

Dynamique des paysages et de la biodiversité terrestres du Parc national de Port-Cros (Var, France) : enseignements de cinquante années de gestion conservatoire

Frédéric MÉDAIL^{1*}, Gilles CHEYLAN², Philippe PONEL¹

¹*Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie (IMBE, UMR CNRS 7263 - IRD 237), Aix-Marseille Université, Technopole de l'environnement Arbois-Méditerranée, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France.*

²*Muséum d'histoire naturelle, 6 rue Espariat, 13100 Aix-en-Provence, France.*

**Contact : frederic.medail@imbe.fr*

"Il faut tour à tour imaginer une nature libre, des côtes fréquentées seulement par des pêcheurs et des marins qui abordent pour faire "aiguade", ou un environnement modifié par l'homme et ses cultures".

J.-P. Brun, 1997.

Résumé. L'objectif de ce travail est de dresser une synthèse des éléments clés de la biodiversité terrestre du Parc national de Port-Cros (Var, France, Méditerranée nord-occidentale) et des dynamiques écologiques à l'œuvre sur cette petite île de l'archipel hyérois. Sont d'abord évoqués les principaux particularismes insulaires liés à l'histoire biogéographique et aux compositions taxonomiques des communautés, chez les espèces végétales et animales (invertébrés et vertébrés). Un panorama des impacts humains anciens sur l'environnement des îles d'Hyères montre que les milieux forestiers sont d'origine récente à Port-Cros (ca. un siècle). Puis, une analyse de la dynamique actuelle des principaux écosystèmes (forêts et maquis, milieux ouverts de pelouses et fruticées basses, zone littorale) de Port-Cros est proposée, et mise en parallèle avec les actions de "gestion conservatoire" pratiquées par le Parc national depuis sa création en 1963. Tous ces éléments, puisés dans les multiples études conduites au sein de ce territoire privilégié pour les sciences de l'environnement, conduisent à suggérer des pistes d'orientations scientifiques pour une gestion durable de la biodiversité du parc national. Le nouveau périmètre du parc national élargi aux trois grandes îles d'Hyères et au littoral du massif des Maures devrait permettre une approche plus intégrative de conservation biogéographique en faveur de ce haut lieu de la biodiversité méditerranéenne.

Mots-clés : Biologie de la conservation, espace protégé, dynamique des écosystèmes, îles d'Hyères, insularité, impact anthropique, parc national, flore, faune, végétation terrestre.

Abstract. Landscape evolution and terrestrial biodiversity dynamics in Port-Cros National Park (Var, France): What fifty years of adaptive management tells us.

The aim of this work is to perform a synthetic analysis of some key elements concerning the terrestrial biodiversity of the Port-Cros National Park (Var, France, North-Western Mediterranean), in relation to ecological dynamics acting on this small island of the Hyères archipelago. Major insular peculiarities related to historical biogeography and to taxonomic assemblages of plants and animals (invertebrates and vertebrates) are discussed. A survey of past human impacts on the environment suggests that local forests of Port-Cros are recent (ca. one century old). An analysis of the current dynamic of the main ecosystems (forests and maquis, open grasslands and low shrubby communities, coastal habitats) of the Port-Cros island is summarized and compared to management actions for biodiversity conservation performed by the national park since its establishment in 1963. All together, the data collected from a large body of environmental studies conducted on this preserved territory, allow us to suggest some scientific frameworks for a sustainable management of its biodiversity. The future expansion of the national park surface, redefined to include the three Hyères islands and the coast of the Maures massif, should allow a more integrative approach of conservation biogeography for this hotspot of Mediterranean biodiversity.

Keywords: Conservation biology, protected area, ecosystem dynamics, Hyères islands, human impact, insularity, national park, flora, fauna, terrestrial vegetation.

Introduction

À quelques encablures des côtes provençales, l'archipel des îles d'Hyères (Var, sud-est de la France) comprend trois îles principales (Porquerolles, Le Levant et Port-Cros) et un ensemble de seize petites îles et îlots de grand intérêt biologique. Parmi ces îles, Port-Cros et ses îlots satellites (Bagaud, Gabinière et Rascas) ont été érigés en Parc national le 14 décembre 1963, donnant ainsi naissance à l'un des tout premiers parcs nationaux, à la fois terrestre et marin, d'Europe.

Par Décret du 4 mai 2012, l'aire d'influence du "nouveau" parc national s'étend sur onze communes situées entre La Garde à l'Ouest et Ramatuelle à l'Est, avec comme "zones-cœur" terrestres : l'île de Port-Cros et ses trois îlots, mais aussi les espaces de l'île de Porquerolles appartenant à l'État, à l'exception du village, de certains espaces techniques et des zones agricoles.

L'archipel hyérois a attiré précocement l'intérêt des naturalistes. Dès le XVI^e siècle, les botanistes pré-linnéens Pierre Pena et Mathias de Lobel dans leur ouvrage *Stirpium Adversaria* qualifient ces îles d'"*illustres nourricières des plantes les plus rares*", et il est probable selon Legré (1901) qu'ils y aient personnellement conduit une herborisation. En 1838, Robert, directeur du Jardin botanique de la Marine à Toulon, remarque aussi que ces îles "*offrent chacune plusieurs plantes que l'on ne trouve pas ailleurs en France*" et il énumère diverses raretés phytogéographiques, toujours présentes (*Delphinium requienii*, *Ptilostemon casabonae*, *Teucrium marum*, etc.). Mais il faut attendre le *Catalogue de la flore de l'île*

de Porquerolles dressé par l'Abbé Ollivier (1885) pour bénéficier d'un premier inventaire floristique précis pour l'une de ces îles. Au début du XX^e siècle, le botaniste Emile Jahandiez dresse un magistral portrait historique et naturaliste de l'ensemble des îles et son ouvrage *Les îles d'Hyères. Monographie des îles d'or* connaîtra trois éditions (1905, 1914, 1929). Cette monographie demeure une référence très utile, avec des listes d'organismes recensés pour bon nombre de groupes taxonomiques (Médail *et al.*, 2013). La première moitié du XX^e siècle est aussi le théâtre des premiers inventaires concernant les lichens (De Crozals, 1929 ; Salgues, 1934, 1936) et les Arthropodes conduits par Alfred Serge Balachowsky, Jacques Denis et Paul Veyret (Ponel, 2013), tandis que Josias Braun-Blanquet et René Molinier publient en 1935 une étude pionnière sur la phytosociologie de l'île de Porquerolles, suivie peu après par une synthèse du seul Molinier (1937) concernant l'ensemble de l'archipel. Le corpus des connaissances naturalistes acquises et la volonté des propriétaires de l'île de Port-Cros de conserver cette nature jugée "primitive" favoriseront, dans les années 1960, l'émergence du parc national. Grâce au fort soutien des scientifiques, vont progressivement se développer des recherches surtout à finalité appliquée et destinées à une meilleure conservation de ce patrimoine naturel d'exception.

L'objectif de ce travail est de dresser une synthèse des dynamiques écologiques à l'œuvre et des éléments clés de la biodiversité terrestre de l'île de Port-Cros, en évoquant tout d'abord les principaux particularismes insulaires et l'histoire succincte des impacts humains sur l'environnement des îles d'Hyères. Puis, une analyse de la dynamique actuelle des principaux écosystèmes (forêts et maquis, milieux ouverts de pelouses et fruticées basses, zone littorale) est proposée, en liaison avec ces cinquante années de "gestion conservatoire" pratiquée par le parc national. Tous ces éléments, puisés dans les multiples études conduites au sein de ce territoire privilégié pour les sciences de l'environnement, conduisent à suggérer des pistes d'orientations scientifiques pour la gestion future de la biodiversité du parc national.

Particularismes insulaires

Terres de marginalité géographique, les systèmes insulaires sont aussi des territoires marginaux sur le plan biogéographique et écologique (Whittaker et Fernández-Palacios, 2007). Les îles d'Hyères ne dérogent pas à ce constat. Faiblement isolées (Le Levant est situé à 9 150 m de la côte, Port-Cros à 8 200 m, mais les deux îles ne sont distantes que de 1 160 m), peu étendues (Port-Cros mesure 625 ha, Le Levant 996 ha) et séparées de la côte par des fonds qui avoisinent l'isobathe 50 mètres, les îles d'Hyères ont été isolées à une date assez récente puisqu'encore

rattachées au proche continent lors de la régression marine würmienne. En effet, lors des maximums glaciaires du Pléistocène, qui se produisent tous les 100 000 ans, dont le plus récent, celui de la glaciation würmienne (LGM : *Last Glacial Maximum* ; ca. 20 000 ans BP), le niveau de la mer s'est abaissé de 100 à 130 m sous le niveau actuel (Lambeck et Bard, 2000). Une telle régression marine a été largement suffisante pour découvrir l'essentiel du plateau continental situé actuellement vers -150 m de profondeur et transformer l'archipel hyérois en une chaîne continue rattachée au continent grâce à un isthme formé par Giens et Porquerolles, l'actuelle rade d'Hyères se présentant sous la forme d'une vallée où coulait l'ancien fleuve Gapeau (Bronner, 1986). Ce véritable « yo-yo » île-continent (et vice-versa) s'est produit une trentaine de fois au cours du Pléistocène, de sorte que Port-Cros a plus longtemps été continental qu'ilien, au cours du Pléistocène, ne redevenant une île que vers 11 000-12 000 BP.

Comme pour d'autres territoires insulaires exigus de Méditerranée (voir par ex. Cheylan G., 1984a ; Médail, 2013), les communautés terrestres des îles d'Hyères se caractérisent à la fois par une originalité biogéographique certaine, mais aussi par une richesse spécifique totale appauvrie, comparée à celle d'écosystèmes continentaux de même type. Ainsi le constat dressé par Hervé (1962) pour la faune d'arthropodes peut-il s'appliquer à tous les compartiments de la biodiversité terrestre : *"(...) si cette faune entomologique se révèle comme relativement pauvre en espèces, par contre chaque spécialiste constate assez vite dans sa sphère qu'elle comporte toujours des éléments remarquables – soit du fait de l'existence d'espèces endémiques et de formes aux caractères archaïques très curieux ou à l'intérêt biogéographique marqué – soit du fait de certaines absences constituant des lacunes importantes par elles-mêmes"*.

Intérêts biogéographiques

La situation biogéographique de l'archipel hyérois est originale car ces îles constituent les vestiges les plus septentrionaux d'une ancienne micro-plaque, le *"Protoligurian Massif"* (Alvarez, 1976), formation hercynienne ouest-méditerranéenne qui reliait jusqu'au milieu du Tertiaire, la Corse, la Sardaigne, Minorque, les Pyrénées orientales et une partie de la Provence siliceuse. Cette plaque s'est fragmentée durant l'Oligocène et une partie a migré durant le Miocène avec la rotation du bloc corso-sarde survenue entre 23,0-20,5 millions d'années (= Ma), avant de prendre sa position actuelle il y a 16 Ma (Speranza *et al.*, 2002). Ainsi, les distributions actuelles de certaines espèces communes aux îles tyrrhéniennes s'expliquent par la paléogéographie tertiaire.

Cette signature biogéographique se retrouve clairement chez plusieurs

végétaux tyrrhéniens à distribution centrée sur l'ensemble corso-sarde, espèces qui arrivent en limite nord de distribution sur les îles d'Hyères, sans pourtant atteindre le littoral proche des Maures (Tabl. I). Les premiers botanistes pré-linnéens avaient déjà mis en exergue la présence de quelques-uns de ces taxons emblématiques, et Robert (1838) énumère certaines de ces raretés phytogéographiques, toujours présentes (*Delphinium requienii*, *Ptilostemon casabonae*, *Teucrium marum*, etc.). En 1934, Simoens résume les connaissances paléogéographiques de l'époque en définissant la Cynrie comme « *la grande terre dont les tronçons, aujourd'hui épars, sont le massif des Maures, auquel se rattachent les îles d'Hyères, l'Estérel, la Corse et la Sardaigne* » ; il souligne qu'« *il est particulièrement intéressant de trouver, dans la flore actuelle des régions aujourd'hui séparées de ce qui constituait la grande Cynrie, une analogie remarquable, et il n'est pas moins digne d'attention de considérer que ces caractères se distinguent nettement de ceux des pays environnants* » (Simoens, 1934).

Mais il faut attendre la thèse d'Annie Aboucaya, en 1989, "*La flore des îles d'Hyères : étude des rapports phytogéographiques et biosystématiques avec les Maures et la Corse*" pour bénéficier d'une approche scientifique solide et bien documentée. Une première analyse de la composition floristique montre que plus de la moitié ($n = 444$) des taxons indigènes recensés alors sur les îles d'Hyères se rencontre aussi dans une petite portion de la Corse occidentale, la presqu'île de Scandola. Ce travail compare aussi, sur la base d'études caryologiques, les nombres chromosomiques de 22 taxons végétaux présents en commun dans ces trois entités géographiques ; les résultats montrent une faible variabilité morphologique ou caryologique qu'Aboucaya (1989) attribue à plusieurs analogies : une histoire ancienne commune, une uniformité biogéographique, des biotopes analogues et des types biologiques souvent identiques.

Parmi les découvertes remarquables sur le plan phytogéographique et postérieures au travail d'Aboucaya (1989), citons la présence de l'*Asplenium balearicum*, de *Fumaria flabellata* (Fig. 1c) et de deux petites Iridaceae (Fig. 1a, b) : *Romulea florentii* (taxon très voisin d'une romulée corso-sarde, *R. requienii* : Moret *et al.*, 2000) et *Romulea assumptionis*, considérée jusqu'à une date récente comme endémique stricte des îles Baléares avant sa découverte au sud de l'île du Levant (Crouzet *et al.*, 2005) (Tabl. I).

Un cas emblématique de ces distributions tyrrhéniennes est celui de la fameuse dauphinelle de Requien, Renonculacée décrite du rocher des Mèdes à Porquerolles, puis découverte récemment sur les îles du Levant et de Port-Cros (D'Onofrio *et al.*, 2003). Ce taxon fait partie d'un complexe présent en Corse, Sardaigne et Baléares (Majorque) (Fig. 2), dont la position systématique a été diversement appréciée par les botanistes. Les

différences biologiques, morphologiques et caryologiques (Aboucaya, 1989) ont été récemment confortées par des analyses génétiques qui démontrent la divergence des populations de Porquerolles (Orellana *et al.*, 2009), justifiant bien le maintien d'une individualisation taxonomique pour cet endémique micro-insulaire.



Figure 1. Plantes vasculaires remarquables sur le plan biogéographique et mises en évidence récemment sur les îles d'Hyères ; a : *Romulea florentii* Moret (Iridaceae), île du Levant (photo G. Blanc / CBNMED) ; b : *Romulea assumptionis* Garcias Font (Iridaceae), île du Levant (photo F. Laurent / CBNMED) ; c : *Fumaria flabellata* Gasp. (Papaveraceae), îlot du Petit Ribaud (photo D. Pavon / IMBE) ; d : *Orobanche fuliginosa* Jord. (Orobanchaceae), île du Levant (photo V. Noble / CBNMED).

Ce dernier cas montre qu'il serait du plus haut intérêt de confronter les résultats issus d'approches de "systématique classique" aux méthodes d'analyses génétiques et de phylogéographie comparative, développée depuis une quinzaine d'années (Moritz et Faith, 1998). Un tel projet permettrait de décrypter plus finement les liens de parenté évolutive entre populations disjointes et d'estimer les tempos qui ont conduit à ces distributions. Outre les végétaux précédemment cités, ces études phylogéographiques devraient aussi considérer d'autres taxons tyrrhéniens ou liguro-provençaux découverts plus récemment sur les îles d'Hyères (Tabl. I), et bien entendu les autres groupes taxonomiques.

