

Étude diachronique de l'impact des Goélands leucophées (*Larus michahellis* Naumann, 1840) sur le sol et la flore des îles de Marseille : quels constats après la diminution de leurs effectifs ?

Clémentine MUTILLOD

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université,
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
421 avenue Escadrille Normandie Niémen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
clementine.mutillod@imbe.fr

Teddy BAUMBERGER

Société EcoStat,
16 chemin des Croix du Haut, F-83630 Baudinard-sur-Verdon (France)
teddybaumberger@gmail.com

Arne SAATKAMP

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université,
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
421 avenue Escadrille Normandie Niémen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
arne.saatkamp@imbe.fr

Pascale PRUDENT

Laboratoire de Chimie de l'Environnement,
Campus Saint-Charles, 3 place Victor Hugo, F-13003 Marseille (France)
pascale.prudent@univ-amu.fr

Éric VIDAL

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université,
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
421 avenue Escadrille Normandie Niémen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
et UMR ENTROPIE (IRD, Université de la Réunion, IFREMER, Université de la Nouvelle-Calédonie, CNRS), boîte postale A5, F-98848 Nouméa cedex 98848 (New Caledonia)
eric.vidal@ird.fr

Candy BELLON

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université,
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
421 avenue Escadrille Normandie Niémen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
candy.bellon@lpo.fr

Olivier FERREIRA

Lorraine ANSELME

Muriel CHEVRIER

Lidwine LE-MIRE-PÉCHEUX

Parc national des Calanques,
141 avenue du Prado, Bâtiment A, F-13008 Marseille (France)
olivier.ferreira@calanques-parcnational.fr
lorraine.anselme@calanques-parcnational.fr
muriel.chevrier@calanques-parcnational.fr
lidwine3@yahoo.fr

Daniel PAVON
Thierry TATONI
Frédéric MÉDAIL
Laurence AFFRE

Aix Marseille Université, CNRS, IRD, Avignon Université,
Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE),
421 avenue Escadrille Normandie Niémen, F-13397 Marseille cedex 20 (France)
daniel.pavon@imbe.fr
thierry.tatoni@imbe.fr
frederic.medail@imbe.fr
laurence.affre@imbe.fr

Soumis le 27 septembre 2023 | Accepté le 10 avril 2024 | Publié le 19 février 2025

Mutillod C., Baumberger T., Saatkamp A., Prudent P., Vidal É., Bellon C., Ferreira O., Anselme L., Chevrier M., Le-Mire-Pêcheux L., Pavon D., Tatoni T., Médail F. & Affre L. 2025. — Étude diachronique de l'impact des Goélands leucophées (*Larus michahellis* Naumann, 1840) sur le sol et la flore des îles de Marseille : quels constats après la diminution de leurs effectifs ? *Naturae* 2025 (2): 15-30. <https://doi.org/10.5852/naturae2025a2>

RÉSUMÉ

Les colonies d'oiseaux marins nicheurs impactent la physico-chimie des sols ainsi que les communautés végétales sur les îles. Ces écosystèmes insulaires sont caractérisés par des plantes endémiques adaptées aux conditions stressantes (xéricité, salinité, sol superficiel, vent). Plusieurs études ont permis d'évaluer les effets de l'augmentation démographique d'oiseaux marins, mais peu ont réalisé un suivi sur le long terme en prenant en compte leur déclin après explosion démographique. L'objectif de la présente étude (sur 24 ans) a consisté à mesurer les changements physico-chimiques des sols, de la composition des communautés végétales en relation avec la diminution démographique des Goélands leucophées (*Larus michahellis* Naumann, 1840) sur les archipels insulaires du Frioul et de Riou (Marseille, France). Les enjeux conservatoires de ce contexte insulaire ont été analysés en caractérisant les types fonctionnels des plantes (formes de croissance de Raunkiaer et stratégies de vie de Grime) et en étudiant la variation des plantes à enjeu de conservation, puisque l'apport de nutriments et de polluants, tels que les éléments traces métalliques, *via* les goélands peut entraîner leur disparition. Pour cela, des analyses de sol (en 1997 et 2021) ainsi que des relevés floristiques (en 1997, 2008 et 2021) ont été réalisés sur 78 placettes permanentes situées sur neuf îles et sur le littoral continental du Parc national des Calanques. Depuis 1997, les teneurs en nitrogène et le pH ont augmenté, alors que le carbone organique ainsi que le rapport C/N ont diminué. En 2021, les mesures des concentrations en éléments traces révèlent des niveaux de contamination relativement faibles sur le continent et les archipels. De 2008 à 2021, les communautés végétales des îles ont été caractérisées par une augmentation du nombre de plantes rudérales. Le déclin des effectifs de Goélands leucophées n'a pas engendré de diminution des plantes tolérantes aux perturbations ni d'augmentation très significative de la flore à enjeu de conservation, mais a entraîné une augmentation des chamaephytes et du recouvrement total de la strate herbacée. Nos résultats suggèrent donc une rémanence des altérations des paramètres des sols ainsi que des communautés végétales toujours rudéralisées. Cependant, une résilience s'opère en termes de recouvrement de la strate herbacée lorsque la pression des goélands diminue.

MOTS CLÉS
Suivi diachronique,
oiseaux marins,
éléments traces
métalliques,
communautés végétales,
histoire de l'usage
des terres.

ABSTRACT

Colonies of nesting seabirds impact physico-chemistry of soils as well as plant communities on islands. These island ecosystems are characterized by endemic plants adapted to stressful conditions (xericity, salinity, oligotrophic soil, wind). Several studies have measured the effects of the demographic increase of seabirds, but few have carried out a long-term monitoring by taking into account their demographic decline following an important increase. The aim of the study (over 24 years) was to measure physico-chemical changes of soils, composition of plant communities in relation to the demographic decline of yellow-legged gulls (*Larus michahellis* Naumann, 1840) on the archipelagos of Frioul and Riou (Marseille, France). Island conservation issues were analyzed by characterizing the functional types of plants (growth forms of Raunkiaer and Grime life-form strategies) and by studying the modification of plants with conservation concern, since the supply of nutrients and pollutants, such as trace metal elements, *via* gulls can lead to their disappearance. Soil analyzes (in 1997 and 2021) as well as floristic surveys (in 1997, 2008 and 2021) were carried out on 78 permanent plots located on nine islands and on the continental

KEY WORDS
 Long-term diachronic
 survey,
 seabirds,
 trace elements,
 plant community,
 land-use history.

coast of the Calanques National Park. Since 1997, nitrogen levels and pH have increased, while organic carbon and the C/N ratio have decreased. In 2021, measurements of trace element concentrations reveal relatively low levels of contamination on the continent and the archipelagos. From 2008 to 2021, plant communities on the islands have been characterized by an increase in the number of ruderal plants. The decline of yellow-legged gulls population has not led to a reduction in disturbance-tolerant plants neither a significant increase in flora of conservation concern. However, it has led to an increase in chamaephytes and the total herbaceous stratum cover. Our results therefore suggest a persistence of alterations in soil parameters as well as the ruderalized plant communities. However, resilience occurs in terms of recovery of the herbaceous layer when gull pressure decreases.

PRÉAMBULE

Situées à quelques encablures d'une des plus grandes métropoles françaises, les îles de Marseille sont soumises à des pressions anthropiques importantes. Scientifiques et gestionnaires tentent de comprendre et de moduler ces menaces afin d'œuvrer à la conservation de ces milieux insulaires méditerranéens inclus dans l'un des 36 points chauds de la biodiversité sur terre. Depuis la fin des années soixante, les populations de Goéland leucophée (*Larus michabellis* Naumann, 1840), seule espèce de goélands nichant sur ces îles, ont connu une explosion démographique du fait de la disponibilité des ressources alimentaires (décharges à ciel ouvert et rebuts de pêche), menant à la dégradation du milieu et la mise en péril des espèces végétales endémiques et/ou patrimoniales. Aujourd'hui, les populations de goélands ont connu une baisse de leur effectif, suite à la fermeture de certaines décharges à ciel ouvert ainsi que la mise en balle et le recouvrement plus rapide des déchets. De plus, les populations de goélands ont pu être soumises à des évènements stochastiques tels que des épidémies. Cet article complète un suivi diachronique, 24 ans après les premières études ayant analysé les effets de l'impact de la présence de goélands dans ces habitats insulaires. Il propose également des mesures de gestion et suivis envisageables de ces habitats.

INTRODUCTION

Le bassin méditerranéen est considéré comme l'un des 36 points chauds de la biodiversité dans le monde (Cunningham & Beazley 2018), avec un taux d'endémisme de 4,3 % pour les plantes, qui est l'un des plus élevés (Myers *et al.* 2000). Cette biodiversité est intrinsèquement liée à la présence de plus de 10 000 îles et îlots (Médail 2017). La flore des îles représente une part importante de la biodiversité méditerranéenne, avec un taux d'endémisme allant de huit à 17 % sur les plus grandes îles (Médail 2017). De plus, ces îles peuvent être de véritables refuges pour des plantes rares et menacées sur le continent (Médail 2017). Cependant, l'intensification et l'expansion des activités humaines, notamment sur les zones côtières (UNEP/MAP-Plan Bleu

2009), ont pu entraîner des déséquilibres au sein des écosystèmes et ainsi altérer leurs fonctions et services associés (Hooper *et al.* 2005).

Ainsi, au cours de ces dernières dizaines d'années, les populations de Goéland leucophée, ont connu une explosion démographique (Thibault *et al.* 1996) due à la disponibilité des ressources présentes dans les décharges d'ordures ménagères ainsi que les rejets des pêches (Bosch *et al.* 1994; Thibault *et al.* 1996). Ces quantités de nourriture, importantes et prévisibles tout au long de l'année, ont entraîné une augmentation de la taille de la population nicheuse sur les îles (Duhem *et al.* 2002, 2003, 2007, 2008). Cette espèce a par la suite été qualifiée de surabondante (Vidal *et al.* 1998a), mettant en péril les programmes de conservation mis en place (Médail 2017; De la Peña-Lastra *et al.* 2021; Mouga *et al.* 2021). En effet, à l'instar de nombreux autres oiseaux marins, le Goéland leucophée est une espèce ingénieuse qui peut avoir de fortes influences sur son environnement (Ellis 2005). Sa présence peut entraîner l'augmentation de la biomasse et de la hauteur de la végétation (Ellis 2005), faciliter la dispersion des graines (Nogales *et al.* 2001; Calvino-Cancela 2011) et augmenter les teneurs en nutriments dans le sol (Aerts *et al.* 2020). Cependant, si la pression exercée par les oiseaux est très intense, cela peut empêcher le développement des plantes du fait du déterrement des racines lors de la construction des nids, du piétinement des plantes et du sol (Sobey & Kenworthy 1979) ainsi que de la modification de la chimie du sol (Ellis 2005). De plus, plusieurs études ont pu démontrer que la présence d'importantes colonies d'oiseaux peut entraîner l'augmentation des taux de contaminants et des quantités de nutriments dans le sol, qui peut alors devenir toxique (Vidal 1998; García *et al.* 2002; Sigurdsson & Magnusson 2010; Ziółek *et al.* 2017; Bouyahmed & Moulai 2018; Otero *et al.* 2018). Plus particulièrement, l'impact des Goélands leucophées a entraîné des modifications au niveau des communautés végétales en favorisant l'implantation de plantes allochtones, rudérales et nitrophiles, souvent au détriment de plantes natives et patrimoniales (Vidal *et al.* 1998b, c, 2000; Baumberger *et al.* 2012; Bou *et al.* 2020).

