que le nombre d'observations à expliquer (contrairement à l'ACC). La co-structure observée est comparée à celle obtenue à partir d'un grand nombre de permutations aléatoires dans l'appariement des deux tableaux. Un test de Monte-Carlo permet ensuite d'évaluer le degré de significativité de la co-structure des deux tableaux à analyser.

2.2.5.5. Analyse trois tableaux dite analyse RLQ

L'analyse RLQ a pour principe celui de la co-inertie généralisée (Dolédec *et al.*, 1996) (voir 2.2.5.4.), mais permet l'analyse en co-structure de deux tableaux indépendants (R et Q), par l'intermédiaire d'un troisième (le tableau "Lien" : L) qui met en relation les deux premiers. Dans cette étude, la structure du tableau R, correspondant aux caractéristiques environnementales des placettes (dont l'intensité des perturbations par les zoopopulations), sera confrontée à celle du tableau Q, correspondant aux traits d'histoire de vie des taxons, par l'intermédiaire du tableau L comprenant l'abondance des espèces végétales sur chaque placette d'étude.

3 - Analyse de l'impact direct des Goélands leucophées sur la végétation et le sol des îles de Marseille

Introduction

Parmi les conséquences directes de l'action des oiseaux marins sur la végétation sont souvent mentionnés l'arrachage de plantes pour la confection des nids, les modifications de la composition chimique du sol du fait de l'apport de guano et la dissémination d'espèces végétales allochtones (e.g. Gillham, 1956*b* ; Sobey & Kenworthy 1979). L'importance de ces diverses actions est toutefois rarement quantifiée. Le présent chapitre présente donc les résultats de quelques investigations préliminaires menées à ce sujet, et destinées à cadrer au mieux les protocoles d'analyse des relations entre les colonies de Goélands leucophées et la végétation des îles de Marseille.

3.1 Utilisation des matériaux de nidification par le Goéland leucophée

Les conséquences directes de l'arrachage de matériel végétal pour la confection des nids sont parfois considérées comme anecdotiques (Beaubrun, 1988, 1994) mais n'ont encore fait l'objet d'aucune analyse. L'objectif du travail présenté dans ce paragraphe a consisté à réaliser une première quantification succincte du phénomène.

Le matériel composant 16 nids de Goéland leucophée (4 lots de 4 nids) a été prélevé durant la seconde moitié du mois de mars 1997 sur 4 sites différents des archipels marseillais. Ces quatre sites ont été choisis de manière à correspondre à quatre conditions de nidification différentes, particulièrement en ce qui concerne la hauteur et le recouvrement de la végétation. Ainsi, les quatre sites de prélèvement se répartissent selon un gradient de densification de la végétation (tab. 3.1) depuis le site 1 à substrat rocheux et à végétation éparse, jusqu'au site 4 presque totalement recouvert par une végétation arbustive de hauteur supérieure à 50 cm. Ces sites représentent grossièrement le panel des conditions de nidification rencontrées sur ces archipels.

Site	Rochers	Cailloux	Rec Tot	Ligneux	Herbacées
1	4	2	3	2	3
2	0	3	4	2	3
3	2	2	5	1	5
4	0	1	5	5	1

Tableau 3.1 - Conditions mésologiques mesurées sur les sites de prélèvement des matériaux de nidification. Taux de recouvrement de la végétation : 1 : 0%-r-10% ; 2 : 10%-r-25% ; 3 : 25%-r-50% ; 4 : 50%-r-75% ; 5 : r>75%;

Des inventaires floristiques complets ont été réalisés sur chaque zone de prélèvement, et les conditions mésologiques ont été notées pour chacun des sites.

Le matériel sec prélevé a été divisé en matériel végétal d'origine herbacée, matériel végétal d'origine ligneuse et matériel divers (cailloux, plumes, poils,...), et a ensuite été pesé au gramme près. Les espèces végétales sèches constitutives des nids ont, dans la mesure du possible, été déterminées.

Pour l'ensemble des nids récoltés, la masse moyenne des matériaux utilisés, calculée pour chaque lot de quatre nids (tab.3.2) est de 170,3 g par nid (maximum : 233,8 g, minimum : 133,3 g). La masse moyenne de matériel végétal utilisé est de 148,8 g par nid (maximum : 224,5 g, minimum : 118,3 g). Le matériel d'origine végétale est toujours largement dominant, mais peut être selon les cas d'origine essentiellement herbacée (site 1), ou d'origine principalement ligneuse (sites 2,3 et 4). Les autres matériaux récoltés dans les nids (plumes, poils, plastiques,...) représentent un pourcentage réduit de la masse totale des nids, de 4 % (site 1) à 23,1 % (site 3).

Site	Masse moyenne des nids (g)	Ecart Type	Masse moyenne de matériel végétal (g)	Ecart Type	Herbacées (en % du matériel végétal)	Ligneux (en % du matériel végétal)	Matériaux divers (en % du total)
1	234	28	224	27	94,1	5,9	4,0
2	133	20	118	23	32,8	67,2	11,3
3	161	23	124	15	17,4	82,6	23,1
4	153	27	129	25	7,2	92,8	15,8
Moyennes	170		149		37,9	62,1	13,6

Tableau 3.2 - Masse et nature des matériaux de nidification prélevés sur 4 lots de 4 nids de Goéland leucophée.

Quinze espèces végétales, utilisées pour la confection des nids ont pu être déterminées (tab. 3.3). Il s'agit dans tous les cas d'espèces très communes sur ces archipels.

Site 1	Site 2	Site 3	Site 4
<i>Brachypodium retusum</i>	<i>Atriplex prostrata</i>	<i>Atriplex prostrata</i>	<i>Atriplex prostrata</i>
<i>Frankenia hirsuta</i>	<i>Brachypodium retusum</i>	<i>Brachypodium retusum</i>	<i>Brachypodium retusum</i>
<i>Limonium pseudominutum</i>	<i>Carduus tenuiflorus</i>	<i>Carduus tenuiflorus</i>	<i>Carduus tenuiflorus</i>
<i>Lotus cytisoides</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Catapodium marinum</i>	<i>Carlina corymbosa</i>
	<i>Lagurus ovatus</i>	<i>Echium calycinum</i>	<i>Geranium molle</i>
	<i>Lobularia maritima</i>	<i>Geranium molle</i>	<i>Lagurus ovatus</i>
	<i>Pistacia lentiscus</i>	<i>Lagurus ovatus</i>	<i>Limonium pseudominutum</i>
		<i>Parietaria judaica</i>	<i>Lobularia maritima</i>
			<i>Pistacia lentiscus</i>
			<i>Senecio cineraria</i>
4 espèces	7 espèces	8 espèces	10 espèces

Tableau 3.3 - Espèces végétales utilisées pour la confection des nids

Avec en moyenne 148,8 g de matériel végétal par nid, la colonie marseillaise (plus de 17000 couples) utilise environ 2,53 t de végétaux (masse sèche) par an.

Toutes les espèces végétales constitutives des nids prélevés ont également été notées dans l'environnement immédiat (quelques mètres) des nids, lors de la réalisation des inventaires floristiques qui ont suivi. Cette utilisation préférentielle des matériaux végétaux présents à proximité correspond au comportement classique de l'espèce (Isenmann, 1976, Varela & de Juana, 1986, Beaubrun, 1988, Cézilly & Quenette, 1988) et d'un grand nombre d'oiseaux d'eau coloniaux du bassin méditerranéen (Pérennou *et al.*, 1996). En terme de biomasse utilisée, la littérature n'offre que très peu d'éléments de comparaison ; toutefois, des mesures effectuées sur une colonie espagnole de Hérons garde-boeufs *Bubulcus ibis* ont permis de déterminer que chaque nid était en moyenne constitué de 400 g de branchettes (Cézilly & Hafner, 1995).

La part d'éléments végétaux lignifiés augmente lorsque le recouvrement de la végétation sur le site de nidification augmente. Ainsi, sur le site 1, les nids sont essentiellement constitués de végétation herbacée (*Brachypodium retusum*, *Lotus cytisoides*). Ce site correspond à une zone littorale rocheuse, où la végétation ligneuse, très dispersée est composée d'espèces végétales de très petite taille (*Limonium* sp. notamment) peu propices à l'édification de la couronne des nids. A l'opposé, sur le site 4 correspondant à un matorral bas à végétation sous-frutescente dense, plus de 90 % du matériel végétal utilisé est d'origine ligneuse (constitué en particulier de rameaux de *Pistacia lentiscus* et des tiges de *Senecio cineraria*). Il est à noter que sur le site 3, malgré un recouvrement herbacé très important, les nids sont essentiellement constitués de matériaux ligneux. Ceci pourrait traduire un choix préférentiel des matériaux, de la part des oiseaux reproducteurs, qui ne dépendrait pas uniquement de la disponibilité dans le milieu. La masse des matériaux utilisés ne semble pas liée à la physionomie ou à la nature du couvert végétal, contrairement aux résultats obtenus par d'autres auteurs ayant étudié le diamètre des nids (Isenmann 1976, Monbailliu & Torre 1986, Beaubrun 1988).

En dépit d'une végétation souvent basse, voire rase, les archipels marseillais sont susceptibles de fournir du matériel végétal en abondance. Ainsi, le prélèvement de quelques tonnes de matériaux de nidification par les quelques 17 000 couples nicheurs recensés, n'a sans doute qu'un impact très réduit sur la végétation du site. A titre de comparaison, Chérel (1988) estime la phytomasse sèche des formations à *Brachypodium retusum*, à environ 1,6 t par hectare. Notons toutefois (*obs. pers.*) que certaines espèces végétales protégées ou menacées sont parfois utilisées pour la construction des nids (entre autres : *Limonium pseudominutum*, *Pancratium maritimum*, *Senecio leucanthemifolius*, *Thymelaea tartonraira* ou encore *Sedum litoreum*), mais les conséquences sur le patrimoine floristique local demeurent sans doute généralement réduites et très localisées.

En fait, l'arrachage des végétaux par les goélands n'est pas uniquement réalisé dans le cadre de la construction des nids, mais intervient fréquemment lors des conflits territoriaux ritualisés (Sobey & Kenworthy 1979). Il paraît toutefois difficile de quantifier l'impact de tels comportements sur la

végétation, pour des oiseaux marins chez lesquels les interactions entre couples nicheurs voisins sont fréquentes.

3.2 Impact sur la composition chimique de la fraction fine du sol

Des analyses chimiques de la fraction fine du sol ont été réalisées pour 56 placettes représentatives des situations écologiques rencontrées sur les îles de Marseille (voir chap. 2). Les concentrations des différents éléments dosés ont été confrontées aux densités de goélands nicheurs (nombre de couples par placette) par des régressions simples.

La fraction fine des sols soumis à de fortes concentrations de goélands s'avère nettement plus riche en phosphore total (fig. 3.1) en potassium (fig. 3.2), en azote (fig. 3.3) et en matière organique (fig. 3.4) que la fraction fine des sols prélevés sur des zones peu fréquentées par les goélands nicheurs. En outre, les fortes densités de goélands entraînent une acidification (diminution du pH) de la fraction fine du sol (fig. 3.5).

Les forts apports en dérivés phosphorés, potassiques, azotés et carbonés par les colonies de Goélands leucophées correspondent bien au schéma général mis en évidence pour la plupart des oiseaux marins coloniaux (e.g. Gillham, 1956*b* ; Smith, 1976, 1977, 1978, 1979 ; Iason *et al.*, 1986). Il est particulièrement intéressant de constater que les goélands sont responsables de la quasi-totalité des apports phosphorés, puisque les concentrations mesurées sont de l'ordre de 0 à 0,1 mg/g sur les sites sans goéland nicheur, et atteignent près de 0,7 mg/g dans le cas de densités élevées d'oiseaux nicheurs. Pour les autres éléments, les rapports des concentrations entre les placettes sans goéland nicheur et les placettes à forte densité, sont légèrement plus réduits. L'acidification relative observée pour les sols les plus soumis à l'action des goélands est également un phénomène classique constaté sur la plupart des colonies d'oiseaux marins (Frénot, 1986). Par contre, aucune relation significative n'a été mise en évidence entre les densités de goélands nicheurs et les concentrations en sodium, contrairement à ce qui était avancé par Bioret *et al.* (1988). L'apport de sodium par les oiseaux marins sur les îles de Marseille est donc probablement négligeable vis-à-vis de celui lié à l'influence maritime.

Les analyses réalisées sur les colonies des îles de Marseille montrent, en outre, une bonne proportionnalité entre les densités de goélands nicheurs, et les teneurs des différents composés dans la fraction fine du sol. Ce résultat diffère de ce qui est généralement observé, particulièrement en milieu subantarctique où, du fait de fortes précipitations et d'un ruissellement intense, les composés chimiques issus des fientes des oiseaux marins subissent d'importantes migrations, avec notamment un lessivage intense des secteurs présentant de fortes pentes, et des accumulations dans les zones de talwegs (Frénot, 1986). Dans le cas précis des îles de Marseille, il est probable que la migration des composés chimiques soit nettement plus réduite du fait d'un bioclimat particulièrement sec (proche du semi-aride). Toutefois, les prélèvements de sols ayant été réalisés peu de temps après la période de nidification, le lessivage n'a peut-être pas eu le temps de s'effectuer totalement. La mise en évidence d'une telle proportionnalité valide le fait de considérer le nombre de couples de goélands nicheurs comme un indice fiable de l'intensité des perturbations occasionnées par ces oiseaux marins. En effet, il est

maintenant raisonnable de considérer que l'intensité des actions occasionnées par les goélands sur la végétation est directement proportionnelle à la densité d'oiseaux nicheurs, tant en ce qui concerne l'arrachage et le piétinement que l'apport en composés chimiques dans le sol.

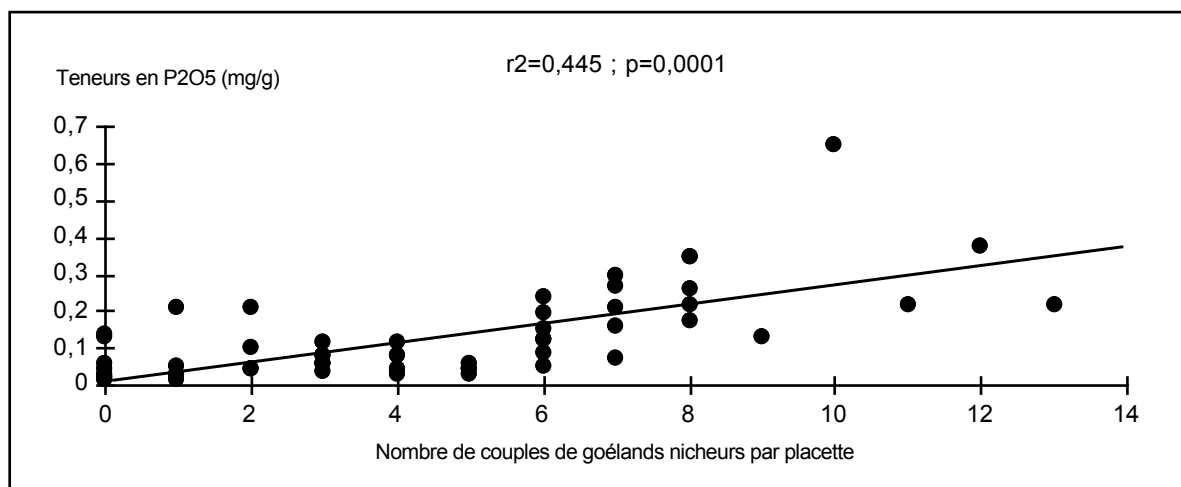


Figure 3.1 - Teneurs en phosphore total de la fraction fine des sols en fonction du nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes étudiées.

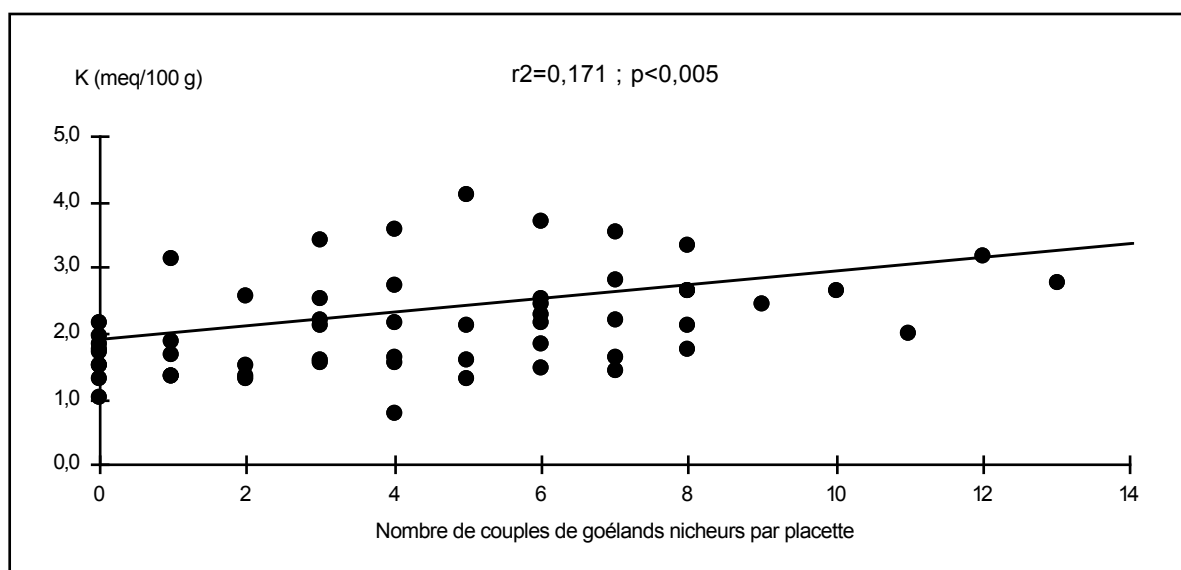


Figure 3.2 - Teneurs en potassium de la fraction fine des sols en fonction du nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes étudiées.

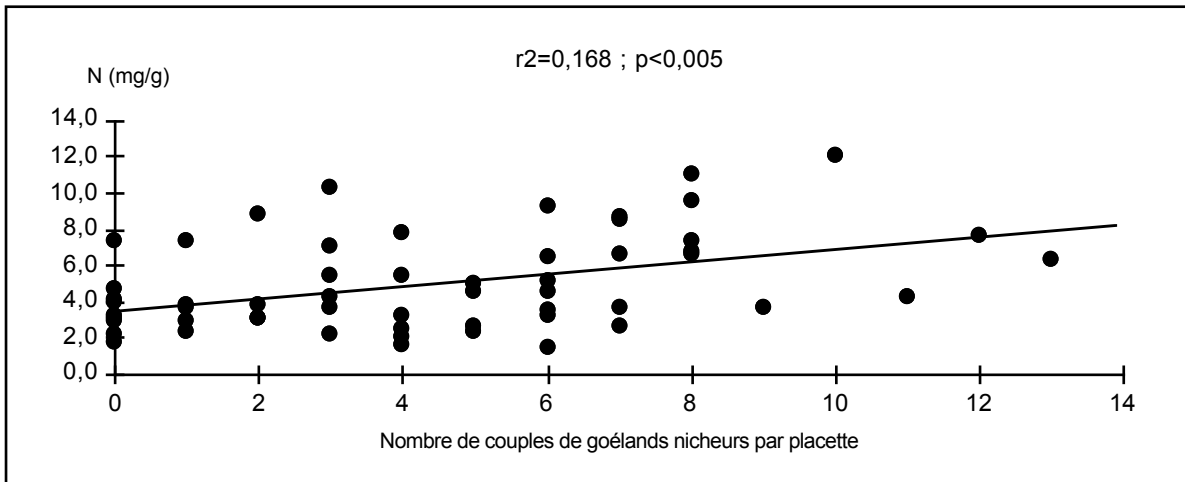


Figure 3.3 - Teneurs en azote de la fraction fine des sols en fonction du nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes étudiées.

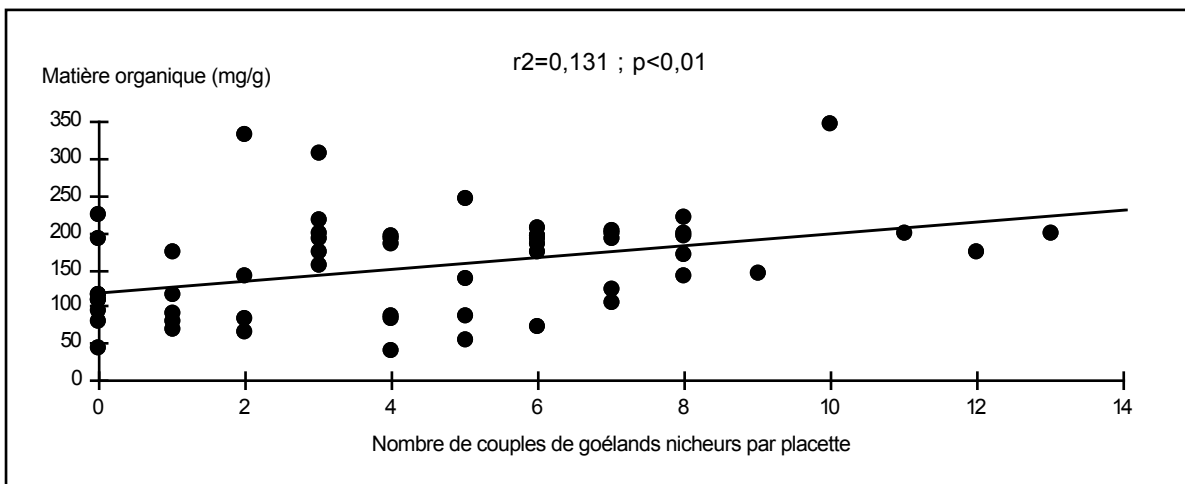


Figure 3.4 - Teneurs en matière organique de la fraction fine des sols en fonction du nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes étudiées.

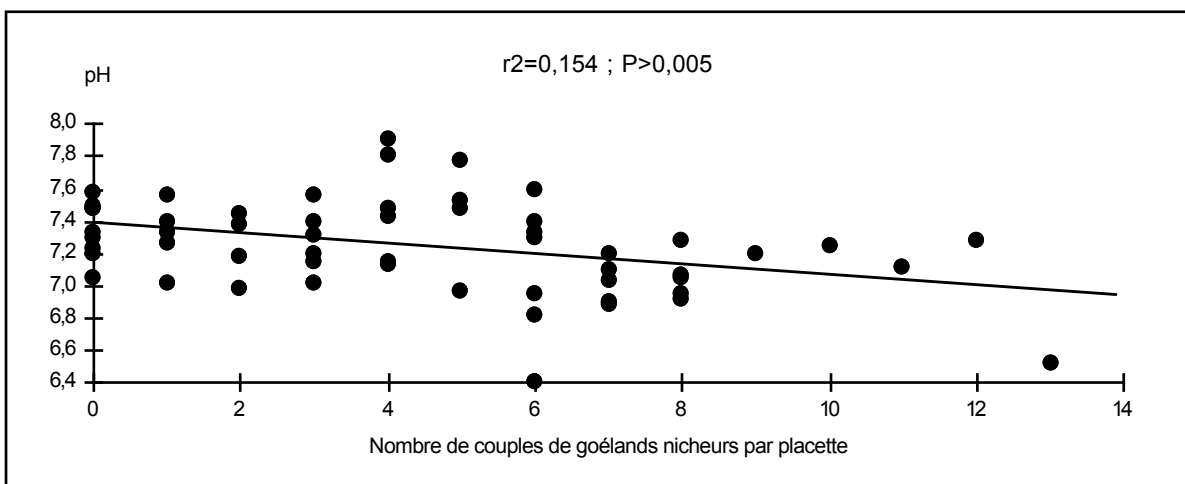


Figure 3.5 - Valeurs du pH de la fraction fine des sols en fonction du nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes étudiées.

3.3 Rôle des Goélands leucophées dans la dissémination des espèces végétales

Les oiseaux marins présentent dans leur immense majorité un régime alimentaire exclusivement ou presque exclusivement carné ; aussi, la dispersion de diaspores végétales par endozoochorie est généralement considérée comme anecdotique voire nulle chez la plupart des groupes (manchots, albatros, pétrels etc...). Toutefois, chez les laridés et notamment les goélands, certaines espèces sont connues pour consommer de manière régulière ou occasionnelle des éléments végétaux, particulièrement des graines et des fruits (Ridley, 1930 ; Blokpoel & Struger, 1988). Certaines espèces omnivores, telles le Goéland argenté *Larus argentatus* ou le Goéland à bec cerclé *Larus delawarensis*, sont susceptibles d'assurer après ingestion une dispersion des graines encore viables, contenues dans les pelotes de réjection voire dans les fientes (Morton & Hogg, 1989). Il a ainsi été démontré que sur les îles des grands lacs canadiens, ces deux espèces intervenaient dans la dissémination d'au moins 24 taxons végétaux (21 retrouvés dans les pelotes et 3 dans les fientes). Seuls 4 ou 5 de ces taxons étaient toutefois régulièrement trouvés dans les pelotes analysées, les autres n'étant noté qu'accidentellement. Dans le cadre d'une étude réalisée sur une colonie écossaise de Goélands argentés, s'alimentant régulièrement en zone agricole, Gillham (1956b) a identifié dans les pelotes de réjection les graines d'une quinzaine d'espèces végétales dont une partie avait conservé ses capacités germinatives. Ainsi, bien que marginale, la dissémination endozoïque de diaspores végétales par les oiseaux marins peut revêtir un caractère beaucoup plus régulier dans le cas particulier de quelques espèces omnivores.

Le Goéland leucophée *Larus cachinnans*, bien qu'essentiellement carnivore, est toutefois connu pour consommer occasionnellement des éléments végétaux, et pour parfois se spécialiser dans l'exploitation de ressources végétales cultivées, telles que des olives ou des cerises (Isenmann, 1976 ; Joyeux, 1996). La littérature offre plusieurs analyses très circonstanciées du contenu des pelotes de réjection, qui, bien que n'ayant pas été réalisées dans le but d'étudier la dissémination endozoïque, apportent néanmoins de précieuses indications en ce domaine. Dans la colonie des îles Chaffarines (nord du Maroc), des fruits et des graines sont présents dans seulement 1,5 % des 138 régurgitats analysés et ne représentent que 0,52 % de la biomasse alimentaire (Gonzalez-Solis *et al.*, 1997), tandis que dans la colonie du delta de l'Ebre et des îles Medes (sud-est de l'Espagne), le pourcentage d'occurrence des éléments végétaux dans les régurgitats atteint 10 % pour 8,4 % de la biomasse alimentaire (Bosch *et al.*, 1994), mais dans ce cas la quasi totalité est constituée de noyaux d'olives, et non pas d'items d'espèces sauvages. Il semble donc bien établi que malgré la présence parfois régulière d'éléments végétaux parmi les régurgitats, les pelotes ou les fientes de Goéland leucophée (Witt *et al.*, 1981), l'endozoochorie de taxons végétaux sauvages chez cette espèce correspond à un phénomène très marginal, contrairement à ce qui a été localement démontré chez d'autres espèces de goélands plus omnivores et moins strictement dépendantes des ressources alimentaires d'origine humaine (Gillham, 1956b ; Morton & Hogg, 1989).

En ce qui concerne la dispersion épizoochore de diaspores végétales par les oiseaux marins, celle-ci reste difficile à quantifier voire à mettre en évidence. Il est toutefois probable que certaines espèces végétales présentant des adaptations particulières à l'épizoochorie (crochets, substances visqueuses) puissent être transportées, accrochées au plumage des oiseaux marins, et que d'autres espèces, sans adaptation particulière, mais dont les graines sont de petite taille et sèches (akènes), puissent être dispersées, collées par de la boue aux pattes des oiseaux (Dean *et al.*, 1994). Ainsi, sur les sites de nidification des oiseaux marins dominant parfois des taxons végétaux à dissémination épizoochore dont bon nombre d'espèces allochtones (Abbott, 1977 ; Morton & Hogg, 1989). Une telle dissémination est susceptible de prendre un maximum de relief lorsque les oiseaux marins en question effectuent régulièrement des allers-retours entre leurs zones de nidification (souvent en milieu insulaire) et l'intérieur des terres (zones d'alimentation par exemple), comme cela est fréquemment le cas des différentes espèces de Goélands. Enfin, les oiseaux marins utilisent fréquemment du matériel végétal pour la confection des nids. Bien que ce matériel soit généralement collecté à proximité immédiate des nids, il peut, dans le cas où la nidification a lieu sur substrat dévégétalisé (rochers, bancs de sables ou de galets), provenir de sites plus éloignés, voire du continent. Parmi ces matériaux, figurent fréquemment des diaspores (inflorescences, rhizomes, racines accompagnées de fragments de sols) qui peuvent dans certains cas engendrer de nouveaux individus, voire permettre à des populations d'espèces allochtones de s'implanter (Gillham, 1956b ; Morton & Hogg, 1989).

Au vu des éléments présentés ci-dessus, il est raisonnable de considérer que dans le cas précis des îles de Marseille, les Goélands leucophées ne représentent qu'un agent mineur de dissémination des espèces végétales. En outre, les grandes difficultés techniques à surmonter afin de mettre en évidence et à fortiori de quantifier leur rôle dans la dispersion de diaspores allochtones depuis le continent (notamment par épizoochorie), font que ce point particulier n'a pas été développé dans le cadre du présent travail pour lequel l'effort maximum a été orienté vers une analyse fine de la flore et de la végétation en place.

4 - Analyse diachronique des changements floristiques survenus sur les îles de Marseille

"As extinction and recolonisation are dynamic processes, it would be better to do longitudinal research on the same sites, rather than analyse an instantaneous spatial pattern"

Ouborg, N. J. (1993) - *Oikos*, 66 : 298-308.

4.1 Démarche générale

La flore des îles de Marseille a, par le passé, fait l'objet d'inventaires très détaillés et complets, tant sur l'archipel du Frioul (Laurent & Deleuil, 1938) que sur l'archipel de Riou (Knoerr, 1960). Le fait de disposer ainsi d'archives sub-récentes fiables offre la possibilité d'analyser, tant quantitativement que qualitativement, les changements floristiques survenus sur une période de plusieurs décennies, concomitante à l'explosion démographique des colonies de goélands. Dans ce but, de nouveaux inventaires floristiques actualisés de ces îles ont été réalisés durant les deux premières années consacrées à cette étude.

4.2 Validité des comparaisons diachroniques et précautions méthodologiques

Après la publication de la théorie de l'équilibre dynamique [*dynamic equilibrium theory*] (Mac Arthur & Wilson, 1963, 1967), l'étude des changements d'espèces au sein des communautés insulaires a fait l'objet de nombreux travaux, tant en ce qui concerne les espèces animales, vertébrées (e.g. Lynch & Johnson, 1974) ou invertébrées (Simberloff, 1976 ; Brown & Kodric-Brown, 1977), qu'en ce qui concerne les espèces végétales (e.g. Nilsson & Nilsson, 1982), même si ces dernières ont été beaucoup plus rarement prises en compte.

La plupart des études diachroniques des changements floristiques concernent un pas de temps court, généralement 1 à 5 ans, et des îles de petite taille, souvent inférieure à quelques ha (e.g. Nilsson & Nilsson, 1982 ; Morrison, 1997). Dans ce cas, c'est généralement le même opérateur qui réalise l'ensemble des inventaires, en prenant soin de conserver un protocole identique et d'opérer aux mêmes périodes d'une année à l'autre (Nilsson & Nilsson, 1985). Dans d'autres cas plus rares, les inventaires sont séparés par un long intervalle (supérieur à 10 années) permettant, moyennant certaines précautions, de saisir l'évolution "à long terme" des communautés végétales, et l'intensité des phénomènes d'extinction-colonisation. Bien que parfois réalisées par les mêmes personnes (Herwitz *et al.*, 1996), les séries d'inventaires sont, dans ce cas, plus souvent le fait d'observateurs différents, particulièrement lorsque l'intervalle correspond à plusieurs décennies, voire un siècle (Rydin & Borgegård, 1991 ; Robinson *et al.*, 1994). Toutefois, l'existence d'inventaires anciens combinée à l'établissement de nouveaux inventaires n'autorise pas forcément une analyse diachronique fine et

fiable des changements floristiques, du fait de l'existence de plusieurs sources d'artefacts dont la principale correspond à des erreurs d'échantillonnage (Wright, 1985). Ainsi, pour Nilsson et Nilsson (1983, 1985), la comparaison d'inventaires est souvent entachée de nombreuses erreurs, correspondant surtout à des différences inter-observateurs ou à un biais dans la méthodologie mise en oeuvre, particulièrement en ce qui concerne l'effort de prospection ou la période d'inventaire. Lynch et Johnson (1974) ont proposé le terme "pseudoturnover" pour désigner l'ensemble des erreurs d'échantillonnage qui augmentent artificiellement les taux observés de turnover d'espèces. Si certaines méthodes, basées sur la prise en compte de l'âge et du nombre des individus recensés, permettent de réduire l'importance du pseudoturnover dans le cas d'inventaire d'espèces ligneuses (Nilsson & Nilsson, 1982), celles-ci ne sont pas transposables dans les systèmes insulaires méditerranéens où la richesse spécifique est très élevée et où la part des espèces herbacées et/ou annuelles s'avère importante. A l'inverse, quand la période séparant les deux inventaires est longue, le turnover d'espèces apparent peut être plus faible que le turnover réel. En effet, durant cet intervalle, certaines espèces peuvent coloniser le site puis disparaître, sans pour autant être recensées à l'un ou l'autre des inventaires ; on parle alors de cryptoturnover (Nilsson & Nilsson, 1983). Ce biais s'apparente aux problèmes liés aux espèces erratiques dans le cas d'inventaires faunistiques (Lynch & Johnson, 1974). Enfin, du fait des nombreux remaniements taxinomiques, il est indispensable de prendre garde aux nouvelles dénominations, et éventuellement de corriger certaines erreurs d'identification dans les inventaires anciens à la lueur des critères taxinomiques modernes (Herwitz *et al.*, 1996).

La technique d'échantillonnage mise en oeuvre dans le cadre de ce travail a été calquée sur celle employée pour l'établissement des inventaires anciens. Ainsi, les nouveaux inventaires ont été réalisés sur plusieurs années consécutives (essentiellement 1996 et 1997), en cumulant l'ensemble des taxons recensés lors des nombreuses visites de terrain réparties sur l'ensemble du cycle annuel, et sur l'ensemble des îles, y compris les secteurs difficilement accessibles. Afin de réaliser des inventaires détaillés de ces sites à haute richesse floristique où les espèces fugaces et peu détectables sont nombreuses (en particulier les thérophytes), l'effort cumulé de prospection a été d'environ 1500 hommes.heures, soit plus de 4 hommes.heures par hectare prospecté. A titre de comparaison, Herwitz *et al.* (1996) ont consacré 800 hommes.heures pour inventorier une île subtropicale de superficie trois fois supérieure. L'effort de prospection par unité de surface a été sensiblement identique pour l'ensemble des îles considérées, et lors des dernières visites de terrain, les nouvelles espèces recensées étaient très peu nombreuses voire absentes.

4.3 Analyse quantitative des changements floristiques

4.3.1 Changements dans la richesse spécifique

Si l'on compare la richesse floristique des îles de Marseille en 1997 à celle de 1938 (Pomègues et Ratonneau) ou de 1960 (archipel de Riou), il apparaît que celle-ci a, pour la plupart des îles, subi d'importantes variations (tab. 4.1). Ainsi, les 4 plus grandes îles ont connu une baisse de leur richesse

floristique (de 5,7 % pour l'île de Riou à 27,7 % pour l'île de Pomègues), alors que les 3 petits îlots ont vu une augmentation sensible du nombre d'espèces végétales présentes (de 16,1 % pour l'îlot du Grand Congloué à 45,2 % pour l'îlot de Jarron) (fig. 4.1). L'intensité (valeur absolue) et la nature (accroissement ou réduction) des changements dans la richesse floristique sont significativement corrélées ($r^2=0,552$; $p<0,05$) à la superficie des îles (fig. 4.2).

île	Nbre de taxons au 1er inventaire	Nbre de taxons en 1997	Evolution (en %)	% disparus / 1er inventaire	% nouvellement implantés / 1997
Pomègues	231	167	- 27,7 %	41,1 %	18,0 %
Ratonneau	255	213	- 16,5 %	35,3 %	20,2 %
Riou	192	181	- 5,7 %	27,6 %	24,9 %
Maïre	156	134	-14,1 %	34,0 %	23,1 %
Jarre	116	123	+ 6,0 %	25,9 %	31,7 %
Plane	82	79	- 3,7 %	39,0 %	40,5 %
Jarron	42	61	+ 45,2 %	30,9 %	52,5 %
Tiboulen de Maïre	38	46	+ 21,1 %	23,7 %	41,3 %
Grand Congloué	31	36	+ 16,1 %	29,0 %	47,2 %

Tableau 4.1 - Changements dans la richesse floristique des îles de Marseille sur une période de plusieurs décennies.

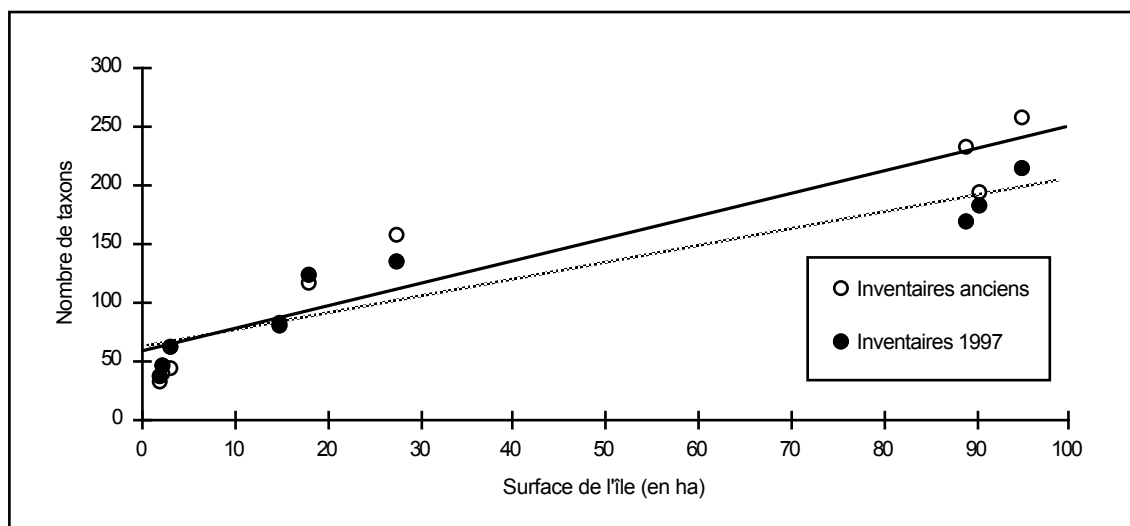


Figure 4.1 - Relations aire / nombre d'espèces végétales sur les îles de Marseille.

Trait grisé : inventaires anciens ($y = 1,98x + 51,734$; $r^2 = 0,895$; $p = 0,0001$)

Trait noir : inventaires de 1997 ($y = 1,443x + 60,703$; $r^2 = 0,865$; $p = 0,0003$)

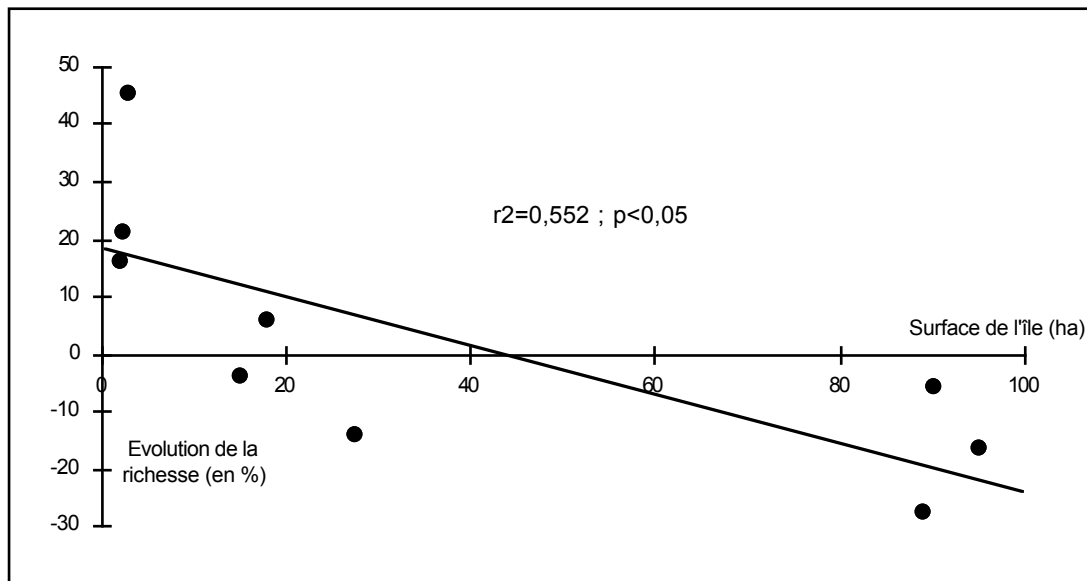


Figure 4.2 - Intensité des changements dans la richesse floristique des îles de Marseille en fonction de la superficie.

De nombreuses espèces végétales présentes lors des premiers inventaires n'ont pas été retrouvées lors des nouveaux inventaires en dépit d'un effort de prospection important (ex. *Aphyllantes monspeliensis* sur Pomègues et Ratonneau). Le pourcentage des espèces considérées comme disparues est, pour chacune des 9 îles considérées, supérieur à 20 % de la flore totale présente lors des premiers inventaires (de 23,7 % pour le Tiboulen de Maire à 41,1 % pour l'île de Ratonneau). Aucune relation significative n'est apparue entre la superficie de l'île et le taux d'espèces disparues ($r^2=0,2$; non significatif). Les changements profonds intervenus au sein des cortèges floristiques de chaque île sont également le fait de l'implantation récente d'espèces végétales "allochtones" (absentes des îles lors du premier inventaire, telles que *Poa annua*). Le taux d'espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille varie grandement d'une île à l'autre, de 18,0 % pour l'île de Pomègues, à 52,5 % pour l'île de Jarron. Ce taux est inversement corrélé à la superficie de l'île considérée ($r^2=0,704$; $p<0,01$) (fig. 4.3). Globalement, plus l'île considérée est de petite taille, plus la part que représentent les espèces nouvellement implantées dans la richesse floristique actuelle est importante. Ainsi, pour l'île de Jarron (3 ha), plus de la moitié (52,5 %) des espèces recensées en 1997 étaient absentes en 1960.

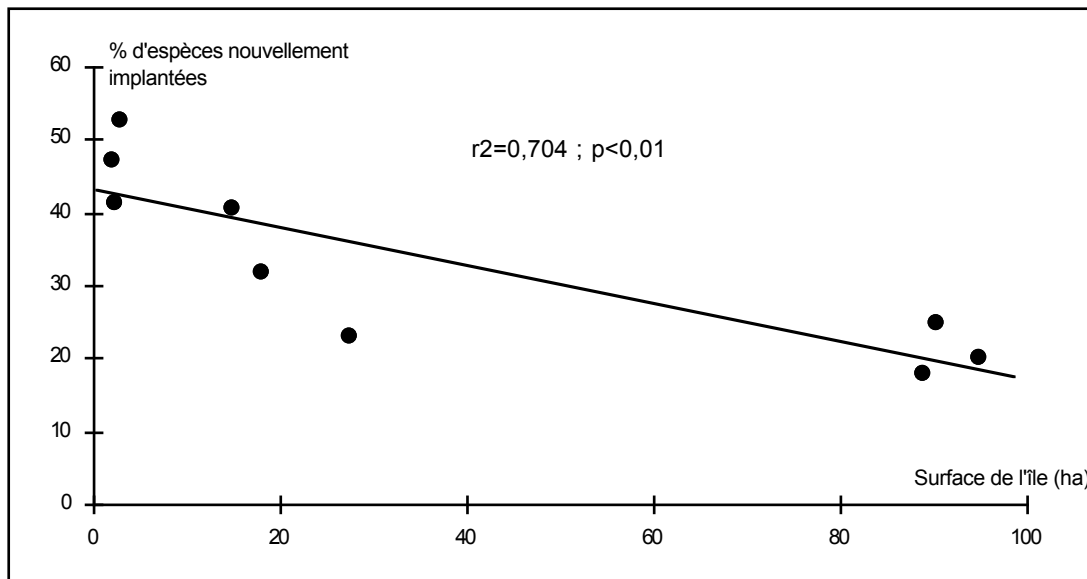


Figure 4.3 - Relation entre le taux d'espèces nouvellement implantées et la superficie des îles de Marseille

4.3.2 Etude du turnover floristique

4.3.2.1 - Approche biogéographique classique

Dans l'approche biogéographique classique (Mac Arthur & Wilson, 1963, 1967), l'accent est mis sur l'influence de la taille et de l'isolement des îles dans les phénomènes d'extinction et de colonisation d'espèces ; l'île constituant, dans ce cas, l'unité élémentaire de référence et de quantification.

La quantification des changements floristiques a été effectuée d'après la formule suivante généralement admise (Morrison, 1997) faisant apparaître la balance entre le taux d'immigration (implantation d'espèces nouvelles) et d'extinction d'espèces:

$$Sr = [I + E / t(S1 + S2)] \times 100$$

Sr correspond donc à un taux relatif de turnover et s'exprime en $\%.an^{-1}$.

Dans l'approche biogéographique classique (*per island*), E et I sont respectivement le nombre d'extinctions et de colonisations d'espèces durant l'intervalle de t années. S1 et S2 sont respectivement le nombre d'espèces présentes lors du premier et du second inventaire. Dans notre cas, t = 60 ans pour les îles de Pomègues et Ratonneau (archipel du Frioul), et t = 37 ans pour les îles de Riou, Jarre, Maïre, Plane, Jarron, Tiboulén et Grand Congloué (archipel de Riou).