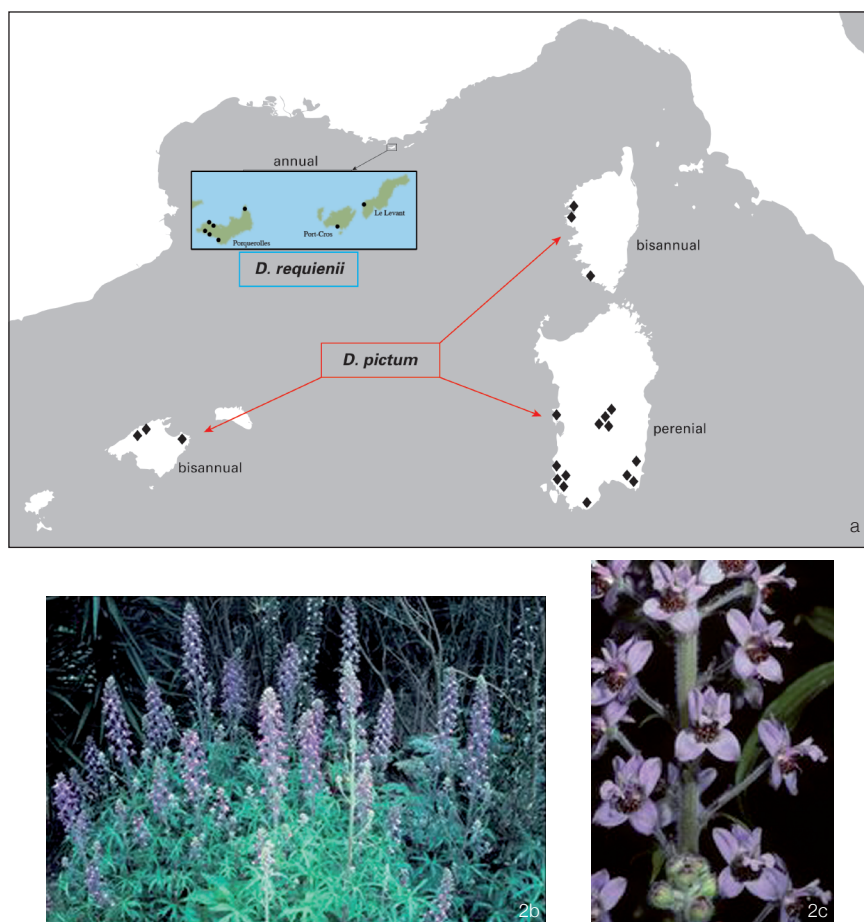


Figure 2. Distribution (a) et habitus (b et c) de la dauphinelle de Requier (*Delphinium pictum* subsp. *requienii*), Ranunculaceae endémique des îles d'Hyères, faisant partie du complexe *Delphinium pictum*, de distribution tyrrhénienne (photo J.-P. Roger / CBNMED).

Une telle étude pourrait aussi apporter des éléments sur la non persistance des espèces 'corso-sardes' sur le continent actuel, alors qu'elles avaient un accès direct à celui-ci au cours du Pléistocène, puisque les îles d'Hyères n'ont été que très momentanément (les 30 interglaciaires, dont l'actuel) séparées du continent. Rien ne prouve toutefois que celles-ci aient pu coloniser ou re-coloniser ces espaces lors des épisodes de régressions marines, du moins lors des plus récents d'entre eux. En effet, les populations insulaires perdent rapidement une partie de leurs capacités adaptatives et la recolonisation des espaces continentaux voisins est rendue quasiment impossible par la pression de compétition qui s'y exerce, consécutive aux assemblages d'espèces beaucoup plus riches que dans les îles.

Tableau I. Végétaux du contingent biogéographique tyrrhénien ou liguro-provençal (*) présents sur les îles d'Hyères.

Taxons	Famille	Distribution sur les îles d'Hyères	Distribution générale	Références principales
<i>Allium acutiflorum</i> Loisel. (*)	Liliaceae	Bagaud, Le Levant, Port-Cros, Porquerolles, îlots de Giens	Ligurie, Provence	Aboucaya <i>et al.</i> (2012a)
<i>Asplenium balearicum</i> Shivas	Aspleniaceae	Porquerolles	Archipel toscan, Baléares (Minorque), Corse, Sardaigne, îles de Naples, Sicile, Pantelleria, Provence	D'Onofrio <i>et al.</i> (2003)
<i>Crepis leontodontoides</i> All.	Asteraceae	Bagaud, Le Levant, Port-Cros, Porquerolles, îlots de Giens	Corse, Sardaigne, Italie péninsulaire, Sicile, Provence	Médail (1998) ; Aboucaya <i>et al.</i> (2012a)
<i>Delphinium pictum</i> Willd. subsp. <i>requienii</i> (DC.) C. Blanché et Molero	Ranunculaceae	Le Levant, Porquerolles, Port-Cros	Provence ; agrégat : Baléares (Majorque), Corse, Sardaigne	Aboucaya (1989) ; D'Onofrio <i>et al.</i> (2003) ; Orellana <i>et al.</i> (2009)
<i>Leucojum aestivum</i> L. subsp. <i>pulchellum</i> (Salisb.) Briq.	Amaryllidaceae	Porquerolles	Baléares (Majorque, Minorque), Corse, Provence, Sardaigne, Sicile	Médail <i>et al.</i> (1995)
<i>Orobanche fuliginosa</i> Reuter non Jordan (*)	Orobanchaceae	Grand Ribaud, Ile Longue, Le Levant, Porquerolles, Port-Cros	Provence	D'Onofrio <i>et al.</i> (2003)
<i>Ptilostemon casabonae</i> (L.) Greuter	Asteraceae	Le Levant	Archipel toscan, Corse, Provence, Sardaigne	Aboucaya (1989)
<i>Romulea assumptionis</i> Garcias Font	Iridaceae	Le Levant, Port-Cros	Baléares	Crouzet <i>et al.</i> (2005) ; Aboucaya <i>et al.</i> (2012 b)
<i>Romulea florentii</i> Moret	Iridaceae	Bagaud, Le Levant, Port-Cros	Provence	Médail (1998) ; Moret <i>et al.</i> (2000) ; Médail et Loisel (2001)
<i>Senecio crassifolius</i> Willd.	Asteraceae	Bagaud, Gabinière, Le Levant, Port-Cros, îlots de Giens et Porquerolles	Ligurie, Provence	Médail et Loisel (2001) ; Aboucaya <i>et al.</i> (2012)
<i>Serapias olbia</i> Verguin	Orchidaceae	Le Levant, Port-Cros, Porquerolles	Corse, Provence	Crouzet <i>et al.</i> (2005)
<i>Silene badaroi</i> Breistr. (*)	Caryophyllaceae	Porquerolles, Petit Ribaud, Ile Longue	Ligurie, Provence	Crouzet <i>et al.</i> (2005) ; Aboucaya <i>et al.</i> (2012 b)
<i>Teucrium marum</i> L. subsp. <i>marum</i>	Lamiaceae	Bagaud, Le Levant, Port-Cros	Archipel toscan, Baléares (Cabrera, Minorque), Corse, Sardaigne, Provence	Aboucaya (1989)

Chez les autres groupes taxonomiques qui englobent Bryophytes et Fungi (dont les lichens), une espèce récemment décrite de Basidiomycota (Fungi), *Clitopilus nevillei*, à distribution restreinte à Porquerolles et à la Corse septentrionale, illustre ces liens biogéographiques tyrrhéniens, mais il faut noter

que son plus proche parent est un taxon panaméricain (Roux *et al.*, 2010).

La flore bryophytique de Port-Cros est riche en regard de la superficie de l'île et elle comporte 101 taxons, dont 18 taxons non signalés à Porquerolles, île un peu plus riche avec 117 taxons (Hugonnot, 2007). Dans son analyse biogéographique fouillée, Hébrard (1978) insiste sur les fortes affinités entre cette bryoflore et celle des Maures et des secteurs de basse altitude en Corse, puisque 86% des taxons de Port-Cros se retrouvent dans ces deux zones. Par ailleurs, les bryophytes possédant une distribution de type océanique-méditerranéen représentent près de 20% du nombre de taxons recensés sur Port-Cros, dont la remarquable hépatique corticole *Cololejeunea minutissima* qui indique des conditions stationnelles de forte humidité atmosphérique, également favorables "au fort contingent de lichens corticoles, présents à la fois dans les régions atlantique et méditerranéenne" (Hébrard et Roux, 1991).

Chez les macrolichens, il existe plusieurs taxons très intéressants du fait de leur rareté et distribution, mais il est souvent difficile d'en tirer pour l'instant une signification biogéographique précise. Par exemple, *Parmelia hypoleucina*, espèce corticole des yeuseraies et maquis thermo-méditerranéens, est très ponctuelle en France (une localité en Corse et sur le littoral de l'Hérault), mais elle se distribue en Méditerranée occidentale et atteint la Californie méditerranéenne.

Chez les vertébrés, on ne trouve pas d'espèce endémique de mammifère, d'oiseau, de serpent, de lézard, de tortue ou d'amphibien, contrairement aux grandes îles tyrrhéniennes (Baléares, Corse et Sardaigne).

Néanmoins, un certain nombre d'espèces de vertébrés attestent d'un isolement suffisant pour que les îles leur aient servi de refuges depuis le dernier maximum glaciaire. Il s'agit d'une espèce de crapaud, le discoglosse sarde (*Discoglossus sardus*, Bombinatoridae) et d'une espèce de gecko, le phyllodactyle d'Europe (*Euleptes europaea*, Gekkonidae), dont les répartitions sont principalement tyrrhéniennes. La première fait partie d'un complexe de 8 taxons à distributions essentiellement ouest-méditerranéennes (Maghreb, Péninsule ibérique, Corse, Sardaigne, Sicile et Malte), plus une espèce éteinte et isolée en Palestine (Fradet *et al.*, 2004). La seconde fait partie d'un genre endémique monospécifique à répartition centrée sur la Corse et la Sardaigne, avec des populations isolées sur quelques îlots ou localités continentales littorales de Provence, Ligurie, Toscane et Tunisie. Les répartitions de ces deux espèces indiquent clairement une distribution relique avec disparition des populations continentales proches dans un passé sans doute relativement récent. En effet, des populations continentales de *Euleptes europaea* ont

été découvertes dans une petite zone du littoral des Alpes-Maritimes, et la différenciation phénétique avec les populations corse et sarde est très faible, voire inexistante. Enfin, on remarquera que ces deux espèces sont absentes de Porquerolles et de ses îlots – à l'exception d'une petite population isolée de phyllodactyle découverte en 2008 par Astruc *et al.*, (2009) – et se rencontrent uniquement sur Port-Cros (et ses îlots satellites pour *Euleptes europaea*) et au Levant. La proximité de Porquerolles avec le continent a sans doute favorisé l'installation de compétiteurs absents des deux autres îles plus isolées, et a contribué à l'extinction de ces espèces sur Porquerolles. En effet, une nouvelle espèce de gecko, *Tarentola mauritanica*, s'est installée récemment sur cette île (Cluchier et Cheylan M., 2004 ; Astruc et Cheylan M., 2008), tandis que la rainette méridionale (*Hyla meridionalis*) y est abondante, alors qu'elle est absente du Levant et de Port-Cros [dans cette dernière île, celle-ci a été introduite dans les années 1930-1940 ; abondante dans les années 1990, le dernier individu a été signalé en 2004 (Cheylan M., 1983 ; Joyeux, 2005)].

L'isolement récent des populations de vertébrés terrestres de Port-Cros se traduit par une faible différenciation phénétique et génétique chez quelques espèces. Delaugerre (*in* Vacher et Geniez, 2010) signale que les populations de Port-Cros d'*Euleptes europaea* sont un peu plus grandes que celles de Corse, le même constat étant fait chez *Apodemus sylvaticus* (Rongeurs, Muridae) à Porquerolles (Michaux *et al.*, 1996) et chez la couleuvre de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*), également à Porquerolles mais surtout à Port-Cros. Toutefois, la grande taille des sauriens de ces îles peut être aussi liée à une mortalité réduite de ces individus, car la circulation automobile, principale cause de mortalité sur le continent, y est quasiment nulle, permettant aux individus d'atteindre un âge plus avancé.

Chez *Podarcis muralis* (Squamate, Lacertidae) et *Apodemus sylvaticus*, on observe de plus une coloration générale plus sombre chez les individus insulaires (Cheylan G., 1984a ; Cheylan M., 1988). Au niveau génétique, une différenciation a été observée sur les séquences des nucléotides de l'ADN mitochondrial d'*Apodemus sylvaticus* (Michaux *et al.*, 1996) et sur la fréquence de certains allèles de *Rattus rattus* (Granjon et Cheylan G., 1993 ; Cheylan G. *et al.*, 1998) lorsque l'on compare les populations de Porquerolles et Port-Cros à celles de la côte provençale. De même, chez *Discoglossus sardus*, une faible divergence sépare les populations de Port-Cros, Corse et Sardaigne, après séquençage du gène mitochondrial cytochrome b (Fradet *et al.*, 2004).

Malgré un isolement relativement récent, égal à 11-12 000 ans (Port-Cros) ou 8-9 000 ans (Porquerolles), voire 2 000 ans seulement pour *Rattus rattus* introduit par l'homme (Ruffino et Vidal, 2010), les populations de la

plupart des espèces de reptiles et de mammifères sont donc différenciées de leurs populations d'origine, ce qui suggère un isolement plus ou moins complet durant les derniers millénaires.

Chez les insectes, la faune endémique semble aussi très réduite. Si un certain nombre de taxons ont été décrits de Port-Cros et de la Gabinière, leur validité n'a pas toujours été admise par les taxonomistes. Il s'agit par exemple des Coléoptères *Peritelus balachowskyi* Hoffmann 1938 (= *Meirella suturella* Fairmaire 1859), *Pseudorchestes otini balachowskyi* Hoffmann 1961 (= *Pseudorchestes persimilis persimilis* Reitter 1911), des fourmis *Leptothorax brevicornis* Bernard 1977, *Solenopsis balachowskyi* Bernard 1959, *Solenopsis insularis* Bernard 1977. Parmi les Orthoptères, une forme non décrite de *Locusta migratoria* caractérisée par la petite taille des mâles aurait été signalée de l'île (Balachowsky, 1963), mais il n'y a pas d'observation récente pour ce taxon. Parmi les cochenilles, les taxons décrits de Port-Cros par Balachowsky, spécialiste du groupe, ont été retrouvés par la suite ailleurs en région méditerranéenne.