Des campagnes de stérilisation des œufs ont été menées mais ce sont surtout les fermetures de certaines décharges à ciel ouvert, résultant d'une mise aux normes européennes,

qui ont permis la diminution importante des populations de goélands nichant sur les îles. Sur le long terme, peu d'études portent sur les modifications de la flore et des paramètres physico-chimiques des sols, suite à une diminution démographique des colonies d'oiseaux (Baumberger *et al.* 2012 ; Otero *et al.* 2015 ; De la Peña-Lastra *et al.* 2021).

Cette étude porte sur neuf îles des deux archipels marseillais, Frioul et Riou (Parc national des Calanques [PNCal], Sud-Est de la France), qui ont été impactées par la présence des goélands. Des études antérieures ont montré que la forte pression engendrée par les goélands a entraîné une rudéralisation des communautés végétales (Vidal *et al.* 1998c, 2000). Ces observations ont été réitérées 11 ans après (Baumberger *et al.* 2012), l'année de la fermeture de la première décharge à ciel ouvert, ce qui n'avait laissé que peu de temps pour observer une résilience de l'écosystème insulaire. Dans le cadre d'un suivi diachronique sur le long terme, les objectifs de cette étude consistent à caractériser les changements des assemblages de la végétation entre 1997, 2008 et 2021, ainsi que la dynamique de paramètres physico-chimiques du sol entre 1997 et 2021, en fonction de la variation de la taille des populations de Goélands leucophées. Des paramètres complémentaires (nutriments et éléments traces métalliques) mesurés en 2021 permettent de caractériser le sol plus finement. Les mesures des éléments traces vont notamment permettre d'évaluer si les Goélands leucophées sont aussi une source de pollution métallique sur les îles, qui pourrait s'ajouter à l'effet des apports de nutriments sur la trajectoire des communautés végétales. Une discussion autour des actions de gestion et des futures études scientifiques est abordée dans une dernière partie.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

CONTEXTE ENVIRONNEMENTAL ET SITES D'ÉTUDE

L'étude a été conduite dans le territoire du Parc national des Calanques sur les archipels du Frioul (43°16'43"N, 5°18'28"E) et de Riou (43°10'34"N, 5°23'10"E) ainsi que sur une partie continentale, à proximité de la mer. Pour les suivis diachroniques, 78 placettes circulaires permanentes (Fig. 1) ont été réparties sur les deux îles principales de l'archipel de Frioul : Pomègues et Ratonneau (26 placettes) et sur sept îles/ilots de l'archipel de Riou : Tiboulon de Maire, Maire, Jarron, Jarre, Plane, Grand Congloué et Riou (30 placettes). Les 22 restantes sont situées sur le continent et servent de référence puisque sans présence localisée de goélands nicheurs.

Les îles sont soumises à des conditions climatiques semi-arides avec des températures annuelles moyennes de 16 °C et une pluviométrie avoisinant les 327 mm/an (Médail & Vidal 1998). Les îles sont formées d'un substrat calcaire compact sur lequel le sol est limité à une fine couche (Vidal 1998). Les plantes se développant dans ces milieux semi-arides, proches de la mer et de ses embruns, sont soumises à des stress à la fois hydriques et halins. La végétation est basse,

allant de plantes halo-tolérantes jusqu'aux espèces arbustives de la garrigue (Baumberger *et al.* 2012).

Entre 1997 et 2008, la population de Goélands leucophées a continué d'augmenter sur l'archipel de Riou avec un taux de croissance de 6 %, alors qu'elle a explosé sur l'archipel du Frioul avec un taux de croissance atteignant les 177 % (Duhem *et al.* 2008). Suite à la fermeture de quatre décharges à ciel ouvert proches de Marseille en 2008, 2010 et 2013, entraînant une diminution des quantités de nourriture disponible facilement pour les goélands, la population de goélands a diminué drastiquement sur l'archipel de Riou entre 2005 et 2015 (suivi du PNCal, Fig. 2) et plus faiblement sur l'archipel de Frioul. Cependant, une légère augmentation a été enregistrée en 2021 pour les deux archipels.

PLAN D'ÉCHANTILLONNAGE

Les inventaires ont été réalisés sur les placettes circulaires permanentes précédemment citées des îles et du continent en 1997, 2008 et 2021 (Tableau 1). Le nombre de placettes est proportionnel aux tailles des îles de façon à être représentatif de ces milieux qui peuvent être hétérogènes et composés de différentes communautés végétales. Une placette est composée de deux cercles concentriques : un de 500 m² pour les relevés des variables mésologiques et la densité des goélands, un deuxième de 100 m² inclus dans le premier pour les inventaires floristiques (Vidal 1998) (Tableau 2).

ANALYSES CHIMIQUES DU SOL

Pour chaque placette, afin d'évaluer le taux de matière organique, la méthode de Mathieu & Pieltain (2003) a été utilisée. Le carbone organique a été estimé en utilisant les valeurs de la matière organique multipliées par 0,5, en partant de l'hypothèse que la matière organique du sol contient 50 % de carbone (Pribyl 2010). Le pH a été mesuré à l'aide d'un pH-mètre après préparation des échantillons selon les normes françaises (norme française : ISO 11265 [Association française de Normalisation 1995] et ISO 10390 [International Organization for Standardization 2005]). Les analyses élémentaires ont été réalisées sur un couplage d'analyseur élémentaire (Flash HT Plus, Thermo Fisher Scientific) avec un spectromètre de masse (Delta V Advantage, Thermo Fisher Scientific). Les analyses des autres éléments totaux (cuivre [Cu], potassium [K], sodium [Na], phosphore [P], plomb [Pb] et zinc [Zn]) dans le sol ont été effectuées après minéralisation acide, par ICP-AES (Inductive Coupled Plasma-Atomic Emission Spectrometry).

PROTOCOLE ANALYTIQUE

Une révision des noms des espèces a été réalisée au préalable, puisque certains ont pu être revus au cours des années (Gargominy *et al.* 2020). Afin de mesurer les modifications sur les paramètres du sol, des tests statistiques (tests de Student ou de Wilcoxon selon le respect ou non des conditions d'applications) ont été réalisés avec appariement lorsque les placettes sont comparées dans le temps et sans appariement pour les autres comparaisons (entre archipels et avec le continent). Des modèles linéaires généralisés (GLM) ont

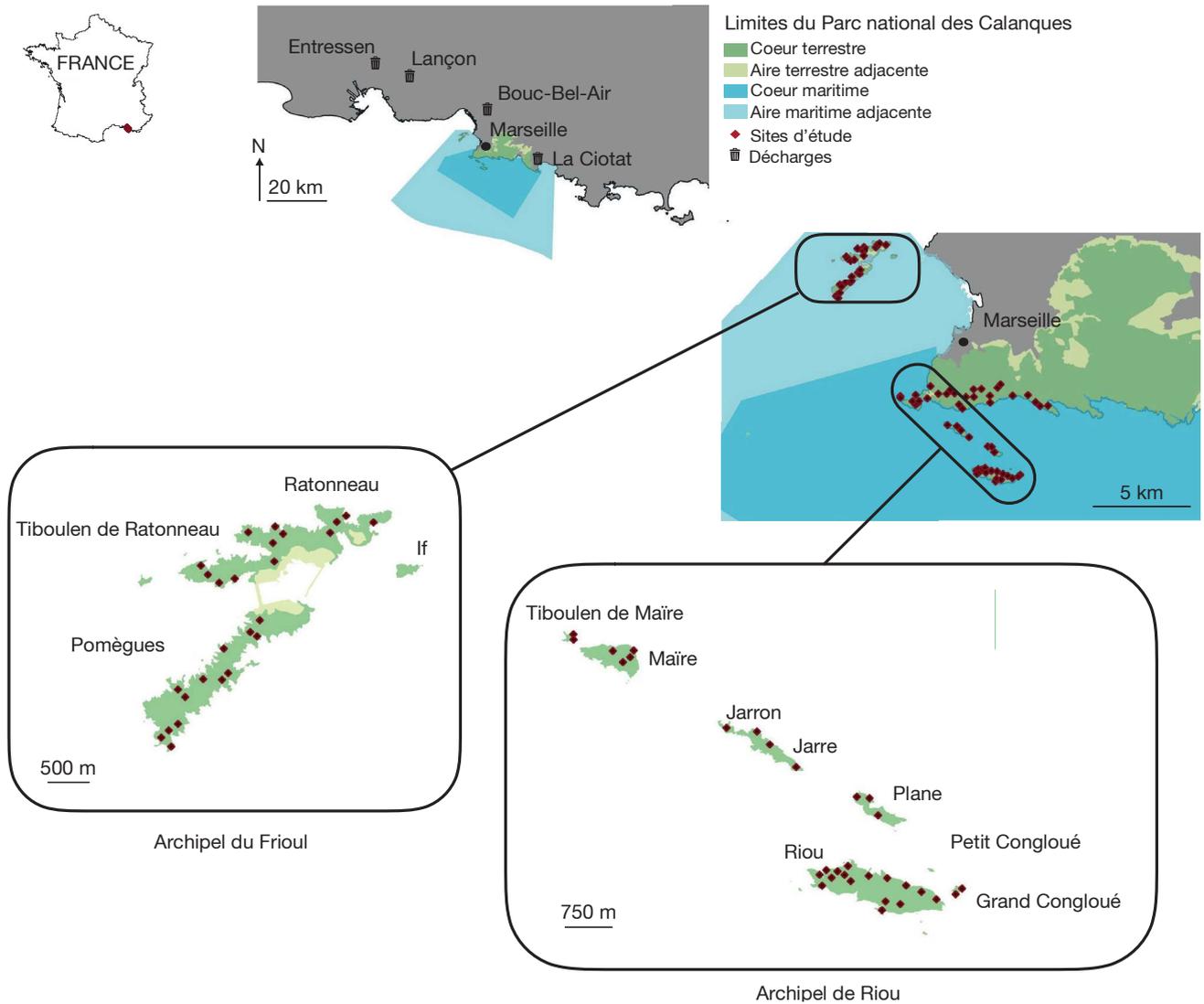


FIG. 1. — Localisation des sites d'étude et des placettes sur les archipels de Frioul (Pomègues, Ratonneau), Riou (Riou, Maire, Jarre, Plane, Jarron, Grand Congloué, Tiboulens de Maire) et sur le continent (les losanges marron foncé représentent les placettes d'étude).

été utilisés pour mesurer les effets potentiels des goélands sur ces paramètres. Pour cela, l'ensemble des placettes ont été considérées (sans distinction entre les archipels) et le nombre de nids a été utilisé comme proxy du nombre de goélands en facteur explicatif.