Le taux annuel relatif d'extinction-colonisation (Sr) varie de 0,47%.an⁻¹ pour l'île Ratonneau à 1,18%.an⁻¹ pour l'îlot du Tiboulén de Maïre (fig. 4.4). Ce taux annuel d'extinction-colonisation s'avère fortement corrélé au pourcentage d'espèces nouvellement implantées ($r^2=0,885$; $p<0,001$) (fig. 4.5) mais pas au pourcentage de taxons disparus ($r^2=0,084$; non significatif). Ainsi, les changements floristiques qui ont affecté les îles de Marseille ont majoritairement consisté en l'implantation de nouvelles espèces plutôt qu'à la disparition de nombreux taxons.

Le taux annuel d'extinction-colonisation apparaît négativement corrélé à la superficie de l'île ($r^2=0,752$; $p<0,005$) (fig 4.6) et positivement corrélé à la densité moyenne de goélands nicheurs sur chaque île ($r^2=0,649$; $p<0,01$) (fig. 4.7). Par contre, aucune relation significative n'a été mise en évidence entre Sr

et la distance de l'île au continent ($r^2=0,017$; non significatif), ou entre Sr et l'isolement de l'île ($r^2=0,312$; non significatif).

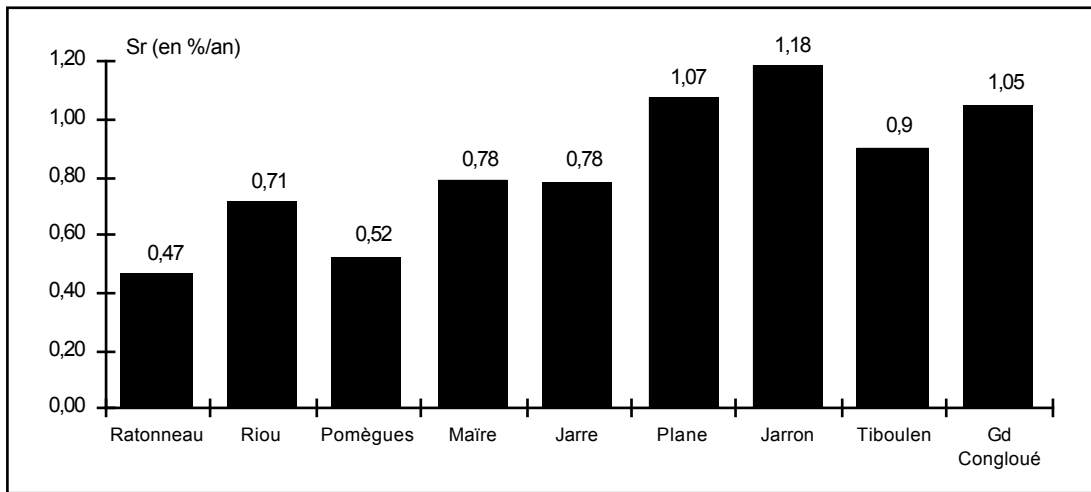


Figure 4.4 - Taux relatif d'extinction-colonisation (Sr) pour chacune des îles de Marseille (les îles sont placées par superficie décroissante).

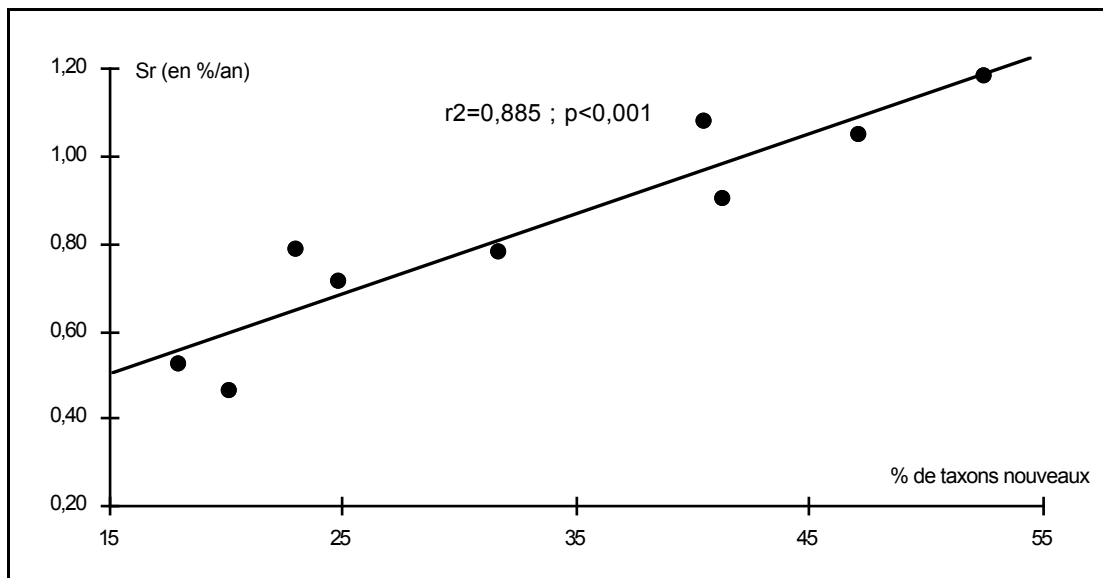


Figure 4.5 - Relation entre le taux relatif d'extinction-colonisation (Sr) et le % de taxons nouvellement implantés sur chacune des îles considérées.

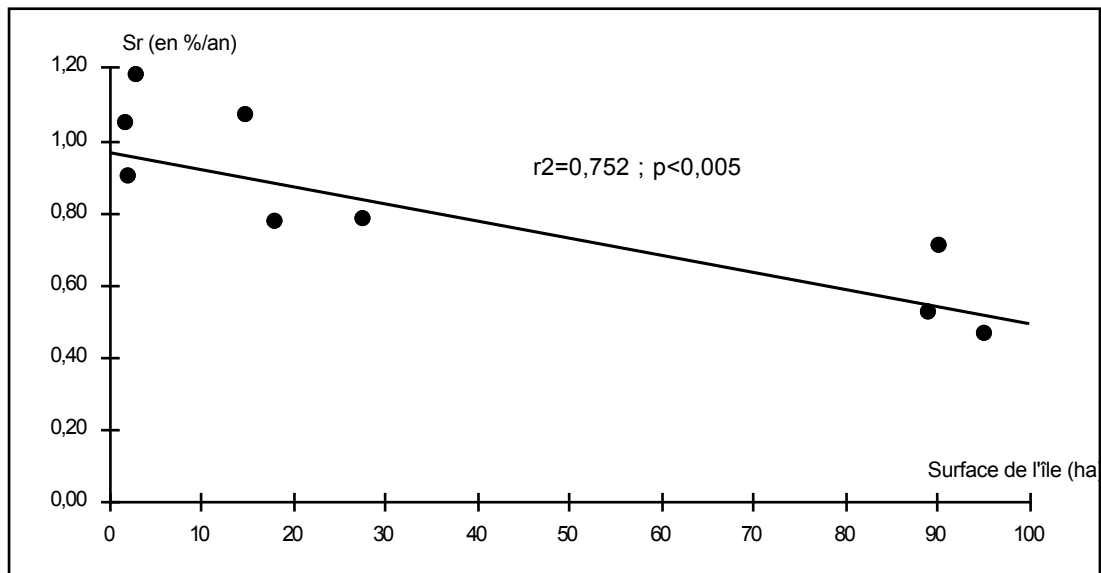


Figure 4.6 - Relation entre le taux relatif d'extinction-colonisation (Sr) et la superficie de l'île considérée.

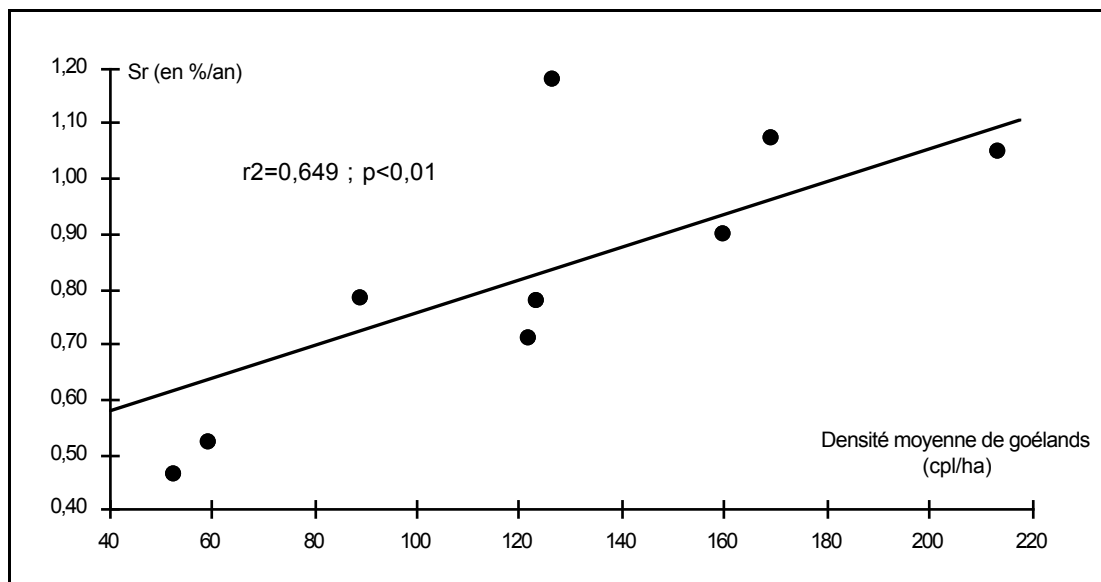


Figure 4.7 - Relation entre le taux relatif d'extinction-colonisation (Sr) et la densité moyenne de goélands nicheurs sur chacune des îles considérées.

La valeur des taux annuels relatifs d'extinction et de colonisation pour les 9 îles prises en compte correspond à des valeurs légèrement plus faibles que celles habituellement observées chez les végétaux vasculaires, généralement comprises entre 1 et 10 $\% \cdot \text{an}^{-1}$ (voir Schoener (1983) pour une synthèse). Il est toutefois important de noter que la plupart des îles prises en compte dans la synthèse de Schoener sont nettement plus petites que celles considérées dans le cadre de cette étude et donc théoriquement plus sujettes aux phénomènes de turnover d'espèces car plus vulnérables à des variations importantes de leurs conditions environnementales notamment à des événements stochastiques de type catastrophiques. Comme prévu par le modèle de Mac Arthur & Wilson (1967), le taux relatif d'extinction-colonisation s'avère d'autant plus fort que l'île considérée est de petite taille. Si ce résultat va dans le sens de ceux obtenus par Nilsson & Nilsson (1982) sur des îles et îlots du lac

Möcklen (Suède), il diffère des conclusions du travail d'Abbott & Black (1980) sur des îlots de la côte australienne. Les taux calculés s'avèrent en outre ne pas être liés à l'isolement de l'île. Un tel résultat a déjà été mis en évidence par les études de Nilsson et Nilsson (1982) mais ne correspond pas aux prédictions de Mac Arthur & Wilson (1967). Le faible isolement des îles considérées dans ce travail (maximum : 3100 m) est probablement la cause de l'absence de corrélation entre ce paramètre et le taux d'extinction-colonisation. Nos résultats mettent également en évidence une corrélation positive entre les densités de goélands et les taux relatifs de renouvellement de la flore. Bien que les îles qui hébergent d'importantes colonies d'oiseaux marins tendent généralement à présenter des taux de renouvellement de flore plus importants que les îles où les oiseaux marins sont absents (Gillham, 1961 ; Abbott, 1977), cette relation doit être considérée avec une certaine prudence dans la mesure où les densités de goélands nicheurs sont négativement corrélées à la superficie des îles (Vidal *et al.*, soumis a ; et voir chapitre 6). Il n'est donc pas réellement possible, à ce stade, de trancher entre l'effet dû à l'action perturbante exercée par les oiseaux marins et celui lié à la superficie des îles considérées.

4.3.2.2 Approche métapopulationnelle

L'approche classique selon le modèle de Mac Arthur et Wilson (1963, 1967) également appelée approche "par île", [*per island approach*] (Morrison, 1997) a souvent été contestée et critiquée (Williamson, 1981) car elle ne prend pas en compte les différences entre espèces, particulièrement en terme de capacité de dispersion, les mettant de ce point de vue-là toutes sur un strict pied d'égalité (Gilbert, 1980 ; Ouborg, 1993). Récemment, une nouvelle approche des phénomènes d'extinction-colonisation d'espèces a été développée en milieu insulaire (Morrison, 1997, 1998) en se basant sur le concept de métapopulation (Levins, 1969, 1970 ; Hanski, 1991). Cette approche dite "par espèce" [*per species approach*] considère une métapopulation comme étant un ensemble de sous-populations distribuées parmi un groupe d'îles ou de fragments d'habitat, et interconnectées entre-elles par un flux de propagules (Morrison, 1998). Les études théoriques et empiriques basées sur une approche métapopulationnelle ont essentiellement concerné les populations animales (voir Gilpin & Hanski (1991) pour une synthèse) et hormis quelques travaux récents (e.g. Ouborg, 1993 ; Perry & Gonzalez-Andujar, 1993) ont largement ignoré les espèces végétales (Husband & Barret, 1996), du fait notamment de la difficulté à inventorier correctement les espèces phanérogamiques (Nilsson & Nilsson, 1983), et du fait de leurs capacités de dispersion plus réduites, rendant moins évidente et moins probable une structuration des populations en métapopulations (Silvertown, 1991).

L'objectif des investigations qui ont été conduites dans ce travail n'est bien entendu pas de tester l'existence de la structure métapopulationnelle de certaines espèces végétales des îles de Marseille, mais le faible isolement des îles étudiées permet raisonnablement d'envisager qu'une partie au moins des taxa puisse présenter une structure de type métapopulationnel, ou du moins que les plus grandes îles puissent servir de réservoir de diaspores et d'espèces pour les petits îlots adjacents selon le concept d'îles-relais "stepping-stone islands" (Carlquist, 1974). Quoiqu'il en soit, la mise en oeuvre d'une analyse des turnovers floristiques selon l'approche métapopulationnelle paraît intéressante parce

qu'elle permet d'analyser séparément le cas de chaque espèce, et ainsi d'étudier si les différents taxa présentent une dynamique similaire d'extinction-colonisation, et de quelle manière les taux de turnover spécifiques varient avec les traits d'histoire de vie et les caractéristiques des espèces.

Dans l'approche de type "métapopulationnel", les taux d'extinction-colonisation sont calculés selon la même formule que dans l'approche biogéographique classique, mais E et I correspondent au nombre d'îles où une espèce est présente respectivement, uniquement lors du premier inventaire et uniquement lors du second. S1 et S2 correspondent au nombre d'îles où une espèce est présente respectivement lors du premier inventaire et lors du second. Dans un souci d'homogénéité géographique et temporelle nous avons exclu de cette analyse les îles de Pomègues et de Ratonneau, afin de ne conserver que les 7 îles de l'archipel de Riou dont les inventaires anciens datent tous de la même période.

4.3.2.2.1 - Valeur des turnovers *per species*

Du fait du faible nombre d'îles considérées dans cette approche (7) le taux d'extinction-colonisation de chaque espèce se répartit selon 17 valeurs et varie de 0 $\% \cdot \text{an}^{-1}$ (espèces qui n'ont connu aucune extinction ni aucune colonisation d'île, que nous appellerons espèces à turnover nul, telles que *Crithmum maritimum* et *Rosmarinus officinalis*), à 2,703 $\% \cdot \text{an}^{-1}$ (espèces qui ont disparu de toutes les îles où elles étaient recensées lors du premier inventaire et/ou qui étaient absentes lors du premier inventaire de toutes les îles où elles ont été récemment inventoriées (fig. 4.8)). Ces espèces seront appelées espèces à turnover maximum (ex. *Malva parviflora*, *Poa annua*). La distribution des espèces selon la valeur des turnovers n'est pas uniforme, et les deux extrêmes ($Sr=0$ ou $Sr=2,703 \% \cdot \text{an}^{-1}$) totalisent plus de 60 % de la totalité des espèces (24,1 % pour $Sr=0$ et 36,1 $\% \cdot \text{an}^{-1}$ pour $Sr=2,703 \% \cdot \text{an}^{-1}$). Le fait que près des 2/3 des espèces végétales recensées sur l'archipel de Riou présentent une des deux valeurs extrêmes de turnover suscite deux remarques. Il est tout d'abord intéressant de constater que malgré le long intervalle entre les deux inventaires et les profonds changements écologiques survenus entre ces deux dates, un lot important d'espèces a non seulement échappé à l'extinction, mais dans le même temps, n'est pas parvenu à coloniser d'autres îles. Il est d'ailleurs à noter que parmi ce cortège d'espèces à turnover nul se trouvent aussi bien des taxons largement répartis sur les îles de l'archipel (parfois sur toutes) que des taxons localisés sur une seule des îles considérées. Ainsi, l'immigration de diaspores conspécifiques à partir du continent, ou "rescue effect" (Brown & Kodric-Brown, 1977), souvent invoquée pour expliquer la persistance de certaines espèces sur des îles et îlots proches d'une source de propagules, ne peut pas être seule responsable du taux important d'espèces à turnover nul parmi la flore de cet archipel.

Il est ensuite à remarquer que parmi l'ensemble des espèces recensées sur l'archipel de Riou, plus du tiers correspond à des taxons qui ont connu un changement de leur statut (présence ou absence) sur l'ensemble des îles où elles ont été recensées (disparues des îles où elles étaient présentes et nouvellement implantées sur celles où elles se trouvent actuellement). Deux raisons peuvent être avancées pour expliquer ce constat. En premier lieu, les goélands ont maintenant colonisé l'ensemble des îles, et leur densité, bien que variable, n'est jamais vraiment faible (minimum : 52,8 couples.ha⁻¹

pour l'île de Ratonneau). Ainsi, toutes les îles présentent actuellement des secteurs perturbés par l'action des goélands, et donc susceptibles de permettre l'implantation de nouvelles espèces végétales. En outre, la pression écologique exercée par les goélands est probablement suffisante pour pouvoir entraîner, sur chacune des îles, la disparition de certains taxons fragiles. En second lieu, les distances entre les îles, ou entre les îles et le continent, sont trop faibles (maximum : 3100 m) pour constituer une barrière géographique déterminante dans la sélection des espèces immigrantes.

En dépit de l'effort de prospection important, et des précautions prises dans la mise à jour des inventaires de la flore phanérogame, il est probable qu'une part du turnover floristique mis en évidence correspond en fait à du pseudoturnover, du fait des difficultés et erreurs d'échantillonnage (Nilsson & Nilsson, 1982, 1983, 1985). Certains taxons présents dans la banque de graines du sol peuvent ne pas avoir germé durant toute la période d'inventaires, et ainsi être passés inaperçus (Willson, 1993). Nous estimons toutefois que dans le cas de cette étude la part du pseudoturnover est faible, du fait d'une période de prospection longue, étalée sur plus de 24 mois consécutifs.

La répartition essentiellement bi-modale des effectifs, entre les deux valeurs extrêmes de turnover a incité à comparer la représentation des traits d'histoire de vie du cortège d'espèces à turnover nul et du cortège d'espèces à turnover maximum. Il est à noter qu'une telle approche n'avait encore jamais été mise en oeuvre pour un cortège important d'espèces végétales.

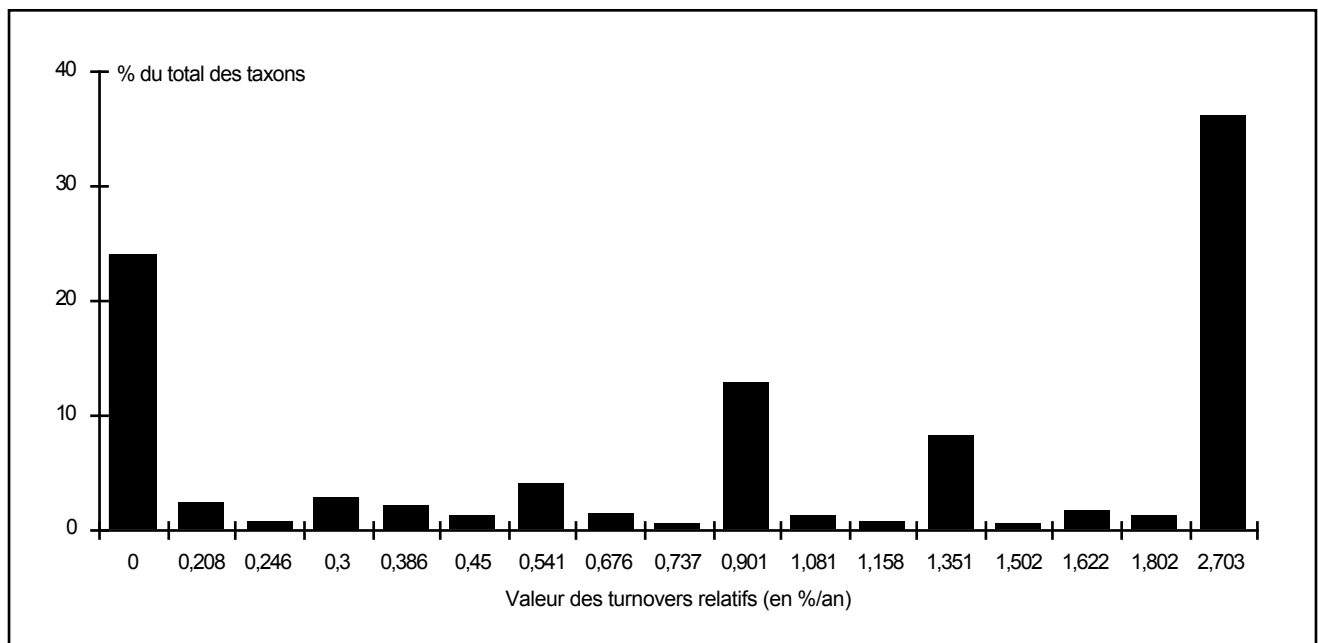


Figure 4.8 - Répartition de l'effectif des espèces végétales de l'archipel de Riou selon le turnover spécifique relatif.

4.3.2.2.2 - Influence du mode principal de dissémination

La répartition des modes de dissémination au sein des espèces à turnover nul est significativement différente de celle des espèces à turnover maximum ($\chi^2= 18,45$; ddl=5 ; $p<0,005$) (fig 4.9). Dans les deux cas, les cortèges floristiques considérés présentent un taux prépondérant d'espèces sans moyen spécial de dissémination à longue distance (respectivement 48,61 % et 36,11 %). Les espèces à turnover maximum sont plus souvent dispersées par le vent (ex. *Crepis sancta*), mais plus rarement par les animaux que les espèces à turnover nul. A elle seule, la différence significative observée entre les espèces à turnover nul et les espèces à turnover maximum, du point de vue de la représentation des modes de dissémination, justifie pleinement la mise en oeuvre de l'approche métapopulationnelle, dont l'emploi dans le cadre des études de turnover d'espèces était en particulier motivé par la prise en compte des capacités de dispersion propres à chaque taxa. Nos résultats contrastent avec ceux de Nilsson et Nilsson (1982) qui n'avaient constaté aucune différence nette des taux d'extinction-colonisation selon le mode de dissémination des espèces considérées. Toutefois, le fait qu'une part importante des espèces végétales recensées, tant parmi les espèces à turnover nul que parmi celles à turnover maximum, ne présente aucune adaptation particulière à la dispersion à longue distance, conforte l'idée selon laquelle l'isolement des îles de l'archipel de Riou est trop réduit pour que les capacités de dispersion des taxons entrent réellement en ligne de compte dans les phénomènes de colonisation, et par la même soient un facteur déterminant de l'intensité des turnovers spécifiques. Un tel constat rejoint les conclusions de Willson (1993) pour qui de nombreuses espèces végétales ne présentent aucune adaptation morphologique évidente pour faciliter leur dispersion. En outre, la très faible part représentée par les taxons à dissémination endozoochore ou épizoochore nous amène à penser que les goélands ne constituent pas un agent prépondérant dans la dissémination des espèces entre les îles, ou depuis le continent. Néanmoins, de nombreuses espèces annuelles cosmopolites à graines de petite taille se retrouvent dans les zones de nidification ou de reposoir des goélands (Médail & Vidal, 1998b). Par contre, pour d'autres colonies de laridés de par le monde, les Goélands argentés *Larus argentatus* (Gillham 1956b) ou à bec cerclé *Larus delawarensis* (Hogg & Morton 1983 ; Morton & Hogg, 1988) représentent des agents importants de colonisation des îles et îlots par les espèces végétales, du fait d'un transport actif après ingestion des fruits ou des graines, mais également d'un transport passif de diaspores accrochées au plumage ou collées aux pattes avec de la boue. Bien que le Goéland leucophée puisse occasionnellement ingérer des fruits, il semble toutefois que ce phénomène soit assez marginal et concerne souvent des individus spécialisés (Bosch *et al.*, 1994 ; Joyeux, 1996).

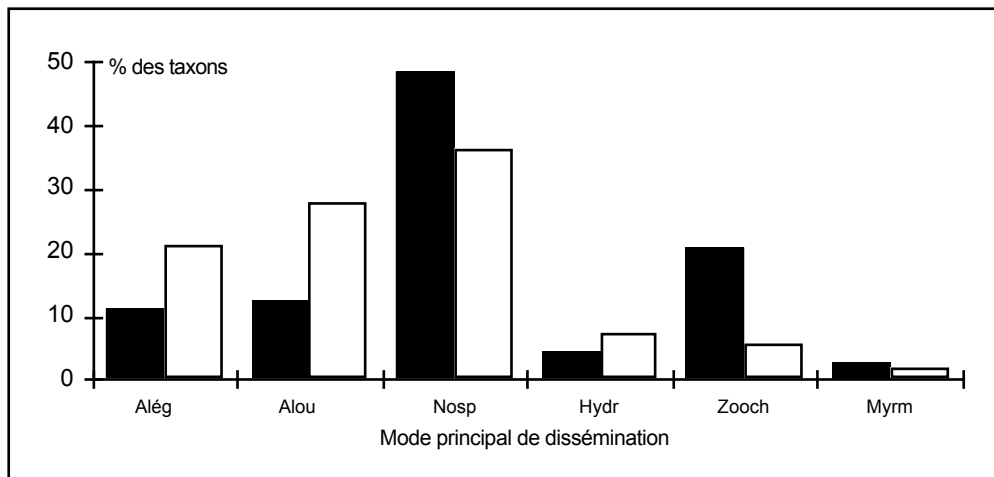


Figure 4.9 - Répartition des espèces à turnover nul et à turnover maximum parmi les différents modes de dissémination (■ : espèces à turnover nul ; □ : espèces à turnover maximum)
 Alég : anémochores légers ; Alou : anémochores lourds ; Nosp : aucun moyen particulier de dissémination à longue distance ; Hydr : hydrochores ; Zooch : zoochores potentiellement à longue distance ; Myrm : myrmécochores.

4.3.2.2.3 - Influence de la taille des taxons

La répartition des effectifs selon les classes de taille des espèces diffère significativement entre le cortège d'espèces à turnover nul et le cortège d'espèces à turnover maximum ($\chi^2= 19,58$; ddl=4 ; $p<0,0001$) (Fig 4.10). Les espèces à turnover maximum sont mieux représentées parmi les taxons de petite taille (< 30 cm, ex. *Veronica persica*), alors que les espèces à turnover nul dominent parmi les taxons les plus grands (> 30 cm, et particulièrement > 1 m, ex. *Ficus carica*). Les relations entre la taille des organismes et les taux d'extinction et/ou de colonisation en milieu insulaire n'ont été que récemment étudiées pour les espèces animales vertébrées (e.g. Pimm *et al.*, 1988 ; Cook & Hanski, 1995), et seulement effleurées pour les espèces végétales (Quintana-Ascencio & Menges, 1996). Chez les vertébrés, la taille des organismes influence plusieurs paramètres qui s'avèrent déterminants pour la valeur des taux d'extinction-colonisation, et en particulier l'espérance de vie, la densité des populations, la taille des populations et la sensibilité à la stochasticité environnementale, particulièrement les variations des ressources trophiques dans le temps (e.g. Carrascal & Telleria, 1991 ; Hanski, 1992 ; Cook & Hanski, 1995). Malheureusement, aucune autre étude n'a encore été conduite en ce sens pour les espèces végétales, et peu d'éléments de comparaison avec nos propres résultats sont disponibles. Toutefois, Quintana-Ascencio et Menges (1996) suggèrent une persistance dans le temps plus élevée pour les espèces de grande taille que pour les taxons les plus petits, sans que les facteurs explicatifs d'un tel patron ne soient véritablement avancés. La taille des taxons végétaux est toutefois intimement liée aux types biologiques définis par Raunkiaer (1934). En dessous de 30 cm de hauteur, les taxons correspondent majoritairement à des espèces annuelles (ainsi qu'à quelques herbacées pérennes) dont les populations fluctuent grandement dans le temps et dans l'espace, et ainsi présentent un turnover important. Au delà de 30 cm, les espèces à turnover nul dominent, et la part des espèces à turnover maximum est divisée par 2 d'une classe de taille à la classe supérieure. Un temps de génération plus élevé pour les arbres et les buissons, combiné à une meilleure résistance à des perturbations

moyennes peut expliquer cette forte persistance des espèces ligneuses entre les deux dates d'inventaires.

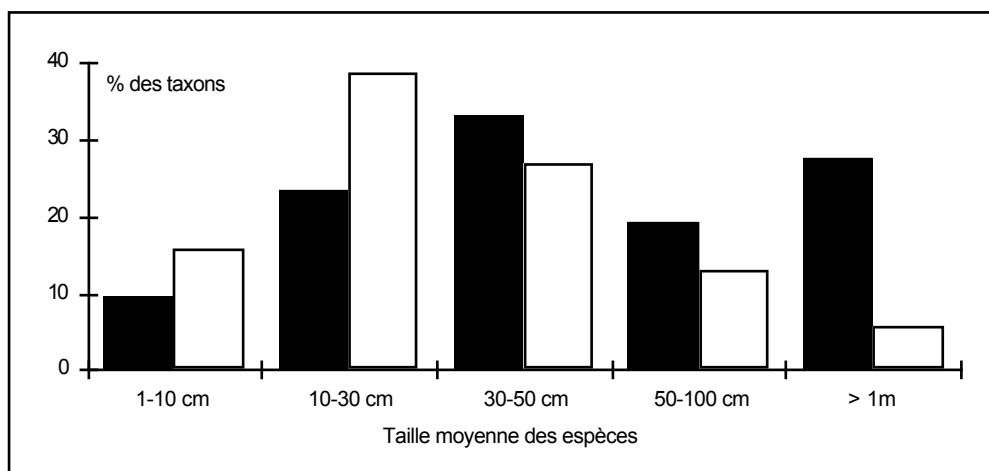


Figure 4.10 - Répartition des espèces à turnover nul et à turnover maximum parmi les différentes classes de taille (■ : espèces à turnover nul ; □ : espèces à turnover maximum)

4.3.2.2.4 Influence du type biologique

La représentation des différents types biologiques au sein du cortège d'espèces à turnover nul diffère significativement de celle du cortège d'espèces à turnover maximum ($\chi^2= 37,63$; ddl=6 ; $p<0,0001$) (fig. 4.11). Les espèces à turnover nul diffèrent, du point de vue des types biologiques, des espèces à turnover maximum par une dominance nette des chamaéphytes (19,44% contre 6,48%), des nanophanérophytes (12,50% contre 0,93%), des phanérophytes (13,89% contre 3,70%) et dans une certaine mesure des hémicryptophytes (27,78% contre 22,22%). A l'opposé, les espèces à turnover maximum dominent parmi les thérophytes (19,44% contre 54,63%) et de manière moins nette parmi les géophytes (6,94% contre 12,04%). Dans la littérature, les thérophytes sont souvent mentionnés comme présentant des taux de turnover spécifiques plus importants que les autres types biologiques du fait qu'ils sont sujets à de fortes fluctuations de populations (Herwitz *et al.*, 1996), ou parce que leur enracinement n'est souvent que superficiel, contrairement aux espèces ligneuses (Soulé *et al.*, 1992 ; Quintana-Ascencio & Menges, 1996). Les thérophytes correspondent à une stratégie adaptative les prédisposant à se développer au niveau d'habitats perturbés, ou d'un environnement stressant (fluctuations imprévisibles du climat méditerranéen) (Madon & Médail, 1997) particulièrement du fait de leur cycle de vie court et donc de leur capacité à exploiter rapidement et efficacement des ressources abondantes mais brèves (Grime, 1977, 1985 ; Daget, 1980). Ces taxons prospèrent ainsi classiquement au niveau des colonies d'oiseaux et de mammifères marins, particulièrement au niveau des zones de végétation ouverte créées par l'action intense des vertébrés coloniaux (Gillham, 1961 ; Sobey & Kenworthy, 1979 ; Hogg & Morton, 1983). Les thérophytes sont largement représentés parmi les espèces végétales invasives dans le monde (Williamson, 1996) et particulièrement dans le bassin méditerranéen (Quézel *et al.* 1990). La relative dominance des espèces à turnover maximum parmi les

géophytes s'avère, par contre, plus surprenante. En effet, les plantes à bulbes constituent généralement un élément stable au sein des communautés végétales, et sont connues pour leur grande persistance dans des habitats non perturbés (McIntyre *et al.*, 1995). Ces plantes s'accommodent toutefois souvent de niveaux modérés de perturbation. Comme cela a déjà été souligné par certains auteurs (e.g. Snogerup & Snogerup, 1987), l'implantation et l'extension récente d'*Allium commutatum* sur plusieurs des îles marseillaises, représentent un exemple précis d'extension de géophytes typiques de îlots méditerranéens pouvant être dispersés par les flots.

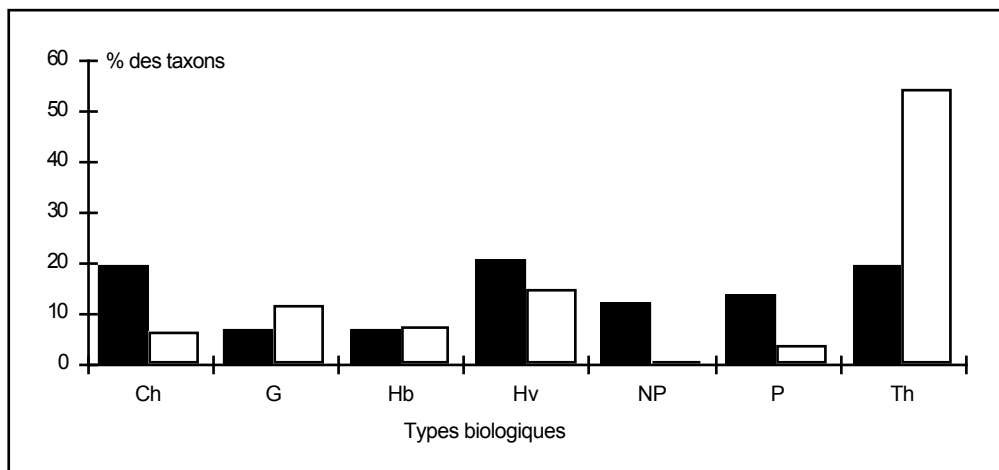


Figure 4.11 - Répartition des espèces à turnover nul et à turnover maximum parmi les différents types biologiques (■ : espèces à turnover nul ; □ : espèces à turnover maximum)
 Ch : chamaéphytes ; G : géophytes ; Hb : hémicryptophytes bisannuels ; Hv : hémicryptophytes vivaces ; NP : nanophanérophytes ; P : phanérophytes ; Th : thérophytes

4.3.2.2.5 Stratégies CSR de Grime

Les espèces à turnover nul diffèrent significativement des espèces à turnover maximum du point de vue de la représentation des différentes stratégies CSR selon le modèle de Grime, tant du point de vue des stratégies *sensu lato* ($\chi^2= 10,18$; ddl=2 ; $p<0,01$) (fig. 4.12a) que du point de vue des stratégies *sensu stricto* ($\chi^2= 30,82$; ddl=8 ; $p<0,0001$) (fig. 4.12b). Les espèces à stratégies R *s.l.* (ex. *Lamium purpureum*) sont plus rares parmi le cortège de taxons à turnover nul que parmi celui à turnover maximum (15,28% contre 37,96%), alors que la répartition est inverse pour les espèces C *s.l.* (20,83% contre 12,04%), telles que *Lonicera implexa* par exemple. Les espèces à stratégie S *s.l.* sont grossièrement réparties de manière équitable entre les espèces à turnover nul et celles à turnover maximum (56,94% contre 50,00%). D'après le modèle défini par Grime (1974, 1977), les espèces compétitrices se caractérisent par une prédilection pour les milieux productifs mais relativement peu perturbés et stables. Nos résultats vont dans ce sens, en associant à la stratégie C un turnover nul prépondérant. A l'opposé, la stratégie rudérale correspondant à des espèces éphémères est favorisée au sein de milieux riches, mais fréquemment perturbés. Dans ce cas la croissance et la floraison rapides et souvent précoces des espèces entraînent des fluctuations importantes de populations chez ces espèces rudérales soumises à de fréquentes et sévères perturbations. Ces caractéristiques sont à l'origine de la prédominance, sur les îles de Marseille, des espèces à turnover maximum parmi les

espèces herbacées, particulièrement adaptées pour s'établir et prospérer au niveau des taches de perturbation créées par les activités des goélands. Les résultats obtenus pour les espèces stress-tolérantes sont moins évidents à expliquer. En effet, alors que parmi les taxons à stratégie S *sensu lato*, CS et SC, prédominent les espèces à turnover nul, les espèces à turnover maximum s'avèrent dominantes au sein du cortège de taxons à stratégie S *sensu stricto*. Ce résultat peut d'une certaine manière être rattaché au large spectre de types biologiques rencontrés chez les espèces stress-tolérantes (Grime, 1985). Le premier groupe correspond essentiellement aux chamaéphytes sempervirents à longue durée de vie, présentant peu de fluctuations de populations, alors que les espèces S *sensu stricto* correspondent majoritairement à des taxons annuels à fort turnover. Les stratégies RS et SR présentent une répartition sensiblement équivalente des espèces à turnover nul et à turnover maximum, illustrant ainsi la bivalence écologique manifestée par les thérophytes méditerranéens vis-à-vis de ces deux stratégies (Madon & Médail, 1997).

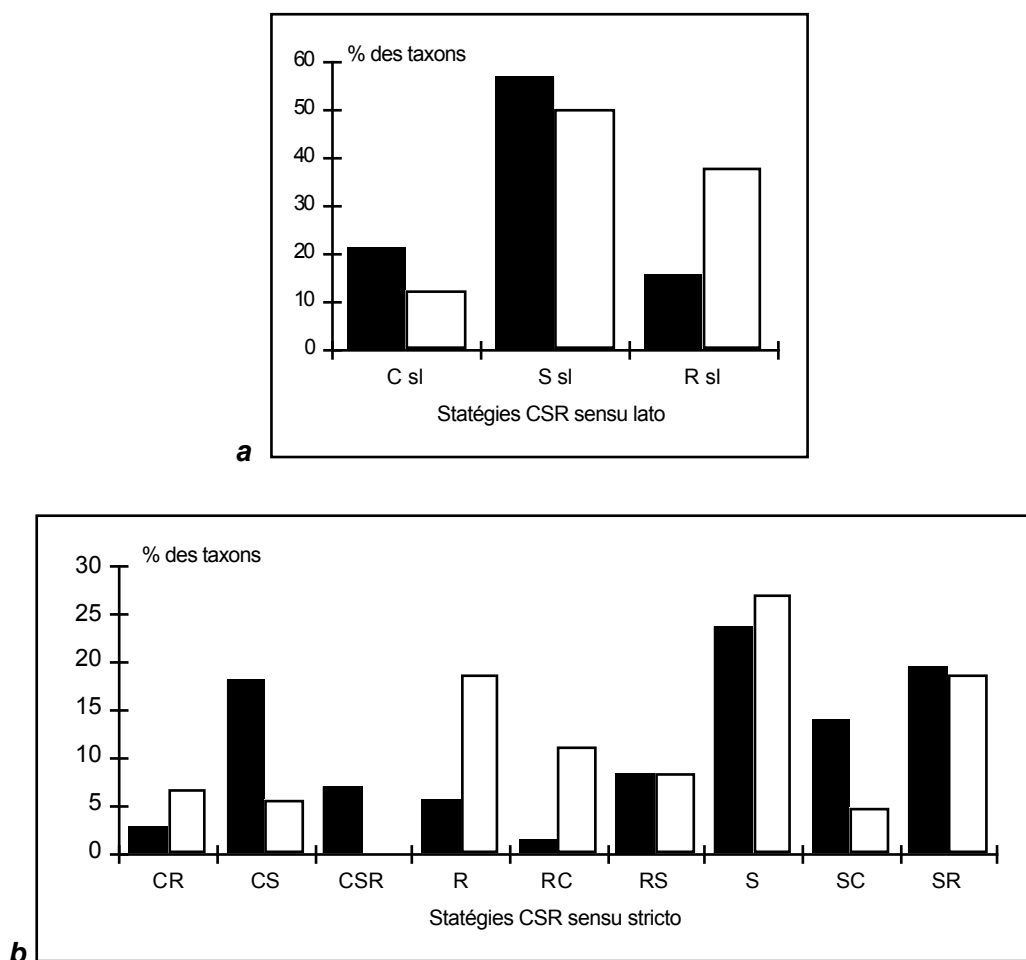


Figure 4.12 - Répartition des espèces à turnover nul et à turnover maximum parmi les différentes stratégies de Grime (a) *sensu lato*, (b) *sensu stricto* (■ : espèces à turnover nul ; □ : espèces à turnover maximum) C : stratégie compétitrice ; S : stratégie stress-tolérante ; R : stratégie rudérale

4.3.2.2.6 Influence du type biogéographique

D'un point de vue biogéographique, les espèces à turnover nul diffèrent significativement de celles à turnover maximum ($\chi^2 = 31,80$; ddl=4 ; $p < 0,001$) (fig 4.13). Les espèces à turnover nul s'avèrent plus

strictement méditerranéennes (sténoméditerranéennes : 58,33% contre 20,37%), telles que *Coronilla valentina valentina*, alors que les espèces à turnover maximum sont plus fréquemment cosmopolites (37,04% contre 12,50%), xénophytes (7,32% contre 2,77%) ou euryméditerranéennes (22,22% contre 13,89%). C'est par exemple le cas de *Agave americana* et *Malva sylvestris*. Un tel patron est en accord avec les données de la littérature, particulièrement en ce qui concerne les espèces invasives (e.g. Williamson, 1996). En outre, dans le cas présent, de nombreux taxons classés en "cosmopolites" pourraient être considérés, à l'échelle réduite des archipels marseillais, comme des espèces non-indigènes. Ainsi, dans ce cas, les espèces cosmopolites ont grossièrement la même signification écologique que les espèces xénophytes. Robinson *et al.* (1994) ainsi que Herwitz *et al.* (1996) soulignent d'ailleurs l'influence des xénophytes dans les changements floristiques en milieu insulaire. Les espèces sténoméditerranéennes, qui constituent la composante floristique réellement autochtone du site correspondent majoritairement à des espèces à turnover nul. Ceci traduit sans doute leur bonne adéquation avec les conditions écologiques drastiques qui caractérisent ces milieux micro-insulaires méditerranéens.

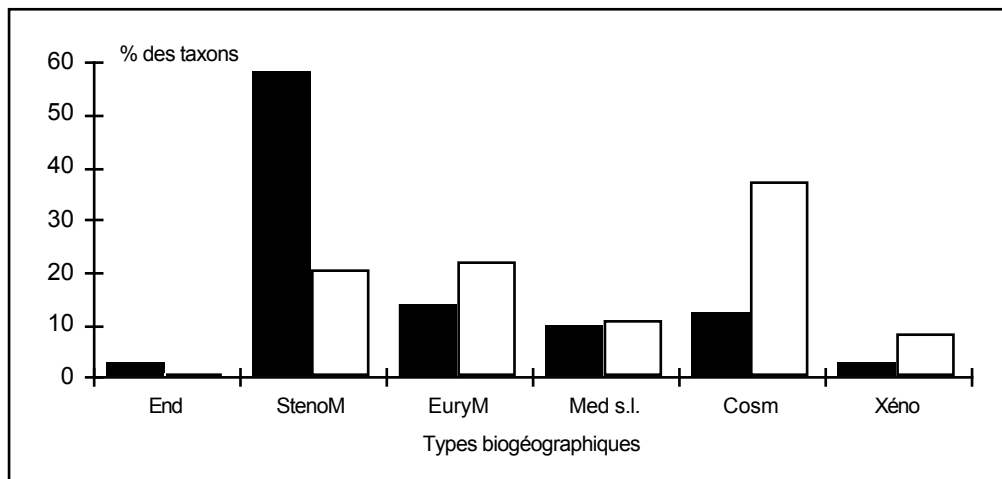


Figure 4.13 - Répartition des espèces à turnover nul et à turnover maximum parmi les différents types biogéographiques (■ : espèces à turnover nul ; □ : espèces à turnover maximum)
 End : endémiques ; StenoM : sténoméditerranéens ; EuryM : euryméditerranéens ; Med s.l. : méditerranéens sensu lato ; Cosm : cosmopolites ; Xéno : xénophytes

4.3.2.3. Conclusions du paragraphe et perspectives

Les relations claires mises en évidence entre l'intensité des turnovers spécifiques et les traits d'histoire de vie des espèces sur les îles de Marseille sont en adéquation avec les quelques rares travaux ayant abordé le sujet en milieu insulaire (Robinson *et al.*, 1994 ; Herwitz *et al.*, 1996), ainsi qu'avec les études, nettement plus nombreuses, réalisées en milieu continental (e.g. Grime, 1977 ; McIntyre *et al.*, 1995 ; Kotanen, 1997a, b). Ainsi, l'intensité des turnovers spécifiques peut être en partie expliquée par la prise en compte d'attributs biologiques simples. Il existe toutefois de fortes corrélations et liens entre les différents traits d'histoire de vie (e.g. Leishman & Westoby, 1992 ; Lavorel *et al.*, 1997 ; Smith *et al.*, 1997). Par exemple, les espèces ligneuses présentent généralement une meilleure adaptation que les espèces herbacées à la dissémination par les vertébrés, et possèdent en outre les diaspores les plus

lourdes (e.g. Oakwood *et al.*, 1993 ; Hughes *et al.*, 1994). Dans un tel contexte, il semblerait particulièrement pertinent de développer, à l'avenir, une classification intégratrice des traits d'histoire de vie au travers de l'approche par groupes fonctionnels, en prenant en compte un nombre plus important d'attributs vitaux, afin notamment (i) : d'analyser de manière plus globale les réponses des communautés insulaires aux fortes perturbations induites par les vertébrés, et (ii) : de permettre la comparaison des patrons d'organisation des systèmes écologiques entre les îles étudiées et le continent proche. Une telle approche a été récemment mise en oeuvre dans le cadre d'une étude relative à la composition floristique de fragments forestiers méditerranéens [îles d'habitat] isolés dans une matrice culturale (Médail *et al.*, 1998).