Sur les trois taxons d'Arachnides décrits par Denis de Port-Cros et qui ont pu être considérés comme endémiques, *Nomisio henryi* Denis 1934, *Chalcoscirtus insularis* Denis 1937 et *Zelotes medianus* Denis 1935, les deux premiers sont tombés en synonymie avec des espèces à plus large répartition, le troisième a été découvert ultérieurement ailleurs en France et même en Europe méridionale. La faune d'Acariens Oribates a été bien étudiée par Travé (1984). Ces travaux font apparaître une biodiversité élevée, avec 131 espèces. La comparaison avec la faune de l'archipel toscan (Bernini, 1979) est intéressante car Port-Cros comporte presque autant d'espèces que l'île de Giglio, qui est pourtant près de trois fois plus vaste. On relève parmi cette riche communauté beaucoup d'espèces à répartition circum-méditerranéenne, à aires disjointes, souvent insulaires, des espèces à distribution inattendue, comme *Metabelbella* sp. dont la plupart des espèces sont connues de Russie ; *Indotritia consimilis krakatauensis* Markel 1964, seule localité pour l'Europe, avec la Croatie ; *Zachvatkinibates* sp., genre connu uniquement de Sibérie ; six genres d'Oribates nouveaux pour la France, et pas moins de 22 taxons considérés comme nouveaux pour la Science, soit 17% de l'ensemble des Oribates prélevés à Port-Cros ! Le niveau des connaissances biogéographiques étant relativement faible chez les Acariens, il est actuellement difficile d'affirmer que ces espèces considérées comme nouvelles sont propres à Port-Cros ou à l'archipel hyérois. Parmi les Acariens Uropodides, une espèce [*Janetiella* (= *Dynurella*) *stoechas*] a été décrite de Port-Cros par Athias-Binche (1988), et pourrait prétendre au statut d'endémique insulaire ; toutefois, comme le rappelle l'auteur, la faune d'Acariens du bassin méditerranéen en général, et des Maures en particulier, est pour l'instant

encore bien mal connue, et il est prématuré d'avancer une telle hypothèse.

Actuellement, il semble que les seuls véritables endémiques de l'île de Port-Cros soient des Coléoptères Staphylinidae, *Entomoculia* (*Entomoculia*) *henryi* Coiffait 1959 et *Leptotyphlus* (*Odontotyphlus*) *henryi* Coiffait 1959. Ces insectes sont des endogés qui passent la totalité de leur cycle biologique dans le sol, à des profondeurs parfois importantes. Leur morphologie est assez atypique, puisqu'il s'agit de minuscules Coléoptères d'environ 1 mm de long, vermiformes, aptères, dépigmentés et aveugles. Il s'agit probablement de l'élément le plus remarquable de la faune d'insectes du massif des Maures, car ces espèces endémiques présentent un très grand intérêt sur le plan évolutif et biogéographique, en ayant subi une véritable radiation évolutive dans les Maures, favorisée probablement par la grande ancienneté de ces terrains primaires. On compte plus de 70 espèces endémiques selon une estimation déjà ancienne (Ponel, 1993), qui se répartissent parmi quatre principaux genres, les *Mayetia*, les *Amaurops*, les *Leptotyphlus* et les *Entomoculia*. Les biotopes les plus favorables à ces insectes très spécialisés sont presque toujours des vallons encaissés, humides et frais, souvent boisés de vieux chênes-lièges ou de vieux chênes verts épargnés par les incendies, bien que parfois la rhizosphère des plantes à bulbes poussant dans les milieux ouverts – comme les asphodèles – puisse leur être très attractive. Remarquons que cette faune endogée demeure pour l'instant totalement inconnue sur Bagaud et sur l'île du Levant.

En revanche, chez les Coléoptères, on ne relève que peu ou pas de cas de distributions "tyrrhéniennes" comparables à celles évoquées plus haut pour la flore, c'est à dire centrées sur l'ensemble corso-sarde, en limite nord de distribution sur les îles d'Hyères et n'atteignant pas la côte continentale des Maures. Cet état de fait est paradoxal car ce groupe paraît être l'un des seuls, parmi les Arthropodes, à présenter de véritables endémiques port-crosiens parmi cette faune endogée réputée à tort ou à raison pour son caractère relictuel et l'ancienneté supposée des taxons qui la composent. Un certain nombre d'espèces présentent cependant une distribution disjointe très remarquable, comme le Latrididae *Revelieria genei* Aubé 1850 (Fig. 3), décrit de Sardaigne, puis découvert à Port-Cros le 12 juin 1932 par Veyret (1933) ce qui fit de l'île la première localité française connue en plus de la Corse. Cet insecte remarquable en bien des points est maintenant connu de rares localités isolées en France, Grèce, Italie, Espagne, Afrique du Nord, Turquie et Israël. Sur les îles d'Hyères, il semble particulièrement bien implanté sur Bagaud où des recherches récentes ont montré qu'il pouvait occuper différents habitats mais toujours dans la litière (Ponel, non publié) ; il est présent, mais rare, dans le massif des Maures (Ponel, 1993).

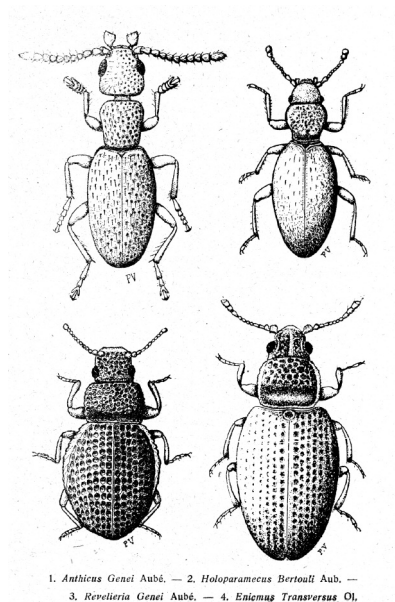


Figure 3. Planche tirée de la première version du catalogue de Veyret (1934) : "Contribution à l'étude de la faune entomologique de l'île de Port-Cros", illustrant quelques Coléoptères remarquables, en particulier *Revelieria genei* Aubé, peu après sa découverte.

On rencontre plus fréquemment chez les Coléoptères de Port-Cros une distribution méditerranéenne qui se rapproche plus ou moins du type représenté par *Parmena solieri*, comprenant le littoral méditerranéen français, la Corse, la Sardaigne, les Baléares (Fig. 4).



Figure 4. *Parmena solieri* Mulsant, petit longicorne dont la larve polyphage consomme les tiges sèches de diverses plantes, avec une prédilection pour *Euphorbia characias* et pour les griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* spp.), végétaux invasifs originaires d'Afrique du Sud. Ce Coléoptère facile à découvrir sous les pierres des terrains littoraux secs et ouverts est particulièrement abondant sur les îles méditerranéennes des côtes françaises (photo D. Pavon / IMBE).

La communauté de Mollusques des îles d'Hyères est réduite, en raison de la nature siliceuse des sols peu favorable à ces animaux. La découverte récente à Bagaud de *Urticicola suberinus* Bérenghier, 1882 est intéressante – même si son statut taxonomique reste controversé – car cette espèce était jusqu'alors considérée comme endémique du massif des Maures (Pavon *et al.*, 2012). Il en est de même pour *Xerosecta terveri* Michaud

1831 qui serait également un endémique du massif des Maures, signalé par Jahandiez (1929) des îles d'Hyères.

Les Isopodes terrestres présentent un intérêt biogéographique certain, citons : *Armadillidium quinquepustulatum* Budde-Lund 1885, espèce d'Oniscoïde la plus remarquable, très localisée puisqu'il s'agit d'un endémique du massif des Maures et de l'archipel hyérois (Fig. 5) ; *Bathytropa granulata* Aubert et Dollfus 1890, espèce méditerranéenne à assez vaste répartition, mais discontinue (Baléares, Crète, Dodécannèse, Sicile) et connue de France uniquement à Marseille et à Port-Cros ; *Trichoniscus halophilus* Vandel 1951, localisé à la Méditerranée centrale, présente la particularité de n'être présent en France que sur les îles (Corse, îles d'Hyères et de Lérins) (Noël, 2003, 2004). Enfin, plusieurs espèces montrent une intéressante distribution disjointe : Provence et Toscane (*Haplophthalmus provincialis* Legrand et Vandel, 1950), Provence et Corse (*Porcellio orarum* Verhoeff, 1910), Provence et Sardaigne (*Caeroplastes porphyrivagus* Verhoeff, 1918) (Séchet et al., 2011).



Figure 5. *Armadillidium quinquepustulatum* Budde-Lund, isopode endémique de Provence cristalline ; habitus et distribution géographique d'après Vandel (1962).

Unicité mais fréquente pauvreté des peuplements

L'insularité induit en général un appauvrissement de la richesse spécifique des communautés, quel que soit le groupe taxonomique considéré. Ce phénomène, bien formalisé par MacArthur et Wilson (1967) dans leur ouvrage fondateur *The Theory of Island Biogeography*, s'explique par plusieurs facteurs : (i) l'isolement induit un filtre de dispersion sélectif à la colonisation des espèces qui va dépendre de la distance île-continent et des capacités intrinsèques de dissémination des organismes ; (ii) les superficies insulaires réduites conduisent davantage à des extinctions locales d'espèces qui possèdent à l'origine des effectifs réduits ou des individus peu diversifiés sur le plan génétique (effet de fondation, goulot d'étranglement génétique) ; (iii) par rapport au continent, les conditions environnementales peuvent être plus homogènes ou soumises à un facteur écologique prépondérant (fort stress lié aux

environnements marins, présence d'oiseaux marins nicheurs), ce qui conduit à une simplification des niches écologiques et à une diminution du nombre d'habitats.

Pour la flore vasculaire des îles et îlots de Provence, une analyse montre bien le lien significatif entre la superficie des îles et leur richesse ou composition floristiques (Médail et Vidal, 1998). L'allure des relations aire-espèces souligne toutefois l'existence de variations notables. En dessous de 0,2 ha de superficie, les îlots peuvent n'abriter aucune espèce végétale, résultat identique à celui obtenu par Cheylan (1988) qui n'a trouvé aucun mammifère sur de tels îlots provençaux. La faible augmentation de la richesse ou la grande stochasticité du lien superficie-richesse en deçà d'une taille critique d'île est un phénomène bien identifié, nommé " *small-islands effect* " (Whitehead et Jones, 1969). En effet, en dessous d'une certaine taille, les îles connaissent une grande variabilité de conditions environnementales et en Provence la relation aire-espèces, linéaire et significative pour des îles de superficie supérieure à 3,5 ha, devient très aléatoire en deçà de cette surface (Médail et Vidal, 1998). En outre, pour ces îles proches du continent, l'isolement semble surtout affecter la composition spécifique ou l'abondance relative des végétaux plutôt que leur richesse totale, ce qui rejoint les conclusions de Kadmon et Pulliam (1993). Les distances îles-continent sont sans doute trop réduites pour que se manifeste une sélection nettement différenciée des espèces ; les taxons dotés de bonnes capacités de dispersion peuvent encore se disséminer à travers le bras de mer, c'est-à-dire que l'effet de masse *sensu* Shmida et Wilson (1985) demeure élevé.

Chez les végétaux des îles d'Hyères, des comparaisons fouillées font défaut pour estimer la magnitude de raréfaction de richesse spécifique selon les types de communautés, par rapport à des contextes écologiques continentaux semblables. Toutefois, au moins chez deux types de communautés herbacées très ponctuelles sur Port-Cros, des appauvrissements significatifs ont été constatés ; c'est le cas du groupement hygrophile à *Isoetes durieui* qui ne compte que sept espèces caractéristiques, contre dix-neuf dans le massif des Maures (Camplo et al., 1994), et des pelouses à végétaux annuels (Tuberarietea), avec l'individualisation fréquente de faciès monospécifiques où des genres très représentés dans les Maures (*Aira*, *Vulpia*, *Trifolium*) possèdent bien moins d'espèces sur l'île (Loisel et al., 1996).

Pour la bryoflore, Hébrard (1978) souligne aussi que "l'absence spectaculaire à Port-Cros de bryophytes pourtant abondantes tant sur la côte des Maures qu'en Corse est difficile à expliquer, puisque les conditions écologiques (...) leur conviendraient parfaitement" ; il cite 16 taxons absents dont *Hedwigia ciliata*, *Porella platyphylla*, *Targionia hypophylla*, également absents de Porquerolles (Hugonnot, 2007). Ces

lacunes sont d'autant plus étonnantes que les diaspores des bryophytes peuvent être dispersées à longue distance par le vent et que ces taxons ont de grande capacité de multiplication sexuée : 68% des taxons de Porquerolles produisent des spores selon Hugonnot (2007).

Chez tous les groupes de vertébrés terrestres présents, ce peuplement insulaire montre aussi un fort appauvrissement, comparé aux peuplements continentaux.

Chez les amphibiens et reptiles, le peuplement actuel de Port-Cros est composé de sept espèces, sans compter une espèce éteinte au XIX^e siècle : la tortue d'Hermann (*Testudo hermanni*), vs 25 sur le continent proche (Cheylan M., 1983). Réintroduite en 1975 (48 individus : Besson 1975), la tortue d'Hermann s'est maintenue sur l'île depuis cette date et s'y reproduit (DOCOB Port-Cros, 2007). Chez les mammifères terrestres non volants (Chiroptères exclus), le peuplement actuel de Port-Cros n'est que de trois espèces, plus une espèce occasionnelle : le sanglier (*Sus scrofa*) (Cheylan G., 1984a) vs 20 espèces dans des zones de garrigues/maquis de superficie comparable sur le continent (Cheylan G., 1984a). Enfin chez les oiseaux, le peuplement actuel de Port-Cros est composé de 13 espèces (sans les Apodidae, Laridae et Procellariidae) s'étant reproduites chaque année de 1969 à 2007 (Cheylan G., 2009), vs 41 espèces en 1975 dans le secteur de la Verne (massif des Maures) sur 700 ha de forêt de chênes verts comparable à celle de Port-Cros (Legrand, 1978).

L'appauvrissement du peuplement de Port-Cros est donc considérable pour tous les groupes taxonomiques étudiés, lorsqu'on le compare à des zones boisées de surface semblable sur le continent : 68% chez les oiseaux, 72% chez les serpents, lézards, tortues et amphibiens, 85% chez les mammifères terrestres non volants. Cet appauvrissement reste toutefois conforme à la richesse estimée par la droite de régression surface/richeesse calculée pour les trois groupes concernés pour un ensemble d'îles ouest-méditerranéennes de surfaces croissantes (Cheylan M., 1983 ; Cheylan G., 1984b ; Vidal, 1986). La faible surface de Port-Cros et son isolement expliquent donc bien la pauvreté de son peuplement en vertébrés terrestres.

La physionomie de la faune des Arthropodes de Port-Cros se caractérise également par sa pauvreté, comparée à la côte des Maures. Une pauvreté qui a pu être interprétée comme de la "pureté" selon la vision optimiste de Balachowsky, qui fut certainement, comme bien d'autres naturalistes, envoûté par la beauté de l'île ! : "*Ce qui frappe surtout à Port-Cros, ce n'est pas tant la richesse de sa faune que sa pureté absolument remarquable*" (Balachowsky, 1963). Cette situation est la conséquence d'un ensemble de facteurs qui ont été souvent évoqués : la nature géologique peu diversifiée de l'île, d'où les roches sédimentaires

sont presque totalement exclues ; la pauvreté de la flore herbacée induite par la densification de la couverture forestière, qui interdit à un riche cortège de phytophages spécialisés de s'installer ; l'absence ou la grande rareté des cours d'eau et des lieux humides ainsi que la forte sécheresse estivale, qui sont rédhibitoires pour la faune aquatique et hygrophile ; probablement aussi un rôle complexe et méconnu des activités humaines très diverses qui se sont succédées sur l'île depuis plusieurs millénaires ; enfin l'insularité, associée à la superficie relativement réduite de l'île.