Pour représenter et mesurer les changements de trajectoire des communautés végétales insulaires – les placettes du continent ayant été exclues afin de mieux visualiser les changements opérés sur les îles – un positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) a été réalisé suivi de tests appariés de Wilcoxon sur les coordonnées pour vérifier la significativité de ces potentiels changements. Pour pouvoir mesurer la dynamique du couvert végétal entre 2008 et 2021 (en 1997 les données ont été acquises en présence/absence), une Classification ascendante hiérarchique (CAH) à partir des données mésologiques et pédologiques de 2021 a été réalisée, permettant de regrouper les placettes aux conditions mésologiques similaires et comparer les recou-

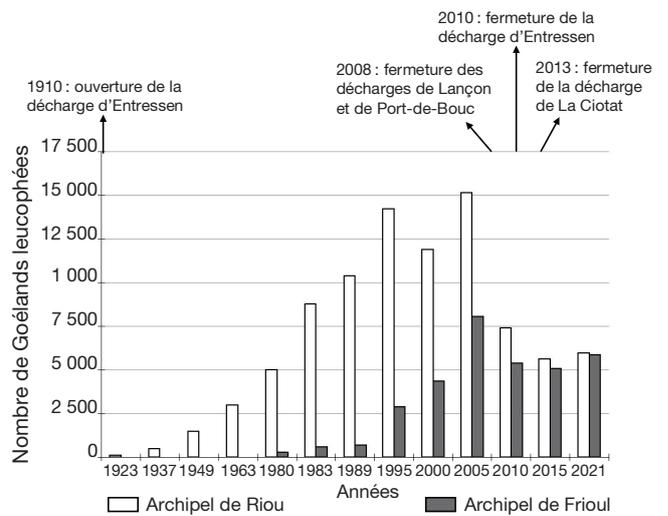


FIG. 2. — Dynamique des populations de *Larus michahellis* Naumann, 1840 sur les archipels de Frioul et de Riou depuis 1923 jusqu'à 2021.

TABLEAU 1. — Caractéristiques des îles et de la partie continentale étudiées, nombres de placettes suivis en 1997, 2008 et 2021. Abréviation : **PNCal**, Parc national des Calanques.

Zone	Îles	Surface (ha)	Distance à la mer (m)	Altitude (m)	Nombre de placettes
Archipel du Frioul	Pomègues	89	2800	86	13
	Ratonneau	95	1800	74	13
Archipel de Riou	Riou	90,3	3100	190	16
	Maïre	27,6	50	141	4
	Plane	15	2100	22	3
	Jarre	18	800	57	3
	Jarron	3	800	33	1
	Grand Congloué	2	3525	50	1
	Tiboulén de Maïre	2,3	525	47	2
Partie continentale du PNCal	–	8157,8	–	645	22

TABLEAU 2. — Variables mesurées et protocole mis en place.

Placette 500 m ²	Placette 100 m ²
Altitude	Inventaires floristiques exhaustifs : – en avril-mai 2021.
Distance à la mer (qui reflète la quantité de sel déposée à la surface du sol (Barbour 1978))	Relevé semi-quantitatif du recouvrement de chaque plante dans les différentes strates selon six classes de taux de recouvrement (citées ci-dessous).
Pente	Types fonctionnels : classification de Raunkiaer (Raunkiaer 1934) et stratégies de Grime (Grime 1977) extraites pour chaque plante de la base de données BASECO (Gachet <i>et al.</i> 2005).
Exposition	Prélèvement de sol : – en 1997 (56 placettes des îles) ; – en 2021 (56 placettes des îles et 22 du continent (valeurs témoins) ; – en 2021, échantillonnage réalisé entre mars et avril, lorsque la plupart des goélands reviennent nicher et après les précipitations hivernales.
Recouvrement selon chaque type de substrat : – roche mère affleurante (Roc) ; – blocs : Ø > 20 cm (Blc) ; – cailloux : Ø < 20 cm (Clx) ; – terre nue (Tnu) ; – recouvrement total de végétation (Rct) et des différentes strates.	Sols prélevés : – sur 0–15 cm ; – tamisé (Ø 2 mm) ; – cinq sous-échantillons de 200 mL prélevés sur chaque placette puis mélangés ; – séchés avant analyses.
Nombre de nids de goélands : indicateur de la pression engendrée par les goélands (Thompson & Rothery 1991).	–
Classes de taux de recouvrement et classes de pente : – 0 : nul(le) ; – 1 : < 10 % ; – 2 : 10–25 % ; – 3 : 25–50 % ; – 4 : 50–75 % ; – 5 : > 75 %.	Classes de taux de recouvrement et classes de pente : – 0 : nul(le) ; – 1 : < 10 % ; – 2 : 10–25 % ; – 3 : 25–50 % ; – 4 : 50–75 % ; – 5 : > 75 %.
Strates de végétation (h = hauteur) : – Arborescente haute : h > 10 m ; – Arborescente : 10 > h > 4 m ; – Arbustive haute : 4 > h > 2 m ; – Arbustive : 2 > h > 0,5 m ; – Herbacées : h < 0,5 m.	Strates de végétation (h = hauteur) : – Arborescente haute : h > 10 m ; – Arborescente : 10 > h > 4 m ; – Arbustive haute : 4 > h > 2 m ; – Arbustive : 2 > h > 0,5 m ; – Herbacées : h < 0,5 m.

vrements dans le temps. Six groupes ont été sélectionnés, permettant d’obtenir des ensembles distincts, relativement homogènes en leur sein, avec suffisamment de placettes pour la robustesse statistique.

Enfin, des modèles linéaires généralisés à effet mixte (GLMM) ont été réalisés afin de savoir si la tendance observée de la baisse du nombre de goélands est confirmée sur les deux archipels (avec le nombre de nid en fonction des dates et des archipels et les placettes en facteur aléatoire). La même démarche a été suivie pour les comparaisons relatives au nombre d’espèces à très fort, fort, moyen et faible enjeu. L’ensemble des analyses statistiques ont été réalisées sous R (R version 4.2.2 ; R Core Team 2022) avec l’utilisation des packages *glmmTMB*, *ade4* et *vegan*.

RÉSULTATS

DYNAMIQUE DES COLONIES DE GOÉLANDS ET DES PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES DU SOL

Réduction du nombre de nids depuis 1997

Le nombre de nids total comptés sur les placettes insulaires a décliné depuis 1997 (Fig. 3). Une nette diminution est visible pour les placettes de l’archipel de Riou, avec un nombre de nids total de 188 en 1997 et de 35 en 2021. Pour l’archipel de Frioul la diminution existe, bien qu’elle soit moins drastique, passant d’un total de 59 nids en 1997 à 25 en 2021. Ces résultats sont en cohérence avec la dynamique de population de Goélands leucophées présentée dans la partie « Matériel et méthodes » (Fig. 2).

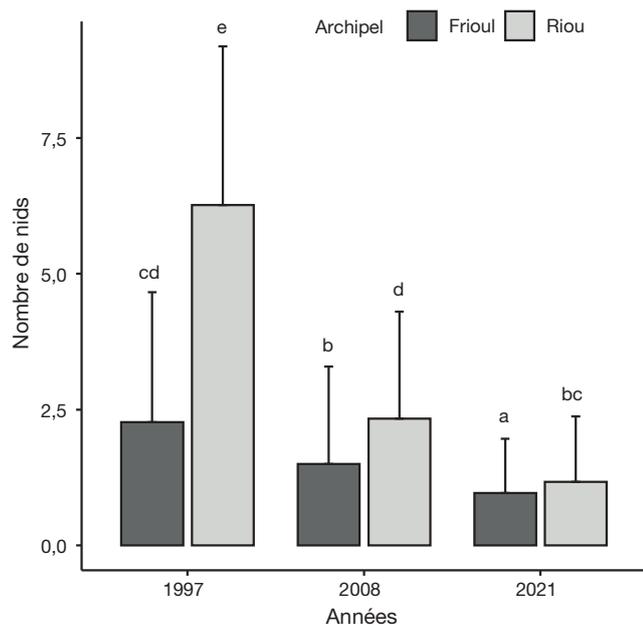


FIG. 3. — Nombre moyen (+ SD) de nids sur les placettes insulaires au cours du temps (1997, 2008, 2021). Les lettres différentes correspondent aux différences significatives selon les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM avec la placette en facteur aléatoire).

Dynamique des paramètres physico-chimiques du sol entre 1997 et 2021

Les résultats issus des analyses chimiques du sol ont permis de mettre en évidence une augmentation significative des valeurs du pH (Fig. 4A) pour les archipels en 2021, comparées à celles de 1997. Les valeurs de matière organique et de carbone organique mesurées (Fig. 4B, C) présentent, elles aussi, des différences significatives par rapport à celles de 1997. Ainsi, ces valeurs ont diminué au cours du temps sur les deux archipels. Les valeurs du rapport C/N (Fig. 4D) présentent une diminution similaire. Enfin, les valeurs de l'azote (Fig. 4C) sur les archipels sont plus élevées en 2021 qu'en 1997.

CARACTÉRISATION COMPLÉMENTAIRE DU SOL EN 2021 ET EFFET DES COLONIES DE GOÉLANDS

En 2021, des paramètres complémentaires ont été mesurés afin de caractériser plus précisément les sols et de pouvoir comparer les archipels entre eux ainsi qu'avec le continent qui sert de référence. De cette manière, il a pu être mis en évidence que les valeurs de P (Fig. 5A) sont significativement plus élevées dans les sols des deux archipels que dans les sols du continent. Les valeurs de K (Fig. 5B) sont significativement plus élevées dans les sols de l'archipel de Riou que dans les sols du continent, les valeurs des sols de Frioul étant intermédiaires. À l'inverse, les quantités de Pb (Fig. 5E) sont plus importantes dans les sols du continent. Aucune différence n'est significative pour Na, Cu et Zn entre les archipels ainsi qu'entre les îles et le continent (Fig. 5C, D, F). Les quantités moyennes de Cu, Zn, Na et P ont tendance à être plus élevées dans les fientes des goélands que

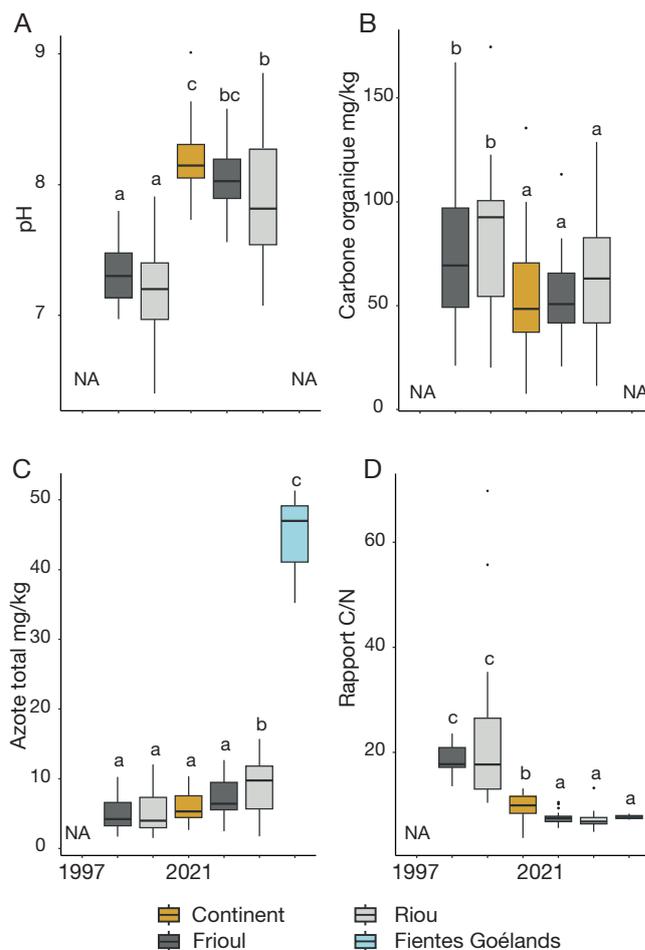


FIG. 4. — Dynamique des paramètres physico-chimiques (1997, 2021), les lettres correspondent aux différences significatives entre modalités. A, Potentiel hydrogène (pH); B, Carbone organique (mg/g); C, Azote (mg/g); D, rapport C/N.

dans les sols (Fig. 5A, C, D, F). Le contraire a été observé pour K et Pb (Fig. 5B, E).