4.4 Analyse qualitative des changements floristiques

Les changements floristiques survenus sur les îles de l'archipel de Riou entre 1960 et 1997 ont été analysés grâce à une analyse canonique des correspondances (ACC) (ter Braak, 1986 ; Chessel, 1995 ; cf chap.2). Cette méthode statistique multivariée a été mise en oeuvre afin de confronter des variables relatives aux îles étudiées (surface, indice de forme (L/I), distance au continent, densité moyenne de goélands nicheurs, % de taxons rudéraux) avec les compositions floristiques de chaque île en 1960 et 1997. Le plan factoriel de l'ACC met clairement en évidence l'ampleur des changements survenus dans la composition floristique des îles de l'archipel de Riou depuis 1960 (fig. 4.14). Une "dérive floristique" forte caractérise l'ensemble des îles étudiées, mais celle-ci s'est manifestée selon un axe privilégié quelque peu différent dans le cas des petits îlots (Grand Congloué, Tiboulén, Jarron), comparé aux plus grandes îles (Riou, Maïre, Jarre, Plane). Les variables prises en compte permettent d'expliquer 49% de la variabilité floristique entre les deux dates, et les corrélations axe à axe entre l'analyse des correspondances sur les données floristiques et l'ACC sont relativement élevées (tab. 4.3). Le premier axe de l'ACC (valeur propre : 0,289, % d'inertie : 29,3) met en évidence l'existence d'un gradient corrélé à la superficie des îles ($r=0,506$). Le deuxième axe (valeur propre : 0,216; % d'inertie : 22,8) représente la dérive floristique depuis 1960. Toutes les îles considérées présentent des changements floristiques relativement similaires, corrélés avec les densités de goélands ($r=-0,395$), avec la part des espèces rudérales ($r=-0,405$) et, dans une moindre mesure, avec la distance de l'île au continent ($r=0,300$).

Axes	1	2	3	4	5
Valeurs propres	0,289	0,216	0,160	0,134	0,079
Corrélations entre la flore et les variables	0,987	0,945	0,969	0,964	0,740
% cumulés de variance					
de la relation flore-variables	29,3	52,1	68,6	82,7	93,4
de la composition floristique	16,8	27,0	35,3	42,3	48,2
% Rudérales	- 0,000	- 0,405	0,170	0,046	- 0,057
Surface des îles	0,506	- 0,119	- 0,082	- 0,014	0,018
Distance au continent	0,193	- 0,300	- 0,259	0,039	0,040
Forme des îles	0,239	- 0,093	0,072	0,314	- 0,005
Densités de goélands	- 0,141	- 0,395	0,157	- 0,038	0,058

Tableau 4.3 - Valeurs propres, corrélations flore-variables, part de variance expliquée par l'ACC et coefficients de corrélation avec les 5 premiers axes.

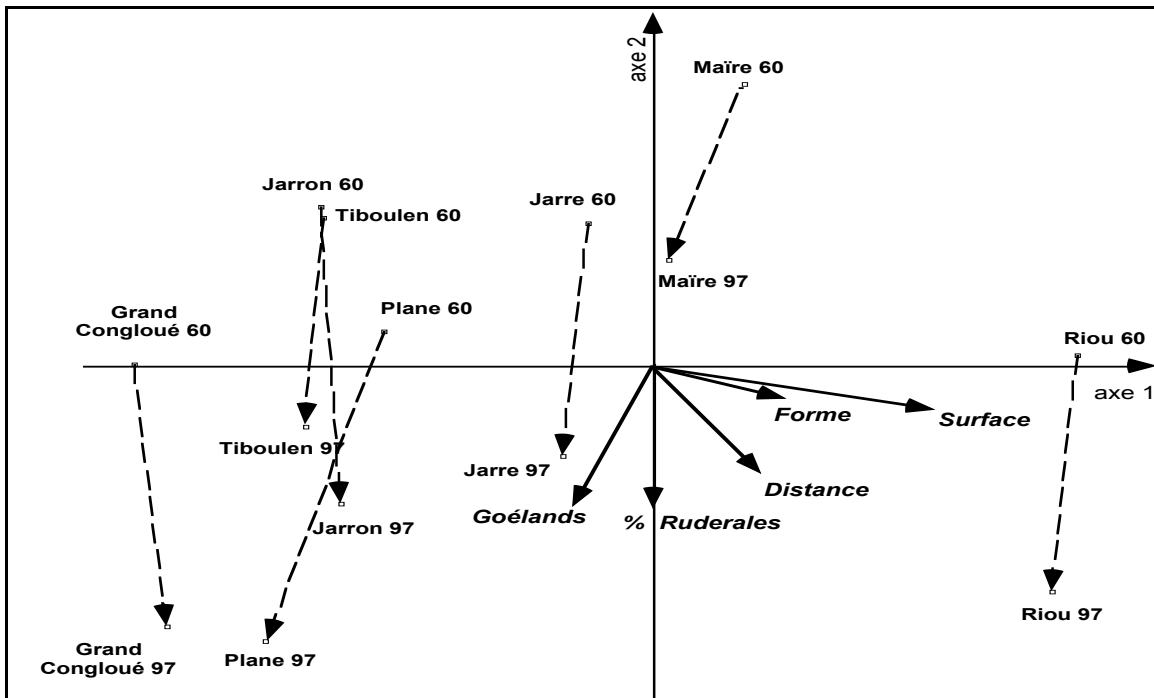


Figure 4.14 - Plan factoriel 1-2 de l'ACC réalisée entre les compositions floristiques des îles en 1960 et 1997 et les 5 variables considérées.

La comparaison des compositions floristiques des différentes îles de l'archipel de Riou entre 1996 et 1997 peut également être analysée au travers du modèle CSR de Grime. La représentation de ces changements selon le modèle triangulaire pour trois îles de taille différente (fig. 4.15) montre que les espèces à affinités stress-tolérantes ont subi durant cette période un net recul au profit des espèces à affinités rudérales. Ainsi, la part des espèces R+RS+RC a augmenté de 63 % sur l'île de Riou et a été multiplié par 9 en ce qui concerne l'îlot du Tiboulen.

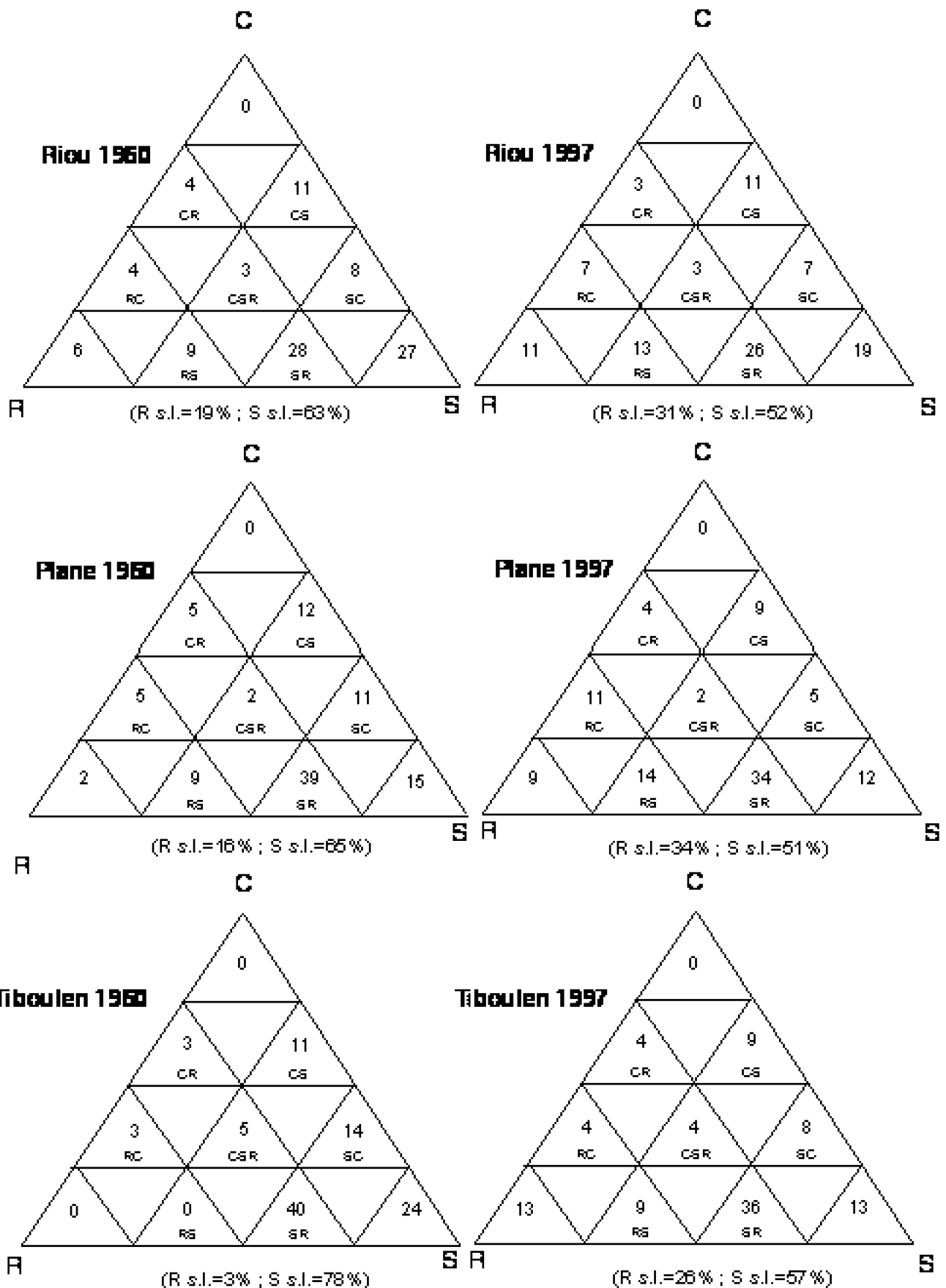


Figure 4.15 - Changements floristiques sur trois îles de l'archipel de Riou entre 1960 et 1997 examinés du point de vue de la représentation des stratégies CSR du modèle de Grime. Les données sont exprimées en %. C : compétition ; S : stress-tolérant ; R : rudéral.

4.5 Analyse fonctionnelle des taxons nouvellement implantés

Les changements floristiques survenus durant les dernières décennies sur les îles de Marseille sont, pour une large part, liés à l'implantation massive de nouvelles espèces végétales (cf. 4.3.1). Dans ce contexte, il paraissait intéressant d'analyser plus en détail les caractéristiques fonctionnelles des taxons qui composent ce cortège nouvellement implanté afin d'étudier particulièrement :

- (i) si ces espèces présentent des adaptations particulières aux conditions écologiques nouvelles induites par l'action des goélands,
- (ii) si ces espèces s'avèrent particulièrement adaptées à la dissémination par les oiseaux marins,
- (iii) si les patrons mis en évidence sont identiques sur l'ensemble des îles, ou différent d'une île à l'autre.

4.5.1 Types biologiques

Quelque soit l'île ou l'îlot considéré, les thérophytes constituent très majoritairement le type biologique le mieux représenté parmi les taxons nouvellement implantés (de 44,19 % jusqu'à 81,25 % de l'ensemble des taxons nouveaux) (fig 4.16). Il est toutefois à noter que les thérophytes sont légèrement moins abondants sur les îles de Pomègues et Ratonneau que sur celles de l'archipel de Riou. Par ordre décroissant de représentation au sein des espèces nouvellement implantées, les autres types biologiques d'importance sont les hémicryptophytes (hémicryptophytes bisannuels : de 2,33% à 16,67 % ; hémicryptophytes vivaces : 0 % à 22,22 %), suivis des chamaéphytes (2,33 % à 14,29 %), des géophytes (0 % à 12,90 %). Les autres types biologiques (phanérophytes, nanophanérophytes) s'avèrent toujours très minoritaires parmi les espèces nouvellement implantées. Les thérophytes et les hémicryptophytes sont classiquement considérés comme étant particulièrement adaptés aux forts régimes de perturbation (e.g. Grime, 1977, 1985) et aux conditions de stress induites par les particularités du bioclimat méditerranéen (Hobbs & Mooney, 1995). Ces deux types biologiques sont logiquement dominants parmi les espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille, du fait de leur bonne résistance aux conditions écologiques qui s'y exercent, notamment celles liées à l'action des colonies d'oiseaux marins (Hogg & Morton, 1983 ; Sobey & Kenworthy, 1979). Du fait de leurs caractéristiques écologiques, les thérophytes représentent un type biologique bien représenté parmi les taxons végétaux invasifs, dans le monde (e.g. Williamson, 1996) et dans le bassin méditerranéen en particulier (Quézel *et al.*, 1990).

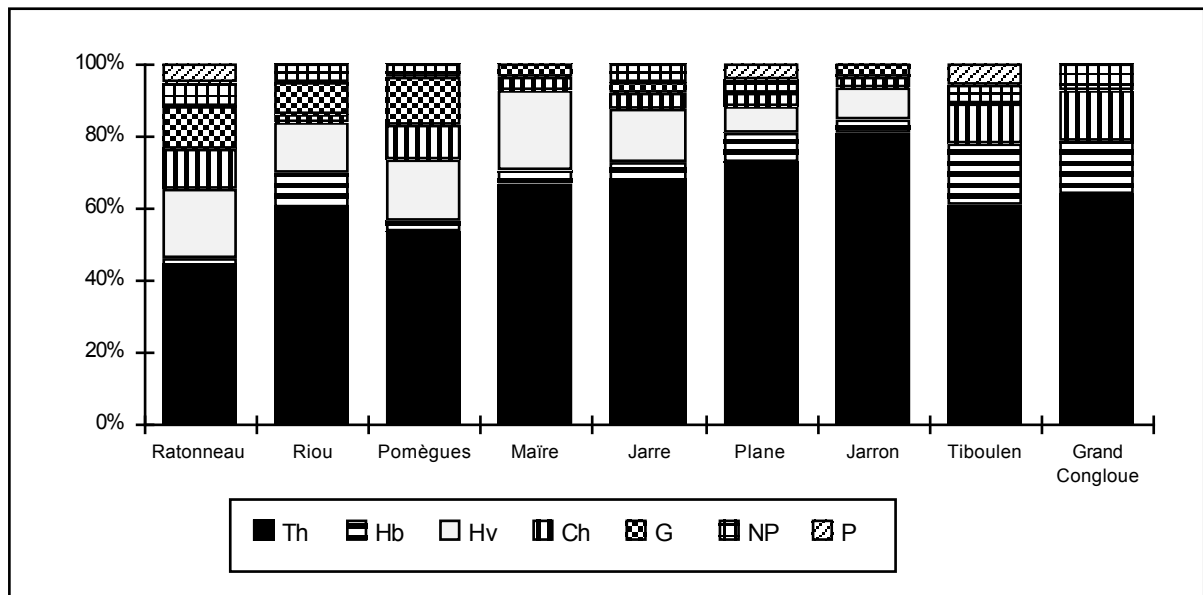


Figure 4.16 - Représentation des différents types biologiques parmi le cortège d'espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille. Th : thérophytes ; Hb : hémicryptophytes bisannuels ; Hv : hémicryptophytes vivaces ; Ch : chamaéphytes ; G : géophytes ; NP : nanophanérophytes ; P : phanérophytes.

4.5.2 Modes de dispersion

Assez curieusement, le cortège d'espèces nouvellement implantées se caractérise par l'abondance de taxons dont les diaspores ne présentent pas d'adaptation à la dissémination à longue distance (de 33,33% à 55,81%) (fig. 4.17). Ceci est probablement lié au fait que l'isolement des îles étudiées est trop faible (maximum 3100 m) pour que se manifeste une sélection des taxons en fonction de leur mode ou de leur distance potentielle de dissémination (Médail & Vidal, 1998a). Les espèces adaptées à la dispersion anémochore à longue distance représentent toutefois une part importante des nouveaux taxons (25,58% à 46,88% des taxons), avec, selon les îles prises en compte, une dominance des planeurs légers ou bien des planeurs lourds. Il est à signaler que la baie de Marseille est très fréquemment balayée par un vent violent (Mistral) de secteur nord-ouest, qui place ainsi les îles étudiées sous le vent du liseré côtier proche. Les taxons adaptés à la dissémination zoochore à longue distance ne s'avèrent, quant à eux, que modestement représentés (de 9,68 % à 22,22 %). Si la dépendance forte du Goéland leucophée vis-à-vis des ressources alimentaires carnées d'origine humaine explique largement sa très faible dispersion d'espèces végétales par endozoochorie (voir chapitre 3), nous aurions toutefois pu nous attendre à ce que les déplacements quotidiens effectués par l'espèce entre les îles et les sites d'alimentation sur le continent se traduisent par l'implantation de nombreux taxons adaptés à la dissémination épizoochore, comme cela a été mis en évidence sur des colonies canadiennes (Morton & Hogg, 1989). Puisque sur les îles Marseillaises, les oiseaux marins ne semblent contribuer que pour une faible part à la dissémination des espèces allochtones, il est probable que par le passé, des diaspores de nombreuses espèces aujourd'hui nouvellement implantées soient parvenues à atteindre ces archipels, sans toutefois y trouver les conditions adéquates pour s'y établir. Enfin, il est intéressant de constater que très peu de taxons nouvellement implantés (0 % à 3,70 %) présentent un mode de dissémination principal de type hydrochore. Il est toutefois probable que de

nombreux taxons classés ici comme zoochores ou barochores doivent, en fait, être localement anthropozoochores, car l'homme joue un rôle notable dans la dispersion des végétaux en situation d'insularité (Morton & Hogg, 1989 ; Hodkinson & Thompson, 1997).

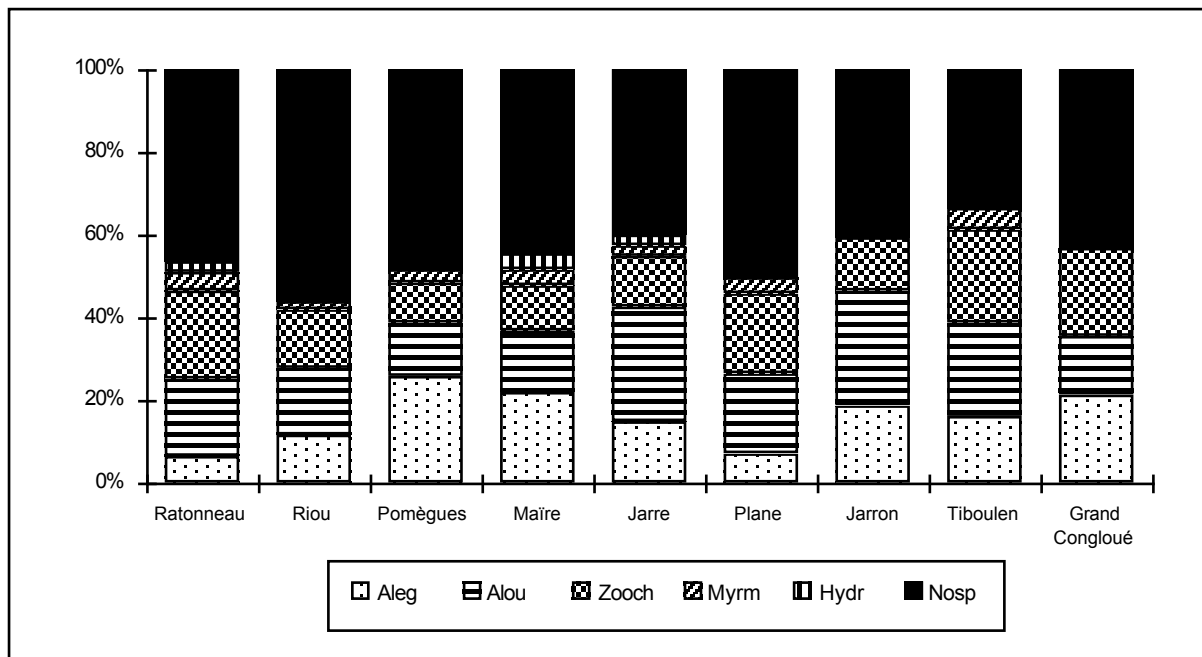


Figure 4.17 - Représentation des modes de dissémination parmi le cortège d'espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille. Aleg : anémochores légers ; Alou : anémochores lourds ; Zoch : zoochores potentiellement à longue distance ; Myrm : myrmécochores ; Hydr : hydrochores ; Nosp : sans moyen spécial de dissémination.

4.5.3 Stratégies CSR selon le modèle de Grime

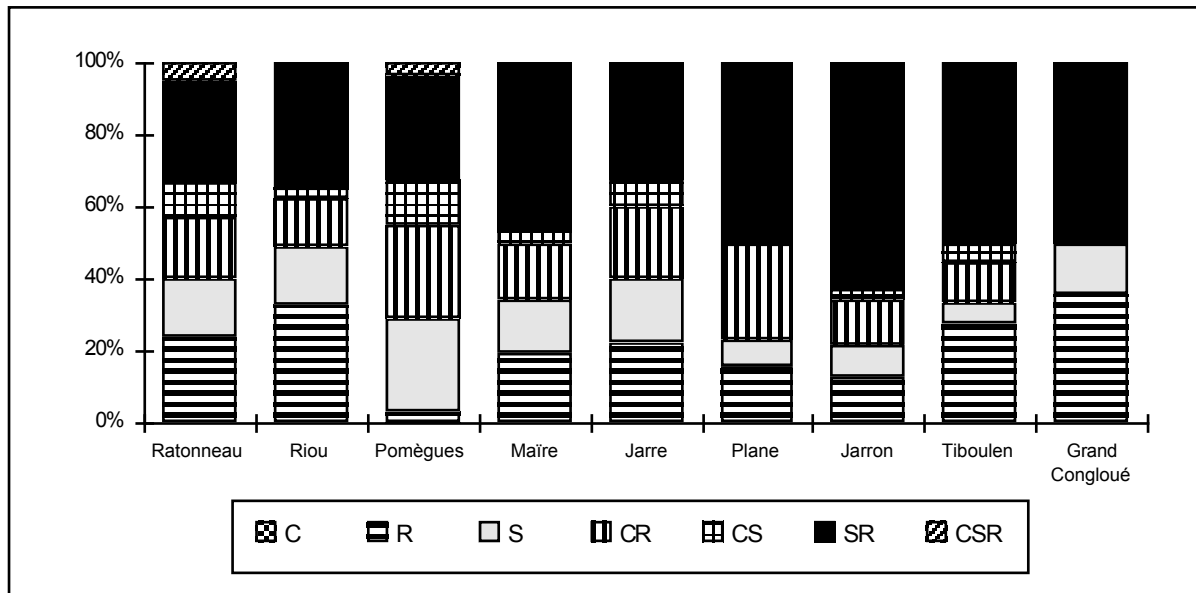


Figure 4.18 - Représentation des différentes stratégies selon le modèle CSR de Grime parmi le cortège d'espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille. C : taxons compétiteurs ; R : taxons rudéraux ; S : taxons stress-tolérants ; CR : taxons à stratégie intermédiaire compétitrice et rudérale ; CS : taxons à stratégie intermédiaire compétitrice et stress-tolérante ; SR : taxons à stratégie intermédiaire stress-tolérante et rudérale ; CSR : taxons à stratégie médiane entre les trois pôles.

Pour la totalité des îles considérées, la stratégie SR *s.l.*, c'est-à-dire la stratégie stress-tolérante / rudérale domine parmi les espèces végétales nouvellement implantées (de 28,57% à 62,50%) (fig. 4.18). Ensuite, par ordre décroissant d'importance se trouvent la stratégie R (de 3,23% à 35,71%), la stratégie S (de 5,56% à 25,81%) et la stratégie CR (de 0% à 25,81%). La prédominance, parmi les taxons nouveaux, d'espèces à stratégie SR *s.l.* traduit bien la nature des deux principales contraintes écologiques qui s'exercent sur ces sites : un climat méditerranéen drastique et diverses perturbations (oiseaux marins, embruns pollués).

4.5.4 Types biogéographiques

Les espèces végétales nouvellement implantées s'avèrent, pour une part importante, correspondre à des taxons cosmopolites (de 22,58 % à 55,56 %) (fig. 4.19). Par ordre décroissant d'importance, figurent ensuite les taxons euryméditerranéens (11,91 % à 34,38 %), les sténoméditerranéens (11,54 % à 32,26 %), les méditerranéens *sensu lato* (0 à 16,13 %), les xénophytes (0 à 26,19 %) et enfin, les endémiques (0 à 6,25 %). Il est intéressant d'observer que les espèces xénophytes représentent une part importante des taxons nouvellement implantés seulement sur les grandes îles, traduisant ainsi une influence humaine plus forte au travers d'habitations permanentes (Pomègues et Ratonneau) ou d'occupations humaines temporaires (Riou).

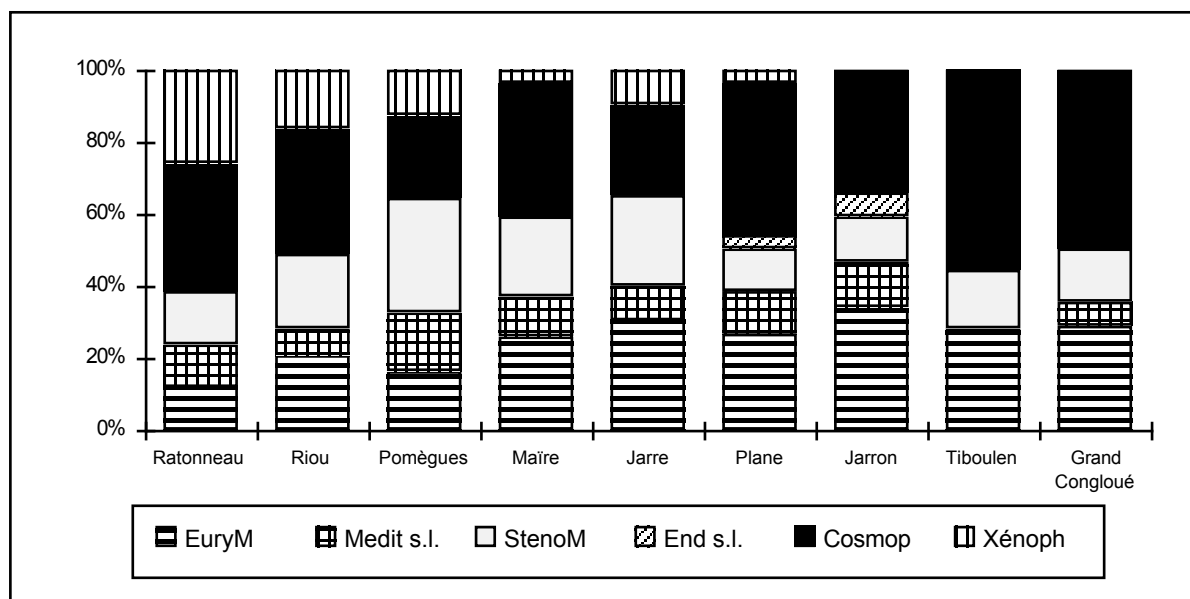


Figure 4.19 - Représentation des différents types biogéographiques parmi le cortège d'espèces nouvellement implantées sur les îles de Marseille. EuryM : taxons euryméditerranéens ; Medit s.l.: taxons méditerranéens *sensu lato* ; StenoM : taxons sténoméditerranéens ; End s.l. : taxons endémiques *sensu lato* ; Cosmop : taxons cosmopolites ; Xénoph : taxons xénophytes et naturalisés.

L'implantation récente et massive de nouveaux taxons végétaux sur les îles de Marseille semble clairement liée aux profondes modifications survenues durant ces dernières décennies sous l'effet de l'explosion démographique des colonies de Goélands leucophées. Ainsi, sur ces îles proches du continent, les processus d'immigration ne s'avèrent pas tant liés aux capacités disséminatrices des espèces, facteur généralement invoqué en priorité (e.g. Morrison, 1997), qu'à leur aptitude à s'établir et

à prospérer sur les habitats perturbés nouvellement créés sous l'action des oiseaux marins. Ainsi, cette perturbation intense et récente conduit à la favorisation nette de certains attributs biologiques traduisant une adaptation à la survie en milieu perturbé (en particulier taxons thérophytes à affinités rudérales) qui se traduisent en outre par une certaine "dénaturation" des communautés, où les espèces à large aire de répartition et les taxons xénophytes s'étendent.

5 - Analyse des patrons d'organisation des phytocénoses sur les îles de Marseille et le massif de Marseilleveyre

5.1 Recherche des principaux gradients écologiques

Les relevés floristiques, en présence/absence, réalisés sur les placettes de 100 m² mises en place sur les archipels de Riou et du Frioul, ainsi que sur le versant maritime du massif de Marseilleveyre ont été analysés, et confrontés aux données mésologiques et aux pressions de perturbation par les oiseaux marins, afin de dégager les patrons principaux d'organisation des phytocénoses du site d'étude.

Plusieurs jeux de placettes ont été successivement envisagés, afin d'analyser au mieux la manière dont se structurent la flore et la végétation du site. En tout premier lieu, a été considéré l'ensemble du jeu de 241 placettes (insulaires et continentales), puis, dans un second temps, les 171 placettes disposées en situation insulaire (archipel de Riou et du Frioul), les 95 placettes de l'archipel de Riou, les 76 placettes de l'archipel du Frioul, et enfin les 70 placettes du massif de Marseilleveyre (situation continentale).

L'outil statistique privilégié dans ce paragraphe est l'Analyse Factorielle des Correspondances, AFC (voir Chap 2), qui, au travers de la mise en évidence de gradients écologiques, permet une approche des dynamiques successioneuses ou régressives que subissent les phytocénoses (Bonin & Taton, 1990). Seuls les plans factoriels 1-2 des cinq AFC réalisées ont été pris en compte. Pour chacun des deux premiers axes, la connaissance de l'écologie des taxons les plus contributifs a permis la mise en évidence de gradients écologiques pertinents intervenant dans la structuration des phytocénoses. Afin d'étayer ces premières conclusions, une analyse indirecte des gradients (Whittaker, 1967 ; Austin, 1985) a systématiquement été réalisée, en confrontant (par régression simple) les coordonnées des points-placettes sur les deux premiers axes de l'AFC avec les caractéristiques topographiques et mésologiques des placettes, ainsi qu'avec le nombre de couples de goélands nicheurs sur celles-ci.

Une part importante des 279 espèces végétales inventoriées lors des 241 relevés n'ont été trouvées que sur un nombre très réduit de placettes, parfois sur une seule. Ces espèces "rares", dont l'importance s'avère souvent surestimée, nuisent généralement à une bonne structuration et un bon étalement du nuage des points-placettes sur les plans factoriels, sans pour autant apporter d'information écologique pertinente (Vedrenne, 1982). Afin de s'affranchir de cette distorsion et d'accéder à une perception plus nette de l'organisation des phytocénoses, les analyses ne prendront en compte que les espèces dont le nombre d'occurrences est au moins égal à 5 ou à 3, selon l'importance du jeu de placettes traité.

5.1.1. Analyse globale du jeu total de placettes

Une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) a été réalisée sur les inventaires floristiques (en présence / absence) des 241 placettes d'étude de 100 m² disposées sur les archipels marseillais et sur le continent proche. Cette AFC a été réalisée en ne prenant en compte que les espèces dont la fréquence d'occurrence est au moins égale à 5 (présentes sur au moins 5 placettes), soit 136 taxons au total (tab. 5.1).

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeurs propres	0,637	0,323	0,301	0,189	0,178	0,172
Pourcentages d'inertie (%)	9,93	5,04	4,70	2,95	2,77	2,68

Tableau 5.1 - Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les 6 premiers axes de l'AFC sur les inventaires floristiques du jeu complet de placettes (241 relevés X 136 taxons).

Interprétation de l'axe 1

La projection des points-placettes sur le plan 1-2 permet en tout premier lieu de mettre en évidence que l'axe 1 oppose de manière nette les placettes continentales (côté négatif) aux placettes disposées en milieu insulaire (côté positif), parmi lesquelles se retrouvent cependant quelques rares placettes continentales (fig. 5.1).

Côté négatif de l'axe 1	Côté positif de l'axe 1
<i>Cistus albidus</i> (35)	<i>Atriplex prostrata</i> (22)
<i>Globularia alypum</i> (34)	<i>Lotus cytisoides</i> (21)
<i>Erica multiflora</i> (33)	<i>Senecio leucanthemifolius</i> (20)
<i>Rhamnus alaternus</i> (31)	<i>Euphorbia linifolia</i> (20)
<i>Staehelina dubia</i> (29)	<i>Parietaria judaica</i> (19)
<i>Pinus halepensis</i> (28)	<i>Frankenia hirsuta</i> (17)
	<i>Catapodium marinum</i> (17)

Tableau 5.2 - Taxons à forte contribution pour l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques des 241 placettes d'étude (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

L'axe 1 oppose, du côté négatif, des espèces typiques des matorrals méditerranéens, essentiellement des nanophanérophytes et chamaéphytes stress-tolérants (*Cistus albidus*, *Globularia alypum*) à des espèces (du côté positif) à affinités rudérales marquées (*Atriplex prostrata*, *Parietaria judaica*) présentant souvent une tolérance élevée vis-à-vis du sel (*Senecio leucanthemifolius*, *Frankenia hirsuta*, *Euphorbia linifolia*) (tab. 5.2). Les coordonnées des points-placettes selon l'axe 1 ont été confrontées par une régression linéaire simple aux paramètres topographiques et mésologiques relevés sur les placettes étudiées. La mise en oeuvre de cette méthode (analyse indirecte des gradients) permet de mettre en évidence une opposition, selon l'axe 1, entre deux groupes de variables significativement corrélées ($p < 0,0001$) aux coordonnées factorielles des points-placettes sur l'axe 1 (tab. 5.3) :

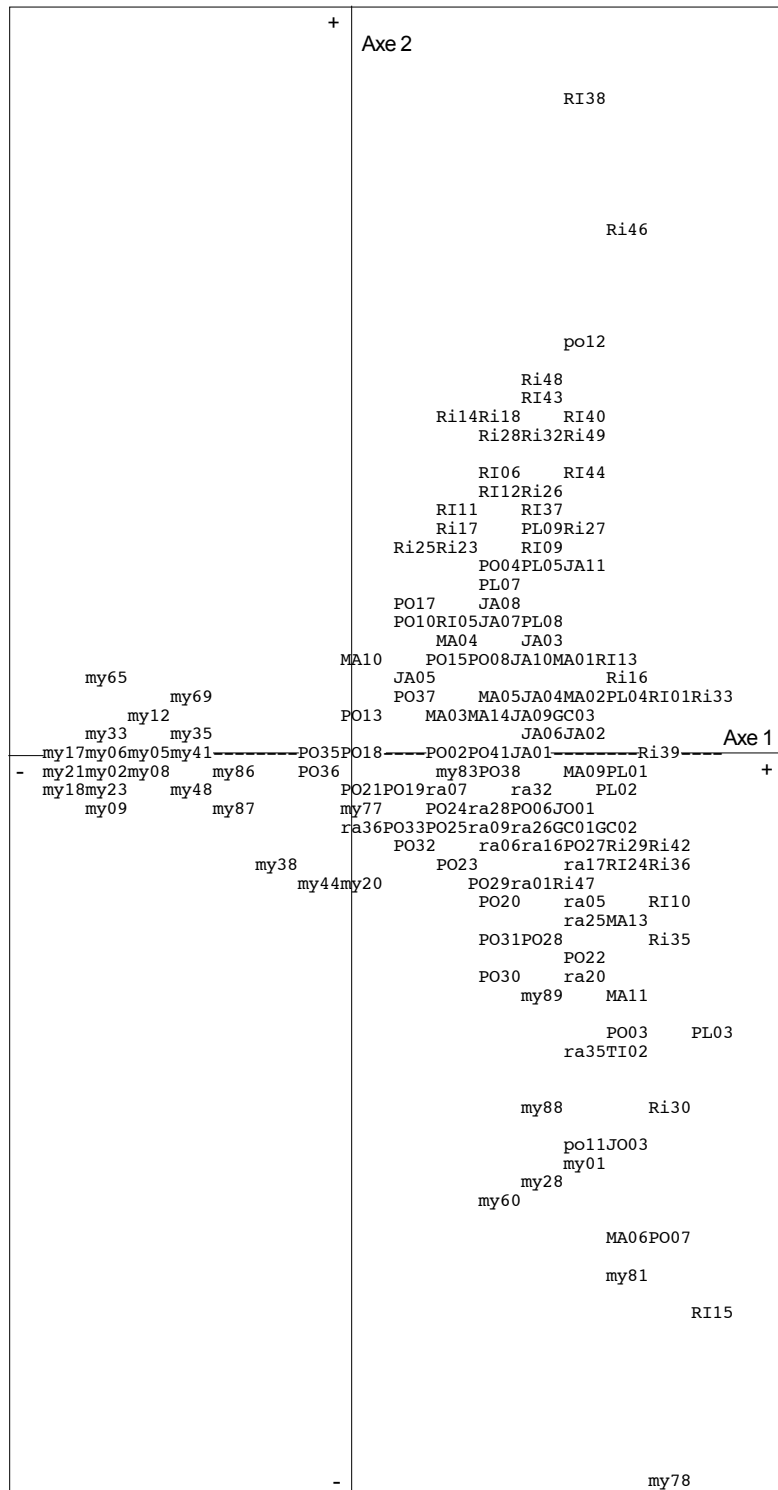


Figure 5.1 - Plan factoriel 1-2 de l'AFC sur les données floristiques des 241 placettes d'étude

Côté négatif de l'axe 1	F	Côté positif de l'axe 1
Faibles densités de goélands	166,46	Fortes densités de goélands
Eloignement à la mer	236,93	Proximité de la mer
Altitude importante	150,71	Faible altitude
<u>Abondance des strates hautes (> 0,5 m)</u>		<u>Abondance des strates basses (< 0,5 m)</u>
Strate arbustive importante (0,5-1 m)	118,66	Strate arbustive plus réduite
Présence d'une strate arborée (> 2m)	39,93	Absence d'une strate arborée
Strate basse réduite (< 0,5 m)	26,88	Strate basse importante

Tableau 5.3 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 1 de l'A.F.C.

F : valeur observée du test F sur la significativité de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 241 placettes ; X^2 significatif avec $p < 0,0001$).

Ainsi, la séparation constatée selon l'axe 1 entre les placettes continentales et les placettes insulaires, traduit des conditions environnementales ainsi que des faciès de végétation différents. Les placettes disposées sur les îles marseillaises subissent en particulier une influence maritime plus importante, présentent une végétation moins fournie et plus rase que les placettes disposées sur la frange littorale du massif de Marseilleveyre, mais surtout, connaissent une influence forte des colonies de goélands (absentes du continent). Ainsi, en dépit de conditions climatiques proches, d'une nature de substrat identique (calcaire urgonien), et d'une proximité géographique (quelques centaines de mètres), ces deux ensembles présentent des phytocénoses bien différenciées. Cette ségrégation est notamment à mettre au crédit de l'influence des goélands, qui occasionnent l'apparition de faciès rudéraux et ornithocoprophiles, et qui sont susceptibles, en particulier par leur piétinement permanent, d'exercer une action déstructurante sur la végétation. Ces zoopopulations constituent donc probablement, de manière directe et indirecte, un facteur majeur de structuration et de différenciation des phytocénoses du site.

Les rares placettes continentales qui apparaissent sur le plan factoriel 1-2, mêlées aux placettes insulaires, telles My89, My81, My28 et My88, correspondent à des placettes disposées sur le liseré côtier du massif de Marseilleveyre, à proximité de zones habitées, sur des talus et des remblais anthropogéniques, permettant à une flore rudérale halo-résistante de s'établir en l'absence de perturbation par les zoopopulations. A ce stade, il est particulièrement intéressant de constater que le "dénominateur floristique commun" entre les îles de Marseille et le massif littoral proche ne correspond pas tant à des phytocénoses typiques du littoral calcaire rocheux, comme on aurait logiquement pu s'y attendre, mais plutôt à des formations de milieux perturbés et dégradés.

Interprétation de l'axe 2

Selon l'axe 2 de l'AFC s'opposent les taxons à forte contribution suivants (tab. 5.4) :

Côté négatif de l'axe 2	Côté positif de l'axe 2
<i>Silene sedoides</i> (75)	<i>Erodium chium</i> (64)
<i>Crithmum maritimum</i> (64)	<i>Anagallis arvensis</i> (53)
<i>Limonium pseudominutum</i> (58)	<i>Geranium molle</i> (43)
<i>Camphorosma monspeliaca</i> (29)	<i>Echium vulgare</i> (36)
<i>Frankenia hirsuta</i> (22)	<i>Carduus tenuiflorus</i> (34)
<i>Plantago subulata</i> (16)	<i>Nauplius aquaticus</i> (29)
<i>Astragalus tragacantha</i> (14)	<i>Pistacia lentiscus</i> (29)
	<i>Parietaria judaica</i> (22)

Tableau 5.4 - Taxons à forte contribution pour l'axe 2 de l'AFC sur les données floristiques des 241 placettes d'étude (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

L'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 permet en outre d'opposer deux groupes de variables significativement corrélées aux coordonnées des points-placettes sur l'axe 2 (tab. 5.5) :

Côté négatif de l'axe 2	F	Côté positif de l'axe 2
Faible recouvrement total de la végétation	43,23	Fort recouvrement total de la végétation
Fort recouvrement en rochers	40,85	Faible recouvrement en rochers
Faibles densités de goélands	20,22	Fortes densités de goélands
Faible recouvrement arbustif	15,32	Fort recouvrement arbustif

Tableau 5.5 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 de l'A.F.C.
F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 2 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 241 placettes ; p<0,0001).

D'après les tableaux 5.4 et 5.5, il apparaît que du côté négatif de l'axe 2 se rencontrent des taxons végétaux typiquement halophiles et stress-tolérants, caractéristiques du littoral calcaire rocheux, essentiellement représentés par des chamaephytes (*Crithmum maritimum*, *Limonium pseudominutum*, *Astragalus tragacantha*) mais également des thérophytes (*Silene sedoides*). Du côté positif, apparaissent, par contre, des espèces non-halophiles, essentiellement des taxons fortement rudéraux (*Erodium chium*, *Anagallis arvensis*). Les placettes disposées sur le massif de Marseilleveyre, apparaissent en grande partie groupées autour de l'origine de l'axe 2. Toutefois, si certaines d'entre-elles (les plus littorales) se projettent vers l'extrémité négative de cet axe (pôle d'halophilie), aucune ne se projette vers l'extrémité positive de l'axe 2 (conjonction de conditions non-halophiles et rudérales).

Ainsi, de manière globale, les phytocénoses du site d'étude (pris dans son ensemble) s'avèrent soumises à une double contrainte : un gradient de rudéralité et de dégradation (en partie imputable à l'action des colonies de goélands), et une influence maritime plus ou moins prononcée, qui s'exprime avec un maximum d'acuité en situation insulaire. Pour ces deux raisons, les phytocénoses des sites insulaires s'individualisent très nettement de celles correspondant à des situations continentales. Afin de synthétiser quelque peu l'information, il est possible de proposer le schéma suivant d'organisation de la végétation (fig. 5.2).

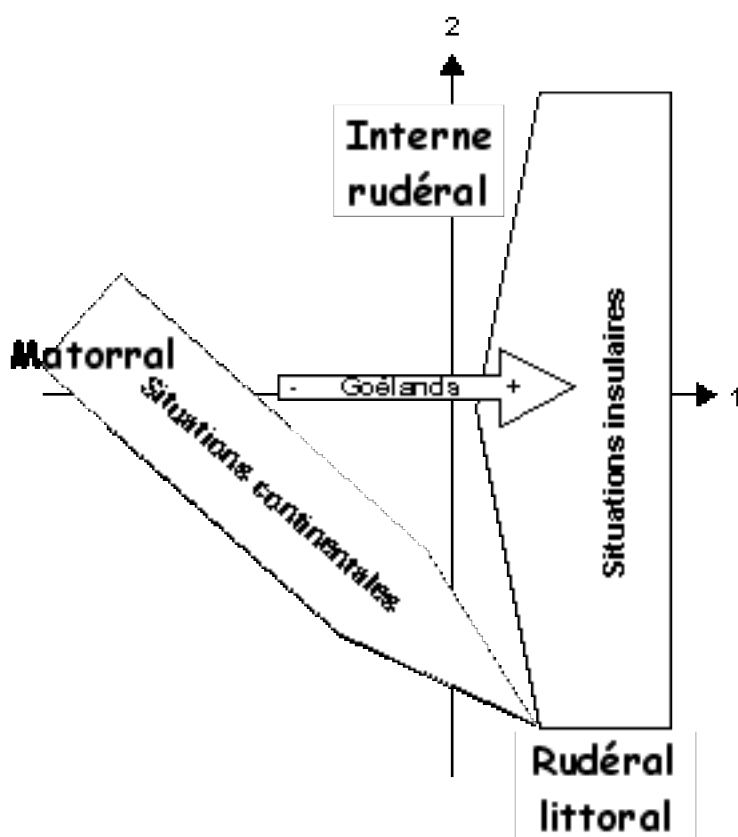


Figure 5.2 - Représentation schématique de la projection des points-placettes sur le plan 1-2 de l'AFC sur les inventaires floristiques des 241 placettes d'étude.