Un cas très illustratif est celui de la faune des Coléoptères du sol, bien étudiée à Port-Cros par Hervé (1962). Dans une compilation de 1969, cet auteur recensait 119 espèces de Coléoptères endogés dans les Maures, pour seulement trois ou quatre à Port-Cros, ce qui donne une bonne idée de la pauvreté de l'île. L'absence de Pselaphinae endogés est frappante car il s'agit d'un élément présent partout dans les Maures ; tel est le cas en particulier du genre *Mayetia* dont une espèce (*Mayetia henryi* Coiffait 1957) atteint la presqu'île de Giens et même l'île de Porquerolles, mais curieusement ne colonise pas Port-Cros (Hervé et Thélot, 1980), peut-être en raison de l'isolement de cette dernière, plus marqué que pour Porquerolles.

La petite faune d'Acariens Uropodides de Port-Cros a fait l'objet d'une analyse par Athias-Binche (1986, 1988) et d'intéressantes hypothèses sont évoquées par cet auteur, qui souligne l'absence d'une super-famille tout entière, celle des Polyaspididoidea. Cette lacune plaiderait en faveur d'une recolonisation forestière récente de l'île car ce groupe d'Acariens (particulièrement les Polyaspididoidea) est associé à des forêts non perturbées. "*L'étude quantitative des Uropodides fournit donc une estimation de l'état d'évolution des sols et de la maturité des écosystèmes forestiers*" (Athias-Binche, 1986). La colonisation "post-culturelle" de Port-Cros par les autres Uropodides résulterait de phénomènes de phorésie, c'est-à-dire de transport passif par les insectes volants depuis le continent. L'absence des genres *Trachytes* et *Polyaspinus* sur l'île s'expliquerait "*par le fait que ces formes ne sont pas phorétiques et que les migrations par voie aérienne leur sont impossibles*" (Athias-Binche, 1986). Parallèlement, il semble que la faune de Coléoptères saproxylophages présente également des lacunes a priori peu explicables. Les prospections réalisées par Robert (1999, 2000) dans le cadre des inventaires Natura 2000 n'ont par exemple pas permis de détecter des espèces à vaste distribution et faciles à identifier comme le lucane *Lucanus cervus* et le cerf-volant *Cerambyx cerdo*, si communs dans les chênaies des Maures sous des conditions environnementales analogues. Artero et Robert (2001) attribuent cette étrange absence à un déficit en bois mort et arbres dépérissants. Bien que Hervé ait, dès 1977, lancé un appel aux gestionnaires du parc national pour la sauvegarde des

arbres morts sur l'île, nous pensons que la ressource est actuellement suffisante pour héberger ces grands Coléoptères, et que des facteurs biogéographiques ou historiques pourraient bien être à l'origine de cette lacune. Les données historiques militent en faveur de l'hypothèse d'une couverture végétale ancienne bien différente de l'actuelle, marquée par un impact humain fort, et probablement plus proche d'une mosaïque de parcelles cultivées et de maquis élevé, dans laquelle la place dévolue aux chênaies a dû être très réduite (cf. *infra*). Dans un tel contexte, il est fort possible que les conditions favorables au lucane et au cerf-volant n'aient pas été réunies à un moment de l'histoire de l'île. En somme, les lacunes considérables dans le peuplement entomologique de Port-Cros seraient à attribuer à la succession rapide d'une période ancienne à couverture forestière très réduite, peu favorable à l'épanouissement d'une riche faune de saproxylophages, suivie par une période récente de reprise de la couverture forestière, mais qui n'a pu bénéficier à cette faune pour des raisons d'insularité. Cette interprétation est en accord avec l'absence d'oiseaux ou de végétaux véritablement forestiers. Cette hypothèse est aussi compatible avec la présence à Port-Cros d'un autre grand Coléoptère saproxylophage, *Ergates faber* observé encore en 2011 (Berville, comm. pers.). Ce longicorne n'étant pas inféodé aux chênes mais aux pins, il a pu se maintenir sur l'île en dépit des vicissitudes subies par la couverture forestière grâce à la persistance du pin d'Alep, essence de substitution favorisée par les ouvertures du milieu, et les autres perturbations d'origine anthropique.

L'exubérance de la couverture forestière sur Port-Cros est telle que cette communauté d'espèces liées aux ligneux est assez bien représentée sur l'île ; il est toutefois impossible de broser un tableau exhaustif de ces insectes, qui représentent une part notable de la faune locale. Cette catégorie trophique paraît cependant nettement appauvrie par rapport au massif des Maures.

La faune xylophage associée au chêne vert (Fig. 6) est bien présente sur l'île, avec quelques éléments notables comme les longicornes *Penichroa fasciata*, *Deroplia troberti*, *Callimellum abdominalis*, etc., qui sont des raretés surtout cantonnées aux départements méditerranéens. Parmi les buprestes, le magnifique *Latipalpis plana* est présent, par contre le *Coraebus* du chêne, *Coraebus florentinus*, dont l'absence avait déjà été évoquée par Veyret (1934) n'a pas été vu par Artero (2001), bien que des branches mortes pouvant être attribuées à son action sont abondantes à Port-Cros.

La faune du pin d'Alep est diversifiée, avec plusieurs espèces de longicornes classiques des pinèdes méditerranéennes, comme le grand *Ergates faber*, *Monochamus galloprovincialis* (qui est présent même à

Bagaud), des raretés comme *Oxypleurus nodieri*, et beaucoup de buprestes comme *Chrysobothris solieri*, *Buprestis haemorrhoidalis*, *B. novemmaculata*, et le grand *Chalcophora massiliensis* (dont il n'existe cependant pas d'observation récente). Toute une faune de petits Coléoptères qui s'attaquent aux branchettes dépérissantes de pin d'Alep est signalée de Port-Cros, comme par exemple divers Anobiidés dont *Ernobius pruinosus*. Les branches mortes sont attaquées par le charançon *Pissodes notatus* ; les souches en voie de décomposition abritent de nombreuses espèces comme le charançon *Ryncolus porcatus* et le ténébrionide *Uloma culinaris*, ce dernier aussi présent à Bagaud.

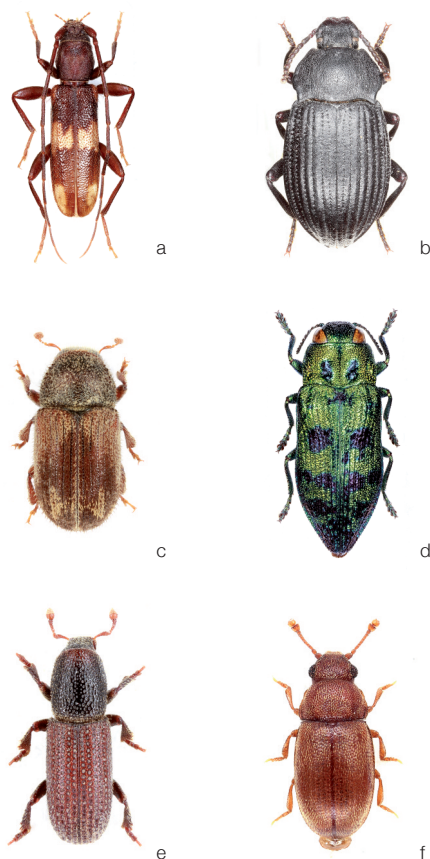


Figure 6. Quelques Coléoptères associés à des habitats particuliers de Port-Cros ; a : *Penichroa fasciata* Stephens 1831 de la chênaie verte ; b : *Dendarus tristis* Laporte de Castelnau 1840 de la chênaie verte ; c : *Chaetoptelius vestitus* Mulsant et Rey 1860 du maquis (Scolytidae lié au lentisque) ; d : *Ovalisia (Palmar) festiva* Linnaeus 1767 du maquis (Buprestidae lié aux genévriers) ; e : *Hylastes linearis* Erichson 1836 des pinèdes (Scolytidae lié aux pins) ; f : *Setariola sericea* Mulsant et Rey 1863 des cistaies (Cryptophagidae associé à la litière des vieux cistes) photos P. Ponel /IMBE).

Les essences du maquis hébergent une faune particulière, comme par exemple le scolyte *Chaetoptelius vestitus* (Fig. 6) qui parasite les branches mortes de lentisque, mais beaucoup d'espèces restent encore à découvrir comme en témoigne la récente mise en évidence d'une espèce très localisée de Ciidae, *Cis quadridentulus*, qui consomme les polypores (Fungi, Basidiomycota) poussant sur les bois morts du maquis de Bagaud (Ponel *et al.*, 2012).

Plus généralement, l'abondance des vieux bois morts, d'écorces déhiscentes, de souches à divers stades de décomposition provenant de la sénescence puis de la mort des chênes verts, des pins d'Alep, des grands ligneux du maquis, est très favorable aux représentants de diverses familles, surtout parmi les Anobiidae, Bostrychidae, Oedemeridae, Ptinidae, Ciidae, Tenebrionidae, avec quelques éléments remarquables par leur distribution limitée, mais le nombre total d'espèces reste finalement assez peu élevé. La faune des microcoléoptères associés aux matières végétales ligneuses en décomposition et aux accumulations de débris de bois au pied des vieux arbres est encore très mal connue.

L'impression générale qui se dégage des listes d'espèces de xylophages et saproxylophages actuellement disponibles pour Port-Cros est donc celle d'une certaine pauvreté, qui ne s'explique probablement pas uniquement par des facteurs d'insularité, ou par la rareté de certaines essences qui sont bien connues pour leur cortège remarquable de Coléoptères associés, comme le chêne-liège dans les Maures, mais peut-être aussi par d'insuffisantes prospections. En effet, plus que pour bien d'autres groupes, l'inventaire de la faune xylophage et saproxylophage se fonde non seulement sur la mise en oeuvre de techniques variées qui n'ont malheureusement été que peu ou pas du tout pratiquées sur Port-Cros, comme l'élevage des larves contenues dans le bois mort, l'usage de pièges divers (interception, lumière UV), mais aussi sur une très bonne connaissance de l'écologie des espèces. À cet égard, la comparaison des données "scolytes" de Veyret (1950-1951) et celles de Balachowsky (1949) est édifiante : alors que le premier auteur, non spécialiste de cette famille, n'observe que cinq espèces dans l'île (dont seules trois ont été contactées par lui-même), Balachowsky (1949) signale pas moins de onze espèces à Port-Cros dans sa "Faune de France" des Scolytides, famille dont il était le spécialiste. Le même constat peut être établi pour les Ciides dont seulement trois taxons sont actuellement connus de Port-Cros, valeur certainement très sous-évaluée compte tenu de l'abondance sur l'île des polypores dont ils se nourrissent. Ce groupe "défavorisé" a en effet toujours rebuté les entomologistes par les difficultés taxonomiques réelles auxquelles on se heurte lors de leur détermination, et par la rareté des spécialistes capables de les identifier (Rose, 2012).

A contrario, on peut aussi déceler dans certains cas une bien plus grande abondance insulaire (nombre de populations et/ou nombre d'individus par population) d'espèces très rares sur le proche continent. C'est le cas de certains végétaux vasculaires en limite d'aire de distribution (ex. *Crepis leontodontoides*, *Galium minutulum*, *Genista linifolia*, *Senecio crassifolius*), de deux Bryophytes (*Fossombronina angulosa*, *Rhynchostegiella litorea*) qui sont rares dans les Maures mais abondants à Port-Cros et en Corse (Hébrard, 1978), et d'un remarquable macrolichen, *Waynea stoechadiana*, décrit des vieilles futaies de Port-Cros, où il se développe fréquemment à la base des troncs de chêne vert, alors qu'il est très rare et menacé sur le continent (Abbassi Maaf et Roux, 1985).

Cette surabondance en individus concerne un nombre réduit d'espèces, dans des communautés appauvries, et elle s'observe aussi clairement chez les insectes Coléoptères des îles d'Hyères ; par exemple sur l'îlot de la Gabinière, Ponel et Andrieu-Ponel (1998) ont montré l'écrasante domination de *Biopanes meridionalis* (Tenebrionidae terricole), et dans une moindre mesure de *Dasytes tristiculus* (Dasytidae floricole), par rapport aux dix autres espèces de Coléoptères échantillonnées (Fig. 7).

Les processus à l'origine de cette "surabondance insulaire" mériteraient, là encore, d'être clairement élucidés, mais elle pourrait s'expliquer par le phénomène "d'inflation de densité" lié au relâchement des processus de compétition et à l'extension consécutive des niches écologiques de ces espèces en situation micro-insulaire (Blondel, 1995).

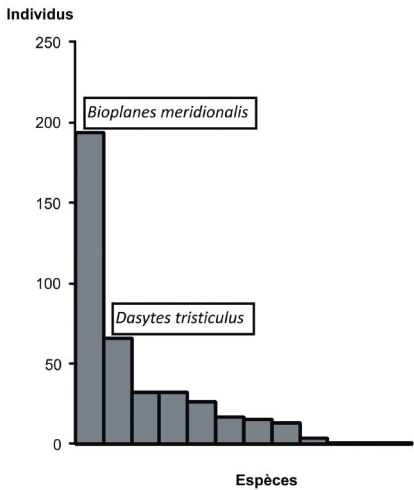


Figure 7. Distribution d'abondance de Coléoptères échantillonnés sur l'îlot de la Gabinière (Parc national de Port-Cros), montrant la prédominance de deux taxons, *Biopanes meridionalis* et *Dasytes tristiculus* (d'après Ponel et Andrieu-Ponel, 1998).

Impacts anciens de l'homme sur l'environnement terrestre des îles d'Hyères

Des usages épisodiques et variés, de la Préhistoire au XVIII^e siècle

Durant la Préhistoire, les premières traces d'occupation humaine sont ténues et débutent au Chalcolithique (vers 3000 ans avant notre ère) sur Porquerolles où un habitat, sans doute temporaire, est mentionné en arrière de la plage de Notre-Dame (Brun, 1997). À l'Âge du Bronze, plusieurs sites décelés sur Porquerolles (plage du Grand Langoustier, Brégançonnet, plage Notre-Dame, sud du cap des Mèdes) et au Levant (Petit Avis, Grand Avis), témoignent d'une fréquentation régulière des îles par l'homme. Remarquons qu'aucun site préhistorique n'a pour l'instant été signalé à Port-Cros. Ces points de fréquentation, tout comme ceux des III^e et II^e millénaires avant notre ère, ne suggèrent pas de véritable implantation insulaire et les impacts sur l'environnement sont probablement restés bien peu prononcés. Si, entre la fin du VI^e siècle et le V^e siècle avant notre ère, une petite communauté s'établit sur l'île du Levant (anse du Liserot), les quelques habitations fouillées n'attestent pas d'un vrai village permanent (Borréani, 1989), comme il en existe de nombreux sur la côte, en cette période de l'Âge du Fer. Il faut attendre la fin du II^e siècle avant notre ère pour qu'un véritable village soit fondé par les Massaliotes (Grecs de Marseille), au sud-est de Porquerolles, dans l'anse de la Galère (Brun, 1992, 1997). Cet habitat groupé, relativement urbanisé, a permis le développement d'activités halieutiques et agricoles. La mise au jour d'une aire à battre les céréales, de meules et surtout de terrasses de culture au-dessus du village (Brun, 1990) démontre que les habitants cultivaient à proximité, céréales, oliviers et amandiers (Chabal, 1991). Alors que ce site fut abandonné vers -25 avant notre ère, le village de Porquerolles – à l'emplacement du village actuel – se développa et fut occupé à partir de la moitié du I^{er} siècle avant notre ère jusqu'au début du V^e siècle (Brun, 1997). Cette période se caractérise par une forte mise en valeur agricole des plaines porquerolaises, Courtade, Brégançonnet et surtout Notre-Dame où existait une *villa*. À Port-Cros, les mises en culture semblent plus limitées et concernent, là aussi, les rares secteurs plats de l'île ; l'anse de Port-Man abrite le premier habitat attesté pour l'île, datant du I^{er} siècle avant notre ère, et occupé jusqu'à l'Antiquité tardive, tandis qu'un habitat de cette dernière période a aussi été mis au jour dans l'anse de la Palud. Les études sédimentologiques sur le liseré côtier mettent en évidence de puissants épisodes détritiques survenus durant cette époque gallo-romaine, première phase d'anthropisation des îles d'Hyères (Giraudou, 2000). Ces dépôts, fruits d'intenses érosions des sols, attestent non seulement de mises en culture importantes des plaines, mais aussi

de déboisements et défrichements des forêts et maquis occupant les versants.