L'analyse des effets de la colonie de goélands sur les paramètres physico-chimiques du sol des îles montrent que les valeurs de K ($p < 0,01$), P et Na ($p < 0,05$) sont significativement et positivement corrélées avec le nombre de nids. Ces résultats permettent également de voir que les valeurs du pH ($p < 0,05$) sont négativement corrélées au nombre de nids.

MODIFICATIONS DE LA FLORE

Dynamique des communautés végétales des îles et de leurs groupes fonctionnels

La NMDS a permis de visualiser les communautés végétales selon les trois années d'inventaires sur les îles (Fig. 6). Le premier axe sépare les espèces halophytes à gauche (côté négatif de l'axe 1, *Arthrocnemum macrostachyum* (Moric.) Piirainen & G.Kadereit, *Frankenia hirsuta* L., *Limbarda crithmoides* (L.) Dumort., *Salicornia fruticosa* (L.) L.) des moins halophytes à droite (côté positif de l'axe 1, *Avena barbata* Pott ex Link, *Lonicera implexa* Aiton, *Salvia rosmarinus* Spenn., *Urospermum picroides* (L.) Scop. ex F. W. Schmidt).

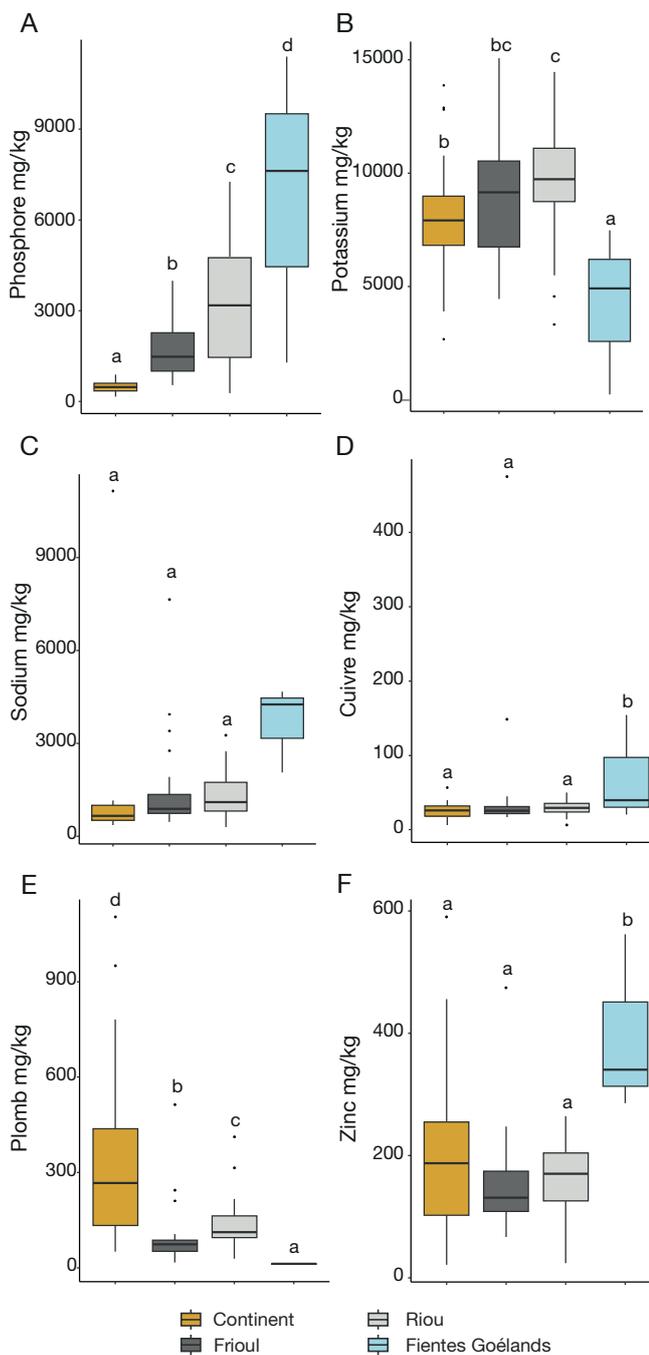


Fig. 5. — Représentations graphiques des paramètres physico-chimiques mesurés en 2021, les lettres correspondent aux différences significatives entre les modalités. **A**, Phosphore total (mg/kg); **B**, potassium total (mg/kg); **C**, sodium total (mg/kg); **D**, cuivre (mg/g); **E**, plomb total (mg/kg); **F**, zinc total (mg/kg).

Le deuxième axe permet de visualiser un gradient des communautés, allant des plus rudérales (vers le haut, *Hordeum murinum* L., *Malva arborea* (L.) Webb & Berthel., *Senecio leucanthemifolius* Poir., *Sonchus asper* subsp. *glaucescens* (Jord.) P.W.Ball) aux moins rudérales (vers le bas, *Asteriscus aquaticus* (L.) Less., *Brachypodium retusum* (Pers.) P.Beauv., *Sedum littoreum* Guss., *Teucrium flavum* L.).

En comparant les coordonnées de la NMDS, aucune différence n'apparaît entre les trois communautés végétales selon l'année pour le premier axe. Cependant, des différences entre les communautés végétales en 1997, 2008 et 2021 sont mises en évidence pour le deuxième axe. La flore en 1997 est différente de celle de 2008 et de celle de 2021. Les communautés de 2008 et 2021 sont également différentes.

Il a été possible de quantifier les changements mis en évidence par la NMDS en étudiant et comparant les caractéristiques fonctionnelles (stratégies de Grime 1977 et classification de Raunkiaer 1934). Ainsi, le nombre de plantes ayant des stratégies rudérales (R, RC, RS et SR) a augmenté significativement entre 1997 (moyenne ± déviation standard; R: 0,55 ± 0,71; RC: 0,93 ± 0,76; RS: 3,30 ± 2,70; SR: 6,20 ± 3,71) et 2008 (R: 1,18 ± 0,95; RC: 1,55 ± 0,91; RS: 5,41 ± 3,81; SR: 8,52 ± 4,36) et cette différence persiste en 2021 (R: 1,27 ± 0,80; RC: 1,36 ± 0,77; RS: 4,93 ± 3,23; SR: 9,02 ± 4,23).

De la même manière, la dynamique des formes de croissance issues de la classification de Raunkiaer a permis d'observer une augmentation de géophytes, d'hémicryptophytes et de thérophytes en 2008 (G: 1,45 ± 1,44; H: 5,46 ± 2,71; T: 10,93 ± 6,76) par rapport à 1997 (G: 0,93 ± 1,19; H: 4,36 ± 2,89; T: 6,39 ± 4,36), avec une persistance de cette observation en 2021 (G: 1,57 ± 1,29; H: 5,27 ± 2,71; T: 10,61 ± 6,3). Une diminution notable pour les chaméphytes en 2008 (4,48 ± 2,9), comparativement à 1997 (5,25 ± 3,25), ne se poursuit pas en 2021 (4,70 ± 2,51).

Dynamique du recouvrement végétal entre 2008 et 2021

La comparaison du recouvrement moyen de la végétation des six groupes issus de la classification ascendante hiérarchique (CAH) basée sur les données mésologiques a permis de mettre en évidence des différences significatives pour le premier et le deuxième groupe entre 2008 et 2021. Le couvert végétal est significativement plus élevé sur ces placettes en 2021 qu'en 2008. Pour visualiser ces différences, des photographies – prises à la même période de l'année – sont présentées (Fig. 7). Le premier groupe est composé de placettes insulaires (n = 33), le second est composé principalement de placettes insulaires et de quelques placettes continentales (n = 32 avec 11 placettes continentales). Pour les autres groupes, aucune différence n'a pu être décelée.

Les points rouges représentent les centroïdes ainsi que les délimitations des placettes de 500 m². Les points bleus délimitent les placettes de 100 m².

La flore à enjeu patrimonial régional

La Figure 8 permet de visualiser la variation du nombre d'espèces de la flore à enjeu régional (très fort, fort, moyen et faible [Le Berre *et al.* 2017]) selon les années et pour les deux archipels. Ainsi, il est possible de voir qu'aucune différence significative n'a été enregistrée pour le nombre d'espèces à enjeu très fort et fort, pour l'archipel de Riou, avec cependant une légère tendance à la hausse pour les espèces à enjeu fort. On enregistre une hausse du nombre d'espèces à enjeu moyen qui se poursuit en 2021. Concernant l'archipel de