5.1.2 Analyse du jeu de placettes insulaires (placettes continentales exclues)

5.1.2.1 Ensemble des placettes insulaires (archipels de Riou et du Frioul)

Une analyse factorielle des correspondances (A.F.C.) a été réalisée sur les inventaires floristiques (en présence / absence) des 171 placettes d'études de 100 m² disposées sur les archipels marseillais (95 placettes sur l'archipel de Riou et 76 sur l'archipel du Frioul). Pour une plus grande clarté de lecture, cette analyse a également été réalisée en occultant les espèces à occurrence faible, et seules ont été prises en compte les espèces présentes dans au moins 5 relevés, soit 101 taxons au total (tab. 5.6 et fig. 5.3).

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeurs propres	0,364	0,332	0,228	0,186	0,166	0,145
Pourcentages d'inertie (%)	7,58	6,91	4,75	3,87	3,45	3,03

Tableau 5.6 - Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les 6 premiers axes de l'AFC sur les inventaires floristiques des 171 placettes disposées en milieu insulaire (171 relevés X 101 taxons).

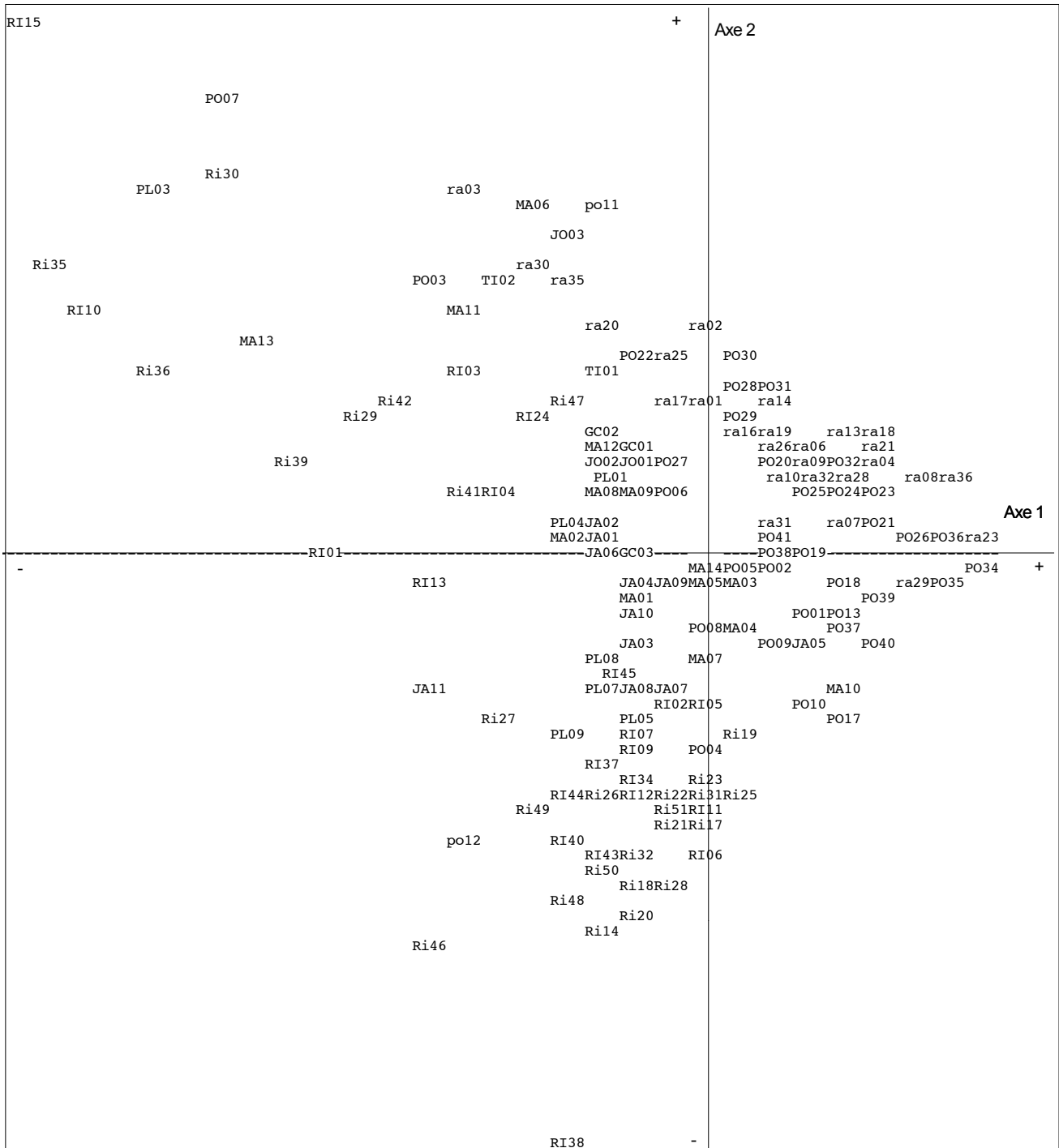


Figure 5.3 - Plan factoriel 1-2 de l'AFC sur les données floristiques des 171 placettes d'étude insulaires.

Interprétation de l'axe 1

La projection des points-placettes sur le plan 1-2 montre que l'axe 1 discrimine de manière assez nette les placettes de l'archipel de Riou (côté négatif) de celles de l'archipel du Frioul (côté positif) (fig. 5.3).

Côté négatif de l'axe 1	Côté positif de l'axe 1
<i>Frankenia hirsuta</i> (133)	<i>Teucrium polium</i> (28)
<i>Atriplex prostrata</i> (102)	<i>Sedum sediforme</i> (24)
<i>Hyoscyamus albus</i> (60)	<i>Linum strictum</i> (21)
<i>Hornungia petraea</i> (56)	<i>Coronilla juncea</i> (20)
<i>Heliotropium europaeum</i> (45)	<i>Thymus vulgaris</i> (18)
<i>Senecio leucanthemifolius</i> (28)	<i>Valantia muralis</i> (18)
<i>Parietaria judaica</i> (25)	<i>Ruta angustifolia</i> (17)
<i>Silene sedoides</i> (24)	<i>Stipa offneri</i> (12)

Tableau 5.7 - Taxons à forte contribution pour l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques des 171 placettes d'étude disposées en milieu insulaire (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

L'examen des taxons à forte contribution (tab. 5.7) ainsi que l'analyse indirecte de gradients selon l'axe 1 permet de mettre en évidence l'opposition, selon cet axe, de 2 jeux de variables significatives (tab. 5.8) :

Côté négatif de l'axe 1	F	Côté positif de l'axe 1
Densités de goélands plus élevées	39,61	Densités de goélands plus faibles
Affleurement rocheux plus important	18,53	Affleurement rocheux moins important
Recouvrement végétal plus réduit	18,41	Recouvrement végétal plus important

Tableau 5.8 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 1 de l'A.F.C.

F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 171 placettes ; p<0,0001).

Ainsi, le côté négatif de l'axe 1, correspond à un faciès ouvert à caractère rudéral très prononcé, où se rencontrent essentiellement des espèces halophiles (*Atriplex prostrata*, *Frankenia hirsuta*, *Senecio leucanthemifolius*) ou halo-résistantes (*Atriplex prostrata*), mais également des espèces très rudérales (*Hyoscyamus albus*, *Heliotropium europaeum*) (tab. 5.7). Du côté positif de l'axe se rencontrent des taxons stress-tolérants, caractéristiques des matorrals méditerranéens ouverts, non dégradés, comprenant aussi bien des thérophytes (*Linum strictum*), des chamaephytes (*Teucrium polium*, *Thymus vulgaris*) que des nanophanérophytes (*Coronilla juncea*). L'axe 1 correspond donc à un gradient de

"rudéralité" des phytocénoses. A cette différence de faciès et de rudéralité s'associe une influence décroissante des densités de goélands, du pôle négatif vers le pôle positif de l'axe 1 (tab. 5.8).

Interprétation de l'axe 2

Côté négatif de l'axe 2	Côté positif de l'axe 2
<i>Erodium chium</i> (66)	<i>Crithmum maritimum</i> (46)
<i>Pistacia lentiscus</i> (64)	<i>Silene sedoides</i> (41)
<i>Anagallis arvensis</i> (49)	<i>Frankenia hirsuta</i> (38)
<i>Geranium molle</i> (35)	<i>Camphorosma monspeliaca</i> (32)
<i>Echium vulgare</i> (32)	<i>Atriplex prostrata</i> (27)
<i>Carduus tenuiflorus</i> (30)	<i>Sonchus asper glaucescens</i> (25)
<i>Nauplius aquaticus</i> (30)	<i>Suaeda vera</i> (17)
<i>Narcissus dubius</i> (23)	<i>Hornungia petraea</i> (16)

Tableau 5.9 - Taxons à forte contribution pour l'axe 2 de l'AFC sur les données floristiques des 171 placettes d'étude disposées en milieu insulaire (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

Côté négatif de l'axe 2	F	Côté positif de l'axe 2
Eloignement à la mer	45,76	Proximité de la mer
Altitude élevée	39,87	Altitude plus faible
Fort recouvrement arbustif	24,51	Faible recouvrement arbustif
Affleurement rocheux peu important	22,91	Affleurement rocheux important
Recouvrement important de la végétation	19,27	Faible recouvrement de la végétation

Tableau 5.10 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 de l'A.F.C.
F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 2 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 171 placettes ; p<0,0001).

D'après l'examen des tableaux 5.9 et 5.10, il s'avère que l'axe 2 oppose du côté négatif, des espèces non halophiles, à caractère rudéral prononcé (*Erodium chium*, *Anagallis arvensis*, *Geranium molle*) ou des sclérophylles résistantes aux perturbations (*Pistacia lentiscus*), à des espèces halophiles typiques (*Crithmum maritimum*, *Silene sedoides*), ou des espèces rudérales halo-résistantes (*Atriplex prostrata*, *Sonchus asper glaucescens*), du côté positif. Cet axe représente donc un gradient d'halophilie croissante comme en témoignent les résultats de l'analyse indirecte des gradients (diminution de l'altitude des placettes et de leur éloignement à la mer, augmentation du recouvrement rocheux et

diminution du recouvrement végétal). Ainsi, du côté négatif de l'axe 2 se trouvent les placettes disposées "à l'intérieur des terres", et donc en partie soustraites à l'influence maritime, alors que du côté positif de l'axe 2 se rencontrent les placettes situées à proximité immédiate du bord de mer.

La végétation des îles de Marseille semble donc majoritairement s'organiser sous le double effet des zoopopulations (responsables d'un gradient de rudéralité) et de l'influence maritime (gradient de salinité). Dans ce cas précis, le facteur écologique prédominant correspond à l'action des colonies d'oiseaux marins et non plus au gradient d'halophilie classiquement rencontré dans les sites littoraux (fig. 5.4), ce qui se traduit en particulier par l'apparition d'une ségrégation entre la flore des placettes de l'archipel de Riou (forte et "ancienne" perturbation par les goélands) et celle des placettes de l'archipel du Frioul (perturbation modérée et très récente). En outre, il est probable que ces deux archipels diffèrent quelque peu du point de vue floristique du fait d'un certain "particularisme insulaire" qui fait que malgré la proximité et les similitudes écologiques des deux sites, certains taxons ne se rencontrent que dans un seul des deux archipels (ex. *Aristolochia pistolochia* et *Matthiola incana* dans l'archipel du Frioul et *Thymelaea hirsuta* et *Thymelaea tartonraira* dans l'archipel de Riou).

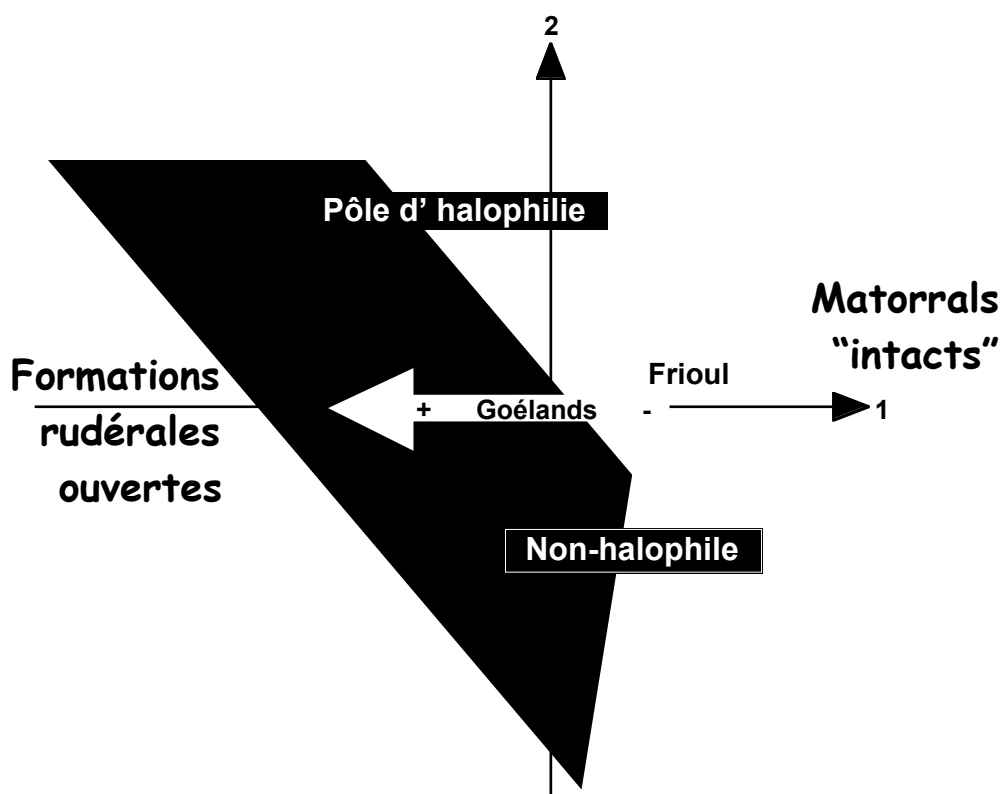


Figure 5.4 - Représentation schématique de la projection des points-placettes sur le plan 1-2 de l'AFC sur les inventaires floristiques des 171 placettes insulaires.

5.1.2.2. Placettes de l'archipel de Riou

Afin d'analyser plus finement comment s'organisent les communautés végétales insulaires au niveau des sites les plus perturbés par les zoopopulations, nous avons réalisé une AFC sur les compositions floristiques des 95 placettes disposées sur les îles et îlots de l'archipel de Riou. Seuls les taxons présents sur au moins 3 des 95 placettes ont été retenus pour l'analyse multivariée, soit 76 taxons (tab. 5.11 et fig. 5.5).

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeurs propres	0,408	0,303	0,243	0,232	0,198	0,174
Pourcentages d'inertie (%)	8,96	6,66	5,35	5,09	4,36	3,83

Tableau 5.11 - Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les 6 premiers axes de l'AFC (95 relevés X 76 taxons).

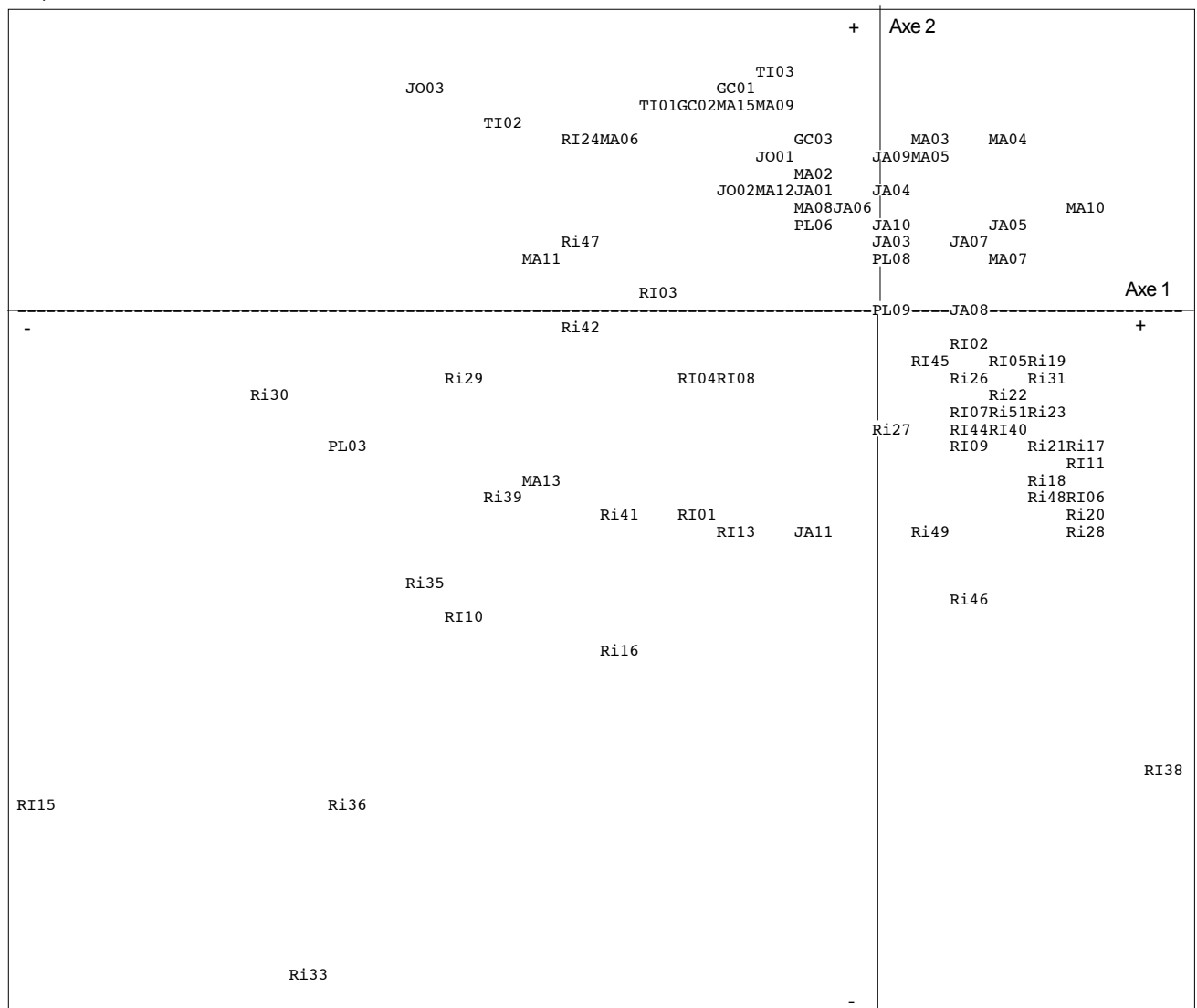


Figure 5.5 - Plan factoriel 1-2 de l'AFC sur les données floristiques des 95 placettes d'étude disposées sur les îles et îlots de l'archipel de Riou.

Interprétation de l'axe 1

Côté négatif de l'axe 1	Côté positif de l'axe 1
<i>Frankenia hirsuta</i> (138)	<i>Pistacia lentiscus</i> (28)
<i>Atriplex prostrata</i> (130)	<i>Erodium chium</i> (28)
<i>Crithmum maritimum</i> (74)	<i>Rosmarinus officinalis</i> (24)
<i>Silene sedoides</i> (61)	<i>Geranium robertianum</i> (20)
<i>Hymenolobus procumbens</i> (45)	<i>Carduus tenuiflorus</i> (17)
<i>Hyoscyamus albus</i> (32)	<i>Carlina corymbosa</i> (16)
<i>Hornungia petraea</i> (29)	<i>Euphorbia characias</i> (16)
<i>Lavatera arborea</i> (24)	

Tableau 5.12 - Taxons à forte contribution pour l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques des 95 placettes d'étude disposées sur les îles de l'archipel de Riou (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

L'axe 1 de l'AFC oppose (tab. 5.12) du côté négatif un cortège d'espèces littorales (*Frankenia hirsuta*, *Crithmum maritimum*, *Silene sedoides*), et d'espèces rudérales halo-résistantes (*Atriplex prostrata*, *Hyoscyamus albus*), à des taxons non halophiles, typiques des matorrals méditerranéens (*Rosmarinus officinalis*, *Euphorbia characias*), ou des milieux méditerranéens perturbés (*Erodium chium*, *Carduus tenuiflorus*) du côté positif. Cet axe 1 correspond donc, classiquement à un gradient d'halophilie et d'éloignement vis-à-vis de l'influence maritime. Il permet de discriminer, selon leur tolérance au sel, à la fois les espèces "typiques" des milieux méditerranéens, et les taxons rudéraux ubiquistes des milieux perturbés et dégradés. Ce gradient d'halophilie, qui s'exprime selon l'axe 1 de l'AFC, se traduit par l'opposition de placettes littorales, rocheuses, à faible recouvrement végétal, à des placettes plus internes, au couvert végétal plus développé (tab. 5.13).

Côté négatif de l'axe 1	F	Côté positif de l'axe 1
Faible recouvrement de la végétation	29,24	Recouvrement important de la végétation
Affleurement rocheux important	20,00	Affleurement rocheux peu important
Faible recouvrement arbustif	18,13	Fort recouvrement arbustif
Proximité de la mer	10,25	Eloignement à la mer

Tableau 5.13 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 1 de l'A.F.C.

F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 95 placettes ; p<0,0001).

Interprétation de l'axe 2

Côté négatif de l'axe 2	Côté positif de l'axe 2
<i>Heliotropium europaeum</i> (85)	<i>Lavatera arborea</i> (55)
<i>Frankenia hirsuta</i> (79)	<i>Reichardia picroides</i> (44)
<i>Hymenolobus procumbens</i> (67)	<i>Hordeum murinum</i> (41)
<i>Anagallis arvensis</i> (56)	<i>Dactylis glomerata</i> (36)
<i>Erodium cicutarium</i> (45)	<i>Allium acutiflorum</i> (23)
<i>Hyoscyamus albus</i> (30)	<i>Lobularia maritima</i> (21)
<i>Pistacia lentiscus</i> (24)	<i>Catapodium marinum</i> (19)
<i>Rosmarinus officinalis</i> (22)	<i>Medicago minima</i> (16)
<i>Silene sedoides</i> (17)	

Tableau 5.14 - Taxons à forte contribution pour l'axe 2 de l'AFC sur les données floristiques des 95 placettes d'étude disposées sur les îles de l'archipel de Riou (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

Côté négatif de l'axe 2	F	Côté positif de l'axe 2
Eloignement à la mer	16,99	Proximité de la mer

Tableau 5.15 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 de l'A.F.C.
F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 2 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 95 placettes ; p<0,0001).

La projection des points-placettes selon l'axe 2 de l'AFC permet de mettre en évidence une relativement bonne ségrégation entre les placettes disposées sur l'île de Riou (côté négatif) et celles disposées sur les autres îles et îlots de l'archipel de Riou. L'analyse des espèces fortement contributives pour l'axe 2 ne permet pas de dégager un gradient écologique vraiment clair. Aux deux pôles, se rencontrent à la fois des espèces halophiles et des espèces non-halophiles, des taxons rudéraux, et des non-rudéraux (tab. 5.14). L'analyse indirecte des gradients (tab. 5.15) met toutefois en évidence une opposition entre les placettes les plus éloignées de la mer (pôle négatif), et celles les plus proches du liseré cotier (pôle positif), suggérant ainsi l'existence d'un gradient d'halophilie le long de l'axe 2. Au vu des espèces fortement contributives, ce gradient n'est cependant pas très marqué. A ce léger gradient d'halophilie se superpose et s'oppose un gradient de rudéralité. En effet, des taxons comme *Heliotropium europaeum*, *Anagallis arvensis*, *Hyoscyamus albus*, fortement contributifs pour le pôle négatif de l'axe 2, sont des marqueurs nets de faciès rudéraux très prononcés. Ces espèces, abondantes sur l'île de Riou (beaucoup moins sur les autres îles et îlots de l'archipel) ont colonisé une grande variété de milieux, et présentent, même localement, un caractère de type invasif (Médail & Vidal, 1998b).

Les phytocénoses de l'archipel de Riou, lieu historique d'implantation des colonies marseillaises de Goélands leucophées, s'avèrent donc particulièrement dégradées puisque systématiquement entachées de "rudéralité". La présence d'espèces de milieux perturbés ou l'apparition de faciès franchement rudéraux transparaissent sur l'ensemble des sites, mais sous des formes ou avec des intensités différentes selon qu'il s'agit de l'île principale ou des petits îlots (fig. 5.6).

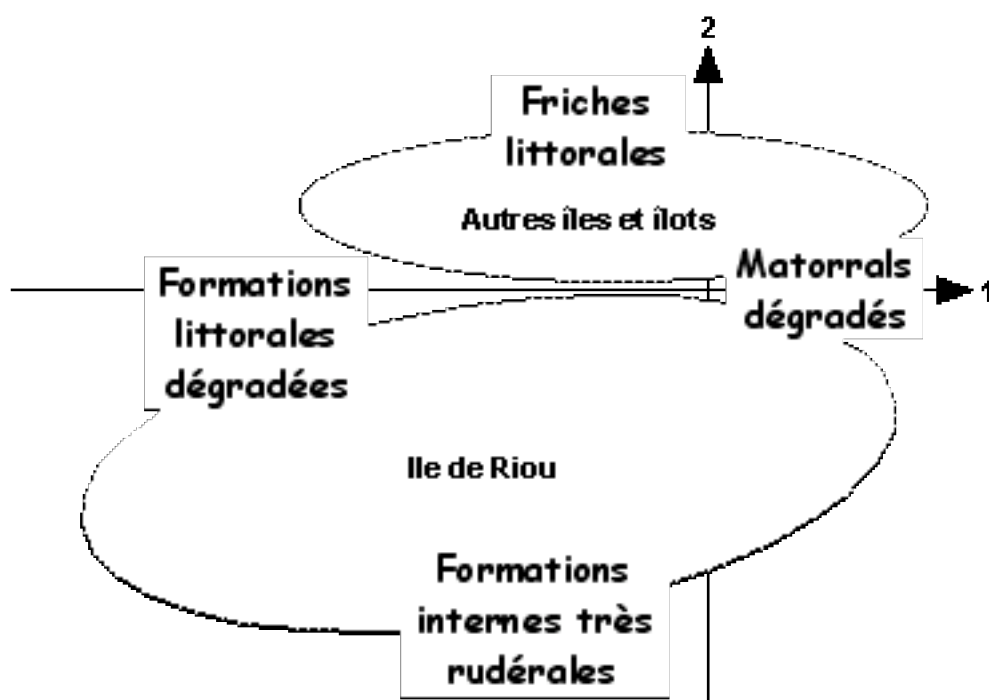


Figure 5.6 - Représentation schématique de la projection des points-placettes sur le plan 1-2 de l'AFC sur les inventaires floristiques des 95 placettes disposées sur les îles de l'archipel de Riou.

5.1.2.3. Placettes de l'archipel du Frioul

Une analyse factorielle des correspondances a été réalisée sur les compositions floristiques des 76 placettes disposées sur les îles de Pomègues et de Ratonneau (archipel du Frioul). Seuls ont été retenus pour le traitement, les taxons présents sur au moins 3 des 76 placettes, soit au total, 98 espèces (tab. 5.16 et fig. 5.7).

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeurs propres	0,337	0,246	0,190	0,151	0,138	0,124
Pourcentages d'inertie (%)	10,31	7,52	5,80	4,60	4,21	3,80

Tableau 5.16 - Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les 6 premiers axes de l'AFC (76 relevés X 95 taxons).

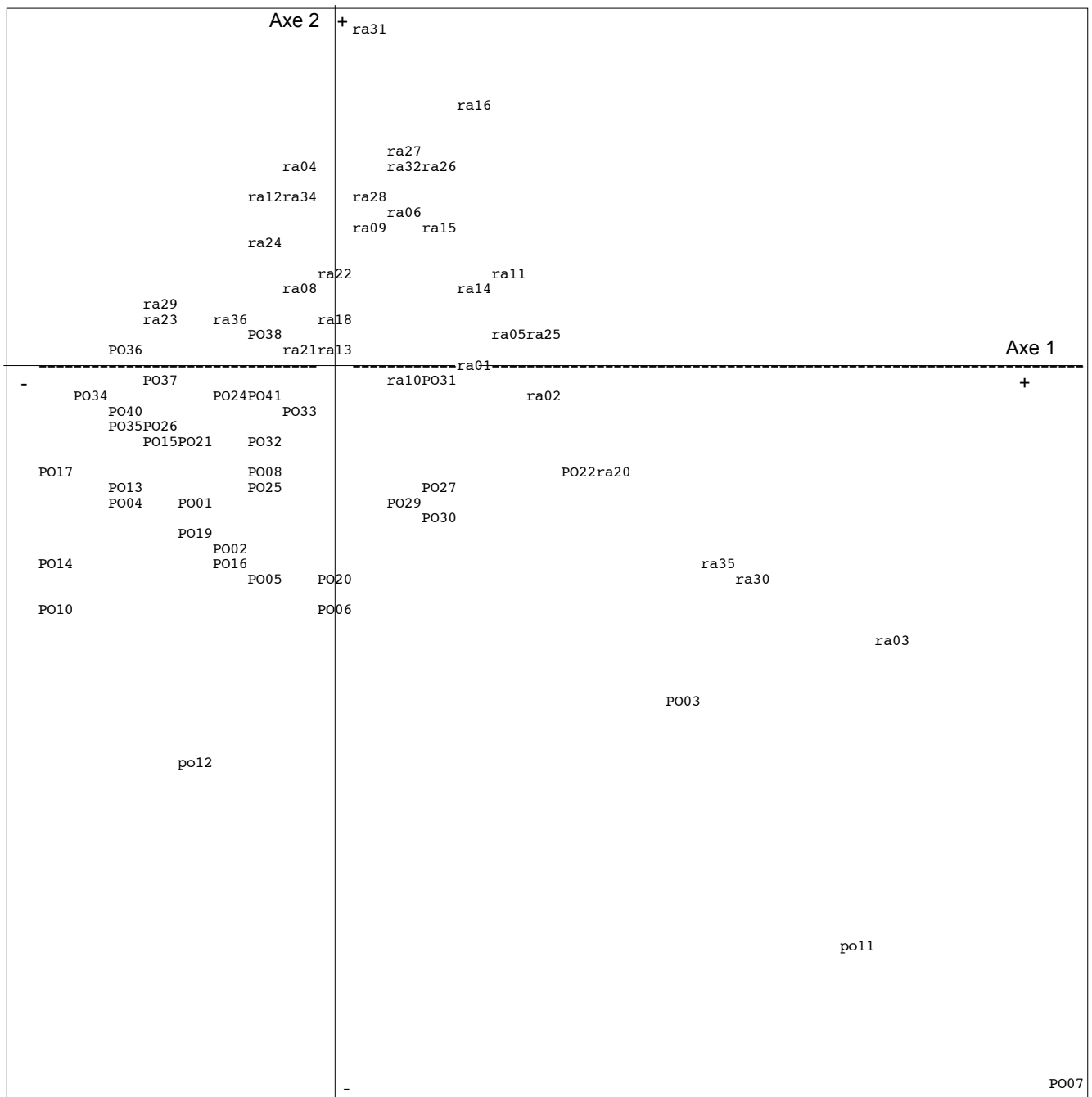


Figure 5.7 - Plan factoriel 1-2 de l'AFC sur les données floristiques des 76 placettes d'étude disposées sur l'archipel du Frioul (îles de Pomègues et de Ratonneau).

Interprétation de l'axe 1

Les taxons qui se projettent vers l'extrémité négative de l'axe 1 (tab. 5.17) correspondent à des espèces non halophiles, classiques des matorrals méditerranéens (*Pistacia lentiscus*, *Teucrium flavum*),

ou des milieux très perturbés (*Nauplius aquaticus*, *Geranium robertianum*). A l'opposé, vers le pôle positif, apparaissent des espèces littorales stress-tolérantes (*Silene sedoides*, *Limonium pseudominutum*), dont certaines présentent néanmoins un caractère rudéral marqué combiné à une bonne halo-résistance (*Frankenia hirsuta*, *Atriplex prostrata*, *Senecio leucanthemifolius*). Le gradient d'halophilie représenté par l'axe 1 de cette AFC se traduit au niveau des caractéristiques mésologiques et topographiques des placettes, par une distance à la mer et une altitude plus importantes du côté du pôle négatif, et par un affleurement rocheux plus important du côté du pôle positif de l'axe 1 (tab 5.18).

Côté négatif de l'axe 1	Côté positif de l'axe 1
<i>Pistacia lentiscus</i> (32)	<i>Frankenia hirsuta</i> (87)
<i>Teucrium polium</i> (22)	<i>Silene sedoides</i> (65)
<i>Teucrium flavum</i> (20)	<i>Limonium pseudominutum</i> (55)
<i>Stipa offneri</i> (19)	<i>Sarcocornia fruticosa</i> (48)
<i>Lonicera implexa</i> (18)	<i>Atriplex prostrata</i> (44)
<i>Anagallis arvensis</i> (18)	<i>Senecio leucanthemifolius</i> (41)
<i>Nauplius aquaticus</i> (16)	<i>Camphorosma monspeliaca</i> (37)
<i>Geranium robertianum</i> (16)	<i>Suaeda vera</i> (37)

Tableau 5.17 - Taxons à forte contribution pour l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques des 76 placettes d'étude disposées sur l'archipel du Frioul (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

Côté négatif de l'axe 1	F	Côté positif de l'axe 1
Eloignement de la mer	34,51	Proximité de la mer
Altitude élevée	28,63	Altitude faible
Faible recouvrement en rochers	18,23	Fort recouvrement en rochers

Tableau 5.18 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 1 de l'A.F.C. F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 76 placettes ; p<0,0001).

Interprétation de l'axe 2

Aux deux pôles de l'axe 2 se retrouvent des espèces de milieux ouverts et dégradés (présence de nombreux taxons rudéraux). Toutefois, les espèces fortement contributives pour le pôle négatif de l'axe 2 (tab. 5.19 et tab. 5.20) présentent une halophilie ou une halorésistance plus marquée (*Sarcocornia fruticosa*, *Frankenia hirsuta*, *Limonium pseudominutum*) comparativement aux taxons contributifs pour le pôle positif, qui sont des espèces de milieux dégradés plus "internes" (*Hordeum murinum*, *Papaver rhoeas*), bien que certaines d'entre-elles peuvent parfois s'accommoder d'une influence haline prononcée (*Lavatera arborea*, *Asteriscus maritimus*). L'axe 2 de cette AFC semble donc correspondre à un léger gradient d'halophilie, permettant de discriminer les milieux rudéraux littoraux, et les milieux

rudéraux plus "continentaux". Il est particulièrement intéressant de noter que l'axe 2 de l'AFC isole grossièrement les placettes de l'île de Pomègues (côté négatif) de celles de Ratonneau (côté positif). Il semblerait donc que les phytocénoses perturbées correspondent, sur l'île de Pomègues, à des phryganes littorales ou à des matorrals dégradés, où s'infiltrent des taxons rudéraux halo-résistants, alors que sur l'île de Ratonneau, les perturbations paraissent avoir engendré de véritables formations rudérales (végétation de friche), sans réelles composantes floristiques des phryganes ou matorrals méditerranéens.

Côté négatif de l'axe 2	Côté positif de l'axe 2
<i>Sarcocornia fruticosa</i> (56)	<i>Hordeum murinum</i> (39)
<i>Atriplex prostrata</i> (54)	<i>Papaver rhoeas</i> (35)
<i>Frankenia hirsuta</i> (53)	<i>Plantago lagopus</i> (34)
<i>Limonium pseudominutum</i> (50)	<i>Asteriscus maritimus</i> (31)
<i>Senecio cineraria</i> (38)	<i>Lavatera arborea</i> (27)
<i>Silene sedoides</i> (36)	<i>Erodium chium</i> (23)
<i>Crithmum maritimum</i> (29)	<i>Hedypnois rhagadioloides</i> (22)

Tableau 5.19 - Taxons à forte contribution pour l'axe 2 de l'AFC sur les données floristiques des 76 placettes d'étude disposées sur l'archipel du Frioul (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

Côté négatif de l'axe 2	F	Côté positif de l'axe 2
Faible recouvrement total de la végétation	49,15	Fort recouvrement total
Faible recouvrement de la strate basse (<0,5 m)	31,161	Fort recouvrement de la strate basse

Tableau 5.20 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 de l'A.F.C.

F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 76 placettes ; p<0,0001).

De manière grossière, les patrons d'organisation des phytocénoses de l'archipel de Riou correspondent à ceux mis en évidence sur les îles de l'archipel de Frioul (fig. 5.8).

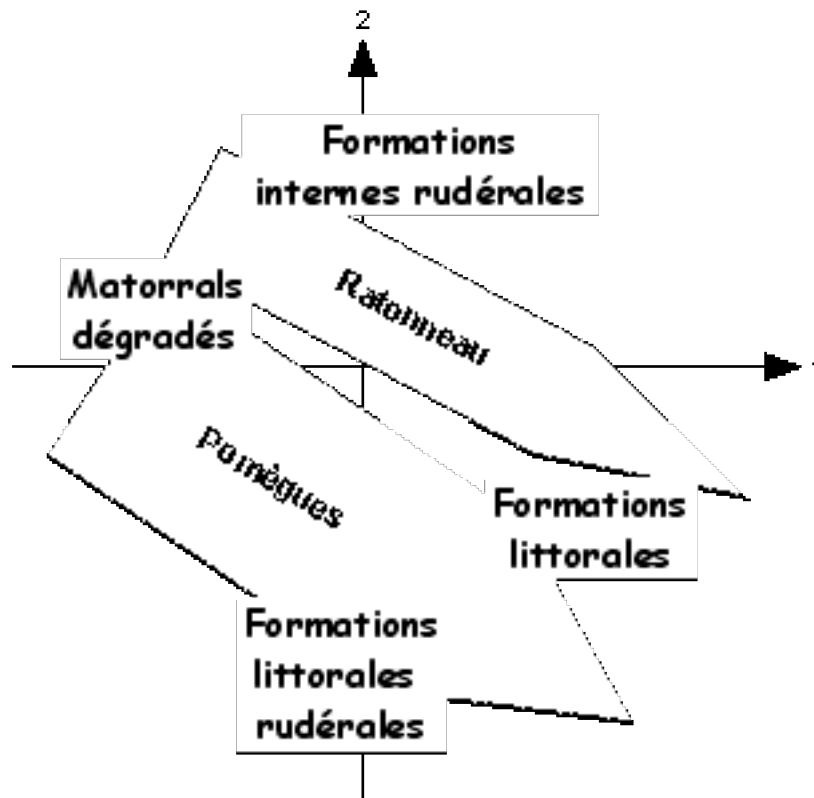


Figure 5.8 - Représentation schématique de la projection des points-placettes sur le plan 1-2 de l'AFC sur les inventaires floristiques des 76 placettes disposées sur les îles de l'archipel du Frioul.

5.1.3 Analyse du jeu de placettes continentales

Du point de vue de leur organisation floristique, les placettes continentales se distinguent nettement des placettes insulaires (paragraphe 4.1.1), en particulier du fait de faciès rudéraux nettement moins développés sur le continent. Il paraît à présent intéressant d'analyser séparément les patrons d'organisation de la végétation sur les seules placettes continentales, afin notamment de connaître les principaux facteurs de contrôle des phytocénoses littorales non soumises aux perturbations par les colonies d'oiseaux marins. A cette fin, une AFC a été réalisée sur les compositions floristiques des 70 placettes disposées sur le massif de Marseilleveyre, en ne considérant que les taxons présents sur au moins 3 placettes, soit 90 espèces au total (tab. 5.21 et fig. 5.9).

Axes	1	2	3	4	5	6
Valeurs propres	0,641	0,310	0,228	0,196	0,186	0,163
Pourcentages d'inertie (%)	17,00	8,21	6,04	5,19	4,92	4,31

Tableau 5.21 - Valeurs propres et pourcentages d'inertie pour les 6 premiers axes de l'AFC (70 relevés X 90 taxons).

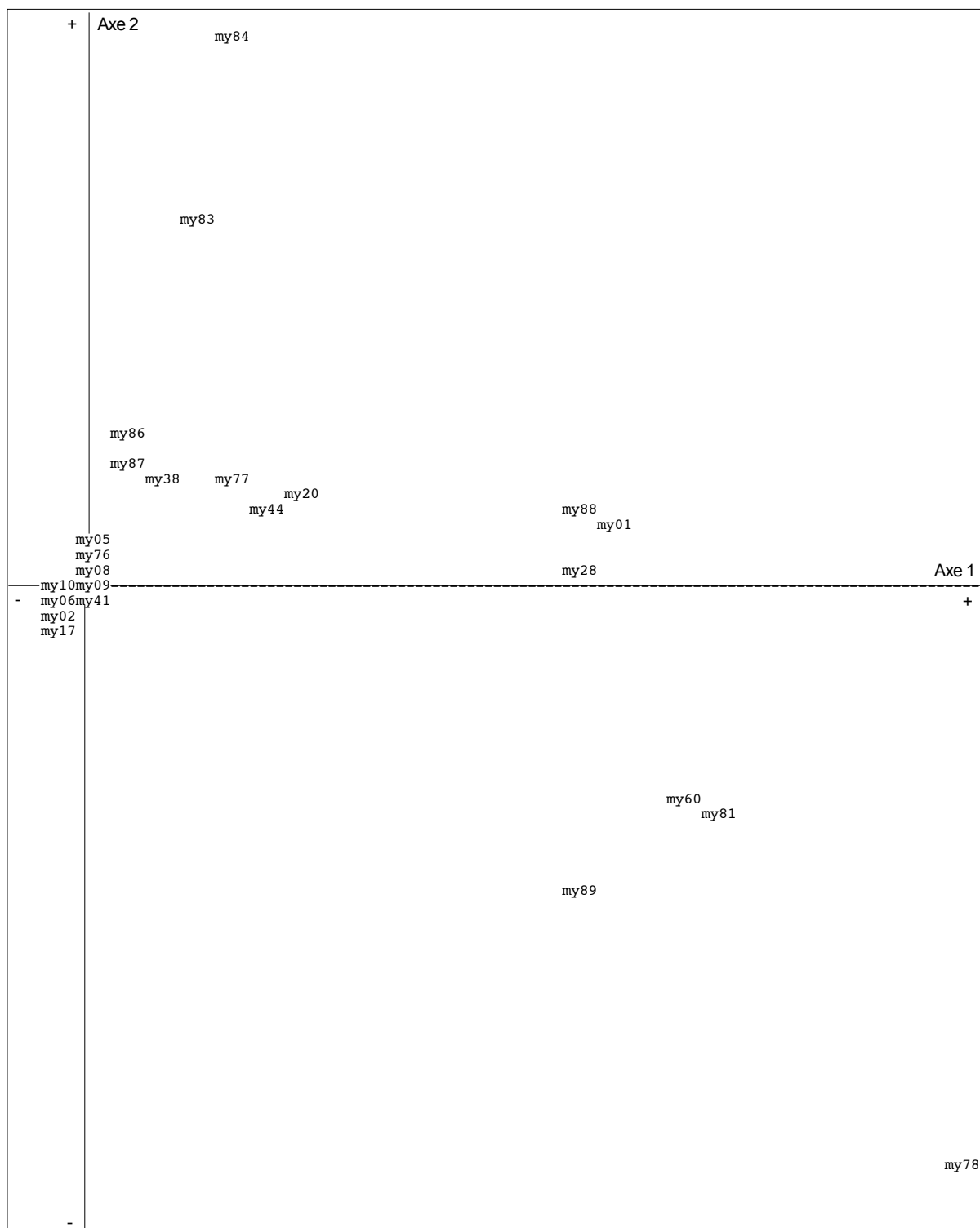


Figure 5.9 - Plan factoriel 1-2 de l'AFC sur les données floristiques des 70 placettes d'étude disposées sur le massif de Marseilleveyre.

Interprétation de l'axe 1

Côté négatif de l'axe 1	Côté positif de l'axe 1
<i>Cistus albidus</i> (4)	<i>Limonium pseudominutum</i> (156)
<i>Erica multiflora</i> (4)	<i>Silene sedoides</i> (144)
<i>Globularia alypum</i> (4)	<i>Crithmum maritimum</i> (94)
<i>Brachypodium retusum</i> (3)	<i>Artemisia caerulescens</i> (88)
<i>Thymus vulgaris</i> (3)	<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (82)
<i>Rhamnus alaternus</i> (3)	<i>Astragalus tragacantha</i> (55)
	<i>Plantago subulata</i> (54)
	<i>Camphorosma monspeliaca</i> (40)

Tableau 5.22 - Taxons à forte contribution pour l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques des 70 placettes d'étude disposées sur le massif de Marseilleveyre (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

L'axe 1 de l'A.F.C. oppose du côté positif un cortège d'espèces stress-tolérantes, typiques des milieux littoraux méditerranéens rocheux (*Limonium pseudominutum*, *Silene sedoides*, *Crithmum maritimum*), ou de milieux littoraux présentant une fraction fine du sol plus développée (*Astragalus tragacantha*, *Camphorosma monspeliaca*), à un lot d'espèces (côté négatif de l'axe) indicatrices d'un matorral méditerranéen ouvert (*Cistus albidus*, *Erica multiflora*) (tab. 5.22). L'axe 1 de l'A.F.C. correspond donc à un gradient de salinité et d'influence maritime, permettant de discriminer du côté positif des placettes rocheuses très littorales, présentant une végétation rase et discontinue (affleurements rocheux), à des placettes (côté négatif) plus éloignées de la mer, avec une végétation plus abondante et plus haute (tab. 5.23).

Côté négatif de l'axe 1	F	Côté positif de l'axe 1
Fort recouvrement arbustif	46,57	Recouvrement arbustif plus faible
Affleurement rocheux peu important	24,05	Affleurement rocheux important
Recouvrement important de la végétation	22,99	Faible recouvrement de la végétation
Eloignement à la mer	18,19	Proximité de la mer
Altitude élevée	15,80	Altitude plus faible
Fort recouvrement en arbustes hauts (2-4 m)	12,50	Faible recouvrement en arbustes hauts

Tableau 5.23 Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 1 de l'A.F.C.

F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 1 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 70 placettes ; p<0,001).