Si, durant l'Antiquité tardive, les îles sont encore occupées avec la création de sites sur les hauteurs comme au cap des Mèdes à l'Est de Porquerolles, elles semblent être désertées après le VI^e siècle, sans doute en raison de trop nombreuses incursions sarrasines. Il faut toutefois se garder de conclusions trop hâtives, car la découverte en 1999 de noyaux d'olives conservés dans des niveaux humides près du village de Porquerolles et datés du X^e-XI^e siècle suggère que l'olivier était encore cultivé à cette période sur l'île (Pasqualini, 2003). Les archives sont, quant à elles, quasiment muettes jusqu'au milieu du XI^e siècle où une charte de 1056 évoque "*la dîme des lapins des îles*". Ce droit de chasse est confirmé en 1309 pour les îles de Port-Cros et du Levant, dans les comptes de la claverie (trésorerie) d'Hyères (Turc, 2003) ; il est précisé que les habitants d'Hyères et de Bormes pratiquaient cette chasse sur des essarts (terres défrichées récemment), ce qui témoigne de remises en culture, même localisées. Malgré l'insécurité régnant dans la région tout au long du Moyen Âge, l'environnement terrestre des îles a dû être exploité de façon épisodique, notamment aux abords des rares habitats fortifiés de cette époque, le fort Sainte-Agathe à Porquerolles et le monastère cistercien des îles d'Hyères fondé vers 1150, vraisemblablement sur l'île du Levant, près du lieu-dit Le Castelas.

Au XVI^e siècle, suite à la venue de François I^{er} à Hyères en 1531, les îles furent érigées en Marquisat des Îles d'Or jusqu'en 1785, mais leur valeur économique modeste et le climat persistant d'insécurité qui régnait dans la région n'incitèrent guère les divers marquis propriétaires à y engager des aménagements onéreux (Rigaud, 1997). En effet, la situation géographique privilégiée des îles sur des routes maritimes fréquentées en faisait de véritables "nids de pirates", recherchés par les Maures, Turcs, Génois et même Monégasques. Malgré tout, Porquerolles, encore inhabitée en 1539 selon son propriétaire François Forbin, est reconnue par Raimon de Soliers (vers 1564) pour sa production de blé, et quelques années plus tard, pour ses forêts, suite à une enquête conduite en 1576 par deux commissaires du roi ; ceux-ci mentionnent la présence de barques de la région marseillaise, chargées de charbon de bois confectionné sur l'île (Rigaud, 1997). Au Levant, la chronique de Barberousse, datée des années 1530, évoque la présence de paysans sédentaires qui élèvent des vaches et caillies, produisent des fruits et du miel. L'agriculture au Levant est confirmée dans un texte de 1540 issu de la viguerie d'Hyères : "*en la grande île, cinq hommes de Bormes y ont labourage car font des essarts [...] ; les hommes d'Hyères, de Bormes et de Pierrefeu ont liberté de pâturage, lignerage (coupe de bois) et d'essartage, sans licence du*

seigneur du lieu" ; la superficie de ces cultures représentait environ cinquante hectares (Rigaud, 2003). L'île de Port-Cros n'est guère mentionnée durant cette période, mais la qualité de ses mouillages reste bien appréciée, y compris des Ottomans qui la figurent en bonne place dans le célèbre portulan de Pîrî Reis (*Kitâb-i Bahriye*, écrit en 1521), sans doute la plus ancienne carte connue des îles d'Hyères. Mais sur terre, le dénuement persiste et le seigneur allemand de Rocquendorf, investi du Marquisat en décembre 1549, ne conserva son fief que deux années car il en avait une bien piètre estime : *"Ces îles, à nous dûment appartenant, et qui sont Bagaud, Portcros et Isle-du-Levant, ne nous sont pas seulement inutiles et de nulle valeur ni profit, mais elles sont très préjudiciables à nous et à la chose publique de nostre pays, pour ce que c'est le repaire et le refuge de galères, fustes, brigantins et autres navires de pirates infidèles..."*.

Aux XVII^e et XVIII^e siècles, les îles servirent régulièrement de point d'appui aux flottes françaises et ennemies, surtout de pirates ou corsaires (Rigaud, 2006). Par exemple, en février 1622 une lettre émanant du capitaine de Brégançon évoque l'accostage de trois vaisseaux turcs sur l'île du Levant, au Titan où *"il y avoit environ soixante personnes entre hommes femmes et enfens qui cultivoyent la terre"* et ces corsaires ont *"mis en piesses les bestes"* (Rigaud, 2009). En 1635, les fortes tensions avec l'Espagne conduisent les autorités royales à construire ou réparer de nombreux forts sur Porquerolles et Port-Cros et à envoyer des garnisons, ce qui occasionna probablement de forts impacts environnementaux. Au détour des chroniques guerrières, on remarque l'accostage sur l'île de Bagaud de quelques chaloupes de la flotte anglo-néerlandaise, en 1708, dont les soldats *"tuèrent quantité de bestiaux qui appartenaient au commandant de Port-Cros"* (Denis, 1882). Ainsi, même sur une île de petite taille, la pression récurrente de pâturage a dû profondément modifier la végétation initiale, déjà mise à mal par l'exploitation de bois de chauffage destiné à Marseille. Mais l'insécurité prégnante n'autorisait toujours pas une valorisation suivie des terres insulaires. Certes, quelques terres étaient cultivées au Levant par des religieux, et sur les autres îles une faible population, surtout liée aux garnisons des forts, pratiquait les cultures vivrières et de céréales, un peu d'élevage et du bûcheronnage (Rigaud, 1997).

Il demeure donc délicat d'estimer les impacts réels de ces pratiques qui se sont exercées de façon récurrente sur un territoire aux ressources naturelles restreintes. A la fin du XVIII^e siècle, les exactions commises par les divers belligérants, les troupes mises en quarantaine ou les quelques familles qui y vivaient, semblent si étendues que les Îles d'Or *"n'étaient absolument que des rochers arides"* selon Diane de Vichy, en villégiature à Hyères lors de l'hiver 1767-1768. A Port-Cros, les archives du Génie de

la Marine consignent l'état très dégradé de l'environnement (Pasqualini, 1995) : *"il y a dans l'île quelques petits bouquets de pins et les bois à brûler dont on fait usage sont les souches de bruyère que les paysans arrachent durant les saisons mortes"*. De fait, *"aucun bois dans l'île n'est propre à faire la quantité de palissades qu'il faut pour les forts"* (1759), et *"le défrichement continuel fait que le peu de terre qui se trouve sur le pendant des montagnes est entraîné par les pluies orageuses dans le port"* (1771). Pour pallier en partie ces impacts, les inspecteurs du Génie suggèrent à plusieurs reprises qu'*"il faudrait bannir les chèvres"*. A cette époque de la Révolution, *"un tiers de l'île (environ 200 hectares) était en cultures lorsque des bandes de pillards, venant du continent, la saccagèrent et arrachèrent les vignes, orangers, oliviers..."* (Noblet, in Jahandiez, 1929). En 1796, quelques cultures d'olivier et de vigne subsistaient, mais la plupart des champs étaient revenus en friche et l'île ne restait exploitée que pour son bois de chauffe.

Des paysages en mutation au XIX^e et XX^e siècles

Durant la première moitié du XIX^e siècle, les îles d'Hyères subissent un impact environnemental croissant, d'abord lié aux activités militaires : renforcement des garnisons qui atteignent trois mille hommes en 1810, réaménagement de forts et implantation de nouvelles batteries, champs de tir à Porquerolles (aux Mèdes) et surtout à l'île du Levant qui occasionnent destruction directe de la végétation et incendies de maquis ou forêts. Mais si la présence militaire s'amenuise nettement dès les années 1870, les stationnements temporaires des rapatriés des guerres d'outre-mer dans les lazarets engendrent un afflux conséquent de soldats, quinze mille hommes à Port-Cros en 1885-1886, dans le camp Courbet à la croisée des chemins de Port-Man et de la Vigie (Guillon, 1997).

Terres isolées toujours marginales et marginalisées, les îles vont être choisies comme lieux de délocalisation d'usines de soude, devenues bien trop polluantes pour la région marseillaise (Daumalin, 2006). La première implantation survint en 1817 sur Port-Cros, à Port-Man, suivie par une autre dans le même secteur, en 1825. Selon Jahandiez (1929), *"cette fabrique a contribué pour une large part à la destruction des bois de pins de l'île du Levant"*. À Porquerolles, une fabrique de soude fut construite au Langoustier en 1826 et fonctionna jusqu'en 1876. Ces usines très polluantes, avec leurs rejets d'acide chlorhydrique, ont fortement altéré la végétation environnante, déjà fragilisée par les coupes de bois qui leur servaient de combustible. Au Langoustier, le maire d'Hyères Alphonse Denis déplorait en 1853 la destruction de la forêt littorale sur quatorze hectares et l'éclosion de fréquents incendies.

La volonté de mettre en valeur à moindre frais le patrimoine agricole des îles va engendrer deux épisodes dramatiques impliquant des enfants,

même si leurs initiateurs affichaient à l'origine une certaine démarche philanthropique. Sur l'île du Levant, est créé en 1861 par le comte de Pourtalès un pénitencier agricole, la colonie de Sainte-Anne, véritable bagne qui a regroupé jusqu'à trois cents enfants, employés à diverses tâches agricoles avant son démantèlement en 1878 par l'Etat (Gritti, 1999) ; les cultures s'étendaient alors sur 400 hectares dont 65 hectares de vignobles (Jahandiez, 1929). Quelques années plus tard, à Porquerolles, le nouveau propriétaire de l'île, Léon de Roussen, implante une "colonie agricole" forte d'une centaine d'enfants qui finissent par se révolter en 1886 face à la dureté du travail et aux mauvais traitements subis. À cette époque, la notice *Une excursion à Porquerolles* du professeur de sylviculture G. Des Chesnes (1886) dresse un premier état descriptif des boisements de l'île, secteur par secteur.

Le relief plus accidenté de Port-Cros l'a sans doute davantage préservé de fortes velléités de mise en valeur agricole, même si en 1836 les cultures s'étendaient tout de même sur 86 hectares selon Noblet (Jahandiez, 1929). Si la population croît jusqu'en 1840, l'île connaît ensuite une diminution sensible de ses résidents qui passent de soixante-cinq à trente-cinq habitants (Guillon, 1997). Sur l'île de Bagaud existait une location de chasse, mais laissée librement ouverte aux habitants de Port-Cros. Vers 1890, la vente de l'île au marquis de Beauregard engendre la "grande mutation" des usages (Moutte, 1988), avec l'abandon des cultures et une quasi-disparition de l'exploitation forestière. Dès lors, le retour de la forêt, conjointement à la densification des maquis port-crosiens, va s'accélérer, favorisé en cela par une première "mise en protection" de l'île par Marcel Henry, propriétaire à partir de mars 1921 (Jahandiez, 1929). Les dynamiques écologiques liées à ces changements d'usage à Port-Cros, depuis la fin du XIX^e siècle, seront détaillées et discutées dans le paragraphe suivant.

Finalement, qu'en est-il de l'influence des incendies de forêt, éléments majeurs de perturbation des écosystèmes forestiers méditerranéens ? Les données demeurent très succinctes pour les îles d'Hyères. Il conviendrait de réaliser une véritable "histoire des feux" basée sur l'étude des archives et la recherche des charbons de bois contenus dans les sols (pédoanthracologie) afin de mieux comprendre l'influence des incendies sur la composition spécifique et la structure des formations boisées. En fait, les écrits consultés ne mentionnent curieusement la présence d'incendies qu'à partir du milieu du XIX^e siècle, avec des conséquences écologiques semble-t-il assez peu marquées, à l'exception du grand incendie de l'été 1897 survenu sur Porquerolles (Tabl. II). Ces incendies "tardifs" sont peut-être une conséquence de la pauvreté de la couverture forestière jusqu'au milieu du XIX^e ?

Tableau II. Principaux incendies de forêt répertoriés aux XIX^e et XX^e siècles sur les îles d'Hyères.

Ile	Lieux	Date	Remarque	Source
Porquerolles	Langoustier et environs	entre 1856 et 1865	Plusieurs feux	Guillon (1997)
Porquerolles	Plaine Notre-Dame	février 1887	Vignobles brûlés	Guillon (1997)
Porquerolles	Du col du Langoustier à l'Oustaou de Diou, phare et village	août 1897	Gigantesque foyer ayant brûlé près de la moitié de l'île durant 15 jours	Jahandiez (1929)
Porquerolles	Notre-Dame	été 1913		Guillon (1997)
Porquerolles	La Galère / Oustaou de Diou	1927		Jahandiez (1929)
Porquerolles	Est de la plage Notre-Dame	21 août 1998	2 ha brûlés	http://www.promethee.com/
Port-Cros	Pointe de la Galère	août 1913		Jahandiez (1929)
Bagaud	Côte Est, au nord du débarcadère	4 juin 1995	1,5 ha brûlés	http://www.promethee.com/

Entre 1980 et 2011, la base de données officielle des incendies de forêts, Prométhée (<http://www.promethee.com/>) ne mentionne que 25 feux forestiers sur les îles d'Hyères (21 à Porquerolles, 2 à Port-Cros, 1 au Levant et 1 à Bagaud), mais ces incendies sont de superficies très réduites, inférieures à un hectare, hormis un feu à Porquerolles le 21 août 1998 (2 ha) et un à Bagaud le 4 juin 1995 (1,5 ha).

Au fil des siècles, les multiples impacts environnementaux, concentrés sur cet espace insulaire exigu, ont profondément modelé les paysages et la dynamique des écosystèmes soumis, tour à tour, à des phases de pressions intenses suivies d'abandons plus ou moins longs. Cet aperçu d'écologie historique serait certes à approfondir, mais il montre que les trois grandes îles d'Hyères ont connu des destinées d'usages contrastés selon les époques, contribuant à modeler davantage leurs spécificités environnementales originelles.

Dynamique des paysages et des écosystèmes forestiers de Port-Cros

Les caractéristiques structurales liées à la dynamique des paysages et écosystèmes de Port-Cros depuis un siècle sont connues dans leurs grandes lignes, grâce aux premières descriptions d'Emile Jahandiez (Jahandiez, 1929), suivies des études de phytosociologie et de cartographie de René Molinier réalisées en 1937 et 1951 (Molinier, 1937, 1952, 1963), puis des cartes phytosociologiques dressées par André Lavagne (Lavagne, 1972 ; Lavagne *et al.*, 2007), levées respectivement en 1969 et 2004, et finalement des précieuses études sur la phytomasse des maquis et forêts de l'île conduites par Lavagne et ses collaborateurs (Lavagne 1985, 1988 ; Lavagne et Delcourt, 1985 ; Lavagne *et al.*, 2007 ; Lavagne et Rebuffel, 2011). Parallèlement, les prospections ornithologiques nous donnent une image assez précise de la dynamique de ce peuplement port-crosien, grâce aux inventaires publiés par Rivoire et Hüe

(1956), Besson (1975), Gallner et Marchetti (1977), Vidal (1986), Zammit (2003) et Cheylan (2009).