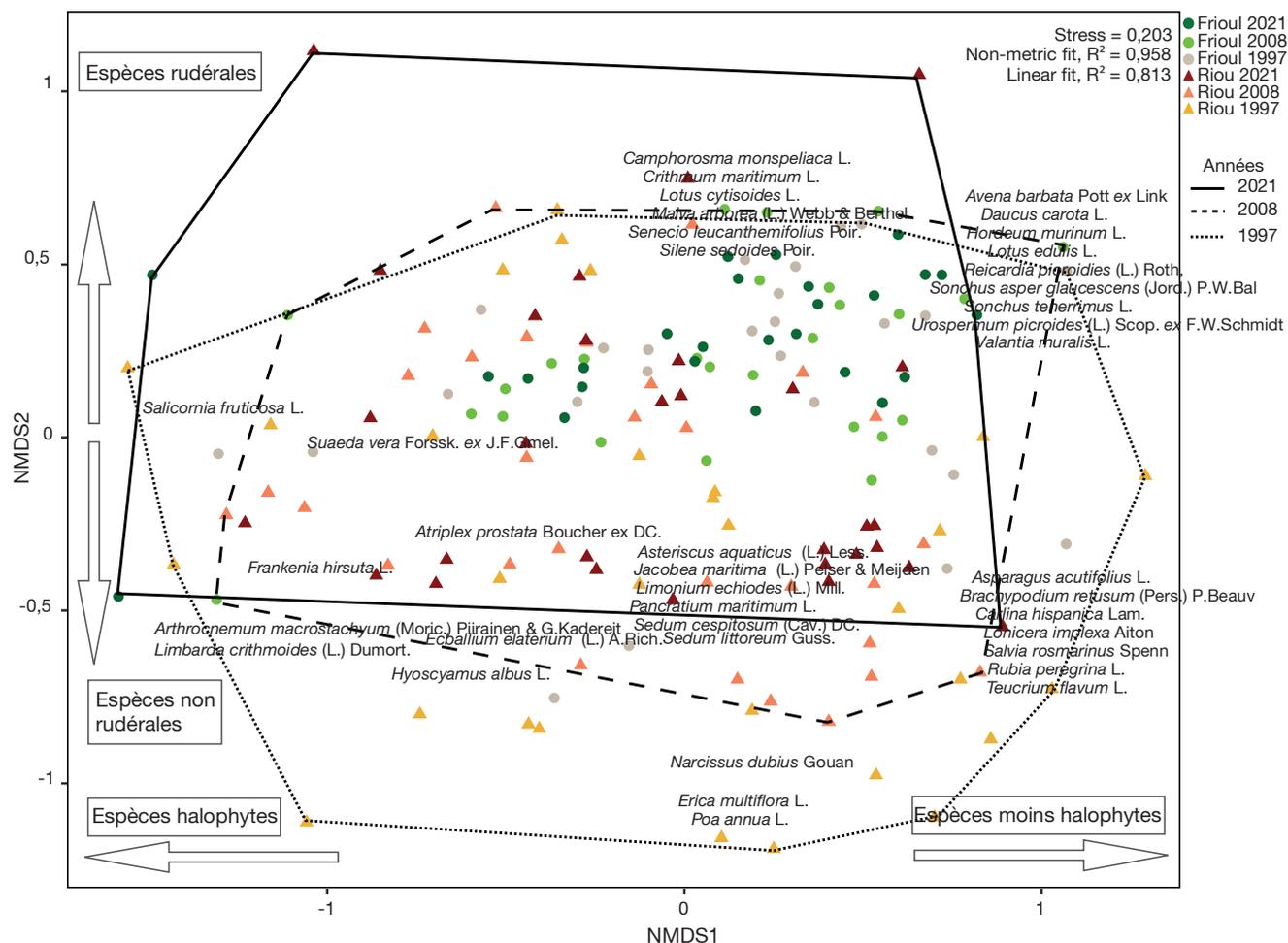


FIG. 6. — Positionnement multidimensionnel non-métrique (NMDS) de la composition des communautés végétales des trois années (1997, 2008 et 2021) sur les archipels du Frioul et de Riou.

Frioul, le nombre d'espèces des différents enjeux a fluctué, mais de manière non significative au cours du temps sauf pour les espèces à enjeu moyen, avec cependant une tendance notable à l'augmentation pour le nombre d'espèces à enjeu fort et faible.

DISCUSSION

Les fermetures successives des décharges à ciel ouvert ont entraîné une diminution du nombre de nids de Goélands leucophées par placette, résultats qui concordent avec la diminution globale du nombre de goélands sur les archipels du Frioul et de Riou. Les conséquences observées sur les écosystèmes, sur un pas de temps assez long (24 ans), sont une rémanence des effets sur le sol et la flore mais avec une augmentation du recouvrement de la flore rudérale (Fig. 9).

GOÉLANDS ET PARAMÈTRES PHYSICO-CHIMIQUES DU SOL

Les goélands ont eu un impact global sur les paramètres physico-chimiques du sol, avec des effets synergiques entre plusieurs de ces paramètres. Ainsi, l'augmentation durable

de nutriments tels que l'azote, couplée à une diminution du carbone organique entraînant une diminution du ratio C/N; une augmentation du pH ainsi que des taux importants de phosphore et de potassium (dont l'origine peut être relié aux goélands grâce aux mesures réalisées dans les fientes), génèrent des sols plus fertiles. Les résultats et le pas de temps de l'étude suggèrent des processus d'enrichissements accumulés au cours du temps qui persistent. En revanche, les goélands ne provoquent pas d'augmentation des taux d'éléments traces métalliques, et ne sont donc pas source de ce type de pollution.

Dynamique des paramètres physico-chimiques du sol

Une augmentation du pH a été mise en évidence entre 1997 et 2021 pour l'ensemble des deux archipels, plus proches des valeurs enregistrées sur le continent, ce qui signifie que le sol est moins acide aujourd'hui qu'il y a 24 ans. Cette augmentation peut faciliter la disponibilité des éléments tels que l'azote et le phosphore et réduire celles de certains métaux tels que l'aluminium, le cuivre, le plomb et le manganèse, ces derniers pouvant être toxiques, notamment pour la croissance des micro-organismes du sol (Holland *et al.* 2018). Les quantités d'azote ont augmenté et celles de l'archipel de Riou



FIG. 7. — Photographies – prises à la même période de l’année – de certaines placettes des groupes 1 (île de Riou en 2008 [A, C] et en 2021 [B, D]) et 2 (île de Pomègues en 2008 [E, G] et en 2021 [F, H]) obtenus à l’aide d’une Classification ascendante hiérarchique. Les points rouges au milieu indiquent le centre des placettes, les autres points rouges correspondent aux délimitations des 500 m² et les points bleus, celles des 100 m². Crédits photos: T. Baumberger (A, C) et C. Mutillod (B, D).

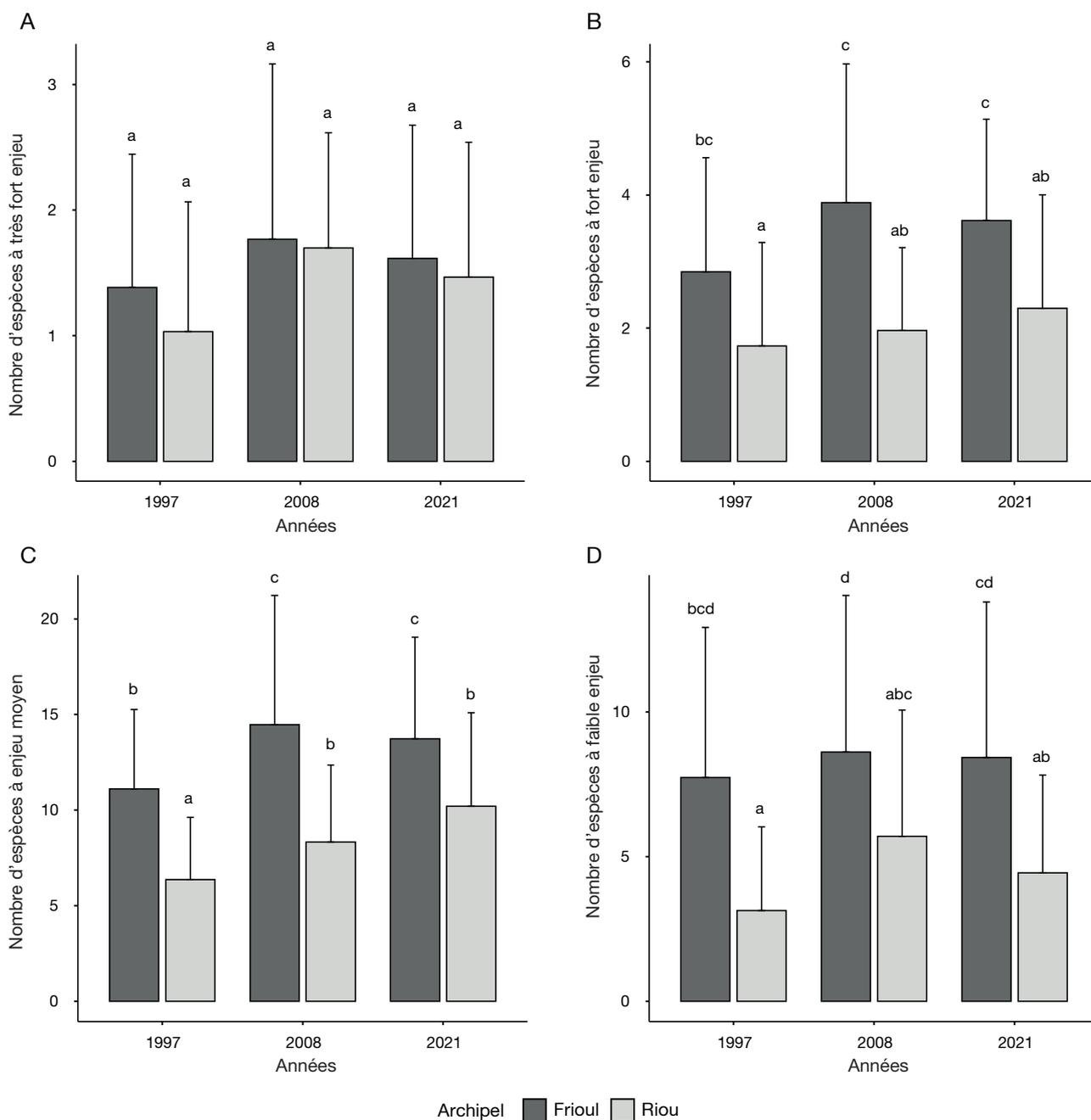


FIG. 8. — Variation du nombre d'espèces classées selon le niveau d'enjeu pour les archipels de Frioul (gris foncé) et Riou (gris clair) en 1997, 2008 et 2021. Les lettres correspondent aux différences significatives selon les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM avec la placette en facteur aléatoire). **A**, Nombre d'espèces à très fort enjeu; **B**, nombre d'espèces à fort enjeu; **C**, nombre d'espèces à enjeu moyen; **D**, nombre d'espèces à faible enjeu.

restent supérieures à celles du continent, ce qui peut être lié à l'accumulation – présence des goélands – au cours des deux dernières décennies et le faible lessivage dû aux précipitations peu importantes. Ces quantités en azote peuvent être un des précurseurs pour l'implantation des espèces végétales et leur développement, comme c'est le cas sur une île volcanique récente (Sigurdsson & Magnusson 2010; Aerts *et al.* 2020). Dans le cas des îles marseillaises, où une communauté végétale était implantée avant les variations importantes des densités de goélands, cela entraînerait plutôt une modifica-

tion durable de la flore. Le carbone organique ainsi que le ratio C/N ont diminué au cours du temps, avec des valeurs inférieures à celles du continent. Le ratio C/N renseigne sur la décomposition de la matière organique *via* le rôle joué sur l'équilibre des communautés bactériennes. Plus le C/N est faible, plus les communautés bactériennes augmentent par rapport aux communautés de mycètes (Grosso *et al.* 2016) et plus la décomposition de la matière organique est ralentie. La matière organique du sol est considérée comme étant un bon indicateur de la qualité du sol et de forts taux de cette