Interprétation de l'axe 2

Côté négatif de l'axe 2	Côté positif de l'axe 2
<i>Arthrocnemum macrostachyum</i> (66)	<i>Asteriscus maritimus</i> (93)
<i>Silene sedoides</i> (55)	<i>Crepis sancta nemausensis</i> (117)
<i>Artemisia caerulescens</i> (36)	<i>Hyoseris radiata</i> (95)
<i>Limonium pseudominutum</i> (24)	<i>Lobularia maritima</i> (101)
<i>Camphorosma monspeliaca</i> (21)	<i>Daucus carotta</i> (62)
	<i>Senecio cineraria</i> (42)

Tableau 5.24 - Taxons à forte contribution pour l'axe 2 de l'AFC sur les données floristiques des 70 placettes d'étude disposées sur le massif de Marseilleveyre (entre parenthèses : valeurs des contributions absolues pour chaque espèce).

Côté négatif de l'axe 2	F	Côté positif de l'axe 2
Faible recouvrement de la strate basse (<0,5 m)	6,13	Fort recouvrement de la strate basse

Tableau 5.25 - Résultats de l'analyse indirecte des gradients selon l'axe 2 de l'A.F.C.
F : valeur observée du test F de la régression entre les coordonnées factorielles des placettes sur l'axe 2 de l'A.F.C et les variables du milieu (n = 70 placettes ; p=0,0115).

Du côté négatif de l'axe 2, se retrouvent des espèces classiques des formations les plus littorales (*Arthrocnemum macrostachyum*, *Limonium pseudominutum*, *Silene sedoides*). A l'extrémité positive de l'axe 2, apparaissent des taxons à affinités rudérales (*Crepis sancta*, *Lobularia maritima*), halo-résistants voire à caractère halophile prononcé (*Asteriscus maritimus*). Il semble donc que l'axe 2 corresponde à un gradient de "rudéralité" qui s'exprime au sein des formations littorales du massif de Marseilleveyre, permettant de discriminer du côté positif une végétation ouverte à base d'espèces nitrophiles et/ou phosphatophiles, souvent halo-tolérantes, et du côté négatif, des phytocénoses littorales peu dégradées, développées sur substrat rocheux.

De cette série d'analyses multivariées réalisées sur les compositions floristiques des différents jeux de placettes considérés, ressortent deux enseignements principaux :

- (i) les phytocénoses du site d'étude s'organisent sous la double dépendance d'un gradient d'influence maritime et d'un gradient de perturbation (rudéralité) issu soit des activités humaines (continent) soit de l'action des oiseaux marins (îles) ;
- (ii) En situation insulaire (colonies de goélands), la hiérarchie des facteurs d'organisation des phytocénoses s'avère inversée par rapport à la situation continentale, et le gradient de rudéralité prend le pas sur le gradient d'halophilie, témoignant ainsi d'une influence prépondérante des colonies de goélands dans la structuration des communautés végétales.

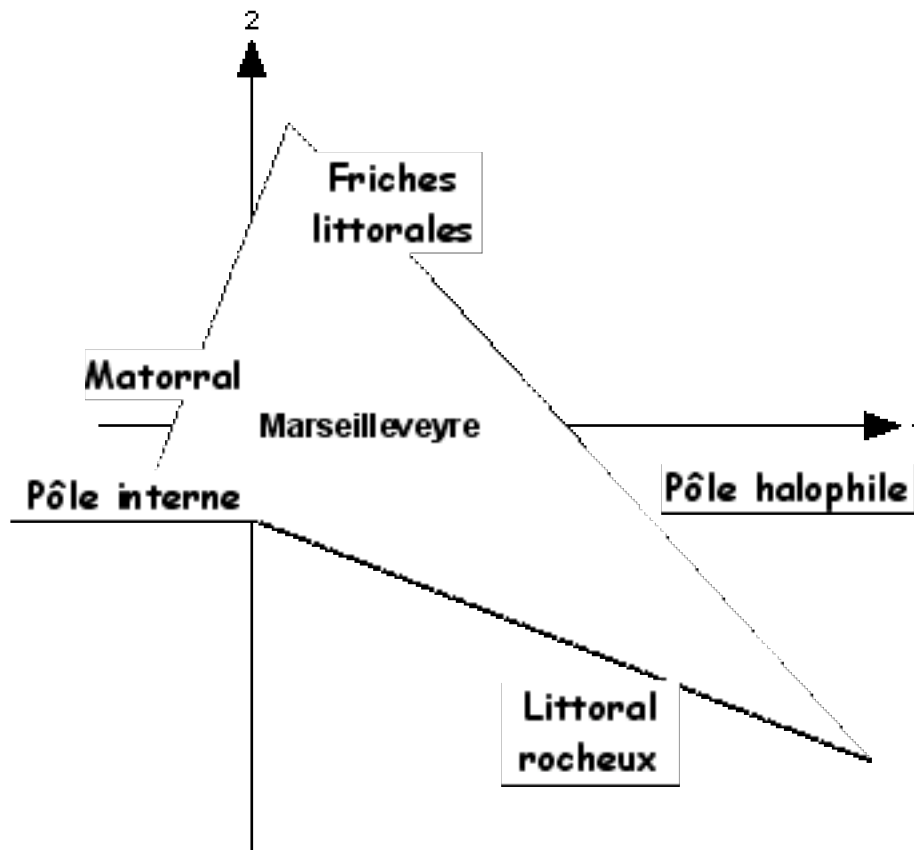


Figure 5.10 - Représentation schématique de la projection des points-placettes sur le plan 1-2 de l'AFC sur les inventaires floristiques des 70 placettes disposées sur le massif de Marseilleyeyre.

5.2 Facteurs explicatifs des patrons d'organisation floristique

5.2.1 Influence des variables du milieu sur la composition et l'abondance des espèces végétales

Pour 56 placettes correspondant à un sous-échantillon représentatif des 171 placettes insulaires, nous disposons de données floristiques en abondance (coefficient d'abondance de 0 à 125) issues des relevés effectués sur les 5 quadrats de 1m². L'objectif du travail a consisté à confronter les données floristiques en abondance pour ces 56 placettes avec différentes variables du milieu par une analyse de co-inertie, c'est à dire une méthode d'analyse de données basée sur le couplage de deux tableaux : un tableau de variables et un tableau de données floristiques (voir chap. 2). Afin d'éviter un effet redondant avec la flore, les données relatives au recouvrement des différentes strates de végétation n'ont pas été intégrées aux variables. Par contre, les résultats de l'analyse chimique de la fraction fine du sol ont été intégrés au jeu de variables, de même que les densités de goélands nicheurs et les densités d'indices de présence du lapin.

Significativité de la co-structure

La comparaison de la co-structure des 2 tableaux considérés à un nombre élevé (n=400) de permutations aléatoires montre une différence hautement significative (Test de Monte Carlo ; $p < 0,005$; coef RV=0,437). La co-structure entre les données floristiques et les variables du milieu prises en compte s'avère donc particulièrement bonne. Le plan factoriel 1-2 (fig. 5. 11) représente à lui seul plus de 60 % de l'information (tab. 5.26).

Axes	Valeurs propres	% d'inertie	% d'inertie cumulés
1	1,362	41,64	41,64
2	0,648	19,81	61,46
3	0,365	11,16	72,62
4	0,232	7,08	79,70
5	0,154	4,70	84,40

Tableau 5.26 - Valeur des pourcentages d'inertie et des valeurs propres pour les 5 premiers axes de l'analyse de co-inertie réalisée entre les tableaux de données floristiques et des variables du milieu pour les placettes disposées sur les îles de Marseille (n = 56 placettes).

Interprétation de l'axe 1 de co-inertie

Pôle négatif de l'axe 1	Pôle positif de l'axe 1
Sodium (Na)	Distance à la mer (Dis)
Magnésium (Mg)	Densités de lapins
Potassium (K)	pH
Recouvrement en rochers (Roc)	Altitude
	Recouvrement en cailloux

Tableau 5.27 - Variables fortement contributives pour l'axe 1 de co-inertie.

Du côté négatif de l'axe 1 de co-inertie se projettent les variables relatives aux fortes concentrations en sodium, magnésium et potassium, c'est-à-dire les ions issus de l'influence maritime, ainsi que les forts recouvrements en rochers (tab. 5.27). A ce pôle se retrouvent des espèces typiques du littoral méditerranéen français (*Silene sedoides*, *Suaeda vera*, *Crithmum maritimum*, *Camphorosma monspeliaca*, *Senecio leucanthemifolius*, *Frankenia hirsuta*). Vers l'extrémité positive de l'axe 1 se projettent la distance à la mer, les fortes densités d'indices de présence du lapin, l'altitude, le pH et le recouvrement en cailloux. Vers ce pôle, apparaissent des espèces classiques des matorrals méditerranéens (*Lonicera implexa*, *Euphorbia characias*, *Teucrium flavum*). L'axe 1 correspond donc à un gradient décroissant de salinité et d'halophilie, depuis les situations littorales rocheuses (pôle négatif) vers les situations les plus internes, soustraites à l'influence maritime.

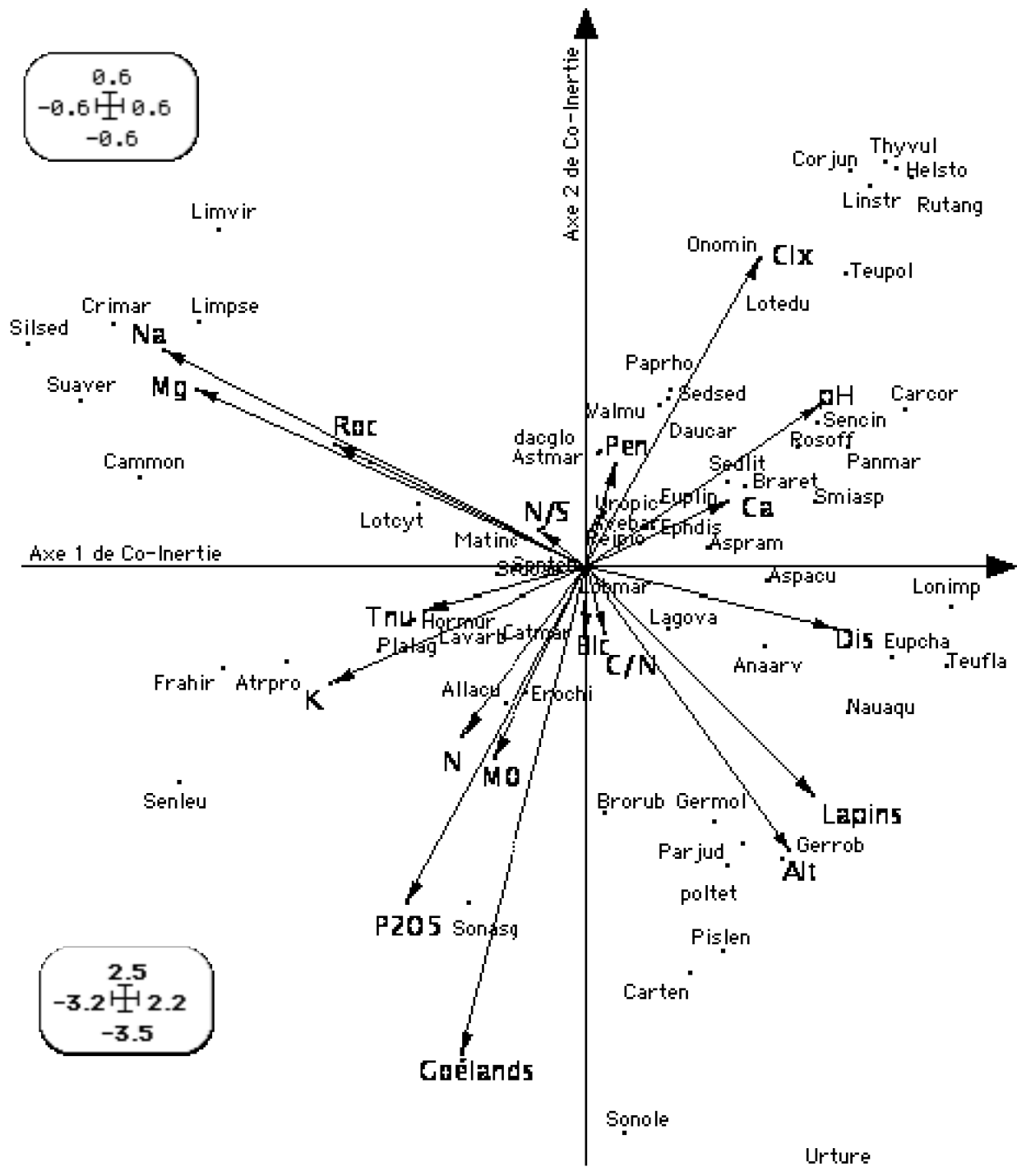


Figure 5.11 - Plan factoriel 1-2 de l'analyse de co-inertie réalisée entre les tableaux de données floristiques et des variables du milieu pour les placettes disposées sur les îles de Marseille (n = 56 placettes).
 Roc : recouvrement en rochers ; BIC : recouvrement en blocs ; Cix : recouvrement en cailloux ; Tnu : recouvrement en terre nue ; N/S : coefficient nord-sud ; Dis : distance de la placette au bord de mer ; Alt : altitude de la placette ; Pen : pente. (Les codes des espèces sont fournis en annexe).

Interprétation de l'axe 2 de co-inertie

Pôle négatif de l'axe 2	Pôle positif de l'axe 2
Goélands	Recouvrement en cailloux (Cix)
Phosphore (P205)	Sodium (Na)
Altitude	Magnésium (Mg)
Densités de lapins	pH
Matière organique (MO)	

Tableau 5.28 - Variables fortement contributives pour l'axe 2 de co-inertie.

Au pôle négatif de l'axe 2 de co-inertie se projettent les variables densités de goélands (fortement contributives pour l'axe), les teneurs en phosphore total, l'altitude, les fortes densités en indices de présence de lapins, et dans une moindre mesure, la teneur en matière organique et en azote (tab. 5.28). Vers ce pôle, se rencontre un lot d'espèces végétales de milieux dégradés, favorisées par les perturbations occasionnées par les goélands (*Sonchus asper* subsp. *glaucescens*, *Sonchus oleraceus*), par les lapins (*Geranium robertianum*) ou par la conjonction des deux (*Urtica urens*, *Sonchus oleraceus*, *Carduus tenuiflorus*, *Polycarpon tetraphyllum*, *Parietaria judaica*). Vers le pôle positif de l'axe 2 se rencontrent essentiellement les forts recouvrements en cailloux, et dans une moindre mesure les teneurs en sodium (mais les contributions de ces deux variables à l'axe 2 demeurent faibles). A l'extrémité positive du pôle se projettent des espèces végétales constitutives des matorrals méditerranéens, les plus sensibles vis-à-vis de l'enrichissement du substrat en composés azotés et phosphorés (notamment *Thymus vulgaris*, *Coronilla juncea*, *Helichrysum stoechas*, graphiquement opposées aux densités de goélands), ainsi que *Limonium virgatum*, taxon littoral. L'axe 2 de co-inertie correspond donc à un gradient de perturbation et de dégradation par les zoopopulations. Il permet en outre de mettre en évidence parmi les espèces halophiles celles qui semblent s'accommoder de conditions perturbées (*Frankenia hirsuta*, *Atriplex prostrata*, *Senecio leucanthemifolius*). Il est également à noter que *Pistacia lentiscus*, espèce arbustive fortement représentée dans les matorrals des massifs péri-marseillais, présente graphiquement une situation intermédiaire entre les points-variables "densités de goélands" et "densités de lapins". Ceci peut, d'une part, illustrer la bonne résistance de ce taxon sclérophylle face aux perturbations et d'autre part, traduire le pouvoir attractif exercé par cette espèce sur les zoopopulations (protection des oiseaux nicheurs ou des poussins, dissimulation des terriers de lapins).

Ainsi, l'analyse de co-inertie permet de dégager plusieurs conclusions :

i - La bonne co-structure observée entre les tableaux des variables et les tableaux floristiques montre la pertinence du choix des variables environnementales pour expliquer les compositions floristiques et les abondances spécifiques sur les placettes d'étude.

ii - Outre l'influence classique des variables liées à la proximité de la mer, un pôle de variables liées aux perturbations par les zoopopulations se dégage, associé avec un lot de taxons végétaux caractéristiques des milieux dégradés. Les zoopopulations apparaissent donc comme un facteur déterminant dans l'organisation des communautés végétales des îles de Marseille, responsable de l'apparition et du développement de faciès rudéraux.

iii - L'action perturbante exercée par les colonies de goélands joue un rôle majeur dans les patrons d'organisation floristique (très forte contribution à l'axe 2 de co-inertie). L'action des populations de lapins semble également ne pas être négligeable. Elle s'exerce grossièrement dans le même "sens" que celle des oiseaux marins, mais affecte moins les formations littorales, et plus fortement les phytocénoses plus internes de type matorral. Cette perturbation supplémentaire s'ajoute à celle occasionnée par les colonies de goélands pour participer au développement de faciès de végétation dégradés et rudéraux, qui conduisent progressivement à la dénaturation des phytocénoses des îles de Marseille. Ce résultat correspond bien à l'influence connue des populations de lapins parfois responsables de profondes dégradations de la flore et de la végétation tant en milieu insulaire que continental (e.g. Forgeard & Chapuis, 1984 ; Chapuis *et al.*, 1994).

5.2.2 Influence des variables du milieu sur les traits d'histoire de vie des espèces

Les espèces végétales inventoriées sur les 56 placettes du jeu d'échantillonnage réduit ont été caractérisées par certains traits d'histoires de vie et certains paramètres écologiques (cf. chap. 2) : le type biologique, le mode de dissémination, le type biogéographique et la stratégie CSR selon le modèle de Grime. Les caractéristiques des espèces relevées sur le jeu réduit de 56 placettes ont été confrontées aux variables du milieu par une analyse dite R.L.Q. (Dolédec *et al.*, 1996). Cette analyse, dérivée du principe de co-inertie, fait intervenir un tableau "lien" (en l'occurrence les caractéristiques "fonctionnelles" des espèces) pour étudier la co-structure existant entre le tableau de données environnementales, et le tableau des relevés floristiques (composition et abondance des espèces).

Significativité de la co-structure

La comparaison de la co-structure observée des 2 tableaux à un nombre élevé ($n=400$) de permutations aléatoires montre une différence hautement significative (Test de Monte Carlo ; $p < 0,005$). Ceci traduit une bonne co-structure entre les données environnementales et les traits d'histoire de vie des espèces végétales. Le plan factoriel 1-2 de l'analyse RLQ (fig. 5. 12) représente près des 2/3 de l'information totale (tab. 5.29) et sera le seul analysé.

Axes	Valeurs propres	% d'inertie	% d'inertie cumulés
1	0,399	38,99	38,99
2	0,273	26,69	65,68
3	0,142	13,82	79,50
4	0,072	7,04	86,54
5	0,046	4,54	91,08

Tableau 5.29 - Valeur des pourcentages d'inertie et des valeurs propres pour les 5 premiers axes de l'analyse RLQ réalisée entre les tableaux des attributs vitaux des espèces constitutives des relevés floristiques et celui des variables du milieu pour les placettes disposées sur les îles de Marseille (n = 56 placettes).

Interprétation de l'axe 1

Pôle négatif de l'axe 1	Pôle positif de l'axe 1
Altitude (Alt)	Teneur en sodium (Na)
Distance à la mer (Dis)	Teneur en magnésium (Mg)
Densités de lapins	Recouvrement en rochers (Roc)
Teneur en calcium (Ca)	

Tableau 5.30 - Variables fortement contributives pour l'axe 1 de l'analyse RLQ.

Du côté négatif de l'axe 1 se projettent les fortes densités de lapins, ainsi que les altitudes et les distances à la mer élevées. A ce lot de variables, correspondent certains traits d'histoire de vie des espèces, notamment une dissémination épizoochore (Zépi) privilégiée (fortement corrélée à la variable "densités de lapins") et un type biologique nanophanérophytique (Np). Vers l'extrémité négative de cet axe, se projettent également les stratégies de Grime de type rudéral-compétitif (RC) et compétitif-stress tolérants (CS), ainsi que les autres modes de dissémination par les vertébrés, dyszoochores (Zdys) et endozoochores (Zend) (tab. 5.30).

Du côté positif de l'axe 1 se projettent les variables caractéristiques des environnements littoraux rocheux, à savoir les teneurs en sodium (Na) et en magnésium (Mg), ainsi que les recouvrements en rochers (Roc). Fortement associées à ces variables, apparaissent deux caractéristiques particulières des taxons végétaux : le type biogéographique endémique (End), et le mode de dissémination hydrochore (Hydri).

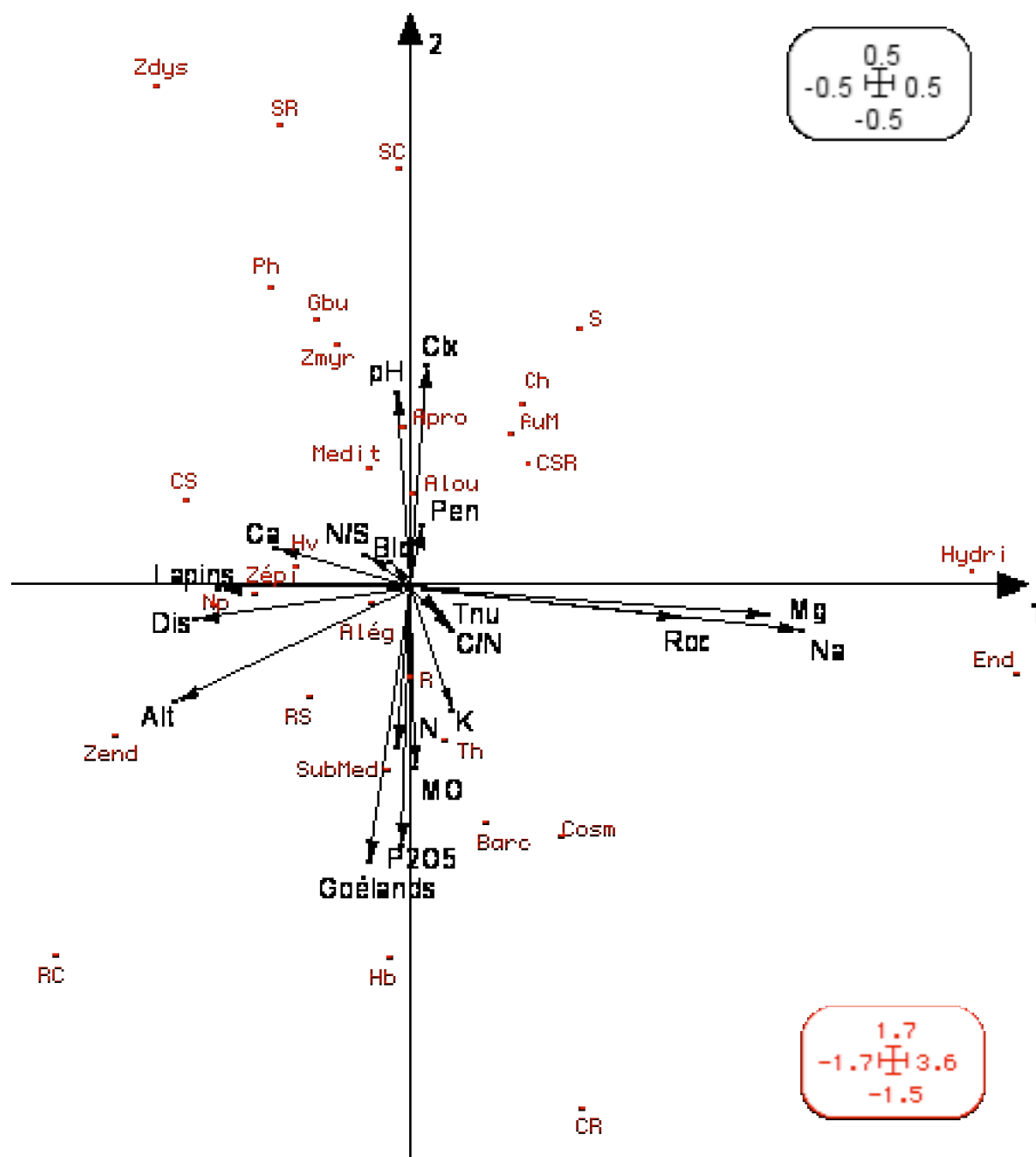


Figure 5.12 - Plan factoriel 1-2 de l'analyse RLQ réalisée entre les tableaux des caractéristiques des espèces végétales et les variables du milieu pour les placettes disposées sur les îles de Marseille (n = 56 placettes).

Roc : recouvrement en rochers ; Blc : recouvrement en blocs ; Clx : recouvrement en cailloux ; Tru : recouvrement en terre nue ; N/S : coefficient nord-sud ; Dis : distance de la placette au bord de mer ; Alt : altitude de la placette ; Pen : pente.

Alég : anémochores légers ; Alou : anémochores lourds ; Baro : barochores ; Zend : endozoochores ; Zépi : épizoochores ; Zdys : dyszoochores ; Apro : anémochores projetants ; AuM : autochores mécaniques ; Hydri : hydrochores.

Ch : chamaéphytes ; Gbu : géophytes à bulbes ; Hb : hémicryptophytes vivaces ; Hb : hémicryptophytes bisannuels ; Np : nanophanérophytes ; Ph : phanérophytes ; Th : thérophytes.

Pôle négatif de l'axe 1	Pôle positif de l'axe 1
Altitude (Alt)	Teneur en sodium (Na)
Distance à la mer (Dis)	Teneur en magnésium (Mg)
Densités de lapins	Recouvrement en rochers (Roc)
Teneur en calcium (Ca)	

Tableau 5.30 - Variables fortement contributives pour l'axe 1 de l'analyse RLQ.

Interprétation de l'axe 2

Pôle négatif de l'axe 2	Pôle positif de l'axe 2
Densités de goélands	Recouvrement en cailloux (Clx)
Teneur en phosphore total (P ₂ O ₅)	pH
Teneur en Matière organique (MO)	
Teneur en carbone (C)	

Tableau 5.31 - Variables fortement contributives pour l'axe 2 de l'analyse RLQ.

Vers le pôle négatif de l'axe 2 se projettent certaines variables associées aux colonies d'oiseaux marins : en particulier les densités de goélands, les teneurs du sol en phosphore (P₂O₅) et en matière organique (MO). A ces variables sont corrélés plusieurs traits d'histoire de vie des espèces végétales : stratégies de Grime de type rudéral (R), compétitif-rudéral (CR) et rudéral-compétitif (RC), type biologique hémicryptophyte bisannuel (Hb), mode de dissémination barochore (Baro) et type biogéographique cosmopolite (Cosm) (tab. 5.31). Vers l'extrémité négative de l'axe 2 apparaissent les forts recouvrements en cailloux et les pH élevés. A ce pôle, se projettent le mode de dissémination dyszoochore (Zdys), les stratégies démographiques adaptées au stress (stress-rudéral, stress-compétition et stress *sensu stricto*), ainsi que le type phanérophyte (Ph) et géophyte à bulbes (Gbu).

Plusieurs conclusions peuvent être dégagées de cette analyse. La structuration du plan-variables est globalement du même type que celui mis en évidence par l'analyse de co-inertie précédente ; et au gradient classique d'halophilie se superpose également un pôle de perturbation par les zoopopulations. Ainsi, à l'action exercée par les oiseaux marins, peuvent être associés certains traits d'histoire de vie et certaines caractéristiques des espèces végétales.

Les thérophytes et les hémicryptophytes bisannuels, taxons classiquement considérés comme favorisés par les perturbations engendrées par les zoopopulations, notamment du fait de l'ouverture du milieu (e.g. Noy-Meir *et al.*, 1989), s'avèrent particulièrement bien représentés en situation fortement perturbée (pôle négatif de l'axe 2), alors que les phanérophytes, les chaméphytes et les géophytes, généralement sensibles aux perturbations (e.g. McIntyre *et al.*, 1995) apparaissent vers le pôle positif de l'axe 2, sous faible influence des zoopopulations.

La présence et l'abondance des espèces épizoochores s'avèrent fortement corrélées avec la variable "lapins", mais pas avec la variable "goélands". La capacité d'accrochage des diaspores épizoochores semble bien meilleure sur la fourrure des vertébrés que sur les plumes des oiseaux marins. Les lapins correspondent donc probablement à un facteur important de dissémination des taxons épizoochores. Les espèces végétales à dissémination endozoochore apparaissent sur le plan 1-2 de l'analyse, en position intermédiaire entre les variables "lapins" et "goélands". Les lapins constituent des agents efficaces de dispersion endozoochore, particulièrement en situation insulaire (Nogales *et al.*, 1995). Si certaines espèces de goélands comme le Goéland à bec cerclé et le Goéland argenté, sont connues pour participer également à la dispersion endozoochore de certains taxons (e.g. Gillham, 1956b ; Morton & Hogg, 1989), le fait est nettement moins avéré pour le Goéland leucophée. Le mode de dispersion barochore est en outre fortement associé à la variable "goélands". Ceci renforce l'idée que les Goélands leucophées participent sans doute peu à la dissémination des espèces végétales. Le mode de dissémination hydrochore se projette à l'extrémité positive de l'axe 1 (situations littorales) laissant à penser que les espèces dispersées par l'eau, le sont par flottaison à la surface de la mer et non pas par l'eau de ruissellement, très rare sur ces sites. Enfin, la position des taxons myrmécochores (Zmyr) et dyszoochores (Zdys) sur le plan factoriel 1-2 semble plus difficile à expliquer et correspond probablement à un artéfact lié au faible nombre de taxons relevant de ces deux catégories.

Les stratégies de Grime à affinités rudérales (R, RS et RC) se projettent vers le pôle négatif de l'axe 2. Ce pôle correspond aux conditions de perturbation maximale par les colonies d'oiseaux marins (forte densités de goélands, teneurs élevées en phosphore total et en matière organique), et il n'est donc pas étonnant d'y retrouver les taxons rudéraux à cycle de vie rapide. A l'inverse, les stratégies de Grime à affinités stress-tolérantes (S, SR et SC) se projettent au pôle opposé de l'axe 2. A ce pôle les formations végétales semblent être essentiellement structurées autour de chamaéphytes et de phanérophytes établis sur substrat caillouteux, et ces situations sont peu propices aux fortes densités d'oiseaux marins nicheurs (voir chap 6).

Les taxons endémiques s'avèrent fortement liés aux situations les plus littorales, ce qui correspond à une situation classique dans le biome méditerranéen, où les formations littorales et insulaires représentent un des pôles principaux d'endémisme végétal (Médail & Verlaque, 1997). A l'opposé, les taxons à large aire de répartition (cosmopolites) semblent favorisés par les perturbations liées à l'action des oiseaux marins.

5.3 Patrons d'organisation de la richesse floristique

5.3.1 Introduction

Les modifications des trajectoires successionales sous l'effet des perturbations et des changements de régime de perturbation sont souvent appréhendées et mesurées par l'étude des changements dans la richesse et la diversité spécifiques au sein des communautés (Mueller-Dombois, 1995). Si les perturbations, en particulier celles résultant de l'action des vertébrés, sont fréquemment susceptibles d'entraîner l'élimination de certains taxons indigènes (Pickett & White, 1985) et de faciliter l'implantation

et la colonisation d'espèces allochtones (Hobbs & Huenneke, 1992) elles peuvent également jouer un rôle déterminant dans le maintien, la survie ou la germination de certains taxons autochtones (e.g. Lavorel *et al.*, 1994 ; Kotanen, 1995).

L'étude des patrons d'organisation de la richesse spécifique au sein des communautés insulaires a donné lieu à de très nombreuses investigations, particulièrement après les travaux de MacArthur et Wilson (1963, 1967). Toutefois, la plupart des études entreprises, particulièrement en ce qui concerne la richesse floristique, se sont à ce jour limitées à analyser le rôle des paramètres physiographiques des îles sur le nombre d'espèces rencontrées sur chacune d'entre-elles (e.g. Abbott, 1977 ; Quinn *et al.*, 1987), mettant ainsi en évidence l'influence prépondérante de la taille et de l'isolement des îles (e.g. Heatwole, 1991). D'autres travaux moins nombreux ont montré l'influence de la nature et la diversité des habitats dans l'organisation des patrons de richesse floristique au sein des communautés insulaires (e.g. Nilsson *et al.*, 1988 ; Médail & Vidal, 1998). La diversité des habitats s'avère en outre fortement liée à la superficie des îles considérées. Aussi, afin de tester sans équivoque l'influence de la superficie et de l'isolement sur la richesse spécifique, certains auteurs ont analysé cette dernière sur une maille fixe d'échantillonnage, démontrant que pour un habitat et une maille donnés, le nombre d'espèces végétales augmente de façon significative quand la superficie de l'île s'accroît (Kelly *et al.*, 1989 ; Kohn & Walsh, 1994).

Dans ce contexte, l'analyse des facteurs explicatifs de la richesse floristique sur les 241 placettes d'étude mises en place sur des îles aux caractéristiques physiographiques différentes, mais également sur le continent proche, dans des conditions d'habitat variées, et sous des régimes de perturbation par les colonies d'oiseaux marins d'intensité variable, paraît quelque peu difficile. Nous essaierons toutefois dans ce paragraphe, d'identifier quelques grandes lignes quant aux patrons d'organisation de la richesse floristique.

5.3.2 Organisation de la richesse floristique sur les placettes de 100 m²

Les relations entre la richesse en espèces végétales sur les placettes de 100 m², les paramètres du milieu (topographiques et mésologiques), l'intensité de la perturbation, et l'organisation des communautés végétales, vont être analysées à différents niveaux, en considérant successivement différents jeux de placettes. Dans un premier temps, seront analysées les données relatives au jeu complet des 241 placettes disposées sur l'ensemble du site d'étude (îles et massif de Marseilleveyre), puis seules les 171 placettes insulaires seront étudiées afin de s'affranchir de l'influence de l'insularité. Les différentes variables seront simplement testées à partir de régressions simples ou polynomiales. Ceci permettra de formuler un certain nombre d'hypothèses au vu du test de significativité de la régression, qui toutefois, ne teste que la relation non nulle. Il faudra demeurer conscient qu'une véritable confirmation de ces hypothèses ne pourrait être apportée que par des valeurs élevées du coefficient r^2 .

5.3.2.1 Ensemble des 241 placettes (insulaires et continentales)

La richesse floristique (nombre de taxons inventoriés) des 241 placettes d'étude de 100 m² disposées en milieu insulaire (archipels de Riou et du Frioul) et en milieu continental (massif de Marseilleveyre) a été confrontée par régressions simples ou polynomiales, aux différentes variables topographiques et mésologiques, ainsi qu'aux densités de goélands nicheurs et aux coordonnées des point-placettes sur les deux premiers axes de l' AFC réalisée sur les données floristiques (tab. 5.31).

Variables testées	r²	P
Goélands	0,181	0,0001
Altitude	0,048	0,0006
Distance à la mer	3,99 .10 ⁻⁵	n.s.
Pente	3,99 .10 ⁻⁵	n.s.
Rochers	0,026	0,0124
Blocs	0,006	n.s.
Cailloux	0,019	0,0321
Terre nue	0,001	n.s.
Rec. total végétation	0,09	< 0,0001
Arbres (> 2 m)	0,005	n.s.
Arbustes hauts (1 - 2m)	0,022	0,021
Arbustes (0,5 - 1 m)	0,043	0,0012
Herbacées (< 0,5 m)	0,035	0,0036
Coord. axe 1 AFC *	0,255	< 0,0001
Coord. axe 2 AFC	0,005	n.s.

Tableau 5.31 - Corrélations obtenues entre la richesse floristique mesurée sur les 241 placettes de 100 m² disposées en milieu insulaire et continental, et les variables relatives à ces placettes.

* regression polynomiale de degré 2.

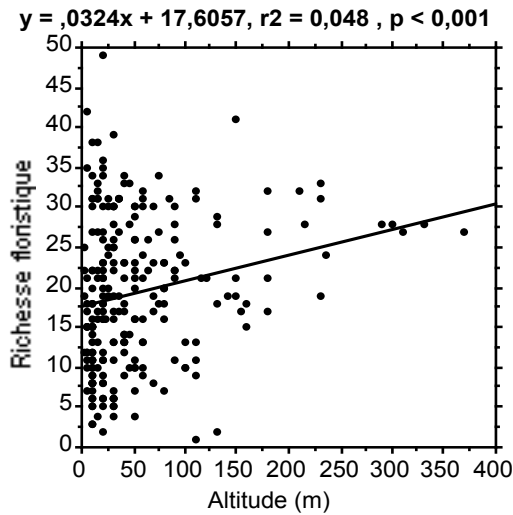


Figure 5.13

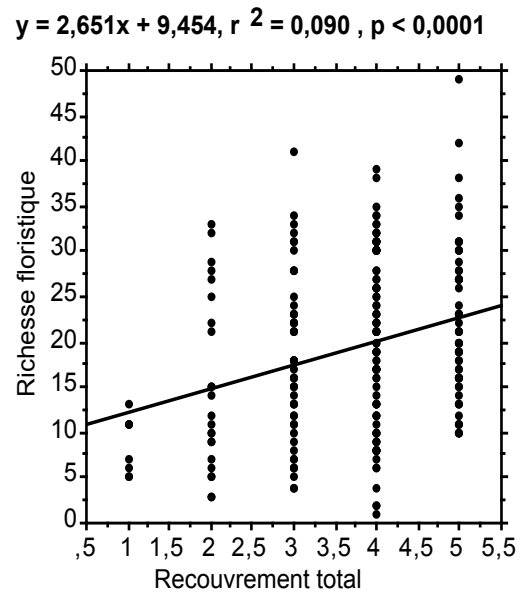


Figure 5.14

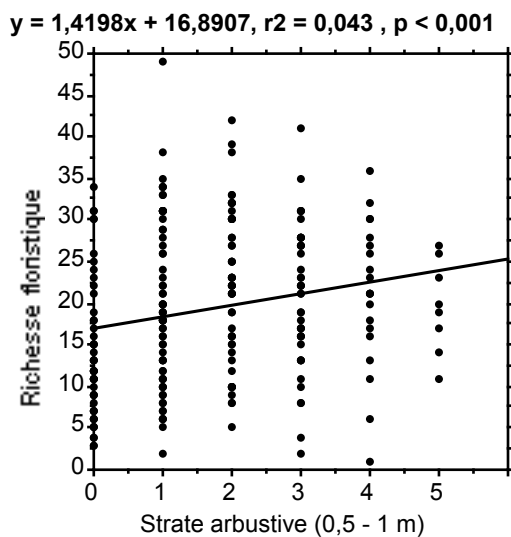


Figure 5.15

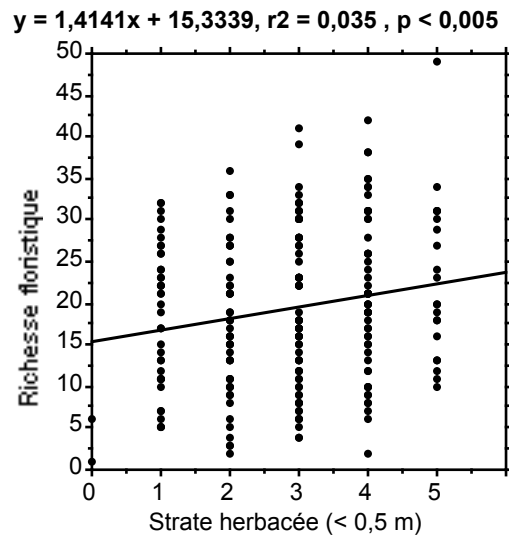


Figure 5.16

Figure 5.13 - Corrélation entre la richesse floristique sur les placettes de 100 m² et l'altitude (n=241 placettes insulaires et continentales).

Figure 5.14 - Corrélation entre la richesse floristique et le recouvrement total de la végétation (n=241 placettes insulaires et continentales).

Figure 5.15 - Corrélation entre la richesse floristique et le recouvrement de la strate arbustive (0,5 - 1 m) (n=241 placettes insulaires et continentales).

Figure 5.16 - Corrélation entre la richesse floristique et le recouvrement de la strate basse (< 0,5m) (n=241 placettes insulaires et continentales).

Parmi les variables topographiques testées, seule l'altitude de la placette s'avère négativement corrélée avec la richesse floristique ($r^2 = 0,048$; $p < 0,0006$) attestant d'une moindre richesse floristique au sein des formations littorales comparativement à celle des communautés plus internes (fig. 5.13). Du point de vue des données mésologiques, la richesse floristique s'avère positivement corrélée avec le

recouvrement total de la végétation ($r^2= 0,090$; $p < 0,0001$) (fig. 5.14), avec le recouvrement de la strate arbustive ($r^2= 0,043$; $p = 0,001$) (fig. 5.15) et de la strate basse ($r^2=0,035$; $p = 0,004$) (fig. 5.16). En fait, dans ce cas, la richesse apparaît simplement fonction de l'importance du couvert végétal. Un point particulièrement intéressant correspond au fort degré de significativité de la relation entre la richesse floristique et les coordonnées des points-placettes sur l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques (régression polynomiale ; $r^2= 0,255$; $p < 0,0001$) (fig. 5.17). Cet axe a été identifié comme représentant un gradient croissant de rudéralité et d'intensité de la perturbation par les zoopopulations (cf 5.1.1). Dans un premier temps, la richesse croît depuis l'extrémité du pôle négatif de l'axe 1, puis s'infléchit aux alentours de l'origine de l'axe et enfin, diminue fortement vers le pôle positif. Ceci pourrait suggérer que la relation perturbation (rudéralité) / richesse floristique s'inscrit dans le schéma classique de l'*intermediate disturbance hypothesis* (e.g. Levin & Pain, 1974 ; Connel, 1978), selon lequel la richesse spécifique est maximale pour une intensité et/ou une fréquence de perturbation moyennes, et plus réduite lorsque celles-ci diminuent ou augmentent trop fortement. Toutefois, l'axe 1 de l'AFC sur les données floristiques, s'il correspond sans aucun doute à un gradient de perturbation par les zoopopulations, permet en outre de discriminer entre-eux les relevés réalisés en milieu insulaire (pôle positif) et en milieu continental (pôle négatif). Ainsi, la diminution forte de la richesse spécifique, constatée selon le pôle positif de l'axe 1 peut également correspondre à l'appauvrissement classique des communautés insulaires comparativement aux communautés continentales (e.g. Blondel, 1995). Dans ce contexte, la corrélation négative hautement significative qui apparaît entre la richesse spécifique et les densités de goélands ($r^2 = 0,181$; $p = 0,0001$) devient quelque peu délicate à interpréter (fig. 5.18), même s'il apparaît toutefois que la richesse floristique chute lorsque les densités de goélands nicheurs sont trop élevées.

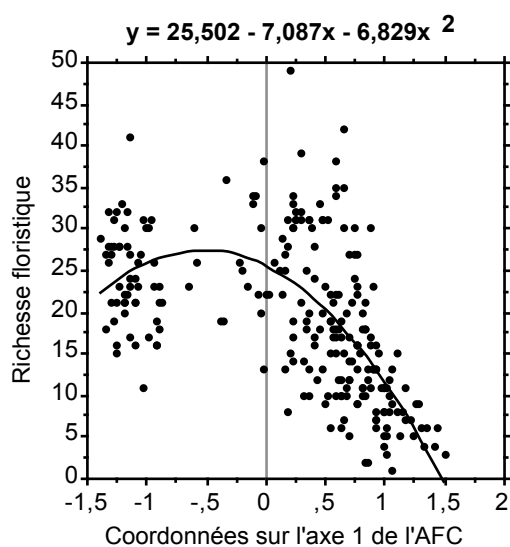


Figure 5.17

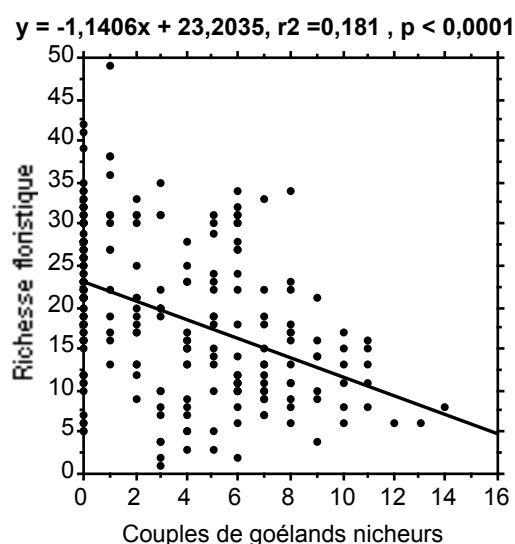


Figure 5.18

Figure 5.17 - Corrélation entre la richesse floristique sur les placettes de 100 m² et les coordonnées des points-placettes sur l'axe 1 de l'AFC sur les relevés floristiques (n=241 placettes insulaires et continentales).

Figure 5.18 - Corrélation entre la richesse floristique sur les placettes de 100 m² et le nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes (n=241 placettes insulaires et continentales).

5.3.2.2 Ensemble des 171 placettes disposées sur les îles de Marseille

Afin de tenter de faire la part entre l'influence exercée sur la richesse floristique par le "syndrome d'insularité" et par les perturbations par les goélands, seules vont être considérées dans ce paragraphe les 171 placettes disposées sur les îles de Marseille, et donc soumises à la fois à l'isolement et à l'action des colonies d'oiseaux marins. Dans ce cas précis, outre les variables déjà prises en compte pour l'analyse du jeu total de placettes (paragraphe précédent), la richesse floristique a également été confrontée aux caractéristiques physiographiques des différentes îles sur lesquelles ont été disposées les placettes (tab. 5.32).

Variables testées	r ²	P
Surface de l'île	0,057	0,0016
Altitude maximale	0,092	< 0,0001
Isolement	0,019	n.s.
Dist. extrémité sud-est	0,282	< 0,0001
Goélands	0,172	< 0,0001
Altitude	0,013	n.s.
Distance à la mer*	0,077	0,0012
Pente	0,001	n.s.
Rochers	0,037	0,0123
Blocs	0,004	n.s.
Cailloux	0,003	n.s.
Terre nue	7,71.10 ⁻⁵	n.s.
Rec. total végétation	0,180	< 0,0001
Arbustes hauts (1-2m)	0,005	n.s.
Arbustes (0,5-1m)	0,004	n.s.
Herbacées (< 0,5 m)	0,148	< 0,0001
Coord. axe 1 AFC*	0,529	< 0,0001
Coord. axe 2 AFC	0,005	n.s.