Dynamique écologique depuis le XIX^e siècle et le mythe de la "forêt originelle" de Port-Cros

A la fin du XIX^e siècle, l'île devait être assez largement couverte de pins d'Alep (*Pinus halepensis*), ce qui témoigne des dégradations antérieures de la forêt. Suite à l'excursion de la Société botanique de France en mai 1899, le célèbre botaniste et phytogéographe Charles Flahault note ainsi : *"l'île de Port-Cros est couverte de maquis et de bois de pins d'Alep, quelques champs occupent le voisinage immédiat des criques et quelques fonds de vallons"*. Ce constat est corroboré par l'étude dendroécologique de Devaux *et al.* (1976) qui notent que l'âge moyen des pins en 1975 est de 110 ans, ce qui implique des semis vers 1865. La présence de charbonnières et d'une usine de soude à Port-Man montre que des espaces étendus de maquis élevé à bruyère arborescente (*Erica arborea*), arbousier (*Arbutus unedo*) et chêne vert (*Quercus ilex*) devaient exister.

Au contraire du Levant et de Porquerolles, la carte d'état-major de 1861 ne mentionne aucune zone cultivée sur Port-Cros, bien que la Palud, Port-Man, la Sardinière (Jardinière), l'usine de soude et le Ménage soient déjà figurés sur cette carte. Compte tenu de la nature autarcique de ces exploitations, les rares habitants devaient cultiver les espaces voisins en maraîchage, ce qui est suggéré par leur implantation toujours située dans des vallons où coule un ruisseau temporaire et où le sol est le plus profond. De plus, ces exploitations devaient entretenir de petits troupeaux comme l'indique la maison aux vaches du Manoir, ce qui contribuait à dégrader la végétation de l'île. A la fin du XIX^e siècle, cinq fermes furent édifiées et plusieurs vignobles créés ; on y cultivait mûrier, artichaut et y élevait moutons et chèvres (Jahandiez, 1929). Le paysage dominant de Port-Cros à cette époque était sans doute celui d'un maquis bas traité en taillis avec coupes à blanc d'espèces rejetant facilement de souche (bruyère, arbousier), recherchées pour leur capacité à brûler lentement grâce à leur bois très dense.

Tous ces éléments suggèrent un développement assez restreint des espaces cultivés, puisque dès le début du XX^e siècle l'agriculture est quasiment abandonnée. Jahandiez (1929) insiste à plusieurs reprises sur l'abandon généralisé des terres cultivées dans les vallons port-crosiens, le long des vallons du Manoir et de la Solitude existaient *"des cultures de primeurs qui se déployaient depuis la ferme jusqu'au réservoir ; actuellement tout est en friche et la végétation spontanée reprend ses droits"*, et le sentier longe *"des vignes abandonnées, en partie disparues sous les cistes et les lentisques"* ; au vallon Notre-Dame, *"des champs, qui étaient cultivés il y a quarante ans, sont complètement tombés en*

friches ; on aperçoit çà et là, des ceps de vignes parmi les hautes herbes ; des arbres fruitiers, figuiers et cerisiers, végètent encore malgré leurs branches mortes... ". Il rencontre ce même paysage de friches "dans la vallée jadis cultivée de la Palud", le long du petit vallon de la Sardinière et au sein de "la large vallée de Port-Man". Suite à l'apogée de l'agriculture à la fin du XVIII^e siècle (200 ha cultivés en 1789), les surfaces agricoles ont rapidement régressé, pour être réduites à 86 ha en 1836, puis à des parcelles encore plus réduites, qui ne sont même pas cartographiées en 1861. Leur abandon daterait de l'orée du XX^e siècle, puisque Flahault note encore, en 1899, quelques champs en fond de vallon, qui seront abandonnés peu après.

Si Jahandiez (1929) évoque "les collines boisées" de Port-Cros, le couvert forestier devait être encore bien clairsemé pour autoriser le maintien d'une plante héliophile comme l'Euphorbe : "la végétation des sous-bois est la même qu'à Porquerolles ; ce qui frappe surtout ici, c'est la vigueur des euphorbes, une des plus belles, l'*Euphorbia Characias* L., atteint et dépasse quelquefois un mètre cinquante de hauteur". En 1937, René Molinier avait d'ailleurs été frappé par : "l'énorme extension et le magnifique développement du maquis élevé, impénétrable, à *Arbutus unedo* et *Erica arborea*, avec des bruyères dépassant 4 m et des arbousiers dépassant 6 m de hauteur", tandis que la forêt de chênes verts avait beaucoup moins fixé l'attention de l'auteur, preuve de sa faible extension (Molinier, 1952). Selon lui, l'extension du pin d'Alep et du chêne-liège ne serait imputable qu'à l'Homme, constat à rapprocher de celui de Flahault (1899) qui estimait que "le chêne-liège ne paraît pas exister actuellement à Port-Cros, du moins à l'état spontané".

Pour les oiseaux, Jahandiez (1929) et Meylan (1937, cité par Vidal, 1986) mentionnent deux espèces de petits passereaux granivores : le chardonneret (*Carduelis carduelis*) et le moineau domestique (*Passer domesticus*), et deux espèces à plus vaste amplitude d'habitat qui pénètrent dans les ambiances forestières : le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) et le merle noir (*Turdus merula*). L'absence des fauvettes *Sylvia melanocephala*, *S. cantillans* et *S. undata* ainsi que du rossignol (*Luscinia megarhynchos*), espèces abondantes et caractéristiques des différents stades de régénération du maquis dans les environnements insulaires, est remarquable. Certes, ces espèces, souvent difficiles à observer mais aisément détectées par leurs cris, peuvent avoir échappé à Jahandiez, qui était botaniste, mais leur absence de la liste de Meylan, un excellent ornithologue, est plus troublante. L'île devait alors être une zone d'hivernage et de passage en migration des Turdidés fréquents dans ces maquis insulaires (merle noir *Turdus merula*, grives draine et musicienne *T. viscivorus* et *T. philomelos*), qui exploitent les arbustes qui fructifient en cette saison. Il est possible que les Sylvidés et les petits Turdidés

insectivores, qui constituent la guilde caractéristique de ces formations de maquis, n'avaient pas encore saturé ce biotope dont l'extension était récente, puisqu'elle faisait suite à l'abandon de l'exploitation agricole et forestière depuis seulement quinze à vingt ans. Leurs faibles densités n'auraient donc pas permis à Meylan (1937) de les détecter. Bien que la liste donnée au début du XX^e siècle soit sûrement très incomplète (6 oiseaux terrestres en prenant en compte les non passereaux vs 20 espèces dans les années 1970 selon Besson, 1975), elle reflète la rareté, voire l'absence, des communautés d'oiseaux insectivores du maquis et plus sûrement l'absence totale des passereaux forestiers, notamment des mésanges (Paridés), à l'exception du merle noir et du pinson des arbres. En effet, dix-huit ans plus tard, Rivoire et Hüe (1956) dans la première liste assez complète de l'avifaune de l'île, notent la présence des espèces caractéristiques du maquis (Sylvidés et rossignol), tout comme Westernhagen (1954) qui observe sur l'île du Levant l'abondance de la fauvette mélanocéphale et du rossignol.

Durant la période 1920-1960, la composition du peuplement ornithologique de Port-Cros apparaît en cohérence avec la structure de la végétation décrite par Molinier (1952) : (i) dominance d'oiseaux insectivores du maquis haut, avec toutefois d'assez vastes espaces de maquis bas où se rencontrent le chardonneret (*Carduelis carduelis*) et la fauvette pitchou (*Sylvia undata*), (ii) absence d'espèces des stades pré-forestiers : mésanges (Paridés) et fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) et (iii) présence de friches résiduelles avec la huppe (*Upupa epops*) et le pic vert (*Picus viridis*).

L'ensemble de ces observations n'étaye donc pas du tout l'existence actuelle d'une "forêt originelle" à Port-Cros, comme le proclament pourtant avec emphase, dès les années 1930, maints écrivains et même des naturalistes et scientifiques aguerris tels que les entomologistes Paul Veyret (1934) : "*Sa nature semble être restée celle de toujours ; telle nous la retrouvons telle elle devait être dans les temps où la grande forêt recouvrait la Provence (...)*", Francis Bernard (1958) : "*L'île de Port-Cros (...) conserve des forêts de Chênes-verts très anciennes (...) et n'ayant sans doute jamais brûlé*", et même Alfred Serge Balachowsky, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, qui milite avec ferveur pour la création d'un Parc national à Port-Cros auprès du Sous-Préfet de Toulon (in litt., 4 mars 1963) : "*Miraculeusement protégée contre les dégradations de la civilisation de l'homme sous toutes ses formes (...), Port-Cros constitue actuellement la dernière station méditerranéenne où faunes et flores se sont perpétuées dans leur intégralité à travers des milliers de millénaires. L'île est aujourd'hui le reflet exact de ce qu'elle pouvait être avant la présence de l'homme, sous le jeu exclusif des équilibres naturels*". Pour sa part, René Molinier, le premier phytosociologue ayant étudié ces

îles, estime que *"si les forêts initiales ont disparu (...), l'influence de l'Homme était peu importante sur la constitution fondamentale et l'évolution des groupements végétaux"* (Molinier, 1937). Il considère que la végétation potentielle – qualifiée de "climatique" ou "climacique" – est sans conteste la forêt de chêne vert (association du *Quercetum ilicis galloprovincialis*). Sa première impression est pleinement renforcée une quinzaine d'années plus tard, car il évoque la *"chênaie d'yeuse originelle"*, et son *"caractère vraiment exceptionnel... qui mérite d'être placé sous la sauvegarde effective de l'Etat, sous la forme de réserve nationale ou toute autre forme permise par les règlements en vigueur"* (Molinier, 1952).

Ce mythe tenace d'une "forêt originelle" prévaut depuis un siècle, et il perdure encore assez fréquemment dans l'imaginaire collectif, chez bon nombre d'amoureux des Îles d'Or et même auprès de certains gestionnaires : *"Il en résulte un aspect de forêt vierge caractéristique notamment de Port-Cros"* (Jensen, 2002).

De la difficulté d'estimer correctement les trajectoires dynamiques des écosystèmes ou des populations

Estimer de manière robuste les dynamiques écologiques, que ce soit au niveau des écosystèmes ou des populations, nécessite des suivis réguliers, selon des protocoles fiables et reproductibles, qui se déroulent sur un laps de temps suffisant, dans l'idéal au moins quelques décennies. Mais force est de constater que de telles données restent très rares à l'échelle du Parc national de Port-Cros, hormis pour les oiseaux et quelques placettes forestières dont les suivis seront discutés par la suite. Cette situation est malheureusement générale, car les études diachroniques restent rarissimes en région méditerranéenne.

Ainsi, chez les Arthropodes terrestres, les approches diachroniques (ou même de simples inventaires réalisés périodiquement) qui pourraient renseigner sur les grands changements de faune induits par la reforestation de l'île sont quasiment absentes. *"L'absence de listes ou de catalogues pour les principaux ordres et familles d'insectes rend donc tout travail de synthèse tant soit peu approfondi, difficile et prématuré. Il implique au préalable des vérifications préliminaires dans les collections et aussi l'attente de recherches de systématique plus nombreuses en ce qui concerne spécialement les groupes négligés jusqu'ici, tels que les Diptera, Hymenoptera, Thysanoptera, Homoptera, Heteroptera et les Orthopteroidea, etc."* Ce constat établi en 1963 par Balachowsky est hélas toujours d'actualité !

Seuls quelques groupes ont fait l'objet d'inventaires plus ou moins réguliers sur de longues périodes. Les Arachnides forment peut-être le groupe le mieux documenté avec les prospections assidues et répétées

de Denis (1933, 1934, 1935, 1937, 1966), et plus récemment le travail considérable de Kovoov et Muñoz-Cuevas (2000), inventaire très complet qui fournit de précieux éléments de comparaison en référence aux anciennes données de Denis. Chez les Coléoptères, Veyret (1950-1951) a mené le premier travail sérieux d'inventaire, qui reste à la base des connaissances de la faune de l'île. Il n'existe malheureusement pas d'études récentes de cette ampleur, si ce n'est la tentative de compilation par Bigot (1994), mais les nombreux travaux publiés au cours des dernières années offrent çà et là des perspectives diachroniques sur la dynamique de l'entomofaune de Port-Cros. Les Orthoptères restent peu documentés (Gouillard, 1965 ; Favard, 1974 ; Ponel, 1984b), même si Paumier (comm. pers. 2010, non publié) a réalisé une synthèse des connaissances sur cet ordre. Les Hyménoptères Formicidae sont assez favorisés puisque Bernard a fréquenté l'île sur une longue période et réalisé plusieurs synthèses de la myrmécofaune insulaire (Bernard, 1958, 1977) ; enfin, Berville (2012) a proposé très récemment un bilan des connaissances sur le sujet, à partir de nouvelles prospections réalisées en 2010-2011 (Tabl. VII). Un certain nombre de problèmes taxonomiques complexifie les comparaisons car plusieurs espèces signalées par Bernard sont soit actuellement non reconnues par les myrmécologues, soit d'identification peu vraisemblable. De plus les techniques d'échantillonnage utilisées par les deux auteurs ne sont pas directement comparables.

Comme on le voit, il n'existe pas d'études écologiques quantitatives des communautés menées avec un recul suffisant pour qu'elles soient exploitables en matière de gestion conservatoire. Il s'agit en effet le plus souvent de campagnes d'échantillonnage réalisées à plusieurs dizaines d'années d'intervalle, à partir de protocoles hétérogènes, et dont les résultats peuvent tout au plus être interprétés en terme qualitatif (présence/absence). Il est de plus extrêmement hasardeux de conclure à l'apparition ou à la disparition de telle ou telle espèce d'Arthropode sur la base d'observations isolées menées hors protocole de suivi. Ainsi, certaines espèces paraissent avoir "soudainement apparues" dans le massif des Maures alors qu'elles y ont probablement toujours été présentes mais non détectées, comme *Tillus pallidipennis* au Cap Taillat (Ponel, 2006), ou *Limoniscus violaceus* dans la plaine des Maures (Serres et Blanc, 2010). Des cas d'espèces "nouvelles" en expansion sont cependant connus chez les Coléoptères dans la région, comme *Philonthus diversiceps* qui est réellement apparu dans le Var (et en France) à une date probablement très récente (Allemand *et al.*, 2012). Enfin, certaines espèces considérées comme éteintes dans les limites de notre pays pouvaient en fait simplement passer inaperçues pendant de longues périodes : plus d'un siècle pour *Sphinctotropis corsicus* (Casset *et al.*,

2009), 150 ans pour *Bius thoracicus* (Brustel et Soldati, 2009). Notons que ces espèces à "éclipses" appartiennent très souvent à la catégorie des saproxylophages dont les exigences écologiques et trophiques sont parfois extrêmement subtiles et mal connues. Ces cas extrêmes illustrent bien les difficultés auxquelles on se heurte lorsqu'il s'agit d'interpréter l'extinction locale présumée, ou au contraire l'apparition inopinée, d'une espèce d'Arthropode.