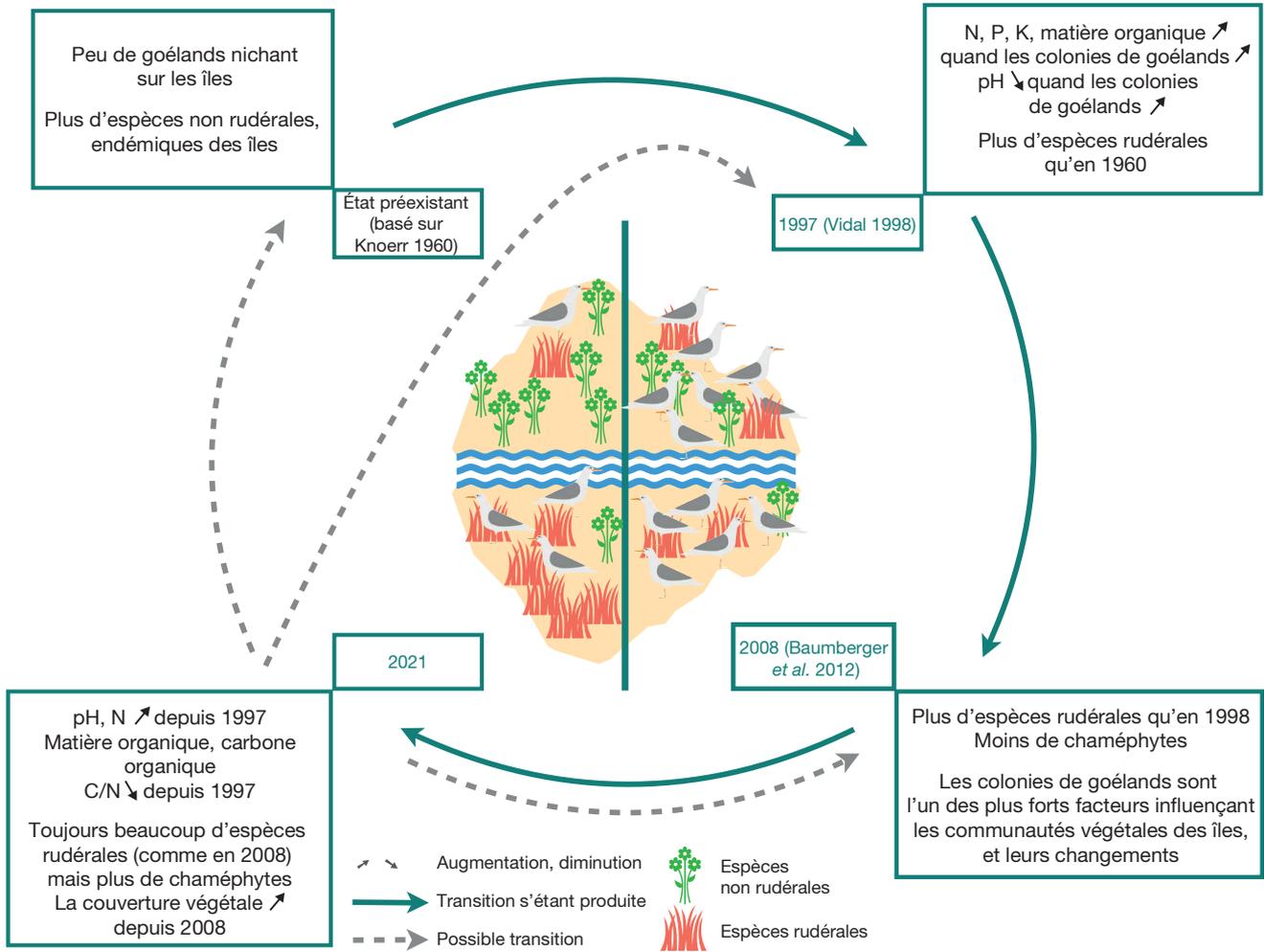


FIG. 9. — Illustration résumant les résultats de l'ensemble du suivi diachronique.

matière sont associés à la biodisponibilité des nutriments ainsi qu'à l'augmentation de la capacité de rétention d'eau du sol (Nyiraneza *et al.* 2017). Lorsque le nombre de goélands a augmenté, ces derniers ont apporté plus de nutriments dans les sols, notamment d'azote qui entraîne de fait un ratio C/N plus petit. En plus de ces actions chimiques, les actions mécaniques – piétinement, arrachage de la végétation pour la nidification – ont pu entraîner une augmentation de la matière organique avec les apports d'éléments utilisés pour les nids, et le fait qu'il y ait moins d'absorption des nutriments car moins de couvert végétal (entre 1997 et 2021). Puis, avec le temps, ces quantités ont diminué (depuis 1997). Il est alors possible aujourd'hui de se demander si, avec l'augmentation de la couverture végétale, les rapports C/N, les quantités de matière organique et de carbone organique vont continuer à diminuer, ou si un état d'équilibre va être atteint.

Paramètres complémentaires et effets des goélands sur l'ensemble des variables du sol

Les valeurs plus importantes de plomb dans les sols du continent peuvent être d'origine anthropique, liées aux activités ou au passé industriel : essence au plomb, combustion du charbon,

activités industrielles (telle que la métallurgie), incinération des déchets (Erel *et al.* 1997; Komárek *et al.* 2008; Heckenroth *et al.* 2017), les îles ayant pu être plus préservées de ce point de vue grâce aux vents dominants éloignant les polluants. Les sols des deux archipels restent enrichis en phosphore, les valeurs mesurées à la fois sur les îles et sur le continent sont comparables à celles de l'étude de De la Peña-Lastra *et al.* (2020). Les sols de l'archipel de Riou présentent les taux de phosphore les plus élevés, ce qui peut être lié au fait que les colonies de Goélands leucophées – les taux étant très importants dans les fientes comme le montrent nos résultats – s'étaient initialement installées sur cet archipel avant de s'étendre sur l'archipel du Frioul (Baumberger *et al.* 2012). De cette manière, elles ont eu un effet sur le sol et la flore sur un pas de temps plus long et aujourd'hui encore, la colonie présente de plus fortes densités à cet endroit. Bien que les colonies aient diminué, il y a un fort effet de rémanence des quantités de phosphore, observation en accord avec la bibliographie sur le sujet, soulignant un enrichissement durable en phosphore par les colonies d'oiseaux marins (Myrcha & Tatur 1991; Holdaway *et al.* 1999; Sun *et al.* 2000; Otero *et al.* 2015; De la Peña-Lastra *et al.* 2021). De plus, les quantités de phosphore et de sodium présentent

des amplitudes légèrement plus importantes, ce qui peut mener à de plus grandes variations spatiales au niveau de la composition chimique, des assemblages et de la richesse spécifique de la flore (Wait *et al.* 2005).

Comme expliqué précédemment, l'augmentation du pH du sol peut entraîner la baisse de la biodisponibilité de certains métaux (Holland *et al.* 2018). Bien qu'une augmentation du pH moyen ait été observée, le pH est toujours corrélé négativement avec la densité de Goélands leucophées ce qui souligne un effet de ces derniers sur le pH (Vidal 1998; Ellis 2005). Mis à part pour le pH, le sodium, le potassium et le phosphore, les résultats ne permettent pas de mettre en évidence des corrélations positives entre le carbone organique et l'azote avec les densités de goélands (Vidal 1998). Il est possible que les concentrations retrouvées aujourd'hui soient plutôt liées aux densités des années précédentes, révélatrices d'une rémanence dans les sols.

MODIFICATIONS DE LA FLORE ET IMPLICATIONS POUR LA FLORE PATRIMONIALE DES ÎLES

L'idée selon laquelle les paramètres du sol seraient liés aux densités de goélands des années précédentes, se trouve renforcée par les résultats des modifications au cours du temps des communautés de plantes, qui sont toujours très rudérales en 2021 et semblables à celles de 2008. De plus, elle trouve son écho dans une étude de Purschke *et al.* (2012), dans laquelle il est expliqué que les facteurs actuels ne peuvent pas expliquer à eux seuls les inventaires floristiques; ainsi que dans une autre étude récente (Saatkamp *et al.* 2020), où il a pu être démontré que l'utilisation ancienne des terres par les Romains modèle encore la végétation d'aujourd'hui. De plus, il est important de rappeler que les communautés végétales sont en premier lieu influencées par les paramètres mésologiques tels que la distance au continent, la taille de l'île (MacArthur & Wilson 1963; Whittaker *et al.* 2017), les impacts directs de la colonie d'oiseaux (Bancroft *et al.* 2005; Wait *et al.* 2005) et dans un second temps par les modifications induites sur la physico-chimie du sol.

Au niveau taxonomique ainsi qu'au niveau fonctionnel, il n'y a pas eu de changement significatif depuis 2008 bien qu'il y ait eu une nette diminution du nombre de goélands nicheurs. Il y a toujours plus d'espèces en 2021 qu'en 1997 sur les îles qui présentent des stratégies rudérales et stress-rudérales (les plus représentées étant : R: *Sonchus tenerrimus* L., RC: *Parietaria judaica* L., RS: *Lobularia maritima* (L.) Desv., SR: *Euphorbia linifolia* L.), plus de géophytes, d'hémicryptophytes et de thérophytes. Ces observations montrent que bien qu'il existe une baisse de pression de perturbation induite par la présence moindre des goélands, les espèces pouvant se développer dans ce type de milieu sont toujours favorisées (Baumberger *et al.* 2012). Une inflexion de la dynamique des chaméphytes est observée depuis la diminution de la présence des goélands. C'est un résultat notable puisque certaines espèces végétales patrimoniales/en danger des archipels sont des chaméphytes et spécialistes de ce milieu (e.g., *Astragalus tragacantha* L., *Limonium pseudominutum* Erben, *Frankenia hirsuta*, *Euphorbia pithyusa* L., *Plantago subulata* L.). Bien que la baisse de leur

abondance soit ralentie, leur forte réponse aux changements souligne leur grande vulnérabilité (Bou *et al.* 2020) et soulève des questions sur leur protection et le soutien de populations viables jusqu'à ce que les conditions redeviennent comme celles de l'état antérieur à 1997, ou non (Knoerr 1960; Molinier 1936, 1939 dans Vidal *et al.* 1998b; Bonnet *et al.* 1999). À cette échelle de temps, il est possible de s'interroger sur l'expression des banques de graines du sol, qui sont considérées comme essentielles pour les communautés végétales en raison de leur contribution aux processus écologiques, dont la résilience des écosystèmes (Del Cacho & Lloret 2012; Kiss *et al.* 2018). Il est important de noter que certaines graines peuvent parfois germer même après 150 ans (Karlík & Poschlo 2014). Ainsi, même si les effets des perturbations sont encore visibles des années après leur disparition (Saatkamp *et al.* 2020), le retour d'espèces végétales d'intérêt patrimonial, ou endémiques, n'est pas impossible. Il est aussi possible de s'interroger sur les effets positifs que peuvent avoir les goélands en transportant eux-mêmes des graines (zoochorie) et celles qui peuvent être amenées par les vents balayant la région (anémochorie). Des mesures à ce sujet pourraient être envisagées à l'avenir.

Le retour d'espèces d'intérêt patrimonial n'est pas impossible et a d'ailleurs pu être observé dans les résultats, notamment avec l'augmentation parfois durable d'un plus grand nombre d'espèces à enjeu fort sur les îles. Ces résultats ont aussi permis de voir que les communautés végétales avec des espèces à enjeu local sont plus stables sur l'archipel du Frioul. Cela peut être lié au fait que les pressions de perturbations ont été fortes, et ont ré-augmentées depuis 2015, mais sur un pas de temps plus réduit que sur l'archipel de Riou. Il pourrait aussi s'agir d'un effet de latence, le temps que les modifications soient significatives. Une augmentation du couvert végétal a aussi pu être observée, notamment sur les îles. Ainsi, il n'y a pas de résilience significative de la communauté végétale – notamment celle à enjeu – d'un point de vue fonctionnel mais, il existe une résilience de la flore implantée depuis 2008 en termes de recouvrement de végétation (effectif et biomasse).

ÉTUDES ET GESTION DES ÎLES

Suivi de la pression de perturbation des goélands

Le recensement du nombre de Goélands leucophées nichant sur les îles de Marseille réalisé en 2021 a permis de voir qu'il y a une légère augmentation depuis cinq ans, date du dernier recensement. Il apparaît donc important de poursuivre ces comptages afin de voir s'il s'agit uniquement d'une variation démographique naturelle, stochastique, ou s'il s'agit d'une augmentation plus importante. En effet, il est envisageable que les goélands, de par leur caractère opportuniste, puissent trouver d'autres sources de nourritures que les décharges aujourd'hui fermées : autres décharges (telle que celle proche de Salon-de-Provence), déchets ménagers dans les poubelles de Marseille – plusieurs programmes d'équipements de goélands en télémétrie sont en cours sur les archipels et permettraient de mieux connaître les déplacements des goélands.