Tableau 5.32 - Corrélations obtenues entre la richesse floristique mesurée sur les 171 placettes de 100 m² disposées sur les îles de Marseille, et les variables relatives à ces placettes. * régression polynomiale de degré 2.

Influence des caractéristiques des îles

Le nombre d'espèces végétales sur les placettes de 100 m² apparaît significativement corrélé avec certains paramètres physiographiques des îles sur lesquelles elles sont disposées, et particulièrement avec la superficie de l'île (r² = 0,057 ; p = 0,0016) (fig. 5.19), l'altitude maximale de l'île (r² = 0,092 ; p = < 0,0001) (fig. 5.20) et la distance du centre de l'île à l'extrémité sud-est des archipels marseillais (r² = 0,282 ; p < 0,0001) (fig. 5.21). Globalement, plus la taille de l'île considérée est importante, plus la

richesse spécifique sur une maille fixe est élevée. Ceci rejoint partiellement les conclusions de Kelly *et al.* (1989) et de Kohn & Walsh (1994), bien que dans le cas de la présente étude aucune distinction n'ait été faite entre les différents habitats. La relation significative avec l'altitude maximale de l'île correspond sans doute en partie au fait que les îles de plus grande superficie présentent généralement une altitude plus élevée, bien qu'un relief escarpé permet souvent la coexistence de conditions d'habitat plus nombreuses (Médail & Vidal, 1998a). La forte corrélation entre la richesse floristique sur les placettes et l'éloignement à l'extrémité sud-est des archipels ($r^2 = 0,282$; $p < 0,0001$) (fig. 5.21) est très intéressante, particulièrement car l'éloignement à l'extrémité sud-est n'est pas corrélé à la superficie des îles ($r^2 = 0,31$ ($n=9$) ; non significatif). De manière générale, il apparaît donc que plus l'implantation de la colonie de goélands est ancienne, moins la richesse floristique sur les placettes est élevée.

Influence des paramètres sur les placettes

Le nombre d'espèces végétales sur les placettes s'avère négativement corrélé avec le nombre de couples de goélands nicheurs ($r^2 = 0,172$; $p < 0,0001$) (fig. 5.22), bien qu'aucun effet seuil ne puisse être mis en évidence par une régression polynomiale. La richesse apparaît également corrélée à l'importance du recouvrement végétal ($r^2 = 0,180$; $p < 0,0001$) (fig. 5.23), du recouvrement de la strate basse, composante prépondérante de la végétation des sites ($r^2 = 0,148$; $p < 0,0001$) (fig. 5.24), et de la distance à la mer ($r^2 = 0,077$; $p < 0,0012$) (fig. 5.25). Toutefois, la relation avec la distance à la mer n'est pas linéaire (régression polynomiale), et traduit simplement le fait que les richesses les plus élevées se rencontrent à des altitudes moyennes (essentiellement entre 25 et 150 m). La relation entre la richesse floristique et les densités de goélands demeure significative (bien qu'un peu plus tenue) lorsque l'on ne considère que les placettes non littorales, situées à au moins 30 m d'altitude ($n=80$; $r^2 = 0,130$; $p = 0,001$). Ainsi, pour un type d'habitat globalement constant (de type matorral), la richesse floristique s'avère négativement corrélée à l'intensité de la perturbation exercée par les colonies d'oiseaux marins.

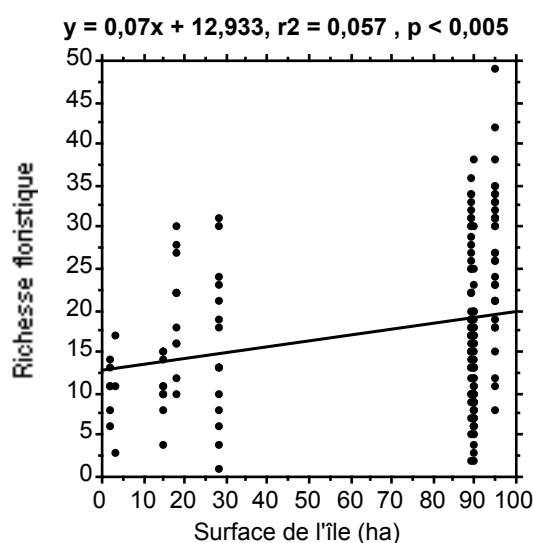


Figure 5.19

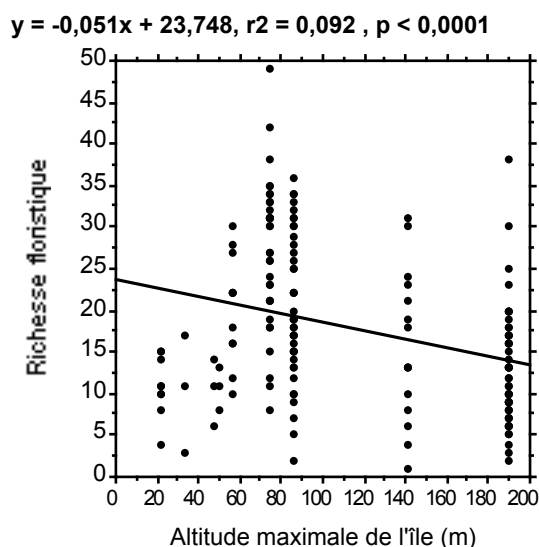


Figure 5.20

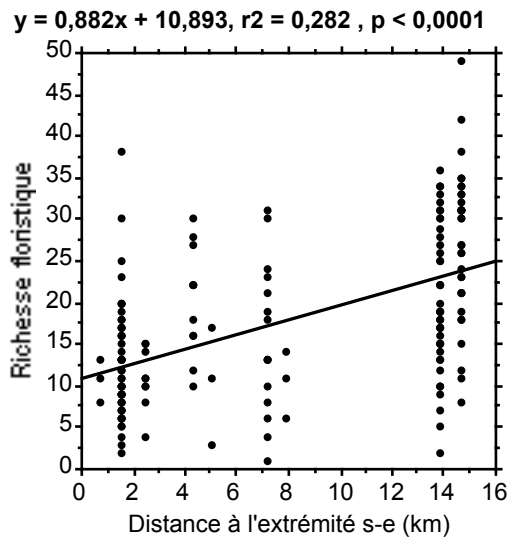


Figure 5.21

Figure 5.19 - Corrélation entre la richesse floristique sur les placettes de 100 m² et la superficie de l'île sur laquelle est disposée la placette (n = 171 placettes insulaires).

Figure 5.20 - Corrélation entre la richesse floristique et l'altitude maximale de l'île sur laquelle est disposée la placette (n = 171 placettes insulaires).

Figure 5.21 - Corrélation entre la richesse floristique et la distance du centre de l'île à l'extrémité sud-est des archipels marseillais (n = 171 placettes insulaires).

La confrontation du nombre d'espèces végétales sur les placettes avec les coordonnées des points-placettes sur les axes de l'AFC montre une corrélation significative (mais non directement linéaire) avec l'axe 1 de l'AFC ($r^2 = 0,529$; $p < 0,0001$) (fig. 5.26). L'axe 1 de l'AFC sur les relevés floristiques des 171 placettes insulaires correspond à un gradient de perturbation (rudéralité) décroissante. Ainsi, au pôle de perturbation le plus faible (extrémité positive), la richesse floristique sur maille fixe apparaît nettement plus élevée que vers le pôle de rudéralité (extrémité négative). Les colonies de goélands, principaux agents de perturbation sur ces sites micro-insulaires, conduisent donc à une diminution de la richesse floristique, particulièrement prononcée lorsque leurs densités sont élevées. Une telle modification de la richesse floristique a déjà été mise en évidence sur d'autres colonies d'oiseaux marins, notamment en milieu subantarctique (archipel Crozet), alors que dans le même temps la richesse des communautés d'invertébrés était augmentée (Joly *et al.*, 1987). Ceci semble s'inscrire dans le patron général de réponse à un enrichissement et à une fertilisation forte des sols par des composés azotés et phosphorés, qui se traduit généralement par une chute importante de la richesse floristique (e.g. Gough & Marrs, 1990). L'action des goélands sur la végétation correspond également à du piétinement, dont des intensités modérées peuvent conduire à l'augmentation de la richesse du fait de la suppression d'espèces compétitrices dominantes (Liddle, 1975), mais dont une influence trop forte aboutit généralement à une chute prononcée de la richesse floristique (Hobbs & Huenneke, 1992).

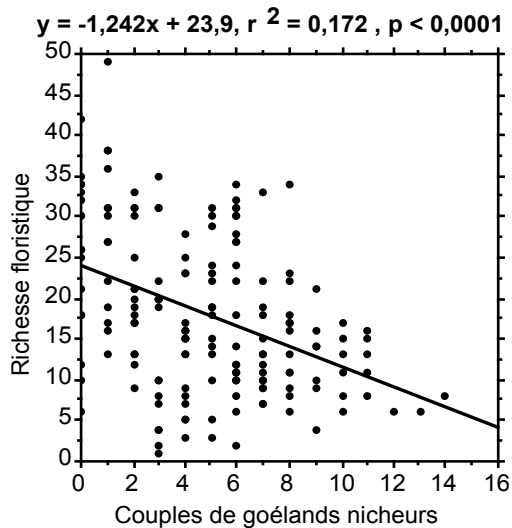


Figure 5.22 - Corrélation entre la richesse floristique et le nombre de couples de goélands nicheurs sur les placettes (n = 171 placettes insulaires).

En dépit de tests statistiques hautement significatifs, les r^2 des régressions réalisées sont souvent faibles, et ne permettent pas de conclure réellement quant à l'influence des différentes variables, dont les densités de goélands nicheurs, sur la richesse floristique observée sur les placettes d'étude. Toutefois, la plupart des patrons et des pistes qui ont été dégagés correspondent bien aux données de la littérature, et nous semblent en phase avec les observations de terrain. Une trajectoire à explorer pour mieux cerner les facteurs déterminants de la richesse floristique pourrait correspondre à une analyse de la richesse par type biologique comme l'a préconisé par Denslow (1980).

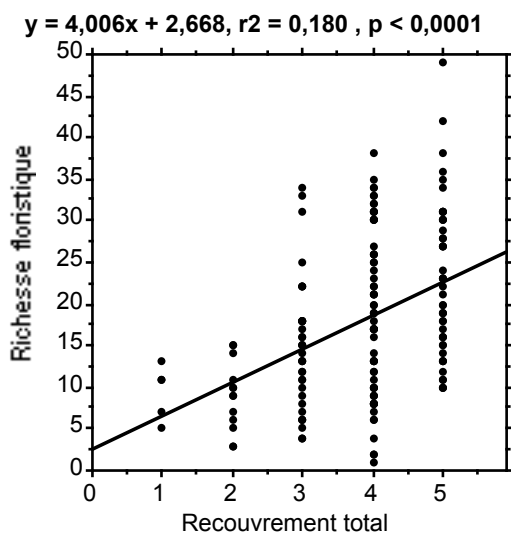


Figure 5.23

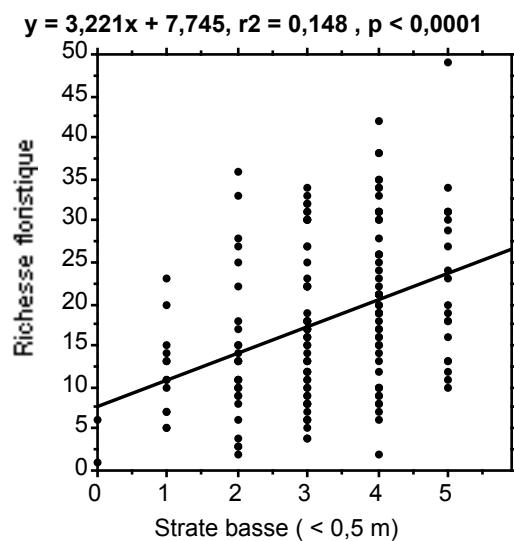


Figure 5.24

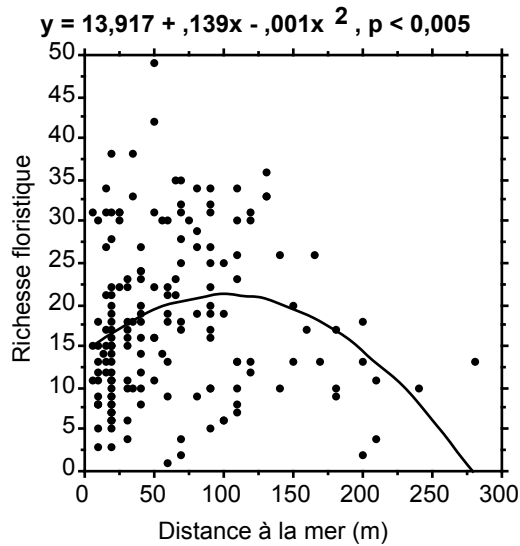


Figure 5.25

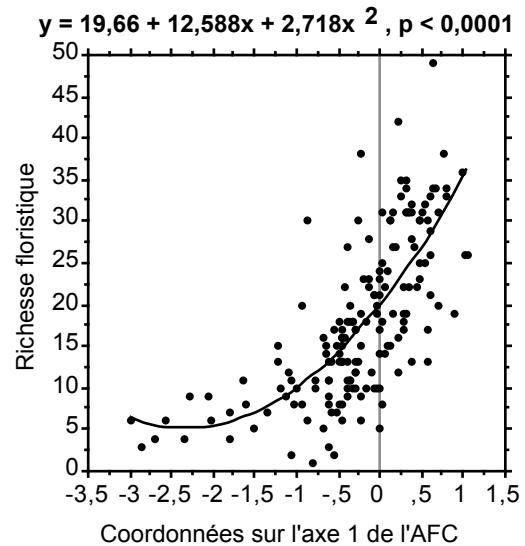


Figure 5.26

Figure 5.23 - Corrélation entre la richesse floristique sur les placettes de 100 m² et le recouvrement total de la végétation (n = 171 placettes insulaires).

Figure 5.24 - Corrélation entre la richesse floristique et le recouvrement de la strate basse (n = 171 placettes insulaires).

Figure 5.25 - Corrélation entre la richesse floristique et la distance de la placette au bord de mer (n = 171 placettes insulaires).

Figure 5.26 - Corrélation entre la richesse floristique et les coordonnées des points-placettes sur l'axe 1 de l'AFC sur les relevés floristiques (n = 171 placettes insulaires).

6 - Organisation des densités de goélands nicheurs sur les îles de Marseille

6.1 Introduction

Les mesures réalisées dans le cadre de ce travail sur les densités de goélands nicheurs ainsi que sur les conditions mésologiques des placettes d'étude offrent la possibilité d'analyser les facteurs de distribution des couples nicheurs et ainsi, les facteurs de distribution des pressions de perturbation occasionnées par ces oiseaux marins.

Les facteurs régissant la distribution des sites de nidification chez les oiseaux marins coloniaux ont déjà fait l'objet de nombreuses études et investigations, particulièrement chez les laridés, où les ornithologues se sont particulièrement intéressés à la sélection du site d'implantation des colonies (e.g. Burger & Lesser, 1980), ainsi qu'au choix de l'habitat et du micro-habitat de nidification (e.g. Burger & Gochfeld 1981 ; Burger, 1985) et à l'influence des conditions de micro-habitat (Fasola & Canova, 1992 ; Calladine, 1997). Toutefois, les facteurs influençant la densité des laridés nicheurs au sein des colonies n'ont été que rarement et succinctement abordés (Parson, 1976 ; Burger, 1976 ; Becker & Erdelen, 1986 ; Greer *et al.*, 1988 ; Bosch *et al.*, 1994a). Les quelques études réalisées ont pourtant mis en évidence que les densités de laridés nicheurs pouvaient grandement varier au sein d'une même colonie, et influencer de manière significative certains paramètres démographiques. Ainsi, chez le Goéland argenté *Larus argentatus*, les oiseaux nichant à la densité la plus communément observée dans la colonie présentent un succès de reproduction (succès à l'éclosion et à l'envol) plus élevé que ceux nichant à une densité nettement plus forte ou nettement plus faible (Parsons, 1976). Le regroupement et l'aggrégation chez les oiseaux marins exercent une forte influence sur la prédation, qui est généralement plus faible quand les densités sont élevées (Anderson & Hodum, 1993 ; Oro, 1996). Il a en outre été montré que les densités de laridés nicheurs au sein des colonies pouvaient être significativement influencées par certains facteurs écologiques et sociaux tels que la disponibilité des ressources alimentaires, la compétition intra-spécifique, le comportement territorial et les caractéristiques de l'habitat (Ewald *et al.*, 1980 ; Greer *et al.*, 1988 ; Bukacinska & Bukacinski, 1993).

Le Goéland leucopnée fait preuve d'une grande plasticité dans la sélection des sites et habitats de nidification, puisqu'on le rencontre à la fois en milieu lagunaire, en milieu insulaire rocheux, en bordure des fleuves et même en milieu urbain littoral (Goutner, 1992). Il est étonnant de constater que jusqu'à présent, la plupart des études concernant cette espèce ont été conduites en milieu lagunaire (Isenmann, 1976 ; Fasola & Canova, 1992 ; Goutner, 1992 ; Sadoul *et al.*, 1996) et beaucoup plus rarement en milieu insulaire rocheux (Monbailliu & Torre, 1986 ; Bosch & Sol, 1998) où sont pourtant

établies les plus importantes colonies mondiales (Bosch *et al.*, 1994a ; Morais *et al.*, 1995 ; Vidal *et al.*, 1997). Les investigations présentées dans ce paragraphe ont consisté à analyser, à plusieurs échelles, la distribution spatiale des densités de goélands nicheurs des îles de Marseille et à étudier leurs relations avec les paramètres biotiques et physiques du milieu, en se basant sur le jeu de données recueillies sur l'ensemble des 171 placettes d'étude.

L'analyse des patrons d'organisation des densités de goélands nicheurs a été réalisée à partir de 3 niveaux d'investigation :

6.2 1er niveau : densités moyennes sur chaque île (analyse globale à l'échelle de l'île)

Pour chacune des 9 îles considérées, la densité moyenne de goélands nicheurs a été estimée en multipliant le nombre moyen de couples de goélands dénombrés sur les placettes d'étude par la part représentée par l'ensemble des placettes d'études dans la superficie totale de l'île (Bibby *et al.*, 1992). Ces densités moyennes ont ensuite été confrontées aux variables physiographiques des îles (surface, distance au continent, altitude maximale, indice de forme (longueur de l'île / largeur) et distance à l'extrémité sud-est du chapelet d'îles, lieu initial d'implantation de la colonie de goélands) par des régressions simples.

La densité moyenne observée sur chaque île varie de 52,8 couples.ha⁻¹ sur l'île de Ratonneau à 213,3 couples.ha⁻¹ sur le Grand Congloué (tab. 6.1).

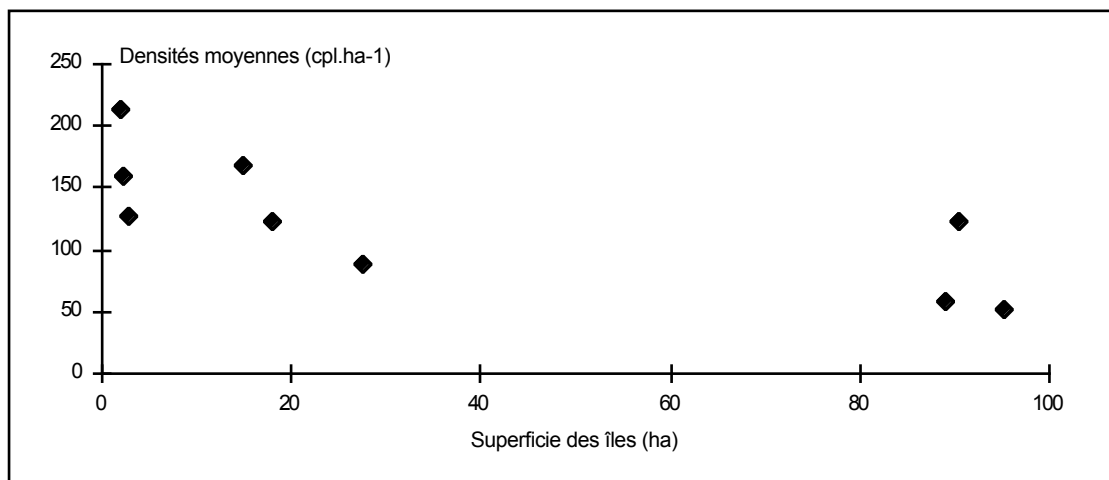
île	Densité moyenne (cpl.ha ⁻¹)
Ratonneau	52,8
Pomègues	59,5
Maïre	89,3
Riou	122,0
Jarre	123,6
Jarron	126,7
Tiboulén	160,0
Plane	168,9
Grand Congloué	213,3

Tableau 6.1 - Densités moyennes estimées de Goélands leucophées nicheurs sur l'ensemble des îles étudiées.

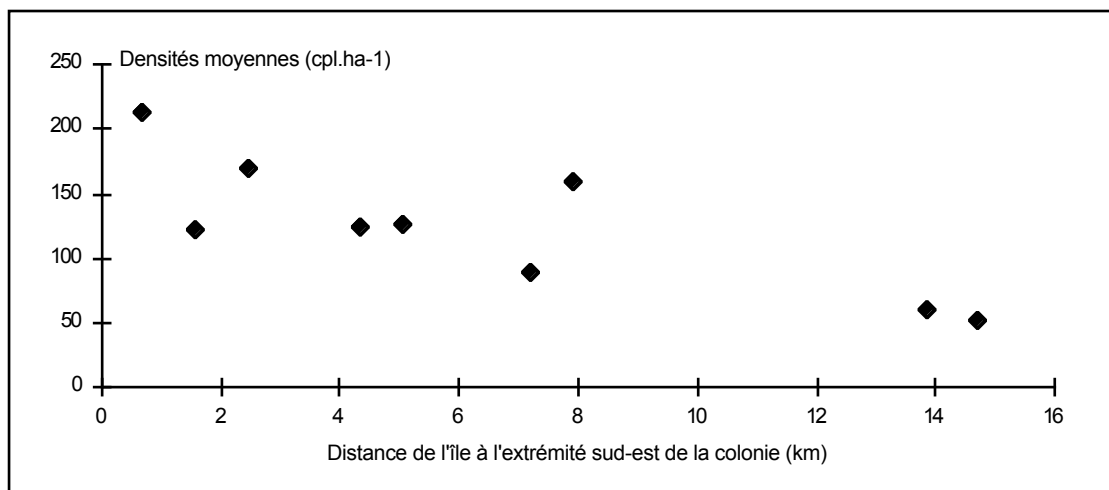
Les densités moyennes de goélands nicheurs s'avèrent négativement corrélées avec la surface des îles ($r^2=0,742$, $p<0,05$) et avec la distance de l'île à l'extrémité sud-est de l'archipel ($r^2=0,772$, $P<0,001$) (tab. 6.2 et Fig. 6.1). Par contre, aucune relation significative n'a été mise en évidence entre la densité moyenne et les autres paramètres physiographiques des îles (altitude maximale, indice de forme et distance au continent).

Variable testée	r ² (coef de régression)	P
Altitude maximale	0,383	non sign.
Surface	0,742	< 0,05
Indice de forme (L/l)	0,497	non sign.
Distance au continent	0,222	non sign.
Dist à l'extrémité sud-est	0,772	< 0,001

Tableau 6.2 - Relations entre les densités moyennes de goélands nicheurs et les paramètres physiographiques des 9 îles étudiées.



a



b

Figure 6.1 - Relations entre les densités moyennes de goélands nicheurs sur les 9 îles étudiées et (a) la superficie des îles ($r^2=0,742$; $p<0,05$), et (b) la distance des îles à l'extrémité sud-est de l'archipel ($r^2=0,772$; $p<0,001$).

Ainsi, bien que les îles étudiées soient géographiquement très proches les unes des autres, les densités de goélands nicheurs qu'elles hébergent s'avèrent très différentes. La distance de l'île à l'extrémité sud-est de l'archipel, qui représente la variable la plus significativement corrélée aux densités de goélands peut être grossièrement assimilée à l'ancienneté de l'implantation de la sous-colonie sur

l'île considérée. En effet, après s'être initialement implantée à l'extrémité sud-est de l'île de Riou (plateau de Caramassagne) (Jaubert & Lapommeraye 1859), la colonie de Goélands leucophées s'est depuis progressivement étendue vers le nord-ouest, jusqu'à occuper actuellement l'ensemble des îles de Marseille (Vidal *et al.*, 1997). On constate ainsi, de manière assez générale, que plus l'occupation de l'île est ancienne, plus la densité de goélands y est élevée. Ce résultat peut illustrer d'une certaine manière l'influence jouée par "l'attachement" au site de nidification et par l'histoire de la colonie dans le choix des sites de nidification par les laridés (Burger & Lesser, 1980). Quand l'environnement est stable (cas des îles rocheuses comparées aux cordons sableux très changeants), les goélands nicheurs présentent fréquemment un degré élevé de fidélité à la colonie (Mac Nicholl, 1975).

Le second facteur à apparaître déterminant pour les densités de goélands correspond à la superficie de l'île. Cette relation inversement proportionnelle entre la superficie et la densité de nicheurs n'est probablement pas un artéfact, car la répartition des îles selon leur taille ne correspond aucunement à la distribution de celles-ci selon l'axe sud-est/nord-ouest. La principale raison généralement invoquée dans la littérature pour expliquer cette préférence des oiseaux marins pour les petites îles est leur tendance à éviter les îles suffisamment importantes pour héberger des prédateurs terrestres (Erwin *et al.*, 1995). En milieu lagunaire, les Goélands leucophées sélectionnent de manière préférentielle les îlots de nidification inaccessibles aux prédateurs (Sadoul *et al.*, 1996). En outre, chez les oiseaux marins et particulièrement chez les laridés, les petites colonies denses semblent moins exposées aux prédateurs aériens que les grandes colonies à distribution plus lâche (Anderson & Hodum, 1993 ; Oro, 1996). Les îles de Marseille hébergent trois prédateurs aériens potentiels des goélands adultes, des poussins ou des oeufs : le Grand-duc d'Europe *Bubo bubo*, le Grand corbeau *Corvus corax*, et le Faucon pèlerin *Falco peregrinus*, ainsi qu'un prédateur terrestre : le Rat noir *Rattus rattus*. Les deux premiers prédateurs aériens ne nichent que depuis peu de temps et de manière très irrégulière sur certaines grandes îles (Riou et Maïre). En outre, le Grand-duc d'Europe chasse sur l'ensemble des îles, y compris sur celles où il ne niche pas (Vidal & Bayle, 1997). Enfin, le Faucon pèlerin n'est sans doute qu'un prédateur très occasionnel du goéland, dont la taille est trop importante. Il est ainsi probable que les trois prédateurs aériens n'exercent, dans le cas précis des îles de Marseille, aucune influence sur la répartition des goélands nicheurs. En dépit de son impact potentiel sur les oiseaux marins (Atkinson, 1985), le Rat noir ne représente sans doute pas non plus un facteur probant de la répartition des densités de goélands. Les opérations de capture réalisées en marge de ce travail montrent que de très fortes densités de goélands peuvent cohabiter avec de fortes densités de Rats noirs (cas de l'île Plane par exemple), et qu'à l'opposé, de faibles densités de goélands peuvent se rencontrer sur des secteurs faiblement peuplés par les rats (cas de l'île Maïre par exemple).

6.3 2ème niveau : densités locales sur l'ensemble des placettes d'étude (analyse globale à l'échelle de la placette)

L'objectif de ce second niveau d'investigation consiste à étudier l'influence des variables environnementales globales (relatives aux îles) et locales (relatives aux placettes) sur les densités de goélands nicheurs. Pour cela, les densités de goélands, mesurées sur l'ensemble des placettes d'étude, ont été confrontées aux différentes variables environnementales par une régression partielle aux moindres carrés (Partial Least Squares ou P.L.S.). La régression P.L.S. correspond à une régression linéaire multiple sur les composantes d'une analyse en composantes principales et non pas sur les données brutes. La régression P.L.S. s'avère particulièrement performante lorsque le nombre de variables explicatives est important, et lorsque les différentes variables sont susceptibles d'être fortement corrélées entre-elles. L'extraction des composantes de l'analyse en composantes principales garantit l'absence de corrélation entre les régresseurs, et assure ainsi une bonne correspondance entre les coefficients de corrélation et de régression (Tenenhaus *et al.*, 1995).

La densité la plus fréquemment représentée parmi l'ensemble des placettes correspond à une densité de 5-6 couples nicheurs par placette de 500 m², soit l'équivalent de 100-120 couples.ha⁻¹. Une telle densité se rencontre sur 22,8 % des placettes étudiées (fig. 6.2). Les densités les plus faibles sont relativement fréquentes (28,7 % des placettes présentent moins de 40 couples.ha⁻¹), alors que les densités les plus élevées sont rares (seulement 12,3 % des placettes présentent plus de 180 couples.ha⁻¹).

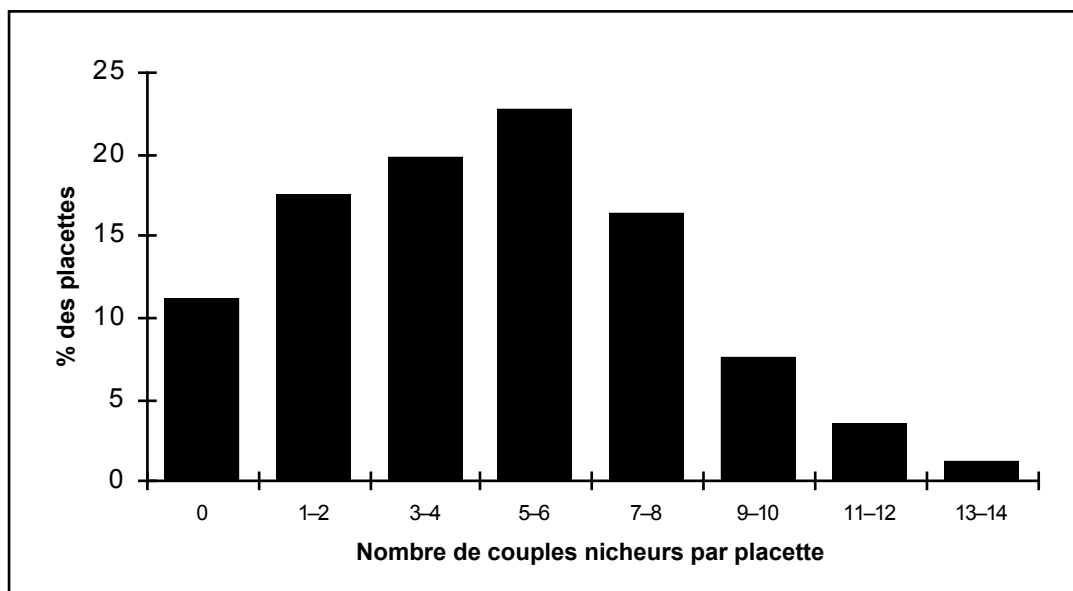


Figure 6.2 - Distribution des densités de goélands nicheurs parmi le jeu de placettes d'étude.

D'après la régression P.L.S. réalisée, les variables environnementales (locales et globales) n'expliquent que 44,5 % de la variance totale des densités de goélands. Les coefficients de régression montrent en

particulier que les densités locales de goélands nicheurs sont positivement corrélées avec la distance de l'île au continent et avec le recouvrement en rochers de la placette, et négativement corrélées avec la superficie de l'île, la distance de l'île à l'extrémité sud-est de la colonie, à l'éloignement de la placette par rapport à la mer et au recouvrement de la placette en cailloux (tab. 6.3).

Variables	Coef de régression
Variabes globales (relatives aux îles)	
Distance à l'extrémité sud-est de l'archipel	- 0,39
Surface	- 0,19
Distance au continent	0,17
Altitude maximale	0,09
Indice de forme (L/l)	- 0,05
Variabes locales (relatives aux placettes)	
Distance à la mer	- 0,18
Cailloux	- 0,15
Rochers	0,14
Exposition	- 0,06
Pente	- 0,06
Strate Basse	0,06
Terre nue	0,06
Arbustes	- 0,05
Altitude	0,04
Recouvrement total végétation	- 0,01
Blocs	0,01

Tableau 6.3 - Coefficients standardisés de la régression P.L.S. réalisée entre les densités de goélands nicheurs sur les 171 placettes d'étude et les variables environnementales.

Parmi les 6 principales variables corrélées avec les densités locales sur les placettes, 3 correspondent à des paramètres relatifs aux îles (isolement, distance à l'extrémité sud-est de l'archipel, surface), et 3 à des paramètres locaux (distance de la placette au bord de mer, recouvrement en rochers, recouvrement en cailloux). Ainsi, même à une échelle très locale, les paramètres environnementaux globaux influencent significativement les densités de goélands nicheurs. L'isolement de l'île s'avère être un paramètre significatif, alors qu'il n'apparaissait pas comme tel au premier niveau d'investigation. Globalement, plus une île est éloignée du continent, plus les densités de goélands sur les placettes sont élevées. Le choix préférentiel des sites de nidification les plus isolés est une relative constante chez les oiseaux marins coloniaux qui recherchent par-là la quiétude nécessaire à l'accomplissement de leur nidification (e.g. Erwin *et al.*, 1995). Il est intéressant de noter qu'aucun paramètre relatif à la végétation (recouvrement ou hauteur) ne s'avère fortement corrélé avec les densités de goélands, alors

que la présence de végétation (notamment arbustive) constitue un facteur déterminant dans le choix du site d'implantation de la colonie ou d'établissement du nid chez cette espèce (e.g. Cézilly & Quénette, 1988 ; Fasola & Canova, 1992). Dans une analyse récente de la sélection de l'habitat par le Goéland leucophée sur les îles Medes (Espagne), Bosch et Sol (1998) ont confirmé que l'espèce occupait préférentiellement les zones buissonnantes, puis les zones herbeuses, et enfin les zones de terre nue ou de rochers. Ces trois types d'habitats correspondent également aux différents faciès rencontrés sur les îles de Marseille. On peut raisonnablement supposer que sur notre site d'étude, très similaire aux îles Medes, le Goéland leucophée adopte un comportement identique quant à la sélection de son habitat de nidification. On peut alors conclure que les densités les plus élevées ne se rencontrent pas dans l'habitat optimum et traditionnel de l'espèce (zones buissonnantes) mais correspondent à des zones de qualité moindre. Un tel résultat peut suggérer l'existence d'interactions sociales fortes entre les individus (Brown *et al.*, 1990), susceptibles d'influencer la répartition des densités d'oiseaux nicheurs, notamment au travers des phénomènes de compétition et d'exclusion. Un tel modèle se rapporterait au modèle de distribution despotique, par opposition au modèle de distribution idéale (*ideal free distribution*) qui considère que tous les individus d'une colonie présentent une aptitude identique à la compétition (Fretwell & Lucas, 1970) et que leur abondance est directement liée à la qualité de l'habitat (Danchin & Wagner, 1997). Le modèle de distribution idéale a été mis en évidence au sein des colonies de Goélands argentés *Larus argentatus* (Pierotti, 1982 ; Becker & Erdelen, 1986) alors que le modèle de distribution despotique a été récemment suggéré pour le Goéland leucophée (Bosch & Sol, 1998). Les densités les plus fortes se rencontreraient dans des milieux de qualité médiocre car les oiseaux dominants au comportement territorial très développé (couples expérimentés) nichant dans les milieux optimum, excluraient de ces sites les oiseaux socialement les plus faibles (jeunes reproducteurs) qui ainsi seraient alors contraints de nicher en grand nombre sur des sites littoraux de qualité secondaire. En outre, le fait que les densités soient globalement plus élevées sur les placettes proches de la mer, diffère du schéma généralement observé dans les colonies d'oiseaux marins, où les individus nichant en périphérie sont souvent moins densément regroupés (Parson, 1976) et présentent généralement un succès de reproduction plus faible, du fait d'une prédation plus intense ou d'une qualité moindre des reproducteurs (Coulson, 1968 ; Brown *et al.*, 1990).

6.4 Comparaison de la répartition des densités locales entre les 4 plus grandes île

Afin d'étudier si d'une île à l'autre, les variables environnementales locales exercent la même influence sur les densités de goélands nicheurs, les données relatives aux 4 plus grandes îles (Riou, Ratonneau, Pomègues et Maïre) ont été étudiées séparément par une régression P.L.S. Seules les 4 plus grandes îles ont été prises en considération dans ce troisième niveau d'investigation, afin de disposer d'un nombre d'observations suffisant pour l'analyse statistique.

La part de la variance des densités de goélands expliquée par les variables environnementales varie grandement d'une île à l'autre, d'un minimum de 19,09 % pour l'île de Riou, jusqu'à un maximum de 89,44 % pour l'île Maïre (qui est la seule île pour laquelle cette valeur est élevée) (tab. 6.4).

Ile	Part de variance expliquée (%)
Riou	19,09
Pomègues	19,87
Ratonneau	31,69
Maïre	89,44

Tableau 6.4 - Part de la variance des densités de goélands nicheurs expliquée par les variables environnementales locales pour les 4 plus grandes îles étudiées.

La faible part expliquée par les variables environnementales locales est sans doute partiellement due à l'importance jouée par les caractéristiques des îles (variables globales) dans la valeur des densités de goélands nicheurs sur les placettes. D'un point de vue physiographique, l'île Maïre diffère des trois autres grandes îles selon un critère essentiel : sa très forte proximité du continent (50 m). Ainsi, les goélands qui nichent sur ce site, sont confrontés à une influence humaine beaucoup plus marquée, constituée à la fois par la présence de très nombreux randonneurs sur le liseré cotier proche et par un passage intense de bateaux de plaisance dans l'étroit bras de mer entre l'île et le continent. Ce facteur de perturbation anthropique peut éventuellement expliquer les patrons d'organisation des densités de goélands nicheurs beaucoup plus clairs mis en évidence sur l'île Maïre, avec une sélection très nettement préférentielle des secteurs permettant une bonne dissimulation des oiseaux nicheurs (particulièrement une végétation abondante et la présence de nombreux blocs). Dans le cas de l'île Maïre, les densités les plus élevées se rencontrent donc sur l'habitat classiquement considéré comme optimal pour l'espèce.

Les coefficients de régression standardisés, calculés pour chacune des variables environnementales, diffèrent selon les îles tant en valeur absolue qu'en signe (tab. 6.5). Ainsi, selon l'île considérée, les densités de goélands nicheurs sur les placettes varient positivement ou négativement avec une variable environnementale donnée. Les variables les plus significatives sont donc différentes d'une île à l'autre, c'est à dire d'une "sous-colonie" à l'autre. Parmi les 11 variables environnementales prises en compte, seulement 4 (distance à la mer, recouvrement en blocs, recouvrement en cailloux et recouvrement en arbustes hauts) présentent un sens de variation avec les densités de goélands identique pour les 4 îles. En outre, 9 sur 11 varient dans le même sens pour le couple d'îles Riou-Maïre et 9 sur 11 pour le couple d'îles Ratonneau-Pomègues. Cette forte variabilité inter-îles de l'influence des différents paramètres environnementaux semble montrer que chaque sous-colonie est structurée de manière individuelle et autonome, bien que les distances entre les îles soient très faibles, et aisément franchissables par les oiseaux. La très nette différence constatée entre le couple d'îles Riou-Maïre et le couple d'îles Ratonneau-Pomègues peut être mis à l'actif de deux facteurs. Tout d'abord, Ratonneau et Pomègues sont situées à l'extrémité nord-ouest de l'archipel et sont relativement isolées des autres îles étudiées (5 km). Elles ont été colonisées plus récemment, et une part importante des oiseaux nicheurs sont probablement de jeunes adultes, immigrés depuis les sous-colonies les plus densément peuplées. Une telle différence dans la structure d'âge d'une colonie est à même de modifier considérablement les phénomènes de compétition, et ainsi d'influencer la distribution des oiseaux nicheurs au sein de la

colonie. Deuxièmement, des opérations de stérilisation annuelles du tiers ou du quart des pontes sur Pomègues et Ratonneau sont conduites par la Direction Départementale de l'Agriculture et de la Forêt (Vidal *et al.*, 1997) depuis 1993. Cette réduction notable du succès de reproduction constitue également un facteur susceptible de faire varier significativement la distribution des oiseaux nicheurs et de modifier leur comportement de sélection des sites de nidification au sein de la colonie (e.g. Coulson, 1991).

Riou		Pomègues		Ratonneau		Maïre	
Variables	Coef. Regr	Variables	Coef. Regr	Variables	Coef. Regr	Variables	Coef. Regr
Str. basse	0,17	Dist	- 0,19	Rochers	0,18	Rec. Tot	0,39
Expos	- 0,16	Rochers	0,16	Dist	- 0,17	Blocs	0,36
Cailloux	- 0,16	Terre nue	0,13	Pente	0,14	Str. basse	0,35
Pente	- 0,15	Str. basse	- 0,07	Rec. Tot	- 0,12	Pente	- 0,29
Rec. Tot	0,13	Rec. Tot	- 0,07	Str. basse	- 0,10	Cailloux	- 0,22
Dist	- 0,09	Altitude	- 0,04	Arbustes	- 0,09	Dist.	- 0,19
Terre nue	- 0,07	Cailloux	- 0,03	Terre nue	0,06	Terre nue	0,18
Arbustes	- 0,03	Arbustes	- 0,03	Cailloux	- 0,05	Rochers	- 0,16
Altitude	- 0,02	Blocs	0,03	Altitude	- 0,04	Expos	- 0,13
Blocs	0,00	Expos	- 0,02	Expos	0,00	Arbustes	- 0,08
Rochers	0,00	Pente	- 0,02	Blocs	0,00	Altitude	0,07

Tableau 6.5 - Coefficients standardisés de la régression P.L.S. conduite entre les densités locales de goélands nicheurs et les variables environnementales sur les placettes pour les 4 plus grandes îles étudiées.

6.5 Conclusion

Ainsi, cette analyse à plusieurs échelles des facteurs de distribution spatiale des densités de goélands nicheurs parmi les îles de Marseille a permis de mettre en évidence que les densités ne se répartissaient pas de manière uniforme sur l'ensemble des sites, même très proches géographiquement les uns des autres. Il apparaît que les relations entre les variables environnementales, dont le recouvrement et la nature de la végétation, et les densités de goélands ne sont pas nettes, alors que certaines études ont clairement montré que la hauteur et l'importance de la végétation constituaient un facteur déterminant dans le choix du site de nidification du Goéland leucophée (Monbailliu & Torre, 1986 ; Cézilly & Quénette, 1988 ; Fasola & Canova, 1992 ; Goutner, 1992 ; Bosch & Sol, 1998), notamment pour diminuer les interactions sociales entre les proches voisins. Cette relation non linéaire entre la végétation et les densités de goélands, ainsi que le fait que l'habitat optimal de l'espèce (zones buissonnantes) ne présente pas les densités les plus élevées, peut suggérer une distribution coloniale de type despotique chez le goéland leucophée (Bosch & Sol, 1998). Toutefois, lorsque l'influence humaine est forte (cas de l'île Maïre), la distribution des densités de goélands nicheurs semble plutôt se conformer au modèle de distribution idéale. Les résultats montrent en outre que les plus fortes densités d'oiseaux nicheurs se rencontrent à proximité immédiate du bord de mer. Ainsi, les formations littorales,

déjà sujettes à diverses agressions, dont l'action des embruns pollués, ont donc à subir de fortes perturbations par les oiseaux marins, alors qu'à l'opposé, les formations plus internes (type matorrals) y sont nettement moins soumises.

7 - Synthèse - discussion - perspectives

7.1 Influence des colonies de Goélands leucophées sur les communautés végétales des îles de Marseille

Les travaux relatifs à l'influence des vertébrés sur les patrons d'organisation et la dynamique des phytocénoses sont nombreux, mais la plupart ont concerné (i) des espèces animales qui effectuent un labourage des sols, tels les sangliers *Sus scrofa* ou les rongeurs fouisseurs (e.g. Kotanen, 1995 ; Milton *et al.*, 1997) ou (ii) des espèces herbivores responsables d'un fort abrutissement de la végétation, telles les chèvres sauvages *Capra hircus* ou les Rennes *Rangifer tarandus* (e.g. Coblentz, 1978 ; Manseau *et al.*, 1996).

Les types de perturbations occasionnées par les colonies d'oiseaux marins, qui consistent essentiellement en un enrichissement des sols en composés azotés et phosphoré, et dans certains cas en un piétinement intense de la végétation et des sols (e.g. Frénot, 1986) ont fait l'objet de nettement moins d'investigations fouillées en ce qui concerne leurs conséquences sur les caractéristiques et le fonctionnement des phytocénoses. Pour certains auteurs, la connaissance des phénomènes responsables des patrons d'organisation spatiale des communautés rudérales et perturbées suite à la fertilisation des sols constitue pourtant un enjeu majeur en terme de conservation et de gestion de l'espace, particulièrement en Europe, où se développent actuellement les friches agricoles (Milton *et al.*, 1997).

La situation écologique rencontrée sur les îles de Marseille correspond à un cadre particulièrement pertinent pour analyser l'influence des oiseaux marins sur l'organisation et la dynamique des phytocénoses, car les colonies de Goélands leucophées n'y ont atteint que récemment des effectifs importants et leur croissance démographique se poursuit encore à un rythme élevé. Dans la plupart des travaux détaillés réalisés sur cette thématique (e.g. Sobey & Kenworthy, 1979 ; Joly *et al.*, 1987 ; Dean *et al.*, 1994), les situations étudiées correspondent à un état d'équilibre métastable entre une perturbation exercée de longue date par les oiseaux marins, et des communautés végétales en équilibre dynamique avec celle-ci. A l'inverse, la situation rencontrée sur les îles de Marseille correspond à un état transitoire de forte rupture écologique et de décalage entre l'intensité et la nature des pressions de perturbation exercées et les caractéristiques des communautés végétales en place. La possibilité d'étudier conjointement les patrons actuels d'organisation des phytocénoses, ainsi que les changements diachroniques qui les affectent est à-même de révéler au mieux l'influence de ces zoopopulations sur les communautés végétales. En outre, la prise en compte de l'intensité de la perturbation (au travers des densités de goélands nicheurs et des teneurs chimiques des sols) permet de différencier les effets de différents niveaux de pression écologique et, par extrapolation, d'identifier

différents degrés dans la dynamique de dégradation des phytocénoses, depuis la simple infiltration de quelques taxons rudéraux au sein des matorrals, jusqu'à l'apparition et le développement de véritables formations rudérales.