Quelles dynamiques actuelles ? Enseignements des études diachroniques depuis la création du parc national

Avec la création du Parc national de Port-Cros en 1963, les études relatives à l'avifaune et à la végétation ont conduit à une image plus précise de la dynamique de ces communautés forestières et pré-forestières chez ces groupes taxonomiques. Toutefois, les interprétations phytodynamiques sont demeurées controversées et discutées entre les phytosociologues provençaux : voir notamment le débat par publications interposées entre les conceptions de Roger Loisel (1971, 1976) et celles de René Molinier (1973). Ces divergences s'expliquent, pour partie, par l'absence quasi complète de données paléoécologiques qui n'autorisent pas une vision objective de la végétation potentielle des îles, laissant la part à des interprétations subjectives.

Dynamique globale de la végétation

La carte phytosociologique de Port-Cros et des îlots satellites, levée de 1967 à 1969 par Lavagne et Moutte (*in* Lavagne, 1972) (Fig. 8b), montre que le maquis haut couvrait 413 ha, soit 66% de la surface de l'île, et que la yeuseraie (qualifiée de « climacique » + « initiale ») s'étendait sur 65 ha, soit 10% de la surface de l'île. Curieusement, la carte des formations végétales de l'île levée en 1951 par Molinier (1952) (Fig. 8a) est contradictoire avec celle de Lavagne et Moutte puisqu'elle fait apparaître de vastes surfaces de l'île couvertes par la yeuseraie, là où ces derniers notent un maquis haut, une vingtaine d'années plus tard. Dans un article postérieur, Molinier (1971) précise que cette contradiction est imputable à différentes appréciations des stades de régénération de la yeuseraie : « Selon que l'on reconnaîtra déjà l'association du chêne vert dans le taillis pur ou que l'on exigera d'y voir en sous-bois quelques-unes des caractéristiques ci-dessus (*Ruscus aculeatus*, *Carex distachya*, *Asplenium adanthium*, *Phillyrea media* et *angustifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Clematis flammula*, *Smilax aspera*, *Rubia peregrina*, *Asparagus acutifolius*), l'importance attribuée à la yeuseraie de Port-Cros sera plus ou moins grande ».

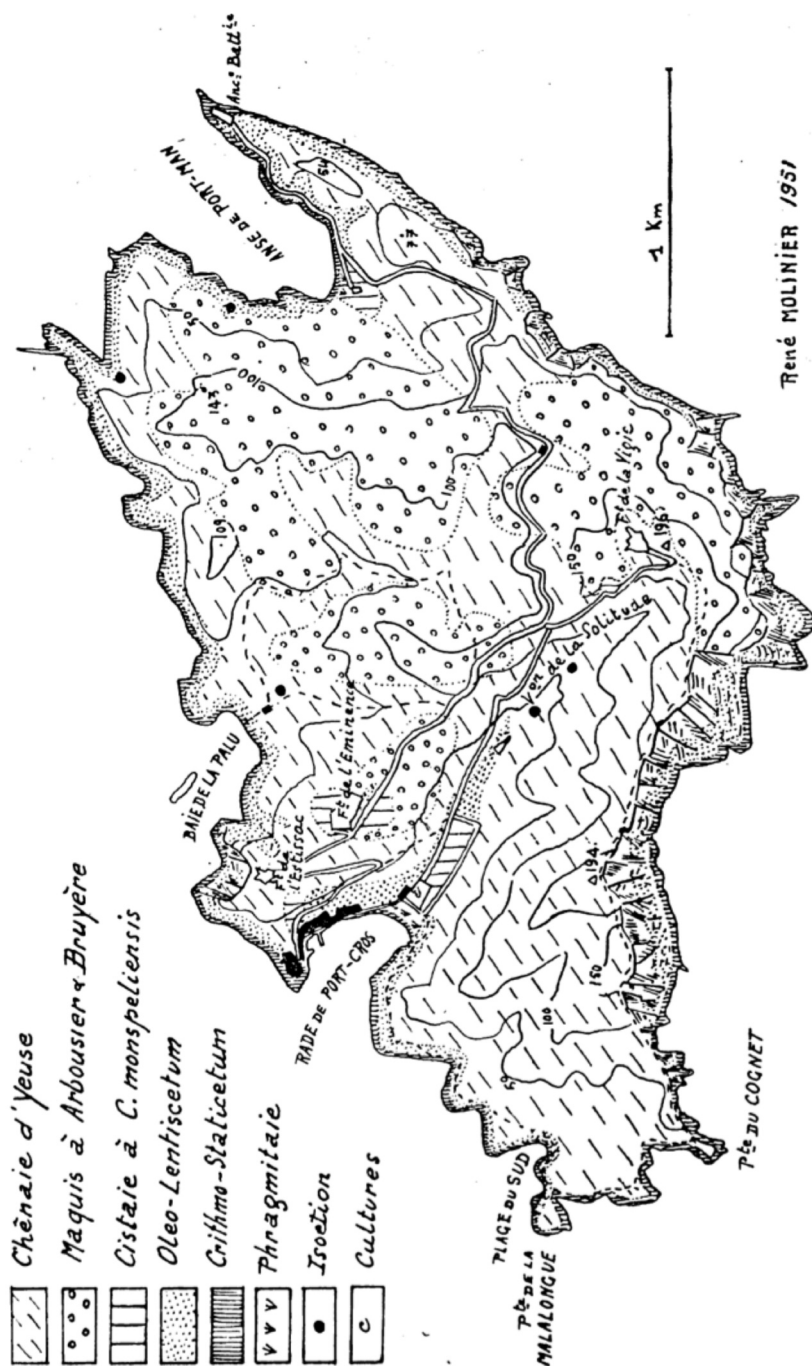


Figure 8a. Carte des principales formations végétales de l'île de Port-Cros dressée par René Molinier (1952).



Figure 8d. Légende des deux cartes de végétation de Port-Cros de Lavagne (1972) et Lavagne *et al.*, (2007).

Le maquis haut observé en 1937 et 1951 par René Molinier était donc déjà nettement infiltré de jeunes plants de chênes verts, sans que les espèces compagnes de la yeuseraie soient présentes. Deux hypothèses, non contradictoires, peuvent être avancées pour expliquer cette dispersion des semences de chênes dans le maquis :

- (i) des individus ont subsisté dans les zones non exploitées par les bûcherons alimentant les charbonnières et l'usine de soude, car difficiles d'accès, notamment la côte sud ; de là, les glands ont été transportés par les rats (*Rattus rattus*) et les mulots (*Apodemus sylvaticus*), dans les zones de maquis proche ;

- (ii) des glands ont été transportés dans le tractus digestif de Columbides, à partir de zones proches du continent. Jahandiez (1914) signale en effet que le pigeon biset (*Columba livia*) et le pigeon colombin (*C. oenas*) sont communs lors des passages sur les îles d'Hyères, observation confirmée par Besson (1975) pour le pigeon colombin. Depuis les années 1980, aucune de ces deux espèces n'a été observée en migration sur les îles, alors que le pigeon ramier (*Columba palumbus*), est devenu un migrateur abondant en automne, avec des individus hivernants et reproducteurs (Vidal, 1986 ; Zammit, 2003).

La croissance rapide du maquis rejetant de souche après la coupe offrant un couvert au développement des plantules de chênes verts explique la vitesse à laquelle la yeuseraie s'est développée sur l'île après l'abandon des activités humaines lors de la première guerre mondiale.

De plus, la carte de Lavagne et Moutte montre clairement que la yeuseraie qu'ils qualifient de « climacique » est composée de fragments plus ou moins connectés qui occupent essentiellement les vallons où les habitations (Fig. 8b), et par conséquent l'agriculture, étaient implantées. C'est dans ces zones que les conditions édaphiques (sol profond et humidité relative liée à la faible évaporation et la présence de ruisseaux temporaires) sont les meilleures, ce qui suggère que ces boisements aient pu constituer les avancées pionnières de la yeuseraie avant de coloniser les espaces de maquis adjacent, facilitant le transport des diaspores par les rats dont les distances de déplacement n'excèdent pas deux cents mètres dans les îles d'Hyères (Derré, 2002 ; Ruffino et Vidal, 2012).

Une nouvelle carte de végétation a été dressée au 1/5000^{ème} par André Lavagne et collaborateurs, entre 2002 et 2004, ce qui a permis d'estimer la dynamique du couvert végétal depuis la première cartographie précise de 1969, soit un laps de temps de 35 ans (Lavagne *et al.*, 2007) (Fig. 8c). Pour chaque unité phytoécologique identifiée a été réalisée une comparaison diachronique des superficies qui ont été numérisées grâce à un logiciel de SIG. Si nous ne retenons pas ici les intitulés relatifs aux

divers types de yeuseraie ("yeuseraie climacique" et "yeuseraie initiale proclimacique" que nous qualifierons respectivement de "yeuseraie évoluée" et de "yeuseraie jeune") car ils correspondent à une conception trop fixiste des dynamiques végétales, sans données objectives sur la végétation potentielle locale, il n'en demeure pas moins que cette comparaison diachronique est très précieuse pour bien quantifier la dynamique spatiale des ensembles forestiers, préforestiers et de maquis de Port-Cros (Tabl. III, Fig. 9).

Ces données synthétiques montrent la progression spatiale de la "yeuseraie évoluée" qui passe en 35 ans de 50 ha à près de 80 ha, et aussi celle de la "yeuseraie jeune" dont la surface passe de 12 ha en 1969 à 85 ha en 2004. Toutefois, la progression la plus spectaculaire est celle d'une structure mixte à *Quercus ilex*, *Arbutus unedo* et *Erica arborea* ("yeuseraie maquis-mixte" *sensu* Lavagne) qui couvrait seulement 14 ha en 1969 mais 242 ha en 2004. Au total, les surfaces couvertes par la yeuseraie *sensu lato* passent de 80 ha à 407 ha (Lavagne *et al.*, 2007). Ces progressions se font surtout au détriment des secteurs de maquis pur dont les superficies chutent de 413 ha en 1969 à 69 ha en 2004.

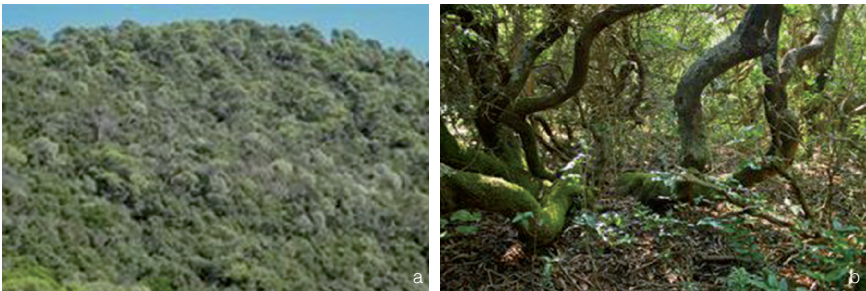


Figure 9. a : paysage forestier de l'île de Port-Cros montrant la pinède de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) dominant encore la chênaie verte et le maquis élevé thermophile à arbousier (*Arbutus unedo*) et olivier (*Olea europaea*) (photo P. Ponel / IMBE) ; b : sous-bois dense avec *Arisarum vulgare* sur l'île de Bagaud (photo A. Passetti).

Tableau III. Dynamiques spatiales d'occupations absolues et relatives (calculées par SIG) des principales formations végétales de l'île de Port-Cros, cartographiées en 1969 et 2004 (d'après Lavagne *et al.*, 2007, modifié).

Groupements végétaux principaux	Cartographie de 1969		Cartographie de 2004	
	Surfaces en ha	%	Surfaces en ha	%
Yeuseraie évoluée	53,20	8,51	79,72	12,75
Yeuseraie jeune	12,07	1,93	85,29	13,64
Yeuseraie maquis-mixte	14,41	2,30	242,03	38,69
Total Yeuseraie	79,68	12,74	407,04	65,07
Maquis	412,73	65,98	69,49	11,11
Cistaies et pelouses	8,09	1,29	7,37	1,18
Brousse à olivier et lentisque "oléo-lentisque")	59,16	9,46	93,95	15,02
Végétations halophile et halorésistante	27,35	4,37	29,20	4,66

Ces études cartographiques ont été accompagnées d'un suivi diachronique de trois placettes permanentes de 200 m² chacune, mises en place en 1979, et ce suivi de la productivité des essences forestières clés (*Quercus ilex*, *Pinus halepensis*, *Ericaceae*) a été poursuivi en 1986, 2004 et 2009 (Lavagne 1988 ; Lavagne *et al.*, 2007 ; Lavagne et Rebuffel, 2011). Les résultats sont contrastés selon les placettes et dépendent des situations écologiques, mais aussi vraisemblablement de l'histoire de la parcelle. De plus, l'absence de réplicats ne permet pas, hélas, de tirer des conclusions solides et significatives. Toutefois, il se dessine une tendance vers une augmentation constante de la productivité du chêne vert, même quand les individus concernés se situent dans une yeuseraie mature. Ces observations concordent avec les données issues de suivis instrumentés dans d'autres yeuseraies, et l'augmentation de biomasse doit s'expliquer par l'"effet de fertilisation" engendré par l'élévation du taux de CO₂ atmosphérique (Allard *et al.*, 2008). Chez quelques individus âgés de pin d'Alep, Lavagne et Rebuffel (2011) constatent aussi un arrêt total de la croissance depuis 2004, signe probable de sénescence pour ce peuplement.



Figure 10. Conséquences de perturbations pouvant affecter la végétation forestière ou arbustive des îles d'Hyères ; a : chablis de pin d'Alep (*Pinus halepensis*) créant des trouées recolonisées par des espèces héliophiles comme la salsepareille (*Smilax aspera*), sur l'île de Bagaud (photo F. Médail / IMBE) ; b : reconstitution post-incendie par reprise végétative des principaux ligneux du maquis, arbusier (*Arbutus unedo*) et bruyère arborescente (*Erica arborea*), quinze ans après l'incendie de juin 1995 survenu sur l'île de Bagaud (photo L.-M. Préau).

Enfin, la grande rareté du chêne pubescent (*Quercus pubescens*) à Port-Cros, où quelques pieds sont présents dans le vallon de Notre-Dame (P. Gillet, comm. pers., avril 2013), et à Porquerolles est frappante, comparée à la situation du littoral des Maures. Il peut s'agir d'une des conséquences de l'insularité ou de l'impact ancien de l'homme qui a pu mettre à mal les peuplements d'essences caducifoliées déjà réduits sur le plan spatial et se reconstituant mal après perturbation (Barbero *et al.*, 1990). Sur la base des études lichénologiques, Claude Roux avait mis en évidence à Port-Cros un cortège riche de lichens caractéristiques des chênaies caducifoliées (*Bacidina phacodes*, *Coenogonium pineti*, *Normandina pulchella*, *Thelopsis rubella*, etc.), considérés jusqu'alors comme atlantiques, et absents des chênaies vertes continentales. Dès lors, se pose "le problème de l'existence passée possible de la chênaie pubescente sur cette île" (Roux et Thimon, 1985),

énigme que pourraient peut-être résoudre des études paléocéologiques.