Suivi de la résilience et du potentiel seuil d'irréversibilité

Il est aussi judicieux de poursuivre le suivi de la flore et des paramètres physico-chimiques du sol (sur les îles et le continent), selon les mêmes protocoles, afin de limiter les biais. Cela permettrait de préciser la dynamique des communautés végétales et de ces paramètres pédologiques sur du long terme et de mettre en évidence s'il y a effectivement une résilience de l'écosystème et s'il serait possible de caractériser des communautés semblables à celles observées sur les placettes les plus proches de la mer sur le littoral. Si un seuil d'irréversibilité est franchi, il est même envisageable qu'une résilience soit impossible, ou du moins non perceptible à notre échelle de temps. Une des hypothèses apportées par cette étude repose sur le fait que les observations actuelles des paramètres du sol et de la flore soient encore très liées aux années antérieures. Ainsi, il serait pertinent de préciser plus finement les liens entre la flore actuelle, les paramètres physico-chimiques et les densités de goélands relevés les années précédentes, puisque les communautés observées témoignent de conditions et d'évènements passés (Purschke *et al.* 2012 ; Saatkamp *et al.* 2020).

De plus, avec les changements globaux, il est tout à fait envisageable que les modifications climatiques entraînent des changements irréversibles sur les communautés végétales, qui prendraient le pas sur l'effet des goélands – d'où l'importance des placettes continentales. Afin de tester cette hypothèse, il est nécessaire de construire de nouveaux modèles statistiques en confrontant les données actuellement acquises avec les variables météorologiques telles que la température et la pluviométrie. Cela pourrait aussi permettre de savoir s'il n'y a pas une part d'explication de l'augmentation du couvert végétal par un climat différent en 2021 comparativement aux autres années.

De même, il est intéressant de poursuivre la prise de photographies des placettes afin de pouvoir visualiser et illustrer leur dynamique. Pour cela, il pourrait être pertinent de standardiser les points de prise de vue de ces photographies selon un protocole établi (utilisation de photographies aériennes, points GPS précis pour la prise de vue, date de prise de vue) afin d'avoir un angle le plus semblable possible entre les années.

Communautés végétales actuelles et dynamique du retour des plantes patrimoniales

Afin de comprendre plus finement les changements et de percevoir les possibilités quant au retour d'un nombre plus important d'espèces végétales stress-tolérantes et patrimoniales, il serait souhaitable de mener des expériences complémentaires, notamment en ce qui concerne la banque de graines et comme suggéré précédemment, sur les apports potentiels via l'anémochorie et la zoochorie. En prélevant du sol sur différentes placettes et en faisant germer les graines collectées, en conditions contrôlées *ex situ*, afin de savoir quelles espèces végétales sont présentes et peuvent germer (et qui ne s'exprime pas forcément pour autant sur place) (Mantilla-Contreras *et al.* 2018). Il serait aussi possible de mener une deuxième expérience, *in situ* cette fois, en mettant en place des zones d'exclusion des goélands, plus ou moins strictes (Ayers *et al.* 2015 ; Mouga *et al.* 2021) afin d'avoir un gradient, sur des zones définies où il y avait encore beaucoup

de goélands nicheurs récemment, ce qui permettrait d'avoir une année « zéro » et un arrêt net de la perturbation induite par les goélands sur les zones de nidification. En effet, les paramètres « densités d'oiseaux » seraient ainsi mieux connus et contrôlés et il serait possible d'avoir des zones réellement témoins sur les îles.

Remerciements

Nous tenons à remercier l'ensemble de l'équipe du Parc national des Calanques pour le soutien fonctionnel et financier qui nous a permis de réaliser cette étude, avec l'équipe du Secteur Littoral Ouest et Archipels : Lorraine Anselme, Camille Brunet, Timothée Cuchet, Jean-Patrick Durand, Lionel Laso, Alain Mante, Olivier Montigny, Célia Pastorelli, Aurélien Robin ; l'équipe du Secteur Monts et Vallons de Marseille avec Patrice d'Onofrio. Un grand merci à Véronique Bonnet et Christiane Rolando de l'Institut méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie pour leur aide dans l'identification de certaines espèces de plantes ainsi qu'à Laurent Vassalo, Didier Gori et Patrick Hohener du Laboratoire de Chimie de l'Environnement pour leur aide technique et scientifique dans les analyses chimiques des sols. Enfin, nous tenons à remercier les deux rapporteurs anonymes qui ont grandement contribué à l'amélioration de cet article.

RÉFÉRENCES

- AERTS R., VAN LOGTESTIJN R. S. P., LEBLANS N. I. W. & SIGURDSSON B. D. 2020. — Effects of sea birds and soil development on plant and soil nutritional parameters after 50 years of succession on Surtsey. *Surtsey Research* 14: 85-90. <https://doi.org/10.33112/surtsey.14.7>
- ASSOCIATION FRANÇAISE DE NORMALISATION 1995. — *Qualité du sol – Détermination de la conductivité électrique spécifique*. AFNOR (NF ISO; 11265), La Plaine Saint-Denis, 7 p.
- AYERS C. R., HANSON-DORR K. C., DELL S. O., LOVELL C. D., MICHAEL L., SUCKOW J. R. & DORR B. S. 2015. — Impacts of colonial waterbirds on vegetation and potential restoration of island habitats. *Restoration Ecology* 23 (3): 252-260. <https://doi.org/10.1111/rec.12169>
- BANCROFT W. J., ROBERTS J. D. & GARKAKLIS M. J. 2005. — Burrowing seabirds drive decreased diversity and structural complexity, and increased productivity in insular-vegetation communities. *Australian Journal of Botany* 53 (3): 231-241. <https://doi.org/10.1071/BT04079>
- BARBOUR M. G. 1978. — Salt spray as a microenvironmental factor in the distribution of beach plants at point reyes, California. *Oecologia* 32 (2): 213-224. <https://doi.org/10.1007/BF00366073>
- BAUMBERGER T., AFFRE L., TORRE F., VIDAL E., DUMAS P. J. & TATONI T. 2012. — Plant community changes as ecological indicator of seabird colonies' impacts on Mediterranean Islands. *Ecological Indicators* 15 (1): 76-84. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.09.009>
- BONNET V., VIDAL E., MEDAIL F. & TATONI T. 1999. — Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen périurbain (Îles du Frioul, Marseille). *Revue d'Écologie* 54 (1): 3-18.
- BOSCH M., ORO D. & RUIZ X. 1994. — Dependence of yellow-legged gulls (*Larus cachinnans*) on food from human activity in two Western Mediterranean colonies. *Avocetta* 18: 135-139.
- BOU J., VILAR L. & CARRERAS J. 2020. — Habitat changes over 45 years on the small Mediterranean archipelago of the Medes