Les principaux résultats issus de ce travail illustrent d'une part la complexité des phénomènes mis en jeu, et d'autre part, le caractère "inter-actif" des différentes composantes biotiques impliquées dans le processus.

Quelques investigations préliminaires ont, dans une première phase exploratoire, permis de mieux préciser la nature des actions exercées par les colonies de Goélands leucophées, susceptibles d'affecter les communautés végétales. Si les différentes actions généralement associées à l'activité des oiseaux marins ont pu être identifiées, il apparaît toutefois que dans le cas particulier de cette espèce sur le site des îles de Marseille, l'influence sur les phytocénoses se réalise essentiellement au travers de l'enrichissement des sols en nutriments (notamment azotés et phosphorés), et beaucoup moins par des interventions plus directes sur la végétation (arrachage de plantes, transport d'espèces allochtones). Cette constatation nous a conduit à privilégier l'analyse des patrons de dynamique et d'organisation des communautés végétales du site, comme méthode principale d'investigation de l'influence des colonies de goélands sur la végétation.

Le premier niveau d'analyse phytoécologique a concerné l'étude du corpus d'espèces végétales présentes sur les différentes îles et sa comparaison avec des inventaires plus anciens, réalisés à une époque où la perturbation par les oiseaux marins était réduite ou très localisée, voire nulle. Cette première phase d'investigation a permis de mettre en évidence l'intensité des changements survenus dans la composition floristique de ces îles en quelques décennies seulement. Ces systèmes insulaires connaissent actuellement un profond déséquilibre du point de vue des processus d'extinction-colonisation d'espèces, dont l'intensité diffère cependant selon la superficie des îles considérées. Pour les petits îlots, l'explosion démographique des colonies de goélands se traduit par un "enrichissement" de la flore, parfois très prononcé. Dans ce cas, l'implantation récente de nouveaux taxons dépasse très fortement la perte de richesse liée à la disparition de certaines espèces végétales, alors même que les densités de goélands nicheurs y sont plus importantes que sur les plus grandes îles. Les conditions écologiques drastiques liées aux caractéristiques des petits îlots tendent à sélectionner un cortège essentiellement composé de taxons très résistants au stress et aux perturbations (Whitehead & Jones, 1969 ; Médail & Vidal, 1998), et l'apport de matière organique et de nutriments par les oiseaux marins crée des conditions nouvelles qui permettent à de nombreux taxons non-indigènes et rudéraux de s'établir (Hogg & Morton, 1983). Dans le cas des plus grandes îles, des habitats perturbés pré-existaient avant l'explosion démographique des colonies, du fait des premières implantations de goélands, ou de certaines activités humaines (Knoerr, 1960), permettant à certains taxons à affinités rudérales d'être déjà en place. Sur ces îles, la part des taxons nouvellement implantés ainsi que le taux de renouvellement d'espèces (turnover) se sont donc avérés moins élevés, que sur les petits îlots, et les

changements diachroniques ayant affecté les cortèges floristiques ont conduit à une diminution prononcée du nombre d'espèces.

L'exploitation du contenu de la base de données floristiques développée à l'Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (e.g. Roche, 1994 ; Médail, 1996) a offert la possibilité d'intégrer dans l'analyse certains traits d'histoire de vie et certaines caractéristiques des espèces, généralement considérés comme pertinents pour l'étude des patrons de réponse de la végétation aux perturbations (Noble & Slatyer, 1980 ; McIntyre *et al.*, 1995).

Ainsi, l'étude des turnovers spécifiques selon l'approche métapopulationnelle (Morrison, 1997, 1998) a révélé que l'intensité des turnovers était en partie explicable par certaines caractéristiques des espèces, dont leur type biologique, marqueur pertinent de l'effet des perturbations sur les communautés végétales (e.g. Noy-Meir *et al.*, 1989).

Le croisement statistique des relevés floristiques réalisés sur le jeu de placettes d'étude avec les caractéristiques environnementales locales (dont l'intensité de la perturbation exercée par les goélands), a permis de démontrer que l'action des oiseaux marins constitue un facteur déterminant dans l'organisation des phytocénoses, tant du point de vue de la composition floristique et de l'abondance des différents taxons, que de celui des traits d'histoire de vie et des caractéristiques biologiques et écologiques des espèces constitutives des communautés. Les colonies de Goélands leucophées sont responsables de l'apparition d'un nouveau pôle de contraintes écologiques, qui se surajoute, et parfois prend le pas, sur les facteurs classiques d'organisation de ces systèmes micro-insulaires, tels l'isolement et le gradient de salinité.

Les fortes perturbations associées aux densités élevées de goélands nicheurs entraînent le développement préférentiel d'espèces rudérales *sensu stricto* ou à stratégies mixtes rudérales / stress-tolérantes et rudérales / compétitrices. Ces espèces, favorisées par les activités des oiseaux marins, correspondent pour une large part à des taxons thérophytes ou hémicryptophytes bisannuels à large aire de répartition. Toutefois, parmi les zoopopulations du site, les populations de lapins introduits sur certaines des plus grandes îles s'avèrent représenter un agent non négligeable d'organisation des phytocénoses. Les lapins constituent un facteur supplémentaire de perturbation des communautés végétales, dont l'influence, bien que moins nette, conduit également à la favorisation de certains traits d'histoire de vie des espèces, au travers notamment d'un rôle actif dans la dispersion des taxons épizoochores.

La situation actuelle des communautés végétales des îles de Marseille correspond probablement à un état transitoire et provisoire de dégradation. En effet, outre le fait que la perturbation par les goélands se poursuit et s'intensifie encore actuellement, de nombreuses espèces végétales présentent à l'heure actuelle des signes alarmants d'atteinte physique par les oiseaux marins. C'est en particulier le cas de la plupart des espèces ligneuses arbustives qui jouent un rôle structural déterminant dans les

phytocénoses locales (*Pistacia lentiscus*, *Rosmarinus officinalis*, *Phillyrea angustifolia*, *Cistus albidus*, *Erica multiflora*). Sous l'effet du piétinement et des projections de guano, la plupart de ces espèces présentent un port tabulaire voire prostré, et de nombreuses nécroses des organes végétatifs et reproducteurs. La régénération de ces espèces semble se faire de manière très peu active, et l'on peut raisonnablement s'attendre à la mort de nombreux individus d'ici quelques temps, et ainsi à de nouvelles modifications dans le type de formations végétales en place qui semblent de plus en plus évoluer vers des formations rudérales ouvertes au détriment des assemblages arbustifs de type matorrals ou phryganes.

7.2 Convergence des patrons de réponse à l'action des oiseaux marins

On constate que certains taxons rudéraux et ubiquistes apparaissent associés aux colonies d'oiseaux marins dans des contextes écologiques, biogéographiques et bioclimatiques très divers (tab. 7.1). La présence d'un même lot d'espèces dans des situations aussi différentes que peuvent l'être des îlots méditerranéens et des îles subantarctiques témoigne d'une certaine convergence des patrons de réponse des communautés végétales aux perturbations induites par l'action des oiseaux marins. Ainsi, de nombreux taxons rudéraux (ex. *Poa annua*) classiques de milieux perturbés et dégradés correspondent sur d'autres îles du globe à des xénophytes associés aux colonies d'oiseaux (ou de mammifères) marins (e.g. Carcaillet, 1993). Malheureusement, la diversité des approches et des moyens d'investigation mis en oeuvre dans le cadre de ces différents travaux ne permet pas une réelle comparaison des caractéristiques des phytocénoses associées aux colonies d'oiseaux marins, et notamment de la place et de l'abondance de ces taxons ubiquistes au sein des différents contextes bioclimatiques. Toutefois, la convergence des patrons écologiques mis en évidence suggère que l'action des oiseaux marins (particulièrement lorsque les colonies sont importantes et denses) représente une contrainte d'une telle intensité qu'elle tend à dominer parmi les autres facteurs de contrôle et d'organisation des écosystèmes et à s'exprimer de façon relativement identique quel que soit le contexte géographique.

Outre l'identification de certains taxons "marqueurs" de l'influence des oiseaux marins, d'autres patrons constants de réponse des communautés d'un point de vue "fonctionnel" sont généralement dégagés par les différents auteurs, comme le développement privilégié d'espèces thérophytes, rudérales, à croissance rapide et à forte production de graines, souvent représentés par des taxons xénophytes, au détriment d'espèces indigènes, moins adaptées à un tel régime de perturbation. Dans ce contexte, afin de s'affranchir des particularités biogéographiques et taxinomiques propres à chaque site, il serait particulièrement intéressant d'étudier les communautés végétales soumises à l'action intense des oiseaux marins sous l'angle des groupes fonctionnels, en regroupant au sein d'un même groupe les espèces qui partagent certains traits d'histoire de vie ou qui utilisent les mêmes ressources (e.g. Lavorel *et al.*, 1997) ; ceci afin d'analyser de manière pertinente les patrons fonctionnels induits par l'activité des colonies d'oiseaux marins.

Végétaux rudéraux des îles de Marseille	Plantes dispersées par les goélands	Plantes favorisées par les oiseaux marins	Xénophytes sur d'autres îles du globe
Amaranthus retroflexus	X (5)	X (1)	X (5)
Anagallis arvensis	X (2)	X (1, 2)	X (3)
Atriplex prostrata		X (1, 2, 4, 7)	
Avena barbata		X (1)	X (3)
Beta vulgaris subsp. maritima		X (1, 2, 7)	
Capsella bursa-pastoris	X (2, 5)	X (1, 2)	X (5)
Carpobrotus edulis	X? (1, 7)		X (3)
Catapodium rigidum		X (1)	X (3)
Chenopodium murale	X (7)	X (1, 7)	X (3)
Ecballium elaterium	X? (1)	X (1)	
Erodium cicutarium		X (1)	X (3)
Geranium molle	X (2)	X (1, 2)	X (3)
Heliotropium europaeum	X? (1, 7)	X (1, 7)	
Hordeum murinum subsp. leporinum		X (1, 7)	X (3)
Hyoscyamus albus		X (1)	
Lavatera arborea		X (1, 2, 7)	X (3)
Lobularia maritima	X? (1)	X (1)	
Parapholis incurva		X (1)	X (3)
Parietaria judaica		X (1)	
Plantago coronopus		X (1, 2)	
Plantago lanceolata	X (2, 5, 6)		X (5, 6)
Poa annua	X (2, 5, 6)	X (1, 2, 4, 6)	X (3, 5, 6)
Polycarpon tetraphyllum		X (1)	X (3)
Polygonum aviculare	X (2, 5)	X (4)	X (5)
Portulaca oleracea	X (5, 7)	X (1, 7)	
Rapistrum rugosum		X (1)	X (3)
Senecio leucanthemifolius		X (1, 7)	
Sisymbrium irio		X (1)	X (3)
Solanum nigrum	X ? (1)	X (1)	X (3, 6)
Sonchus oleraceus		X (1, 7)	X (3, 6)
Sonchus tenerrimus		X (1, 7)	
Stellaria media	X (2, 5)	X (1, 2, 4)	X (3, 5)
Umbelicus rupestris		X (2)	
Urospermum picroides		X (1)	X (3)
Urtica urens	X? (1)	X (1, 4)	X (3)
Veronica persica	X (5)	X (1)	X (5)

Tableau 7.1 - Végétaux rudéraux présents sur les îles de Marseille, dispersés ou favorisés par l'action des oiseaux marins (d'après Médail & Vidal, 1998b).

(1) : observations personnelles; (2) : Gillham, 1956a,b ; (3) : Abbott & Black, 1980 ; (4) : Sobey & Kenworthy, 1979 ; (5) : Morton & Hogg, 1989 ; (6) : Dean *et al.*, 1994 ; (7) : Paradis & Lorenzoni, 1996.

7.3 Influence des Goélands leucophées sur d'autres compartiments de l'écosystème

7.3.1 Autres apports du programme de recherche

En sus de la présente étude sur la dynamique et les patrons d'organisation des communautés végétales, des investigations complémentaires ont été menées, ou sont en cours de réalisation par d'autres intervenants scientifiques, afin d'analyser plus largement les conséquences écosystémiques de

l'expansion des colonies de Goélands leucophées sur les milieux insulaires marseillais, et particulièrement sur les communautés de gastéropodes terrestres (Kabouche, 1998) et sur certaines communautés d'arthropodes (Maronnier, 1997).

Les relations entre les communautés de gastéropodes terrestres et les Goélands leucophées sont de 3 ordres : (i) modifications du milieu et par effet induit, modification des communautés malacologiques terrestres, (ii) prédation directe des escargots par les goélands, (iii) dispersion des gastéropodes par les goélands. Les actions exercées par les plus ou moins grandes densités de goélands expliquent une part importante de la variation des caractéristiques (composition et abondance) des peuplements malacologiques sur le site des îles de Marseille. Sur les secteurs à forte densité d'oiseaux nicheurs, se rencontrent soit des espèces malacologiques liées à certains végétaux rudéraux, soit des espèces typiques de milieux perturbés et de talus. En outre, sur ces secteurs intensément fréquentés par les goélands sont régulièrement présentes certaines espèces palustres, hors de leur contexte écologique habituel, suggérant un transport depuis le continent par accrochage au plumage ou aux pattes des goélands, ou transportées dans le jabot, comme cela a déjà été montré par ailleurs (Rees, 1965). Ainsi, Kabouche (1998) a pu dégager un ensemble de taxons malacologiques synanthropes et nitrophiles, bio-indicateurs de perturbation de l'écosystème insulaire par les zoopopulations. La faible représentation des espèces de grande taille sur certaines îles (par comparaison avec le continent ou avec d'autres sites insulaires) pourrait être en relation avec une forte prédation préférentielle exercée par les goélands ou par les Rats noirs en densité élevée (Cheylan, 1988 ; Faus, 1988 ; Kabouche, 1998).

Les communautés d'arthropodes détritivores au sein des colonies de Goélands leucophées des îles de Marseille s'avèrent assez originales, et certains groupes, comme les Blattoptères-orthoptéroïdes, les Psoques et les Diptères, connaissent une explosion démographique liée au cycle de reproduction des oiseaux (Timon-David, 1961 ; Maronnier, 1997). Ceci correspond à un phénomène assez général au niveau des colonies d'oiseaux ou de mammifères marins (e.g. Bonner, 1985), mais n'avait encore jamais été étudié en contexte insulaire méditerranéen.

7.3.2 Vers un emballement possible du système ?

La fertilisation des sols par l'apport de composés azotés et phosphorés, engendrée par l'action des oiseaux marins, est susceptible d'entraîner des conséquences importantes sur les patrons de répartition spatiale d'autres espèces de vertébrés phytophages, comme cela a été mis en évidence dans plusieurs situations insulaires. Ainsi sur l'île Schiermonnikoog (Pays-Bas), les Bernaches nonnettes *Branta leucopsis*, oies herbivores de petite taille, sélectionnent préférentiellement comme zones de pâturage hivernal les sites enrichis par l'activité des Goélands argentés (Bazely *et al.*, 1991). Sur de telles zones, la teneur azotée de *Festuca rubra*, aliment essentiel des oies, augmente de 25 % par rapport aux sites non fréquentés par les goélands. Leur valeur nutritionnelle étant supérieure, les Bernaches présentent un meilleur taux de survie hivernale et des réserves adipeuses supérieures. Dans certains cas, c'est l'apport par les fientes des oiseaux phytophages eux-mêmes qui est responsable de l'élévation des

teneurs azotées et de l'augmentation de biomasse végétale, et qui font de ces zones enrichies, des pâturages particulièrement recherchés par l'espèce elle-même. C'est en particulier le cas de l'Oie des neiges *Anser caerulescens* dans le sub-arctique canadien (Bazely & Jefferies, 1985), dont l'explosion démographique récente est responsable de profondes altérations des formations végétales au sein des zones humides (Kotanen & Jefferies, 1997). Dans le même ordre d'idée, sur l'île de Rhum (Ecosse), les sites d'implantation des colonies de Goélands argentés représentent des sites d'alimentation particulièrement recherchés par les Cerfs élaphe *Cervus elaphus* (Iason *et al.*, 1986). Bien que l'action des goélands n'ait pas entraîné une élévation de la biomasse végétale, les cerfs qui s'alimentent préférentiellement sur ces zones enrichies bénéficient d'une végétation à teneur azotée plus importante et présentent un succès de reproduction significativement supérieur au reste de la population.

Dans le cas des îles de Marseille, certains auteurs avancent que les populations introduites de Rats noirs *Rattus rattus* (et de Lapins de garenne) pourraient éventuellement bénéficier de l'explosion démographique des colonies de Goélands leucophées (Cheylan, 1988 ; Vidal *et al.*, 1997). En effet, les densités de rats, très élevées sur certaines îles (Riou, Plane et le Grand Congloué) pourraient être liées au développement des colonies de goélands car les rats profitent des déchets apportés par ces oiseaux à leurs poussins, tout en prédatant les nids. De plus, le développement d'une végétation rudérale, conséquence des apports de matières azotées et phosphorées provenant des déjections des oiseaux, pourrait favoriser la survie des rats en été (période critique du point de vue des ressources hydriques), du fait de la richesse en eau et des faibles taux chloriniques de certaines espèces rudérales et de leur bonne palatabilité. En retour, les très fortes densités de rats, une centaine d'individus à l'hectare sur certains secteurs de Riou (Létrado, 1997), pourraient être préjudiciables à la végétation, y compris à certaines espèces autochtones. En effet, une part importante du régime alimentaire des Rats noirs sur les îles provençales est constituée de végétaux, dont les principales espèces sont *Allium acutiflorum*, *Carpobrotus edulis*, *Daucus carota*, *Lavatera arborea*, *Senecio leucanthemifolius*, et *Sonchus asper* subsp. *glaucescens* (Cheylan, 1986, 1988). Ce rongeur ne consomme pas seulement les parties germinales des plantes, mais s'attaque également aux rhizomes, feuilles et écorces, et a développé, en situation insulaire, un comportement fouisseur lui permettant de déraciner certaines espèces, qu'il consomme ensuite. Outre l'impact dû à la consommation des végétaux, les rats prélèvent également des espèces appartenant aux *Chenopodiaceae* (*Atriplex*) et aux *Poaceae* (*Brachypodium*, *Dactylis*, *Elytrigia*) pour la confection de leurs nids (Cheylan, 1988). Un processus quelque peu similaire, quoique sans doute de moindre intensité, pourrait intervenir pour les populations de Lapins de garenne introduits, mais aucune donnée n'est disponible à ce sujet pour les petites îles méditerranéennes (fig. 7.1).

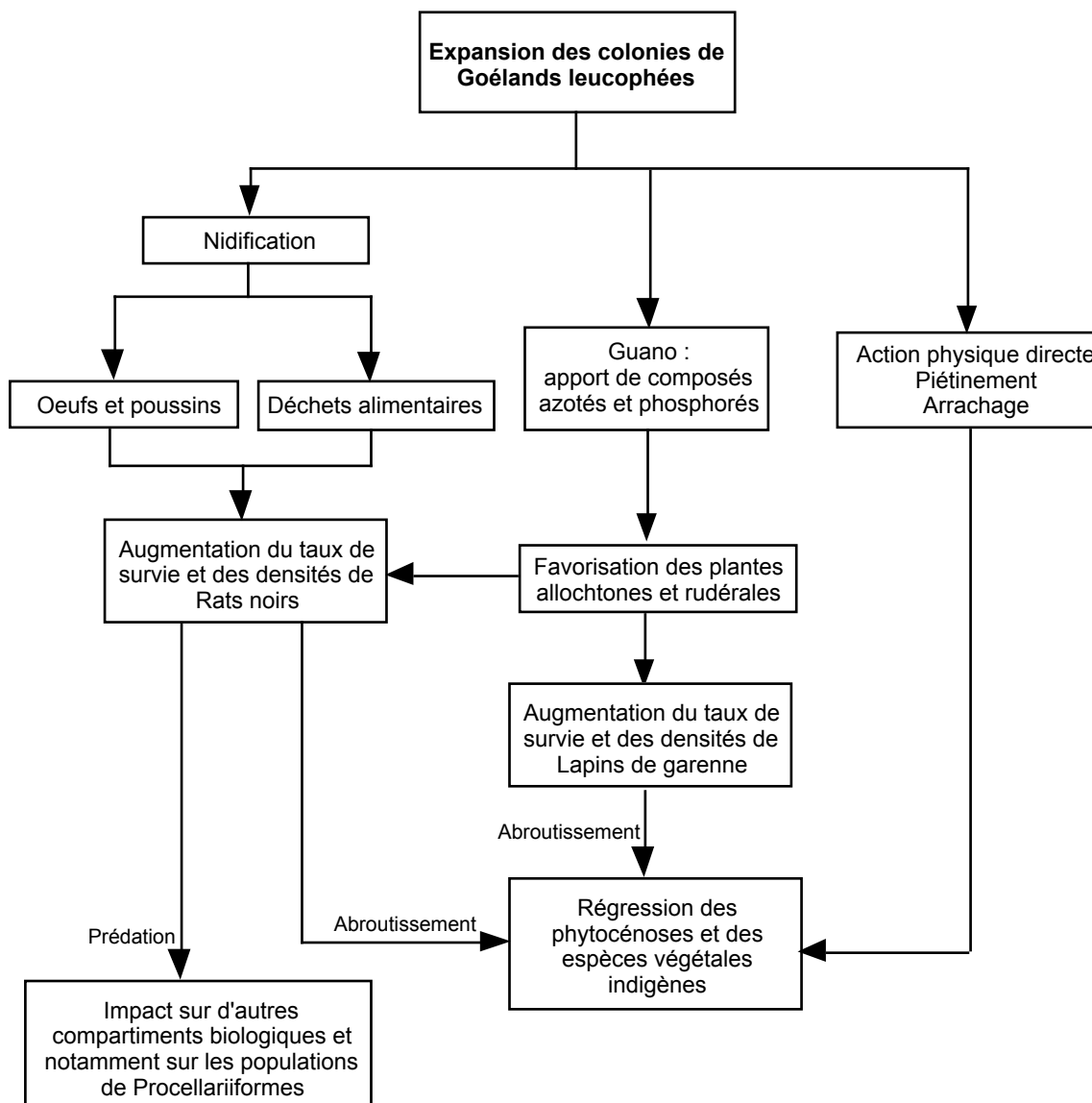


Figure 7.1 - Schéma spéculatif de perturbations indirectes, induites par l'expansion démographique des colonies de goélands (d'après Vidal *et al.*, 1997).

7.4 Perspectives de gestion écologique

7.4.1 Gestion des populations de Goélands leucophées

Les dégâts causés par les laridés surabondants de par le monde ont conduit à la mise en oeuvre de programmes ponctuels ou soutenus de contrôle des populations, essentiellement par destruction des adultes nicheurs ou stérilisation des pontes (e.g. Thomas, 1972 ; Wanless *et al.*, 1996 ; Harris & Wanless, 1997). Sur certaines colonies très petites, des solutions alternatives ont parfois été tentées, consistant en l'installation d'exclos, ou en la destruction physique des nids (Blockpoel *et al.*, 1997). Pour avoir un impact réel sur des espèces aussi longévives que les goélands, ces campagnes de contrôle doivent souvent être réalisées à grande échelle, et être maintenues et répétées durant de nombreuses années consécutives. Ainsi, de tels programmes sont généralement coûteux et nécessitent d'importants

moyens humains et matériels, en particulier lorsque les colonies sont difficilement accessibles (îlots rocheux) ou de grande taille. En outre, les programmes de régulation intenses et répétés entraînent souvent des effets secondaires indésirables, tels que le déplacement ou l'éclatement des colonies concernées, ainsi qu'une réponse densité-dépendante de la part des populations qui, notamment par une accession plus précoce des jeunes oiseaux à la nidification et une augmentation du succès de reproduction des couples non traités, compensent en partie, voire en totalité la mortalité due aux opérations de contrôle (Duncan, 1978 ; Coulson *et al.*, 1982 ; Coulson, 1991 ; Lebreton *et al.*, 1993 ; Lebreton, 1995).

Dans le cas du Goéland leucophée, certains programmes de contrôle des effectifs ont fait l'objet de publications (voir Beaubrun, 1994, pour une synthèse), notamment ceux menés en Camargue (Blondel, 1963 ; Sadoul, 1996), sur les îles Chaffarines (Alvarez, 1992) ou encore sur l'île Berlenga (Morais *et al.*, 1995). Deux techniques principales ont été mises en œuvre : l'empoisonnement des adultes et la stérilisation des pontes par trempage des oeufs dans de l'huile minérale. En Camargue la population de Goélants leucophées n'a pas cessé de croître en dépit de 30 années d'opérations de régulation concernant chaque fois plus de 10% de la population nicheuse (Sadoul, 1996). Sur les îles du Frioul (Marseille) la stérilisation annuelle d'un millier de pontes (1/3 des effectifs reproducteurs) depuis 1993 n'a pas suffi à enrayer l'explosion démographique (Vidal *et al.*, 1997). Dans ces deux cas, l'échec relatif des opérations de contrôle est en partie le résultat d'une immigration forte de nouveaux reproducteurs à partir du "réservoir" que constitue l'archipel de Riou avec ses 15 000 couples nicheurs (Sadoul, 1996 ; Defos du Rau *et al.*, 1997).

En fait, la surabondance du Goéland leucophée inquiète actuellement les gestionnaires et les pouvoirs publics qui craignent les conséquences potentielles de la future fermeture des décharges d'ordures ménagères à ciel ouvert ordonnée par l'Union Européenne à ces Etats membres à l'horizon 2002. En effet, même si la fermeture des décharges à ciel ouvert constitue probablement l'un des moyens les plus efficaces pour obtenir une réduction importante des populations de Goélants leucophées, beaucoup craignent qu'une diminution forte et brutale de la disponibilité en ressources alimentaires entraîne, au moins dans un premier temps, de sérieux problèmes, particulièrement ceux liés à la recherche et à l'utilisation de sources alimentaires alternatives (impact sur les populations d'oiseaux, notamment oiseaux d'eau coloniaux, utilisation des ressources urbaines, impact aux exploitations agricoles, etc...).

Actuellement, trois priorités scientifiques se dégagent : (i) premièrement, une meilleure connaissance du statut de l'espèce (taille et distribution des colonies, dynamique des populations), en particulier dans les parties méridionales et orientales du Bassin Méditerranéen, ainsi qu'une meilleure connaissance des échanges entre les différentes colonies, et des processus de recrutement ; (ii) deuxièmement, la modélisation et la prédiction de l'évolution des populations, particulièrement en fonction des scénarios de gestion de l'espèce et des ressources alimentaires. Ceci nécessite l'acquisition de nombreuses données démographiques afin de pouvoir paramétrer les modèles. Actuellement, des données comme la productivité et l'âge de première reproduction sont relativement connues, au moins pour certains sites (Beaubrun, 1988 ; Defos du Rau, 1995), mais aucune donnée ne concerne les taux de survie, alors

que de telles informations sont disponibles pour le Goéland argenté (e.g. Pons & Migot, 1995). Troisièmement, il convient de compléter autant que faire se peut nos connaissances des déprédations occasionnées par le Goéland leucophaea sur le milieu naturel.

A l'heure actuelle, il paraît difficilement envisageable de procéder à des opérations lourdes, coûteuses et soutenues pour tenter d'enrayer l'expansion de l'espèce à l'échelle régionale, tant la dissémination des colonies est grande, les effectifs conséquents et les lacunes en terme de connaissance du fonctionnement des populations encore importantes.

7.4.2 - Actions locales et ponctuelles en terme d'écologie de la restauration

Un des objectifs appliqués du programme de recherche qui a été mené sur les îles de Marseille consistait, à partir des données acquises sur les patrons de distribution des espèces végétales par rapport aux perturbations, à étudier la possibilité de mener ultérieurement d'éventuelles opérations de réhabilitation (intervention permettant à un écosystème de retrouver ses fonctions essentielles en le repositionnant sur une trajectoire naturelle favorable), voire des interventions plus poussées de restauration (transformation intentionnelle d'un milieu pour y rétablir un écosystème considéré comme indigène et historique) selon les définitions proposées par Aronson *et al.* (1993). Malheureusement, pour des raisons matérielles et financières, certaines opérations de recherche qui devaient être conduites dans le cadre du programme n'ont pu être menées à bien, ou ont été retardées. Il s'agissait en particulier de :

- Mettre en place des exclos sélectifs permettant la suppression artificielle de certaines pressions de perturbation, notamment celles exercées par les goélands, afin de déterminer les capacités de résilience des communautés végétales.
- Réaliser une approche paléoécologique des sites afin d'avoir une idée des principaux types d'écosystèmes et éventuellement de leur dynamique sur des pas de temps pluri-séculaires et pluri-millénaires. L'outil paléoécologique principal envisagé pour la mise en oeuvre de ce volet (à partir de 1999) correspond à la paléomalacologie, qui s'avère être un instrument pertinent pour analyser l'évolution à long-terme des écosystèmes, car les gastéropodes terrestres constituent de bons indicateurs de la nature des phytocénoses en place (Magnin, 1991 ; Magnin & Tatoni, 1995). Un des objectifs de ce volet serait de fournir des indications en terme d'écosystème de référence.

Pour l'instant, les gestionnaires de l'archipel de Riou (C.E.E.P.) s'orientent vers la mise en oeuvre d'expérimentations à petite échelle, d'opérations locales de contrôle des effectifs de goélands nicheurs. Ainsi, à partir de 1999, sur une moitié de l'île Plane (île "homogène", très dégradée et très densément peuplée par les goélands), des opérations de stérilisation de l'ensemble des pontes seront réalisées annuellement. Un suivi scientifique sera alors mis en oeuvre afin d'étudier les effets de ces opérations sur (i) l'intensité de fréquentation de la zone par les oiseaux, (ii) l'évolution des communautés végétales sur un réseau de placettes fixes, (iii) l'évolution des compositions chimiques de la fraction fine des sols, (iv) l'évolution pluriannuelle des densités de Rats noirs, par la mise en place de lignes de pièges. Des

protocoles d'études identiques seront développés dans la partie "traîtée" de l'île et dans la partie non traitée.

7.5 Perspectives de recherche

Le travail présenté dans le cadre de ce mémoire de thèse correspond à une première phase dans l'étude des conséquences de l'explosion démographique des colonies de Goélands leucophées sur les phytocénoses des îles de Marseille. Il a permis une analyse diachronique de la dynamique de la végétation du site sous l'effet de profonds bouleversements des conditions écologiques, puis a conduit à une première identification des patrons d'organisation spatiale des communautés végétales en milieu micro-insulaire méditerranéen et à leur juxtaposition avec les principales composantes d'une perturbation "originale" et nouvelle en zone méditerranéenne, le développement d'importantes colonies d'oiseaux marins en milieu insulaire. Enfin, ce travail a permis de dégager quelques pistes quant aux processus fonctionnels fins qui sous-tendent les interactions entre les différentes actions perturbatrices exercées par les colonies de goélands et les patrons d'organisation et de dynamique des communautés végétales établies au niveau des sites de nidification.

C'est essentiellement vers l'identification et la compréhension de ces mécanismes que tendront, à l'avenir, les travaux que nous souhaitons pouvoir développer sur cette thématique de recherche.

Pour cela, va être mis en place un suivi phytoécologique fin du jeu de placettes permanentes disposées sur les îles de Marseille, selon un pas de temps pluriannuel. Ceci devrait permettre, tout d'abord, d'analyser la progression de la dynamique de dégradation des communautés végétales sous l'effet continu de la perturbation par les zoopopulations (Bakker *et al.*, 1996), et éventuellement d'identifier un infléchissement de celle-ci à l'approche d'un état métastable (système perturbé en équilibre dynamique avec l'intensité, la fréquence et la nature de la perturbation). En outre, en cas de diminution future des effectifs des colonies de goélands (consécutives, par exemple, à la fermeture des décharges d'ordures ménagères), un tel suivi offrira la possibilité d'étudier les capacités de résilience de ces écosystèmes insulaires face à une baisse de l'intensité des perturbations.

De façon complémentaire, une analyse détaillée des phénomènes d'extinction-colonisation d'espèces et de compétition entre taxons indigènes et taxons allochtones rudéraux va être entreprise sur un jeu de placettes de superficie constante, disposées sur de nombreuses îles du golfe de Marseille, et notamment sur un ensemble d'une dizaine d'îlots de superficie inférieure à 1 ha, non considérés dans le présent travail pour des raisons logistiques.

Ensuite, des investigations fouillées vont être développées de manière à déterminer plus précisément les interactions existant entre le développement des colonies de goélands (et les conséquences induites sur les phytocénoses) et les autres compartiments biotiques, en particulier la dynamique des mammifères phytophages introduits (rats et lapins) dont on sait l'influence qu'ils peuvent exercer sur les communautés végétales insulaires (e.g. Chapuis *et al.*, 1994 ; Micol & Jouventin, 1995 ; Chapuis & Frénot, 1996), et qui, dans le cas présent, pourraient être responsables d'une intensification et d'une accélération des processus de dégradation phytocénotique.

Enfin, l'approche par les traits d'histoire de vie des végétaux et les groupes fonctionnels va être privilégiée, afin de permettre des comparaisons inter-sites pertinentes, notamment avec les communautés végétales développées au niveau de colonies d'oiseaux marins d'îles subantarctiques isolées (archipel Crozet) sur lesquelles les perturbations exercées par les oiseaux correspondent à la fois à un phénomène très intense et très ancien.

Dans tous les cas, les choix méthodologiques de départ qui consistaient à travailler sur des placettes de superficie constante, spatialement référencées et marquées au sol, constituent une orientation scientifique prépondérante pour la poursuite de ce travail. En effet, en zone méditerranéenne, subsistent des lacunes considérables en matière de suivi écologique et scientifique à long terme, alors qu'il s'agit là d'une phase incontournable pour valider les hypothèses émises quant à la dynamique et au fonctionnement des phytocénoses, voire des écosystèmes. Dans ce cadre, les îles de Marseille représentent un site-atelier de tout premier ordre pour conduire ce genre d'investigations, tant du fait de l'intérêt et de l'originalité des processus écologiques qui s'y déroulent, que du point de vue des facilités logistiques et matérielles qui nous sont offertes.

Références bibliographiques

- Abbott, I. 1977. Species richness, turnover and equilibrium in insular floras near Perth, western Australia. *Australian Journal of Botany*, 25 : 193-208.
- Abbott, I. & Black, R. 1980. Changes in species composition of floras on islets near Perth, western Australia. *Journal of Biogeography*, 7: 399-410.
- Adersen, H. 1991. Evolution, extinction and conservation: examples from the Galapagos flora. *Evolution Trends in Plants*, 5 : 9-18.
- Aguilar, J.S. 1991. *Atlas de las aves marinas de Baleares*. Convenio de Vida Silvestre, CAIB, ICONA.
- Aillaud G.J. & Bayle P. 1996. Un milieu fragile à protéger : l'archipel du Frioul (Marseille). *Forêt Méditerranéenne*, 17 : 35-41.
- Alvarez, G. 1992. Conservation programme for Audouin's gull in the Chaffarinas islands. *Avocetta*, 16 : 63-66.
- Anderson, D.J. & Hodum, P.J. 1993 Predator behavior favors clumped nesting in an oceanic seabird. *Ecology*, 74: 2462-2464.
- Aronson, J. , Floret, C., Le Floc'h E., Ovalle, C. & Pontanier, R. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Restoration Ecology*, 1 : 8-17.
- Atkinson, I.A.E. 1985. The spread of commensal species of *Rattus* to oceanic islands and their effects on islands avifaunas. *I.C.P.B. Technical Publication*, 3: 35-81.
- Aubert, G. 1978. *Méthodes d'analyses des sols*. C.R.D.P. Marseille.
- Austin, M.P. 1985. Continuum concept, ordination method and niche theory. *Annual Review of Ecology and Systematic*, 16 : 39-61.
- Baize, D. 1988. *Guide des analyses courantes en pédologie*. INRA Editions, Paris.
- Bakker, J.P., Olf, H., Willems, J.H. & Zobel, M. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 7 : 147-156.
- Barret, S.C.H. 1996. The reproductive biology and genetics of island plants. *Phil. Trans. Royal Soc. London ser. B*, 351 : 725-733.
- Bayle P. & Vidal P. 1994. Présentation du milieu naturel terrestre de l'archipel de Riou. pp. 59-64 In *Réhabilitation, protection et valorisation de l'environnement marin à Marseille*. Ville de Marseille, Délégation à l'Ecologie, la Protection et la Mise en valeur du Milieu marin.
- Bazely, D. & Jefferies, R.L. 1985. Goose faeces: a source of nitrogen for plant growth in a grazed salt-marsh. *Journal of Applied Ecology*, 22 : 693-703.
- Bazely, D.R., Erwin, P.J. & McCleery, R.H. 1991. Possible effects of local enrichment by gulls on feeding-sites selection by wintering Barnacle Geese *Branta leucopsis*. *Ibis*, 133 : 111-114.
- Beaubrun, P.C. 1988. *Le Goéland leucopnée (Larus cachinnans michahellis) au Maroc. Reproduction, alimentation, répartition et déplacements en relation avec les activités de pêche*. Thèse de doctorat, Université de Montpellier.
- Beaubrun, P.C. 1993. Status of Yellow-legged Gull (*Larus cachinnans*) in Morocco and in the western Mediterranean. pp. 47-55 In *Status and Conservation of seabirds* (Aguilar, J.S., Monbailliu, X. & Paterson, A.M. eds.). Proceedings of the 2nd Medmaravis, SEO, Madrid.
- Beaubrun, P.C. 1994. Controllo numerico di una specia in espansione: il gabbiano reale *Larus cachinnans*. pp.353-379 In *La gestione degli studi ambiente costieri e insulari de Mediterraneo* (X. Monbailliu and A. Torre, eds). Medmaravis, Alghero.

- Becker, P.H. & Erdelen, M. 1986. Egg size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum island, North sea, West Germany: the influence of nest vegetation, nest density and colony development. *Colonial Waterbirds*, 9 : 68-80.
- Benzécri, J.P. 1973. *L'analyse des données. Tome II, l'analyse des correspondances*. Dunod, Paris.
- Bibby, C.J., Burgess, N.D. & Hill, D.A. 1992. *Bird census techniques*. San Diego, Academic Press.
- Bioret, F., Bouzile, J.B. & Godeau, M. 1988. Exemples de gradients de transformation de la végétation de quelques îlots de deux archipel armoricains, influence de zoopopulations. *Colloques phytosociologiques*, 15 : 509-531.
- Bioret, F., Cuillandre, J.P. & Fichaut, B. 1991. Degeneration processes of a microinsular ecosystem put through gulls' influence: the isle of Banneg (Finistère, France). Essay of ecological integrated cartography. pp. 276-283 In *Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery* (O. Ravera and E. Horwood, eds). New-York.
- Blokpoel, H. & Scharf, W.C. 1991. Introductory remarks: superabundance in gulls: causes, problems and solutions. pp. 2372-2377 In *Acta 20 Congressus internationalis ornithologici* (B.P. Bell, R.O. Cossee, J.E.C Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J.R. Robertson and M.J. Williams eds). Christchurch, New Zealand, Volume 4. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.
- Blokpoel, H. & Spaans, A.L. 1991. Introductory remarks: superabundance in gulls: causes, problems and solutions. pp. 2359-2361 In *Acta 20 Congressus internationalis ornithologici* (B.P. Bell, R.O. Cossee, J.E.C Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J.R. Robertson and M.J. Williams eds). Christchurch, New Zealand, Volume 4. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.
- Blokpoel, H. & Struger, J. 1988. Cherry depredation by ring-billed Gulls *Larus delawarensis* in the Niagara Peninsula, Ontario. *Canadian Field Naturalist*, 102 : 430-433.
- Blokpoel, H., Tessier, G.D. & Andress, R.A. 1997. Successful restoration of the Ice island common tern colony requires on-going control of ring-billed gulls. *Colonial Waterbirds*, 20 : 98-101.
- Blondel, J. 1963. Le problème du contrôle des effectifs du goéland argenté (*Larus argentatus michahellis*) en Camargue. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 17 : 301-315.
- Blondel, J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. *Masson, Paris*.
- Bocchieri, E. 1990a. Observations on the changes in the flora of the island of Toro (SW Sardinia) during the past 50 years. *Webbia*, 44 : 279-289.
- Bocchieri, E. 1990b. La flora delle isole Fico, Porri e Topi (Sardegna nord-orientale). *Boll. della Soc. Sarda di Sc. Naturali*, 27 : 237-244.
- Bonin, G. & Taton, T. 1990. Réflexions sur l'apport de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude des communautés végétales et de leur environnement. *Ecologia Mediterranea*, 16 : 403-414.
- Bonner, W.N. 1985. Impact of Fur seals on the terrestrial environments at South Georgia. pp 641-646. In *Antarctic nutrient cycles and food webs* (Siegfried, W.R., Condy, P.R. & Laws, R.M. eds.). Springer-Verlag. Berlin, Heidelberg.
- Bonnet, V., Vidal, E., Taton, T. & Médail, F. 1999. Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen péri-urbain (îles du Frioul, Marseille). *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 54 (sous presse)
- Borg, J., Sultana, J. & Cachia-Zammit, R. 1995. Predation by the yellow-legged gull *Larus cachinnans* on storm petrels *Hydrobates pelagicus* on Filfla. *Il Merill*, 28 : 19-21.
- Bosch, M. 1996. The effects of culling on attacks by Yellow-legged gulls (*Larus cachinnans*) upon three species of herons. *Colonial waterbirds*, 19 : 248-252.
- Bosch, M., Pedrocchi, V., González-Solis, J. & Jover, L. 1994a. Densidad y distribución de los nidos de Gaviota Patiamarilla (*Larus cachinnans*) en la colonia de las Islas Medes. Efectos asociados al habitat y al descaste. *Doñana Acta Vertebrata*, 21 : 39-51.
- Bosch, M., Oro, D. & Ruiz, X. 1994b. Dependence on food from human activities in the Yellow-legged gull *Larus cachinnans* at two western colonies. *Avocetta*, 18 : 135-139.
- Bosch, M. & Sol, D. 1998. Habitat selection and breeding success in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. *Ibis*, 140 : 415-421.
- Bost, C.A. & Jouventin, P. 1990. Evolutionary ecology of Gentoo Penguins (*Pygoscelis papua*). pp.85-112 In *Penguin Biology* (David, L.S. & Darby, J. eds.). Academic Press, Orlando.

- Boudemaghe, S. 1997. *Gestion informatisée des données floristiques*. Rapport interne du groupe Ecologie du Paysage, I.M.E.P.
- Bouillon-Landais. 1859. L'île de Riou. *Revue de Marseille*, 5 : 1-33.
- Bradley, P. 1986. The breeding biology of Audouin's gull on the Chafarinas islands. pp. 221-230. In *Mediterranean marine avifauna, population studies and conservation* (MEDMARAVIS and X. Monbailliu, eds). Springer Verlag. Berlin Heidelberg.
- Breslina P. & Karpovich V.N. 1969. The development of vegetation under the influence of the vital activity of colonial birds on the north-eastern coast of the Kola Peninsula. *Botanicheskii Zhurnal SSSR*, 54 : 690-696.
- Briot J.L. & Eudot A. 1997. La lutte contre les risques aviaires dans l'aviation civile en France. pp 305-316 In *Oiseaux à risques en ville et en campagne* (Clergeau, P. coord.). INRA Editions, Paris.
- Brown, C.R., Stutchbury, B.J. & Walsh, P.D. 1990. Choice of colony size in birds. *Trends in Ecology and Evolution*, 5 : 398-403.
- Brown, J.H. & Kodric-Brown, A. 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58 : 445-449.
- Bukacínska, M. & Bukacínski, D. 1993. The effect of habitat structure and density of nests on territory size and territorial behaviour in the Black-headed Gull (*Larus ridibundus* L.). *Ethology*, 94 : 306-316.
- Burger, J. 1976. Nest density of the Black-headed Gull in relation to vegetation. *Bird Study*, 23 : 27-32.
- Burger, J. 1985. Habitat selection in temperate marsh-nesting birds. pp. 253-281 In *Habitat selection in birds* (Cody, M.L. ed.). Academic Press, Orlando.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1981. Colony and habitat selection of six Kelp Gull *Larus dominicanus* colonies in South Africa. *Ibis*, 123 : 298-310.
- Burger, J. & Gochfeld, M. 1994. Predation and effects of humans on island-nesting seabirds. pp. 39-67 In *Seabirds on islands: threats, case studies and action plans* (Nettleship, D.N., Burger, J. & Gochfeld, M. eds.). Birdlife Conservation Series n° 1, Cambridge University Press, Cambridge.
- Burger, J. & Lesser, F. 1980. Nest site selection in an expanding population of Herring Gulls. *Journal of Field Ornithology*, 51 : 270-280.
- Cadiou B. 1997. La reproduction des goélands en milieu urbain : historique et situation actuelle en France. *Alauda*, 65 : 209-227
- Calladine, J. 1997. A comparison of Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* nest sites: their characteristics and relationships with breeding success. *Bird Study*, 44 : 318-326.
- Carcaillet, C. 1993. Les plantes allochtones envahissantes de l'archipel Crozet, Ocean austral. *Revue d'Ecologie (Terre Vie)*, 48 : 3-20.
- Carlquist, S. 1966. The biota of Long-distance dispersal. II. Loss of dispersibility in Pacific Compositae. *Evolution*, 20 : 30-48.
- Carlquist, S. 1974. *Islands biology*. Columbia University Press, New York.
- Castilla, A. 1995. Intensive predation of artificial Audouin's gull nests by the Yellow-legged gull in the Columbretes islands, Spain. *Colonial Waterbirds*, 18 : 226-230.
- Castilla, A. & Labra, A. 1998. Predation and spatial distribution of the lizard *Podarcis hispanica atrata* : an experimental approach. *Acta Oecologica*, 19 : 107-114.
- Cézilly, F. & Quenette, P.Y. 1988. Rôle des écrans naturels attenants au nid chez le Goéland leucopnée (*Larus cachinnans michahellis*). *Alauda*, 56 : 41-50.
- Cézilly, F. & Hafner, H. 1995. *Les oiseaux d'eau coloniaux du bassin méditerranéen*. Ecologie et conservation. Station biologique de la Tour du Valat, Colonial Waterbird Society.
- Chapman V.J. 1964. *Coastal vegetation*. Pergamon, London.
- Chapuis, J.L. 1980. Analyse de la distribution spatiale du Lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* (L.) sur une lande Bretonne. *Bulletin d'Ecologie*, 11 : 571-585.