- Islands (Catalonia, NE Spain). *Plant Biosystems* 155 (4): 914-924. <https://doi.org/10.1080/11263504.2020.1810806>
- BOUYAHMED H. & MOULAI R. 2018. — Influence of the yellow-legged gull on soil, composition and organisation of plant communities on some small Islands of Algeria. *Zoology and Ecology* 28 (4): 300-312. <https://doi.org/10.1080/21658005.2018.1527604>
- CALVINO-CANCELA M. 2011. — Gulls (Laridae) as frugivores and seed dispersers. *Plant Ecology* 212 (7): 1149-1157. <https://doi.org/10.1007/s11258-011-9894-2>
- CUNNINGHAM C. & BEAZLEY K. F. 2018. — Changes in human population density and protected areas in terrestrial global biodiversity hotspots, 1995-2015. *Land* 7 (4): 1-20. <https://doi.org/10.3390/land7040136>
- DE LA PEÑA-LASTRA S., AFFRE L. & OTERO X. L. 2020. — Soil nutrient dynamics in colonies of the yellow-legged seagull (*Larus michabellis*) in different biogeographical zones. *Geoderma* 361: 114109. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2019.114109>
- DE LA PEÑA-LASTRA S., GÓMEZ-RODRÍGUEZ C., PÉREZ-ALBERTI A., TORRE F. & OTERO X. L. 2021. — Effects of a yellow legged gull (*Larus michabellis*) colony on soils and cliff vegetation in the Atlantic Islands of Galicia National Park (NW Spain). *Catena* 199: 105115. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2020.105115>
- DEL CACHO M. & LLORET F. 2012. — Resilience of Mediterranean shrubland to a severe drought episode: the role of seed bank and seedling emergence. *Plant Biology* 14 (3): 458-466. <https://doi.org/10.1111/j.1438-8677.2011.00523.x>
- DUHEM C., BOURGEOIS K., VIDAL E. & LEGRAND J. 2002. — Influence de l'accessibilité des ressources anthropiques sur les paramètres reproducteurs de deux colonies de Goélands leucophées *Larus michabellis*. *Revue d'Écologie (La Terre et la Vie)* 57 (3-4): 343-353
- DUHEM C., VIDAL E., LEGRAND J. & TATONI T. 2003. — Opportunistic feeding responses of the yellow-legged gull *Larus michabellis* to accessibility of refuse dumps. *Bird Study* 50 (1): 61-67. <https://doi.org/10.1080/00063650309461291>
- DUHEM C., ROCHE P., VIDAL E. & TATONI T. 2007. — Distribution of breeding sites and food constrains size and density of yellow-legged gull colonies. *Écoscience* 14 (4): 535-543. [https://doi.org/10.2980/1195-6860\(2007\)14\[535:DOBSAF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.2980/1195-6860(2007)14[535:DOBSAF]2.0.CO;2)
- DUHEM C., ROCHE P., VIDAL E. & TATONI T. 2008. — Effects of anthropogenic food resources on yellow-legged gull colony size on Mediterranean islands. *Population Ecology* 50 (1): 91-100. <https://doi.org/10.1007/s10144-007-0059-z>
- ELLIS J. C. 2005. — Marine birds on land: a review of plant biomass, species richness, and community composition in seabird colonies. *Plant Ecology* 181 (2): 227-241. <https://doi.org/10.1007/s11258-005-7147-y>
- EREL Y., VERON A. & HALICZ L. 1997. — Tracing the transport of anthropogenic lead in the atmosphere and in soils using isotopic ratios. *Geochimica et Cosmochimica Acta* 61 (21): 4495-4505. [https://doi.org/10.1016/S0016-7037\(97\)00353-0](https://doi.org/10.1016/S0016-7037(97)00353-0)
- GACHET S., VÉLA E. & TATONI T. 2005. — BASECO: a floristic and ecological database of Mediterranean French flora. *Biodiversity and Conservation* 14 (4): 1023-1034. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-8411-5>
- GARCÍA L. V., MARAÑÓN T., OJEDA F., CLEMENTE L. & REDONDO R. 2002. — Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands. *Oikos* 98 (1): 75-86. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2002.980108.x>
- GARGOMINY O., TERCERIE S., REGNIER C., RAMAGE T., SCHOE-LINCK C., DUPONT P., VANDEL E., DASZKIEWICZ P. & PONCET L. 2020. — *TAXREF v14.0, référentiel taxonomique pour la France: méthodologie, mise en oeuvre et diffusion*. UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Paris, 63 p.
- GRIME J. 1977. — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* 111 (982): 1169-1194. <https://doi.org/10.1086/283244>
- GROSSO F., BAÄTH E. & DE NICOLA F. 2016. — Bacterial and fungal growth on different plant litter in Mediterranean soils: effects of C/N ratio and soil pH. *Applied Soil Ecology* 108: 1-7. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2016.07.020>
- HECKENROTH A., RABIER J., MONSARA P., LE MIRE-PECHEUX L., PRUDENT P., SASTRE CONDE M. I. & LAFFONT-SCHWOB I. 2017. — Mise en place d'une approche intégrée pour la restauration écologique des milieux pollués du Parc national des Calanques. *Naturae* 9: 1-14.
- HOLDAWAY R. N., HAWKE D. J., CAUSER J. E. & OGDEN S. 1999. — Soil indicators of pre-European seabird breeding in New Zealand at sites identified by predator deposits. *Australia Journal of Soil Research* 37 (1): 103-114. <https://doi.org/10.1071/S98050>
- HOLLAND J. E., BENNETT A. E., NEWTON A. C., WHITE P. J., MCKENZIE B. M., GEORGE T. S., PAKEMAN R. J., BAILEY J. S., FORNARA D. A. & HAYES R. C. 2018. — Liming impacts on soils, crops and biodiversity in the UK: a review. *Science of the Total Environment* 610-611: 316-332. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.08.020>
- HOOPER D. U., CHAPIN F. S., EWEL J. J., HECTOR A., INCHAUSTI P., LAVOREL S., LAWTON J. H., LODGE D. M., LOREAU M., NAEEM S., SHMID B., SETÄLÄ H., SYMSTAD A. J., VANDERMEER J. & WARDLE D. A. 2005. — Effect of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75 (1): 3-35. <https://doi.org/10.1890/04-0922>
- INTERNATIONAL ORGANIZATION FOR STANDARDIZATION 2005. — *Soil Quality – Determination of pH*. International Organization for Standardization (ISO; 10390:2005), Genève, 7 p.
- KARLÍK P. & POSCHLOD P. 2014. — Soil seed-bank composition reveals the land-use history of calcareous grasslands. *Acta Oecologica* 58: 22-34. <https://doi.org/10.1016/j.actao.2014.03.003>
- KISS R., DEÁK B., TÖRÖK P., TÓTHMÉRÉSZ B. & VALKÓ O. 2018. — Grassland seed bank and community resilience in a changing climate. *Restoration Ecology* 26 (S2): S141-S150. <https://doi.org/10.1111/rec.12694>
- KNOERR A. 1960. — Le milieu, la flore, la végétation, la biologie des halophytes dans l'archipel de Riou et sur la côte sud de Marseille. *Bulletin du muséum d'Histoire naturelle de Marseille* 20: 89-173.
- KOMÁREK M., ETTLER V., CHRASTNÝ V. & MIHALJEVIČ M. 2008. — Lead isotopes in environmental sciences: a review. *Environment International* 34 (4): 562-577. <https://doi.org/10.1016/j.envint.2007.10.005>
- LE BERRE M., DIADEMA K., PIRES M., NOBLE V., DEBARROS G. & GAVOTTO O. 2017. — *Hiérarchisation des enjeux de conservation de la flore en région Provence-Alpes-Côte-d'Azur*. CBNMed, CBNA, Montferrier-sur-Lez, Gap, 30 pages + annexes.
- MACARTHUR R. H. & WILSON E. O. 1963. — An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution* 17 (4): 373-387. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1963.tb03295.x>
- MANTILLA-CONTRERAS J., DRISSEN T., WÄTZOLD M., STADTMANN R. & ZERBE S. 2018. — What we can learn from the current vegetation for forest restoration in the Mediterranean region – a case study from the island of Asinara. *Journal of Mediterranean Ecology* 16: 51-66.
- MATHIEU C. & PIELTAIN F. 2003. — *Analyse chimique des sols – Méthodes choisies*. Tec et Doc – Lavoisier, Paris, 387 p.
- MÉDAIL F. 2017. — The specific vulnerability of plant biodiversity and vegetation on Mediterranean islands in the face of global change. *Regional Environmental Change* 17: 1775-1790. <https://doi.org/10.1007/s10113-017-1123-7>
- MÉDAIL F. & VIDAL E. 1998. — Organisation de la richesse et de la composition floristiques d'îles de Méditerranée occidentale (sud-est de la France). *Canada Journal Botanique* 76 (2): 321-331. <https://doi.org/10.1139/b97-135>
- MOLINIER R. 1936. — Le reboisement des Îles du Frioul. Les conditions de milieu. Les essais. *Bulletin le Chêne* 42: 1-30.
- MOLINIER R. 1939. — À propos des Îles du Frioul. *Bulletin le Chêne* 46: 4-23.

- MOUGA T., MENDES S., FRANCO I., FAGUNDES A. I., OLIVEIRA N., CRISÓSTOMO P., MORAIS L. & AFONSO C. 2021. — Recent efforts to recover armeria berlingensis, an endemic species from berlingas archipelago, Portugal. *Plants* 10 (3): 498. <https://doi.org/10.3390/plants10030498>
- MYERS N., MITTERMELER R. A., MITTERMELER C. G., DA FONSECA G. A. B. & KENT J. 2000. — Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403: 853-858. <https://doi.org/10.1038/35002501>
- MYRCHA A. & TATUR A. 1991. — Ecological role of the current and abandoned penguin rookeries in the land environment of the maritime Antarctic. *Polish Polar Research* 12 (1): 3-24.
- NOGALES M., MEDINA F. M., QUILIS V. & GONZÁLEZ-RODRÍGUEZ M. 2001. — Ecological and biogeographical implications of Yellow-Legged Gulls (*Larus cachinnans* Pallas) as seed dispersers of *Rubia fruticosa* Ait. (Rubiaceae) in the Canary Islands. *Journal of Biogeography* 28 (9): 1137-1145. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00622.x>
- NYIRANEZA J., THOMPSON B., GENG X., HE J., JIANG Y., FILLMORE S. & STILES K. 2017. — Changes in soil organic matter over 18 yr in Prince Edward Island, Canada. *Canadian Journal of Soil Science* 97 (4): 745-756. <https://doi.org/10.1139/cjss-2017-0033>
- OTERO X. L., TEJADA O., MARTÍN-PASTOR M., DE LA PEÑA S., FERREIRA T. O. & PÉREZ-ALBERTI A. 2015. — Phosphorus in seagull colonies and the effect on the habitats. The case of yellow-legged gulls (*Larus michahellis*) in the Atlantic Islands National Park (Galicia-NW Spain). *Science of the Total Environment* 532: 383-397. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.06.013>
- OTERO X. L., DE LA PEÑA-LASTRA S., ROMERO D., NOBREGA G. N., FERREIRA T. O. & PÉREZ-ALBERTI A. 2018. — Trace elements in biomaterials and soils from a Yellow-legged gull (*Larus michahellis*) colony in the Atlantic Islands of Galicia National Park (NW Spain). *Marine Pollution Bulletin* 133: 144-149. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.05.027>
- PRIBYL D. W. 2010. — A critical review of the conventional SOC to SOM conversion factor. *Geoderma* 156 (3-4): 75-83. <https://doi.org/10.1016/j.geoderma.2010.02.003>
- PURSCHE O., SYKES M. T., REITALU T., POSCHLOD P. & PRENTICE H. C. 2012. — Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities. *Oecologia* 168: 773-783. <https://doi.org/10.1007/s00442-011-2142-6>
- R CORE TEAM R 2022. — *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. <https://www.R-project.org/>, dernière consultation le 4 mars 2024.
- RAUNKIAER C. 1934. — *The Life Forms of Plants and Statistical Plant Geography*. Clarendon Press, Oxford, 632 p.
- SAATKAMP A., HENRY F. & DUTOIT T. 2020. — Romans shape today's vegetation and soils: two millennia of land-use legacy dynamics in Mediterranean grasslands. *Ecosystems* 24: 1268-1280. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00581-w>
- SIGURDSSON B. D. & MAGNUSSON B. 2010. — Effects of seagulls on ecosystem respiration, soil nitrogen and vegetation cover on a pristine volcanic island, Surtsey, Iceland. *Biogeosciences* 7 (3): 883-891. <https://doi.org/10.5194/bg-7-883-2010>
- SOBEY D. G. & KENWORTHY J. B. 1979. — The relationship between Herring Gulls and the vegetation of their breeding colonies. *Journal of Ecology* 67 (2): 469-496. <https://doi.org/10.2307/2259108>
- SUN L., XIE Z. & ZHAO J. 2000. — A 3,000-year record of penguin populations. *Nature* 407: 858. <https://doi.org/10.1038/35038163>
- THIBAUT J. C., ZOTIER R., GUYOT I. & BRETAGNOLLE V. 1996. — Recent trends in breeding marine birds of the Mediterranean region with special reference to Corsica. *Waterbirds* 19 (S1): 31-40. <https://doi.org/10.2307/1521943>
- THOMPSON K. R. & ROTHERY P. 1991. — A census of the black-browed albatross *Diomedea melanophrys* population on Steeple Jason Island, Falkland Islands. *Biological Conservation* 56 (1): 39-48. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(91\)90087-P](https://doi.org/10.1016/0006-3207(91)90087-P)
- UNEP/MAP-PLAN BLEU 2009. — *State of the Environment and Development in the Mediterranean – 2009*. UNEP/MAP-Plan Bleu, Athens, 204 p.
- VIDAL E. 1998. — *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*. Université de droit, d'économie et des sciences d'Aix-Marseille III, Marseille, 1026 p. + annexes.
- VIDAL E., MÉDAIL F. & TATONI T. 1998a — Is the yellow-legged gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiversity and Conservation* 7 (8): 131-141. <https://doi.org/10.1023/A:1008805030578>
- 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 south-east France). *Biological Conservation* 84 (3): 235-243. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00130-4](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00130-4)
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., VIDAL P. & ROCHE P. 1998c — Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls on Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecologica* 19 (3): 241-250. [https://doi.org/10.1016/S1146-609X\(98\)80028-3](https://doi.org/10.1016/S1146-609X(98)80028-3)
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T. & BONNET V. 2000. — Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia* 122: 427-434. <https://doi.org/10.1007/s004420050049>
- WAIT D. A., AUBREY D. P. & ANDERSON W. B. 2005. — Seabird guano influences on desert islands: soil chemistry and herbaceous species richness and productivity. *Journal of Arid Environments* 60 (4): 681-695. <https://doi.org/10.1016/j.jaridenv.2004.07.001>
- WHITTAKER R. J., FERNÁNDEZ-PALACIOS J. M., MATTHEWS T. J., BORREGAARD M. K. & TRIANTIS K. A. 2017. — Island biogeography: taking the long view of nature's laboratories. *Science* 357 (6354): p. eamm8326. <https://doi.org/10.1126/science.aam8326>
- ZIÓŁEK M., BARTMIŃSKI P. & STACH A. 2017. — The influence of seabirds on the concentration of selected heavy metals in organic soil on the Bellsund Coast, Western Spitsbergen. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 49 (4): 507-520. <https://doi.org/10.1657/AAAR0016-024>

Soumis le 27 septembre 2023;
 accepté le 10 avril 2024;
 publié le 19 février 2025.