- Chapuis, J.L., Boussès, P. & Barnaud, G. 1994. Alien mammals, impact and management in the french subantarctic islands. *Biological Conservation*, 67: 97-104.
- Chapuis, J.L. & Frénot, Y. 1996. Restauration d'îles subantarctiques françaises : programmes en cours sur l'île d'Amsterdam et dans l'archipel de Kerguelen. pp. 44-50 In *Rapport d'activité année 1995 et campagnes d'été 95-96*. (I.F.R.T.P. éd.). Plouzané.
- Chérel, O. 1988. *Contribution à l'étude des relations végétation-mouton sur les parcours de Crau (S.E. France) ; adaptation et développement de méthodes d'étude du régime alimentaire*. Thèse de Doctorat, Université de Provence, Marseille.
- Chessel, D. 1995. *ADE-4. Ordination sous contraintes*. Université de Lyon 1, Institut d'analyse des systèmes biologiques et socio-économiques.
- Chessel, D. & Mercier, P. 1993. Couplage de triplets statistiques et liaisons espèces-environnement. pp. 15-44 In *Biométrie et Environnement* (Lebreton, J.D. & Asselain, B. eds) . Masson, Paris .
- Cheyran, G. 1985. Présentation des îles provençales. pp 5-10 In *Les oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*. (Parc National de Port-Cros, Parc Naturel Régional de Corse & C.R.O.P. eds) Aix en Provence.
- Cheyran, G. 1986. *Facteurs historiques écologiques et génétiques de l'évolution de populations méditerranéennes de Rattus rattus (L.)*. Thèse Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier.
- Cheyran, G. 1984. Les mammifères des îles de Provence et de Méditerranée occidentale : un exemple de peuplement insulaire non équilibré ? *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)*, 39 : 37-54.
- Cheyran, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bulletin d'Ecologie*, 19 : 417-426.
- Clauzade, G. & Roux, C. 1975. Etude écologique et phytosociologique de la végétation lichénique des roches calcaires non altérées dans les régions méditerranéennes et subméditerranéennes du Sud-Est de la France. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 35 : 153-208.
- Clergeau P. 1997. La gestion des oiseaux à risques. pp 7-24 In *Oiseaux à risques en ville et en campagne* (Clergeau P. coord.). INRA Editions, Paris.
- Coblentz, B.E. 1978. The effects of feral goats (*Capra hircus*) on islands ecosystems. *Biological Conservation*, 13 : 279-286.
- Cody, M.L. & MacOverton, J. 1996. Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. *Journal of Ecology*, 84 : 53-61.
- Connel, J.H. 1978. Diversity in tropical rainforests and coral reefs. *Science*, 199 : 1302-1310.
- Cook, R. & Hanski, I. (1995) On expected lifetimes of small-bodied and large bodied species of birds on islands. *American Naturalist*, 145 : 307-315.
- Coste, H. 1937. *Flore descriptive et illustrée de la France, de la Corse et des contrées limitrophes*. A. Blanchard, Paris. 3 vol.
- Coulson, J.C. 1968. Differences in the quality of birds nesting in the centre and in the edge of a colony. *Nature*, 217 : 478-479.
- Coulson, J.C. 1991. The population dynamics of culling herring gulls and lesser black-backed gulls. pp. 479-497 In *Bird population studies: relevance to conservation and management* (C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hirons, eds). Oxford University Press, Oxford.
- Coulson, J.C., Duncan, N. and Thomas, C.S. 1982. Changes in the breeding biology of the Herring gull (*Larus argentatus*) induced by size and density of the colony. *Journal of Animal Ecology*, 51 : 739-756.
- Courtin, J. & Froget, C. 1969. La station néolithique de l'île de Riou. *Bull. Musée Anthologie Préhistorique de Monaco*, 15: 147-157.
- Cushman, J.H. 1995. Ecosystem-level consequences of species additions and deletions on islands. pp 135-147 In *Islands: Biological diversity and Ecosystem Function* (Vitousek, P.M. ; Loope, L.L. & Adersen, H. eds). Ecological Studies, Vol. 115. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.

- Daget, P. 1980. Sur les types biologiques botaniques en tant que stratégie adaptative (cas des thérophytes). pp89-114 In *Recherches d'écologie théorique. Les stratégies adaptatives* (Barbault R., Blandin P. & Meyer J.A. eds) Maloine, Paris.
- Danchin, E. & Wagner, R.H. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 : 342-347.
- D'Antonio, C.M. & Dudley, T.L. 1995. Biological invasions as agents of change on islands versus mainlands. pp. 103-121 In *Islands: Biological diversity and Ecosystem Function* (Vitousek, P.M. ; Loope, L.L. & Adersen, H. eds). Ecological Studies, Vol. 115. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Dean W.R.J., Milton S.J., Ryan P.G. & Moloney C.L. 1994. The role of disturbance in the establishment of indigenous and alien plants at Inaccessible and Nightingale Islands in South Atlantic Ocean. *Vegetatio*, 113 : 13-23.
- Defos du Rau, P. 1995. *Application d'un modèle démographique spatialisé à la gestion de populations. Le cas du Goéland leucophée Larus cachinnans*. Mémoire de D.E.A., Université de Montpellier.
- Defos du Rau, P., Sadoul, N., Beaubrun, P.C., Bayle, P. & Vidal, P. 1997. Expansion du goéland leucophée en France. pp. 76-78 In *Oiseaux à risques en ville et en campagne* (Clergeau, P. ed.). INRA Editions, Paris.
- De Juana, E. 1984. The status and conservation of seabirds in the spanish mediterranean. *International Council for Bird Preservation, Tech. Publ.* , 2 : 348-361.
- De Juana, E., Varela, J. & Witt, H.H. 1984. The conservation of seabirds at the Chaffarinas Islands. *International Council for Bird Preservation, Tech. Publ.* , 2 : 363-369.
- Delanoë, O., de Montmollin, B. & Olivier, L. 1996. *Conservation of Mediterranean islands plants. 1. Strategy for action*. I.U.C.N. / S. S. C. Mediterranean Islands Plants Specialist Group.
- Denizot, G. 1934. Description des massifs de Marseilleveyre et de Puget. *Annales du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille*, 26 : non paginé.
- Denslow, J.S. 1980. Patterns of plant species diversity during succession under different disturbance regimes. *Oecologia*, 46 : 18-21.
- Dolédec, S., Chessel, D., ter Braak, C.J.F. & Champely, S. 1996. Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method. *Environmental and Ecological Statistics*, 3 : 143-166.
- Dolbeer, R.A., Belant, J.L. & Sillings, J.L. 1993. Shooting gulls reduces strikes with aircraft at John F. Kennedy International Airport. *Wildlife Society Bulletin*, 21 : 442-450.
- Dougedroit, A. 1983. La sécheresse à Marseille : un siècle de longues séquences sèches (études statistiques). *Météorologie*, 34 : 188-190.
- Dougedroit, A. 1997. *Climat du Bassin méditerranéen*. pp 251-280 In *Le climat, l'eau et les hommes*. PUR, Rennes.
- Duncan, N. 1978. The effects of culling herring gulls (*Larus argentatus*) on recruitment and population dynamics. *Journal of Applied Ecology*, 15 : 697-713.
- Eliasson, U. 1995. Patterns of diversity in Island Plants. pp. 35-50 In *Islands: Biological diversity and Ecosystem Function* (Vitousek, P.M. ; Loope, L.L. & Adersen, H. eds). Ecological Studies, Vol. 115. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Ellenberg, H. & Mueller-Dombois, D. 1967. A key to Raunkiaer plant life forms with revised subdivisions. *Ber. Geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel*, 37: 56-73.
- Erwin, R.M., Hatfield, J.S. & Wilmer, T.J. 1995. The value and vulnerability of small estuarine islands for conserving metapopulation of breeding waterbirds. *Biological Conservation*, 71 : 187-191.
- Ewald, P.W., Hunt, G.L. & Warner, M. 1980. Territory size in Western Gulls: importance of intrusion pressure, defense investments and vegetation structure. *Ecology*, 61 : 80-87.
- Fasola, M. & Canova, L. 1992. Nest habitat selection by eight syntopic species of mediterranean gull and terns. *Colonial Waterbirds*, 15 : 169-178.
- Faus, F.V. 1988. Contribucion al conocimiento de la malacofagia de *Rattus rattus* (Linnaeus, 1758). *Mediterranea Biologia*, 10 : 19-27.

- Feare, C.J. 1991. Control of bird pest populations. pp. 463-487 In *Bird population studies: relevance to conservation and management* (C.M. Perrins, J.D. Lebreton & G.J.M. Hirons, eds) . Oxford University Press, Oxford.
- Forgeard, F. & Chapuis, J.L. 1984. Impact du lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* (L.) sur la végétation des pelouses incendiées de Paimpont (Ille-et-Vilaine). *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, 5: 215-228.
- Frénot, Y. 1986. *Interactions entre la faune lombricienne et les systèmes édaphiques d'une île subantarctique : île de la Possession, archipel Crozet*. Thèse Doctorat Sciences, Université Rennes I.
- Fretwell, S.D. & Lucas, H.L. 1970. On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheorica*, 19 : 16-36.
- Gamisans, J. & Jeanmonod, D. 1993. *Catalogue des plantes vasculaires de la Corse*. (Jeanmonod, D. & Burdet, H.M. eds) Complément au prodrome de la flore Corse. Conserv. Jard. Bot. Genève.
- Gantes, J.F. 1997. Le territoire maritime de Marseille grecque. *Revue Culturelle de Marseille*, 181 : 33-36.
- Géroutet, P. 1989. Nouvelles données sur l'origine des Goélands leucophées *Larus cachinnans* séjournant en période postnuptiale autour du lac Léman. *Nos oiseaux*, 40 : 153-172.
- Gilbert, F.S. 1980. The equilibrium theory of island biogeography: fact or fiction? *Journal of Biogeography*, 7 : 209-235.
- Gillham, M.E. 1956a. Ecology of the Pembrokeshire islands. IV. Effects of treading and burrowing. *Journal of Ecology*, 44 : 51-82.
- Gillham M.E. 1956b. Ecology of the Pembrokeshire islands. V. Manuring by the colonial seabirds and mammals, with a note on seed distribution by gulls. *Journal of Ecology*, 41: 84-99.
- Gillham M.E. 1961. Alteration of the breeding habitat by sea-birds and seals in western Australia. *Journal of Ecology*, 49 : 289-300.
- Gilpin, M. & Hanski, I. 1991. *Metapopulation dynamics: empirical and theoretical investigations*. Academic Press, London.
- González-Solis, J., Oro, D. & Jover, L. 1995. Predation, kleptoparasitism and disturbance of yellow-legged gull on Audouin's gull in two western mediterranean colonies. p 23 In *Threats to seabirds* (M.L. Tasker ed.) International seabird group, Sandy.
- González-Solis, J., Ruiz, X. & Jover, L. 1997. Influence of food availability on interactions between *Larus cachinnans* and *L. audouinii*. *Canadian Journal of Zoology*, 75 : 719-724.
- Gory, G. & André, R. 1997. Prédation du Martinet noir *Apus apus* par le goéland leucophée *Larus cachinnans*. *Alauda*, 65 : 197-198.
- Gough, M.W. & Marrs, R.H. 1990. A comparison of soil fertility between semi-natural and agricultural plant communities: implications for the creation of species-rich grassland or abandoned agricultural land. *Biological Conservation*, 51 : 83-96.
- Goutner, V. 1992. Habitat use in Yellow-legged Gull (*Larus cachinnans michahellis*) in coastal wetland colonies of North-East Greece. *Avocetta*, 16 : 81-85.
- Greer, R.D., Cordes, C.L. & Anderson, S.H. 1988. Habitat relationships of island nesting seabirds along coastal Louisiana. *Colonial Waterbirds*, 11 : 181-188.
- Greuter, W. 1995. Origin and peculiarities of Mediterranean island floras. *Ecologia Mediterranea*, 21 : 1-10.
- Grime, J.P. 1974. Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250 : 26-31.
- Grime J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist*, 111 : 1169-1194.
- Grime, J.P. 1985. The C-S-R model of primary plant strategies - origins, implications and tests. pp 371-393 In *Plant Evolutionary Biology* (Gottlieb, L.D. & Jain, S.K. eds). Chapman and Hall, London & New-York .
- Gronlie A.M. 1948. The ornithocoprophilous vegetation of the bird-cliffs of Rost in the Lofoten Islands, northern Norway. *Nytt Magazin for Naturvidenskapene*, 86 : 117-243.
- Guiguen C. & Camin A.M. 1997. Le rôle des oiseaux en pathologie humaine. pp 233-261 In *Oiseaux à risques en ville et en campagne* (Clergeau P. coord.). INRA Editions, Paris.

- Guyot, I. & Thibault, J.C. 1988. Les oiseaux marins nicheurs de Méditerranée occidentale: répartition, effectifs et recensements. *Bulletin d'Ecologie*, 19 : 305-320.
- Hall, K.J. & Williams, A.J. 1981. Animal as agents of erosion at sub-Antarctic Marion island. *South African Journal of Antarctic Research*, 10/11 : 18-24.
- Hanski, I. 1991. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 : 17-38.
- Hanski, I. & Gilpin, M. 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal of the Linnean Society*, 42 : 3-16.
- Harris, M.P. & Wanless, S. 1997. The effect of removing large number of gulls *Larus* spp. on an island population of oystercatchers *Haematopus ostralegus*: Implications for management. *Biological Conservation*, 82 : 167-171.
- Heatwole, H. 1991. Factors affecting the number of plants on islands of the Great Barrier Reef, Australia. *Journal of Biogeography*, 18 : 213-221.
- Heim de Balzac, H. 1923. Les oiseaux de l'île de Riou. *Revue Française d'Ornithologie*, 15 : 103-111.
- Heim de Balzac, H. & Mayaud, N. 1932. Nouvelles observations sur les oiseaux de l'île de Riou. *Alauda*, 4 : 85-88.
- Herwitz, S.R., Wunderlin, R.P. & Hansen, B.P. 1996. Species turnover on a protected subtropical barrier island: a long-term study. *Journal of Biogeography*, 23 : 705-715.
- Hobbs, R.J. & Huenneke, L.F. 1992. Disturbance, diversity and invasion: implications for conservation. *Conservation Biology*, 6: 324-337.
- Hobbs, R.J. & Mooney, H.A. 1995. Effects of episodic rain events on Mediterranean climate ecosystems. pp. 71-85 In (Roy, J., Aronson, J. & Di Castri, F. eds.). *Time scales of biological responses to water constraints*, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Hodkinson, D.J. & Thompson, K. 1997. Plant dispersal: the role of man. *Journal of Applied Ecology*, 34 : 1484-1496.
- Hogg E.H. & Morton J.K. 1983. The effects of nesting gulls on the vegetation and soil of islands in the Great Lakes. *Canadian Journal of Botany*, 61 : 3240-3254.
- Hogg, E.H., Morton, J.K. & Venn, J.M. 1988. Biogeography of islands floras in the Great Lakes. I. Species richness and composition in relation to gull nesting activities. *Canadian Journal of Botany*, 67 : 961-969.
- Höner, D. & Greuter, W. 1988. Plant population dynamics and species turnover on small islands near Karpathos (South Aegean, Greece). *Vegetatio*, 77 : 129-137.
- Hughes, L., Dunlop, M., French, K. Leischman, M.R. Rice, B. Rodgerson, L. & Westoby, M. 1994. Predicting dispersal spectra: a minimal set of hypotheses based on plant attributes. *Journal of Ecology*, 82 : 933-950.
- Husband, B.C. & Barrett, S.C.H. 1996. A metapopulation perspective in plant population biology. *Journal of Ecology*, 84 : 461-469.
- Iason, G.R., Duck, C.D. & Clutton-Brock, T.H. 1986. Grazing and reproductive success of Red deer: the effect of local enrichment by gull colonies. *Journal of Animal Ecology*, 55 : 507-515.
- Isenmann, P. 1976. Contribution à l'étude de la biologie de la reproduction et de l'écologie du Goéland argenté à pieds jaunes (*Larus argentatus michahellis*) en Camargue. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 30 : 551-563.
- Jaubert J.B. & Lapommeraye B. 1859. *Richesses ornithologiques du midi de la France*. Marseille.
- Joly, Y., Frénot, Y. & Vernont, P. 1987. Environmental modifications of a subantarctic peat-bog by the Wandering albatross (*Diomedea exulans*): a preliminary study. *Polar Biology*, 8 : 61-72.
- Jouventin, P. 1994. Les populations d'oiseaux marins des T.A.A.F. : résumé de 20 années de recherche. *Alauda*, 62 : 44-47.
- Jouventin P. & Mougou J.L. 1981. Les stratégies adaptatives des oiseaux de mer. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 35 : 217-272.
- Joyeux, A. 1996. Consommation de cerises par le Goéland leucophaée *Larus cachinnans*. *Faune de Provence*, 17 : 112.

- Kabouche, B. 1998. *Biogéographie et écologie de la malacofaune terrestre des îles de Marseille (archipels de Frioul et de Riou)*. Mémoire de Maîtrise de géographie, Université Aix-Marseille I.
- Kelly, B.J., Wilson, J.B. & Mark, A.F. 1989. Causes of the species-area relation: a study of islands in lake Manapouri, New-Zealand. *Journal of Ecology*, 77 : 1021-1028.
- Kerguelen, M. 1993. Index synonymique de la flore de France. Collection Patrimoines Naturels, vol. 8 Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
- Kohn, D.D. & Walsh, D.M. 1994. Plant species richness; the effect of island size and habitat diversity. *Journal of Ecology*, 82 : 367-377.
- 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. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, 20 : 89-173.
- Kotanen, P.M. 1995. Responses of vegetation to a changing regime of disturbance: effects of feral pigs in a Californian coastal prairie. *Ecography*, 18: 190-199.
- Kotanen, P.M. 1997a. Effects of experimental soil disturbance on revegetation by natives and exotics in coastal Californian meadows. *Journal of Applied Ecology*, 34: 631-644.
- Kotanen, P.M. 1997b. Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies. *Canadian Journal of Botany*, 75 : 352-361.
- Kotanen, P.M. & Jefferies, R.L. 1997. Long-term destruction of sub-arctic wetland vegetation by lesser snow geese. *Ecoscience*, 4 : 179-182.
- Laguna, E. & Jiménez-Pérez, J. 1995. Conservación de la flora de las Islas Columbretes (España). *Ecologia Mediterranea*, 21 : 325-336.
- Launay, G. 1983. *Dynamique de population du Goéland leucophée sur les côtes méditerranéennes françaises*. Rapport non publié, P.N. Port-Cros, P.N.R. Corse, C.R.B.P.O. & C.R.O.P.
- Laurent, L. & Deleuil, G. 1938. La répartition des végétaux dans les îles du Frioul : Pomègues et Ratonneau (rade de Marseille) et la question du reboisement de ces îles. *Bulletin Le Chêne*, 45 : 13-77.
- Lavorel, S., Lepart, J., Debussche, M., Lebreton, J.D. & Beffy, J.L. 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, 70 : 455-473.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Lansberg, J. & Forbes, T.D.A. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, 12 : 474-478.
- Lebreton, J.D., Chessel, D., Prodon, R. & Yoccoz, N. 1988a. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I - Variables quantitatives. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 9 : 53-67.
- Lebreton, J.D., Chessel, D., Richardot-Coulet, M. & Yoccoz, N. 1988b. L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. II - Variables de milieu qualitatives. *Acta Oecologica, Oecologia generalis*, 9 : 137-151.
- Lebreton, J.D., Pradel, R. & Clobert, J. 1993. The statistical analysis of survival in animal populations. *Trends in Ecology and Evolution*, 8 : 91-95.
- Lebreton, J.D. 1995. Eléments de dynamique des populations des goélands du groupe *argentatus* en relation avec les possibles politiques de gestion. *Le Guépier*, 6 : 17-19.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits. Evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology*, 80 : 417-424.
- Létrado, J.F. 1997. *Analyse de l'organisation spatiale et des déplacements au sein d'une population de Rats noirs Rattus rattus sur l'île de Riou au large de Marseille*. Mémoire de Maîtrise B.P.E., Université Montpellier II.
- Levin, S.A. & Pain, R.T. 1974. Disturbance, patch formation and community structure. *Proceedings of National Academy of Sciences (U.S.A.)*, 71 : 2744-2747.
- Levins, R. 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bulletin of the Entomological society of America*, 15 : 237-240.
- Levins, R. 1970. Extinction. *Lecture on mathematics in the life sciences*, 2 : 75-107.

- Liddle, M.J. 1975. A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biological Conservation*, 7 : 17-36.
- Lynch, J.F. & Johnson, N.K. 1974. Turnover and equilibria in insular avifaunas, with special reference to the California Channel Islands. *The Condor*, 76 : 370-384.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoology. *Evolution*, 17 : 373-387.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Mac Nicholl, M.K. 1975. Larid site tenacity and group adherence in relation to habitat. *Auk*, 92 : 98-104.
- Madon, O. & Médail, F. 1997. The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mt Ventoux, France). *Plant Ecology*, 129 : 189-199.
- Magnin, F. 1991. *Mollusques continentaux et histoire quaternaire des milieux méditerranéens (sud-est de la France et Catalogne)*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille II.
- Magnin, F. & Tatoni, T. 1995. Secondary succession on abandoned cultivation terraces in calcareous Provence. II. Gastropods communities. *Acta Oecologica*, 16: 89-101.
- Manseau, M., Huot, J. & Crête M. 1996. Effects of summer grazing by caribou on composition and productivity of vegetation: community and landscape level. *Journal of Ecology*, 84 : 503-513.
- Maronnier, C. 1997. *Dynamique de la mésofaune au niveau de la litière de Lentisque (Pistacia lentiscus) sur un archipel calcaire méditerranéen*. Mémoire de D.E.A. E.C.A.M.M., Université Aix-Marseille I.
- Massa, B. & Sultana, J. 1991. Status and Conservation of the Storm petrel *Hydrobates pelagicus* in the Mediterranean. *IL-Merill*, 27 : 1-5.
- McIntyre, S., Lavorel, S. & Tremont, R.M. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 83 : 31-44.
- Médail, F. 1996. *Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement*. Thèse de doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- Médail, F. 1998. Flore et végétation des îles satellites (Bagaud, Gabinière, Rascas) du Parc National de Port-Cros (Var, s.e. France). *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 17 : 55-80.
- Médail, F., Loisel, R. & Rolando, C. 1995. Eléments pour une gestion dynamique des populations de quatre végétaux protégés des îles d'Hyères (Var, France). *Scientific Reports of Port-Cros National Park*, 16 : 19-54.
- Médail, F. & Quézel, P. 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of Missouri Botanical Garden*, 84 : 112-127.
- Médail, F., Roche, P. & Tatoni, T. 1998. Functional groups in phytoecology: an application to the study of isolated plant communities in Mediterranean France. *Acta Oecologica*, 19: 263-274.
- Médail, F. & Verlaque, R. 1997. Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 80 : 269-281.
- Médail, F. & Vidal, E. 1998a. Organisation de la richesse et de la composition floristique d'îles de la Méditerranée occidentale (S-E France). *Canadian Journal of Botany*, 76 : 321-331.
- Médail, F. & Vidal, E. 1998b. Rôle des Goélands leucophées (*Larus cachinnans*) dans l'implantation et l'expansion d'espèces végétales allochtones sur l'archipel de Riou. *Biocosme Méditerranéen*, 15 : 123-140.
- Meylan O. 1939. Notes sur le Goéland argenté *Larus fuscus (argentatus) michahellis* Naumann. *Archives Suisses d'Ornithologie*, 1 : 456-463.
- Micol, T. & Jouventin, P. 1995. Restoration of Amsterdam island, south Indian Ocean, following control of feral cattle. *Biological Conservation*, 73 : 199-206.
- Milton, S.J., Dean, W.R.J. & Klotz, S. 1997. Effects of small-scale animal disturbances on plant assemblages of set-aside land in central Germany. *Journal of Vegetation Science*, 8 : 45-54.
- Molinier, R. 1980. Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône. *Bulletin du Muséum d'Histoire Naturelle de Marseille*, 40 : I-LVI + 375p.
- Molinier, R. & Muller, P. 1938. La dissémination des espèces végétales. *Revue Générale de Botanique*, 50 : 1-178.

- Monaghan, P., Shedden, C.B., Ensor, K., Fricker, C.R. & Girdwood, R.W.A. 1985. *Salmonella* carriage by Herring gulls in the Clyde area of Scotland in relation to their feeding ecology. *Journal of Applied Ecology*, 22 : 669-680.
- Monbailliu, X. & Torre, A. 1986. Nest-site selection and interaction of Yellow-legged and Audouin's gulls at Isola dell'Asinara. pp. 245-263 In *Mediterranean marine avifauna* (Medmaravis and X. Monbailliu eds). Nato Asi Series Vol. G 12. Springer-Verlag, Berlin.
- Morais, L., Santos, R., Goettel, T. & Vicente, L. 1995. Preliminary evaluation of the first yellow-legged herring gull *Larus cachinnans* population control at Berlenga Island, Portugal. p 32 In *Threats to seabirds* (M.L. Taskered.). International seabird group, Sandy.
- Morey, M., Bover, M.J. & Casas, J.A. 1992. Change in environmental stability and the use of resources on small islands: the case of Formentera, Balearic Islands. *Environmental Management*, 16 : 575-583.
- Morrison, L.W. 1997. The insular biogeography of small Bahamian cays. *Journal of Ecology*, 85 : 441-454.
- Morrison, L.W. 1998. The spatiotemporal dynamics of insular ant metapopulations. *Ecology*, 79 : 1135-1146.
- Morton, J.K. & Hogg, E.H. 1989. Biogeography of island floras in the Great Lakes. II. Plant dispersal. *Canadian Journal of Botany*, 67 : 1803-1820.
- Moseley H.N. 1892. Notes by a naturalist. pp 163-181 In *H.M.S. Challenger*. London, Murray Press.
- Mueller-Dombois, D. 1995. Biological diversity and disturbance regimes in island ecosystems. pp. 163-185 In *Islands: Biological diversity and Ecosystem Function* (Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. eds). Ecological Studies, Vol. 115. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Nilsson, I.N. & Nilsson, S.G. 1982. Turnover of vascular plant species on small islands in lake Möcklen, south Sweden 1976-1980. *Oecologia*, 53: 128-133.
- Nilsson, I.N. & Nilsson, S.G. 1985. Experimental estimates of census efficiency and pseudoturnover on islands: error trend and between-observer variation when recording vascular plants. *Journal of Ecology*, 73 : 65-70.
- Nilsson, S.G. & Nilsson, I.N. 1983. Are estimated species turnover rates on islands largely sampling errors ? *American Naturalist*, 121 : 595-597.
- Nilsson, S.G., Bengtsson, J. & As, S. 1988. Habitat diversity or area *per se* ? species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *Journal of Animal Ecology*, 57 : 685-704.
- Noble, I.R. & Slatyer, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*, 43: 5-21.
- Nogales, M., Valido, A. & Medina, F.M. 1995. Frugivory of *Plocama pendula* (Rubiaceae) by the rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in xerophytic zones of Tenerife (Canary islands). *Acta Oecologica*, 16: 585-591.
- Norton, D. A., Delange, P.J., Garnock-Jones, P.J. & Given, D.R. 1997. The role of seabirds and seals in the survival of coastal plants: lessons from New-Zealand *Lepidium* (Brassicaceae). *Biodiversity and Conservation*, 6 : 765-785.
- Noy-Meir, I. Gutman, M. & Kaplan, Y. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, 77: 290-310.
- Øakland, R.H. & Eilertsen, O. 1994. Canonical correspondence analysis with partitioning: some comments and an application. *Journal of Vegetation Science*, 5: 117-126.
- Oakwood, M., Jurado, E. Leishman, M. & Westoby, M. 1993. Geographic ranges of plant species in relation to dispersal morphology, growth form and diaspore weight. *Journal of Biogeography*, 20 : 563-572.
- Olivier, L., Muracciole, M. & Reduron, J.P. 1995. Premiers bilans sur la flore des îles de la Méditerranée. Etat des connaissances et conservation. *Ecologia Mediterranea*, 21 : 355-372.
- Ornduff, R. 1965. Ornithocoprophilous endemism in Pacific basin angiosperms. *Ecology*, 46 : 864-867.
- Oro, D. 1996. Colonial seabird nesting in dense and small sub-colonies: an advantage against aerial predation. *The Condor*, 98 : 848-850.
- Oro, D. & Martinez-Vilalta, A. 1994. Factors affecting kleptoparasitism and predation rates upon a colony of Audouin's Gull (*Larus audouinii*) by Yellow-legged gull (*Larus cachinnans*) in Spain. *Colonial Waterbirds*, 17 : 35-41.

- Oro, D., Bosch, M. & Ruiz, X. 1995. Effects of a trawling moratorium on the breeding success of the Yellow-legged gull *Larus cachinnans*. *Ibis*, 137 : 547-549.
- Ouborg, N.J. 1993. Isolation, population size and extinction: the classical and metapopulation approaches to vascular plants along the Dutch Rhine-system. *Oikos*, 66 : 298-308.
- Panitsa, M. 1997. *Contribution to the knowledge of the flora and vegetation of the east Aegean islets (Greece)*. Ph. D. dissertation, University of Patras (Greece).
- Paradis, G. & Lorenzoni, C. 1996. Impact des oiseaux marins nicheurs sur la dynamique de la végétation de quelques îlots satellites de la Corse (France). *Coll. Phytosoc.*, 23 : 395-431.
- Parsons J. 1976. Nesting density and breeding success in the Herring Gull *Larus argentatus*. *Ibis*, 118 : 537-548.
- Pérennou, C., Sadoul, N., Pineau, O., Johnson, A. & Hafner, H. 1996. *Management of nest sites for colonial waterbirds*. Conservation of Mediterranean wetlands, number 4. Tour du Valat, Arles.
- Perry, J.N. & Gonzalez-Andujar, J.L. 1993. Dispersal in a metapopulation neighbourhood model of an annual plant with a seedbank. *Journal of Ecology*, 81 : 453-463.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, Orlando.
- Pierotti, R. 1982. Habitat selection and its effects on reproductive output in the Herring Gull in Newfoundland. *Ecology* 63: 854-868.
- Pignatti, S. 1982. *Flora d'Italia*. Edagricole, Bologna, 3 vols.
- Pimm, S.L., Jones, H. & Diamond, J. 1988. On the risk of extinction. *American Naturalist*, 132 : 757-782.
- Poitevin, F. & Bayle, P. 1995. La Musaraigne des jardins, *Crociodura suaveolens* sur l'île de Pomègues, golfe de Marseille, Bouches-du-Rhône, France. *Mammalia*, 59 : 437-439.
- Pons, J.M. & Migot, P. 1995. Life-history strategy of Herring gull: changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *Journal of Animal Ecology*, 64 : 592-599.
- Poore M.E.D. & Robertson V.C. 1949. The vegetation of St. Kilda in 1948. *Journal of Ecology*, 37 : 82-99.
- Quézel P., Barbero M., Bonin G. & Loisel R., 1990.- Recent plant invasion in the circum-Mediterranean region. pp 51-60 In *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin* (Di Castri F., Hansen A.J. & Debussche M. eds). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Quinn, S.L., Wilson, J.B. & Mark, A.F. 1987. The island biogeography of Lake Manapouri, New Zealand. *Journal of Biogeography*, 14 : 569-581.
- Quintana-Ascencio, P.F. & Menges, E.S. 1996. Inferring metapopulation dynamics from patch-level incidence of Florida scrub plants. *Conservation Biology*, 10 : 1210-1219.
- Raunkiaer, C. 1934. *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- Raven, S.J. & Coulson, J.C. 1997. The distribution and abundance of *Larus* gulls nesting on buildings in Britain and Ireland. *Bird Study*, 44 : 13-34.
- Rees, W.J. 1965. The aerial dispersal of Mollusca. *Proceedings of the Malacological Society of London*, 36 : 269-282.
- Ridley, H.N. 1930. *The dispersal of plants throughout the world*. L. Reeve and Co, Ashford.
- Robinson, G.R., Yurlina, M.E. & Handel, S.N. 1994. A century of change in the Staten Island flora: Ecological correlates of species losses and invasions. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 121 : 119-129.
- Roche, P. 1994. *Structuration de la végétation et organisation du paysage en Provence calcaire*. Thèse Doctorat en Sciences, Université Aix-Marseille I, Marseille.
- Roche, P., Tatoni, T. & Médail, F. 1998. Relative importance of abiotic and land use factors in explaining variation in woody vegetation in a french rural landscape. *Journal of Vegetation Science*, 9 : 221-228.
- Rose P.M. & Scott D.A. 1994. *Waterfowl population estimates*. IWRB Publications 29.

- Rudenko, A.G. 1996. Present status of gulls and terns nesting in the Black Sea Biosphere Reserve. *Colonial Waterbirds*, 19 : 41-45.
- Rydin, H. & Borgegård, S.O. 1991. Plant characteristics over a century of primary succession on islands: Lake Hjälmaren. *Ecology*, 72 : 1089-1101.
- Sadoul, N. 1996. *Dynamique spatiale et temporelle des colonies de charadriiformes dans les salins de Camargue: implications pour la conservation*. Thèse de Doctorat, Université de Montpellier II.
- Sadoul, N., Johnson, A.R., Walmsley, J.G. & Levêque, R. 1996. Changes in the numbers and the distribution of colonial charadriiformes breeding in the Camargue, southern France. *Colonial Waterbirds*, 19 : 46-58.
- Sadoul, N. 1998. *Recensement des laridés sur la décharge d'Entressen en 1996-1997*. Rapport d'Etude de la Station Biologique de la Tour du Valat.
- Salathé, T. 1983. La prédation du Flamant rose *Phoenicopterus ruber roseus* par le Goéland leucophée *Larus cachinnans* en Camargue. *Revue d'Ecologie (La Terre et la Vie)*, 37 : 87-115.
- Sartoretto, S., Verlaque, M. & Laborel, J. 1996. Age of settlement and accumulation rate of submarine "coralligène" (-10 to -60m) of the northwestern Mediterranean sea; relation to Holocene rise in sea level. *Marine Geology*, 130 : 317-331.
- Schoener, T.W. 1983. Rate of species turnover decreases from lower to higher organisms: a review of the data. *Oikos*, 41 : 372-377.
- Schoener, T.W. & Spiller, D.A. 1987. High population persistence in a system with high turnover. *Nature*, 330 : 474-477.
- Silvertown, J. 1991. Dorothy's dilemma and the unification of plant population biology. *Trends in Ecology and Evolution*, 6 : 346-348.
- Simberloff, D. 1976. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, 194 : 572-578.
- Smith, T.M., Shugart, H.H. & Woodward, F.I. 1997. *Plant functional types. Their relevance to ecosystem properties and global change*. International Geosphere-Biosphere Programme Book Series, 1. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Smith, V.R. 1976. The effect of burrowing species of Procellariidae on the nutrient status of inland tussock grasslands on Marion island. *Journal of South African Botany*, 42 : 265-272.
- Smith, V.R. 1977. The chemical composition of Marion island soils, plants and vegetation. *South African Journal of Antarctic Research*, 7 : 28-39.
- Smith, V.R. 1978. Animal-soil plants nutrient relationships on Marion island (Subantarctic). *Oecologia*, 32 : 239-253.
- Smith, V.R. 1979. The influence of seabird manuring on the phosphorous status of Marion island (Subantarctic) soils. *Oecologia*, 41 : 123-126.
- Snogerup, S. & Snogerup, B. 1987. Repeated floristical observations on islets in the Aegean. *Plant Systematics and Evolution*, 155 : 143-164.
- Sobey, D.G. 1975. *The relationship between Herring gulls and the vegetation of their nesting and roosting sites*. Ph D Thesis, University of Aberdeen.
- Sobey, D.G. 1977. The defaecating behaviour of Herring gull *Larus argentatus*. *Ibis*, 119 : 515-520.
- Sobey, D.G. & Kenworthy, J.B. 1979. The relationship between herring gulls and the vegetation of their breeding colonies. *Journal of Ecology*, 67 : 469-496.
- Soulé, M.E., Allison, A.C. & Bolger, D.T. 1992. The effects of habitat fragmentation on chaparral plants and vertebrates. *Oikos*, 63 : 39-47.
- Sousa, W.P. 1980. The response of a community to disturbance: the importance of successional age and species life histories. *Oecologia*, 45: 72-81.
- Spaans, A.L. & Blokpoel, H. 1991. Concluding remarks: superabundance in gulls: causes, problems and solutions. pp. 2396-2398 In *Acta 20 Congressus internationalis ornithologici* (B.P. Bell, R.O. Cossee, J.E.C Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J.R. Robertson and M.J. Williams eds). Christchurch, New Zealand, Volume 4. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.

- Spaans, A.L., Coulson, J.C., Migot, P., Monaghan, P., Pruter, J. & Vauk, G. 1991. The Herring gull in north-west Europe. pp. 2365-2371 In *Acta 20 Congressus internationalis ornithologici* (B.P. Bell, R.O. Cossee, J.E.C Flux, B.D. Heather, R.A. Hitchmough, C.J.R. Robertson and M.J. Williams eds). Christchurch, New Zealand, Volume 4. New Zealand Ornithological Congress Trust Board, Wellington.
- Spletstoesser, J.F. 1985. Note on rock striations caused by penguin feet, Falkland islands. *Arctic and Alpine Research*, 17 : 107-111.
- Swennen, C. 1989. Gull predation upon eider *Somateria mollissima* ducklings: destruction or elimination of the unfit? *Ardea*, 77 : 21-45.
- Tatur A. & Myrcha A. 1989. Soils and vegetation in abandoned penguin rookeries (maritime Antarctic). *Polar Biology*, 2 : 181-189.
- Taylor, R.H. & Williams, R.M. 1956. The use of pellet counts for estimating the density of populations of the wild rabbit, *Oryctolagus cuniculus*. *New-Zealand Journal of Sciences (B)*, 38 : 236-256.
- Tenenhaus, M., Gauchi, J.P. & Ménardo, C. 1995. Régression PLS et applications. *Revue de Statistique Appliquée*, 43 : 7-63.
- ter Braak, C.J.F. 1986. Canonical correspondance analysis a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, 67 : 1167-1179.
- Thibault, J.C., Zotier, R., Guyot, I. & Bretagnolle, V. 1996. Recent trends in breeding marine birds of the Mediterranean Region with special reference to Corsica. *Colonial Waterbirds*, 19 : 31-40.
- Thomas, G.J. 1972. A review of gull damages and management methods at nature reserves. *Biological Conservation*, 4 : 117-127.
- Timbergen, N. 1953. *The Herring gull's world*. Collins, London.
- Timon-David, J. 1961. Contribution à l'étude de l'écologie et du peuplement des îles de la région marseillaise. pp 217-239, In *Le peuplement des îles de la Méditerranée et le problème de l'insularité*. CNRS, Paris.
- Tucker, G.M. & Heath, M.F. 1994. *Birds in Europe: their conservation status*. Cambridge: Birdlife International.
- Tutin, T. G. et al. 1964-1993. *Flora Europaea*. Vol. 1-5. Cambridge University Press, Cambridge.
- Van der Pijl, L. 1982. *Principles of dispersal in higher plants*. Springer, Berlin, Heidelberg & New-York.
- Varela, J.M. & de Juana, E. 1986. The *Larus cachinnans michahellis* colony of Chaffarinas islands. pp 231-244 In *Mediterranean marine avifauna* (Medmaravis and X. Monbailliu eds). Nato Asi Series Vol. G 12, Springer-Verlag, Berlin.
- Vedrenne, G. 1982. *L'analyse multivariable et la mise en évidence d'indicateurs biologiques : application à l'étage méditerranéen de Provence calcaire*. Thèse de Doctorat, Université Aix-Marseille III.
- Vidal, E. & Bonnet, V. 1997. Utilisation des matériaux de nidification par le goéland leucophée (*Larus cachinnans*). Impact sur la végétation dans les colonies. *Alauda*, 65 : 301-305.
- Vidal, E., Bonnet, V., Médail, F., Tatoni, T. & Vidal P. 1998d. Impact des colonies de Goélands leucophée sur la flore et la végétation des îles de Marseille. Implications possibles pour la gestion de ces archipels. *Actes du colloque Medmaravis, Management of protected islands in the Mediterranean. Porto Torres (Sardaigne)* (sous presse).
- Vidal, E., Médail, F., Tatoni, T. & Bonnet V. 1997. Impacts du Goéland leucophée *Larus cachinnans michahellis* sur les milieux naturels Provençaux. *Faune de Provence*, 18 : 47-53
- Vidal, E., Médail, F., Tatoni, T., Vidal, P. & P. Roche, P. 1998a. Functional analysis of the newly established plants, induced by nesting gulls on Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecologica*, 19 : 241-250.
- Vidal, E., Médail, F., Tatoni, T., Roche, P. & Vidal, P. 1998b. Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of S.E. France). *Biological Conservation*, 84 : 235-243.
- Vidal, E., Médail, F. & Tatoni, T. 1998c. 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., Roche, P., Bonnet, V. & Tatoni, T. soumis a. Nest-density distribution patterns in a large Yellow-legged gull colony. (Soumis à *Acta Oecologica*).

- Vidal, E., Médail, F., Tatoni, T. & Bonnet, V. soumis b. Several decades of flora changes on mediterranean islands under seabirds disturbance: a quantitative analysis of extinction-colonization events based upon species life-history traits. (Soumis à *Oecologia*).
- Vidal P. 1995. *Archipel de Riou, bilan d'activité 1995 et programme prévisionnel 1996*. Rapport non publié, E.N.P., C.E.E.P.
- Vidal, P. & Bayle, P. 1997. Le Grand-duc d'Europe *Bubo bubo* : une nouvelle espèce d'oiseau nicheuse sur les îles de Marseille (Bouches-du-Rhône). *Faune de Provence*, 18 : 55-57.
- Vidal, P., Bayle, P., Vidal, E. , Médail, F. & Zotier, R. 1997. Gestion de la faune et de la flore des îles marseillaises. *Forêt Méditerranéenne*, 18 : 44-51.
- Vincent, T. 1994. *Ecologie et comportements des populations de goélands argentés (Larus argentatus argenteus Brehm, 1822) en milieu urbain : l'exemple de la ville du Havre (Seine-Maritime, France)*. Thèse de Doctorat, Université de Rouen.
- Vitousek, P.M., Loope, L.L. & Adersen, H. 1995. *Islands, biological diversity and ecosystem function*. Springer, Berlin.
- Walmsley, J. 1986. The status of breeding Storm petrel *Hydrobates pelagicus* on the Mediterranean coast of France. pp. 153-160 In *Mediterranean marine avifauna* (Medmaravis and X. Monbailliu eds). Nato Asi Series Vol. G 12. Springer-Verlag, Berlin.
- Wanless, S., Harris, M.P., Calladine, J. & Rothery, P. 1996. Modelling responses of herring gull and lesser black-backed gull populations to reduction of reproductive output: implication for control measures. *Journal of Applied Ecology*, 33 : 1420-1432.
- Wardle, D.A., Zackrisson, O., Hörnberg, G. & Gallet, C. 1997. The influence of island area on ecosystem properties. *Science*, 277 : 1296-1299.
- Whitehead, D.R. & Jones, C.E. 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, 23 : 171-179.
- Whittaker, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. *Biological Review*, 49 : 207-264.
- Whittaker, J. 1995. Disturbed island ecology. *Trends in Ecology and Evolution*, 10 : 421-425.
- Williamson, G.B. 1978. A comment on equilibrium turnover rates for islands. *American Naturalist*, 112 : 241-243.
- Williamson, M. 1981. *Island populations*. Oxford University Press, Oxford.
- Williamson, M. 1996. *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.
- Willson, M.F. 1993. Dispersal mode, seed shadows, and colonization patterns. *Vegetatio*, 107/108 : 261-280.
- Witt, H.H., Crespo, J., De Juana, E. & Varela J. 1981. Comparative feeding ecology of Audouin's Gull *Larus audouinii* and the Herring Gull *L. argentatus* in the Mediterranean. *Ibis*, 123 : 519-526.
- Wright, S.J. 1985. How isolation affects rates of turnover of species on islands. *Oikos*, 44: 331-340.
- Yésou, P. 1985. Le cycle de présence du Goéland leucophée *Larus cachinnans michahellis* sur le littoral atlantique français: l'exemple des marais d'Olonne. *Oiseau*, 55 : 93-105.
- Yésou, P. 1991. The sympatric breeding of *Larus fuscus*, *L. cachinnans* and *L. argentatus* in western France. *Ibis*, 133 : 256-263.
- Yésou, P. & Beaubrun, P.C. 1995. Le goéland leucophée *Larus cachinnans*. pp. 328-329 In *Nouvel atlas des oiseaux nicheurs de France 1985-1989* (D. Yeatman-Berthelot and G. Jarry eds) . S.O.F., Paris.
- Zotier, R. 1997. *Biogéographie des oiseaux marins en Méditerranée et écologie d'un procellariiforme endémique : le Puffin de Méditerranée Puffinus yelkouan*. Thèse de Doctorat en Sciences, Université Montpellier II, Montpellier.
- Zotier, R., Thibault, J.C. & Guyot, I. 1992. Known population and distribution of cormorants, shearwaters and storm petrels in the Mediterranean. *Avocetta*, 2 : 118-126.
- Zotier R. & Vidal P. (à paraître) Mise en évidence de l'Océanite tempête *Hydrobates pelagicus* à partir d'une embarcation et application au statut de l'espèce dans l'archipel de Riou (France). Actes 4ème symposium MEDMARAVIS, Hammamet, avril 1995.