Dynamique des oiseaux forestiers

Les îlots pionniers de yeuseraie de fond de vallon, de faible superficie et jeunes (âgés d'une cinquantaine d'années lors du levée de la carte phytosociologique en 1969), ont permis l'installation des premiers passereaux forestiers dans les années 1970 (Besson, 1975 ; Gallner et Marchetti, 1977) : mésanges bleue et charbonnière (*Parus major*) et (*P. caeruleus*) et fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*). La comparaison des inventaires de Besson (1975) et de Zammit (2003) et les estimations d'abondances par points d'écoute de Gallner et Marchetti (1977) et de Cheylan (2009) permettent de mesurer la progression des oiseaux forestiers en l'espace de trois décennies. En excluant les espèces rares (< 2% du total des contacts), on note d'importantes différences entre les deux recensements, tous milieux confondus :

- (i) deux espèces sont stables avec une contribution à la richesse totale comparable en 1975 et 2007 : le merle noir (*Turdus merula*) (16% en 1975 vs 12% en 2007) et la fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*) (8% en 1975 vs 10% en 2007) ;
- (ii) deux espèces ont considérablement régressé : le rossignol philomèle (*Luscinia megarhynchos*) (15% en 1975 vs 1,5% en 2007) et la mésange bleue (*Parus caeruleus*) (14% en 1975 vs 3% en 2007) ;
- (iii) deux espèces connaissent une augmentation, avec des fréquences globalement doublées : la fauvette à tête noire (*Sylvia atricapilla*) (16% en 1975 vs 33% en 2007) et le pinson des arbres (*Fringilla coelebs*) (19% en 1975 vs 38% en 2007).

Ces résultats sont, dans l'ensemble, conformes aux variations de densités qui apparaissent en comparant les inventaires de Besson (1975) à ceux de Zammit (2003) (Tabl. IV).

Tableau IV. Variations de densités en oiseaux forestiers de Port-Cros d'après les inventaires réalisés par Besson (1975) et Zammit (2003). Zammit (2003) indique que la population de mésanges bleues a chuté de moitié en 2000, ce qui est conforme aux recensements réalisés en 2007 qui montrent une forte régression de l'espèce.

Espèces	Besson (1975) : période d'étude = 1969 - 1973	Zammit (2003) : période d'étude = 1993-2000
Merle noir <i>Turdus merula</i>	± 15 couples	> 50 couples
Fauvette mélanocéphale <i>Sylvia melanocephala</i>	plusieurs dizaines de couples	> 50 couples
Rosignol philomèle <i>Luscinia megarhynchos</i>	± 10 couples	3 couples
Mésange bleue <i>Parus caeruleus</i>	plusieurs dizaines de couples	> 50 couples
Mésange à longue queue <i>Agithalos caudatus</i>	quelques couples	20-30 couples
Fauvette à tête noire <i>Sylvia atricapilla</i>	< 10 couples	100-200 couples
Pinson des arbres <i>Fringilla coelebs</i>	< 20 couples	150-200 couples

Globalement, si l'on exclut le fonds d'espèces rares – soit les nicheurs occasionnels qui ne parviennent pas à coloniser durablement l'île [hirondelle de cheminée (*Hirundo rustica*), mésange noire (*Parus ater*), gobe-mouche gris (*Muscicapa striata*)] – les espèces marines (Laridés et Procellariidés) ou aériennes (Apodidés), les Falconiformes et les Strigiformes, l'avifaune actuelle de Port-Cros est constituée de seulement sept passereaux nicheurs réguliers, auxquels s'ajoutent trois Columbides nicheurs occasionnels [pigeon ramier (*Columba palumbus*), tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*) et tourterelle des bois (*S. turtur*)], et quatre nicheurs apparus dans les années 1980-2000 et désormais bien installés avec des populations stables : l'engoulevent (*Caprimulgus europaeus*), deux Corvidés [la corneille noire (*Corvus corone*) et le grand corbeau (*C. corax*)] et le coucou gris (*Cuculus canorus*) (Zammit, 2001, 2003 ; Bastien et Vidal, 2003 ; Cheylan, 2009). Au cours des trente dernières années, trente-sept espèces d'oiseaux ont niché au moins une fois à Port-Cros, mais seulement treize d'entre elles (35% du total) ont été notées à chaque recensement (Cheylan, 2009).

Cette liste amène trois remarques : (i) le petit nombre d'espèces de passereaux nicheurs réguliers qui constitue le fonds d'espèces stables : sept espèces, auxquelles s'ajoutent deux fauvettes rares en voie de disparition : *S. undata* et *S. cantillans* car leurs habitats (maquis bas pour la première et maquis haut pour la seconde) sont eux-mêmes en voie de disparition ; (ii) l'accroissement de densité de toutes les espèces forestières ; (iii) l'apparition depuis les années 1980s, d'espèces de tailles moyenne à grande qui étaient totalement absentes dans les années 1950-1970s.

L'apparition de ces nouvelles espèces nicheuses peut avoir plusieurs causes (Flitti *et al.*, 2009) :

- (i) la présence en hiver et au cours de la migration post-nuptiale de plusieurs espèces [pigeon ramier (*Columba palumbus*), loriot (*Oriolus oriolus*), grives draine (*Turdus viscivorus*) et musicienne (*Turdus philomelos*) et gros-bec (*Coccothraustes coccothraustes*), peut favoriser l'installation de couples nicheurs (Vidal, 1986 ; Zammit, 2003) ; tel est le cas du pigeon ramier ;

- (ii) la protection légale dont bénéficient certaines espèces depuis les années 1980 ou l'arrêt de leur destruction systématique en tant que "nuisible", a entraîné une expansion de leurs distributions en Provence ; c'est le cas de la corneille noire (*Corvus corone*), du grand corbeau (*C. corax*) et du faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*) qui ont colonisé Port-Cros dans les années 1970-80 ;

- (iii) plusieurs espèces liées aux habitats forestiers ont profité de la reforestation générale de la Provence depuis le début du XX^e siècle (Barbero *et al.*, 1990) pour étendre leur distribution vers les zones littorales

autrefois très dégradées ; c'est le cas du pigeon ramier (*Columba palumbus*) et de plusieurs passereaux comme la grive musicienne (*Turdus philomelos*), le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*), le pouillot véloce (*Phylloscopus collybita*), la sittelle (*Sitta europaea*), etc.;

- (iv) enfin, quelques espèces ont progressé de façon spectaculaire, sans que les causes ne soient clairement identifiées ; c'est le cas notamment de la tourterelle turque (*Streptopelia decaocto*).

Clairement, la trajectoire dans laquelle s'inscrit la dynamique de ce peuplement ornithologique insulaire s'oriente vers un cortège d'oiseaux forestiers marqué par l'apparition d'espèces de taille moyenne à grande pour la plupart frugivores, caractéristiques des forêts en voie de vieillissement. Toutefois, le peuplement d'oiseaux terrestres (Laridés, Procellariidés, Apodidés, Falconiformes et Strigiformes exclus) de Port-Cros reste appauvri lorsqu'on le compare aux peuplements continentaux et les espèces caractéristiques des forêts âgées en sont absentes : geai (*Garrulus glandarius*), loriot (*Oriolus oriolus*), pic épeiche (*Dendrocops major*), sittelle (*Sitta europaea*), troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), grimpereau des jardins (*Certhia brachydactyla*), gobe-mouche gris (*Muscicapa striata*), grives musicienne et draine (*Turdus philomelo*) et (*T. viscivorus*), rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) (Tabl. V).

Tableau V. Comparaison, en nombre d'espèces par famille, des peuplements d'oiseaux terrestres (Procellariidae, Laridae et Apodidae exclus) de l'île de Port-Cros et d'une forêt âgée du massif des Maures (forêt de La Verne, Collobrières, Var) d'après Legrand (1978).

Familles d'oiseaux terrestres	Île de Port-Cros	Maures (La Verne)
Podicipedidae	0	1
Falconidae	1	0
Accipitridae	2	3
Phasianidae	0	1
Columbidae	0	1
Cuculidae	0	1
Strigidae	1	3
Caprimulgidae	0	1
Upupidae	1	0
Picidae	0	4
Alaudidae	0	1
Laniidae	1	0
Sylviidae	4	8
Turdidae	3	3
Paridae	2	5
Ægithalidae	1	1
Certhiidae	0	1
Sittidae	0	1
Troglodytidae	0	1
Fringillidae	4	2
Plocidae	1	0
Oriolidae	0	1
Corvidae	0	2
TOTAL	21	41

L'absence de ces oiseaux peut être liée à la faible superficie des fragments forestiers de Port-Cros : en 2004, la yeuseraie évoluée (« climacique » sensu Lavagne *et al.*) couvrait 80 ha, auxquels s'ajoutent 85 ha de yeuseraie « initiale », soit 26% de la surface totale de l'île, mais cette couverture forestière reste très morcelée et aucun fragment ne dépasse une dizaine d'hectares (Lavagne *et al.*, 2007). Or, les courbes de probabilité de colonisation des blocs forestiers données par Blondel (1980) sont élevées pour le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et le merle noir (*Turdus merula*), qui colonisent la totalité des blocs de surface égale à 100 ha, mais sont plus réduites pour le geai (*Garrulus glandarius*) et la grive musicienne (*Turdus philomelos*) (60% des blocs de 100 ha sont colonisés), et encore plus faibles pour la sittelle (*Sitta europaea*), la mésange huppée (*Parus cristatus*) et le pic épeiche (*Dendrocopos major*), qui recherchent des superficies forestières plus vastes. Compte tenu de la faible superficie et du morcellement relatif de la yeuseraie pure de Port-Cros, et bien sûr de sa situation insulaire, il n'est pas étonnant que beaucoup d'espèces d'oiseaux caractéristiques des vieilles forêts en soient absentes.

De surcroît, la yeuseraie de Port-Cros est loin de posséder toutes les espèces végétales qui accompagnent généralement le chêne vert dans les zones continentales, même si cette forêt est physionomiquement comparable aux boisements continentaux. En effet, la richesse des forêts des Maures en espèces ligneuses est de dix-neuf espèces, contre dix espèces à Porquerolles, neuf à Port-Cros et six au Levant (Tabl. VI). On observe donc une paupérisation croissante avec l'isolement, ce qui suggère que les diaspores de ces ligneux, pour la plupart zoochores, n'atteignent pas ces îles par l'absence ou la rareté d'animaux capables de les transporter. Cet appauvrissement est particulièrement net pour les arbustes de sous-bois (10 espèces dans les Maures vs 2 à Port-Cros), qui constituent une ressource importante pour les oiseaux forestiers en hiver (Tabl. VI).

Les principales ressources alimentaires disponibles pour les oiseaux frugivores sont donc localisées dans les différents faciès de l'oléo-lentisque qui couvrent 94 ha en 2004, soit 15% de la surface de l'île (Lavagne *et al.*, 2007) et fournissent aux oiseaux des baies abondantes : il s'agit notamment du lentisque (*Pistacia lentiscus*), olivier sauvage (*Olea europaea*), myrte (*Myrtus communis*), arbousier (*Arbutus unedo*), chèvrefeuille (*Lonicera implexa*), genévrier rouge (*Juniperus phoenicea*), filaire à feuilles étroites (*Phillyrea angustifolia*).

Tableau VI. Richesse comparée en espèces ligneuses des peuplements forestiers des Maures et des trois grandes îles d'Hyères. D'après www.silene.eu consulté le 10.01.2013.

	Maures	Porquerolles	Port-Cros	Levant
Compagnes du chêne vert				
<i>Acer campestre</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
<i>Ulmus minor</i>	Répandu	X	X	X
<i>Fraxinus ornus</i>	Localisé	X	X	Absent
<i>Quercus pubescens</i>	Répandu	X	X	Absent
<i>Quercus suber</i>	Répandu	X	X	X
<i>Malus sylvestris</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
Arbustes en sous-bois				
<i>Viburnum tinus</i>	Répandu	X	Absent	Absent
<i>Sorbus aria</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
<i>Sambucus ebulus</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
<i>S. nigra</i>	Localisé	Avant 1990	Absent	Absent
<i>Ligustrum vulgare</i>	Répandu	Absent	Absent	Absent
<i>Evonymus europaeus</i>	Répandu	Absent	Absent	Absent
<i>Cornus mas</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
<i>C. sanguinea</i>	Localisé	Absent	Absent	Absent
<i>Ruscus aculeatus</i>	Répandu	X	X	X
<i>Rubia perigrina</i>	Répandu	X	X	X
Lianes				
<i>Hedera helix</i>	Répandu	X	X	Absent
<i>Tamus communis</i>	Répandu	X	X	X
<i>Smilax aspera</i>	Répandu	X	X	X
Total	19 sp	10 sp	9 sp	6 sp

La dynamique forestière et les arthropodes

Chez les fourmis, l'analyse du tableau VII, bien qu'assez délicate, révèle cependant que trois taxons forestiers, *Colobopsis truncatus*, *Camponotus vagus* et *Crematogaster auberti*, ne figurent pas dans les relevés de F. Bernard, ni en 1958, ni en 1977, mais ils ont été décelés par Berville (2012). On ne peut attribuer cette absence à des problèmes d'échantillonnage ou de détermination car il s'agit de fourmis de grande taille, qui peuvent être identifiées sur le terrain même à l'aide d'une simple loupe. Il est donc tentant d'attribuer leur apparition récente à une colonisation récente liée à une expansion de la couverture forestière (Berville, 2012). Toutefois, le peu d'informations données par Bernard sur ses points d'échantillonnage et sur le protocole adopté dans ses travaux incite à une grande prudence dans l'interprétation de ces données.

Tableau VII. Changements dans la composition de la myrmécofaune de Port-Cros au cours du dernier demi-siècle d'après les inventaires de Bernard (1958, 1977) et de Berville (2012).

i : espèce introduite ; ? : espèce d'identification incertaine ; * : espèce dont la validité taxonomique n'est pas confirmée.

Espèces inventoriées	Bernard		Berville
	1958	1977	2012
? <i>Aphenogaster pallida</i> var. <i>leveillei</i> Emery 1881	X		
<i>Aphaenogaster subterranea</i> Latreille 1798	X	X	X
<i>Camponotus aethiops</i> Latreille 1798	X		X
<i>Camponotus fallax</i> Nylander 1856			X
<i>Camponotus foreli</i> Emery 1881	X	X	
<i>Camponotus lateralis</i> Olivier 1792	X	X	X
<i>Camponotus piceus</i> Leach 1834	X		X
<i>Camponotus sylvaticus</i> Olivier 1792	X	X	X
<i>Camponotus (Colobopsis) truncatus</i> Spinola 1808			X
<i>Camponotus vagus</i> Scopoli 1763			X
<i>Crematogaster auberti</i> Emery 1869			X
<i>Crematogaster scutellaris</i> Olivier 1792	X	X	X
<i>Crematogaster sordidula</i> Nylander 1849	X		X
<i>Lasius alienus</i> Förster 1850	X	X	
<i>Lasius gr. alienus</i> (<i>L. alienus</i> ou <i>L. neglectus</i>)			X
? <i>Lasius mixtus</i> Nylander 1846	X		
<i>Lasius myops</i> Forel 1894			X
i <i>Lasius neglectus</i> Van Loon et al. 1990			?
<i>Lasius niger</i> Linnaeus 1758	X		X
? <i>Lasius umbratus</i> Nylander 1846	X		
* <i>Leptothorax brevicornis</i> Bernard 1977		X	
i <i>Linepithema humile</i> Mayr 1868			X
<i>Messor barbarus</i> Linnaeus 1767	X		X
<i>Messor bouvieri</i> Bondroit 1918	X		X
<i>Monomorium salomonis</i> André 1883			
<i>Myrmica specoides</i> Bondroit 1918			X
<i>Pheidole pallidula</i> Nylander 1849	X	X	X
<i>Plagiolepis pygmaea</i> Latreille 1798	X	X	X
<i>Hypoponera eduardi</i> Forel 1894	X	X	X
<i>Ponera testacea</i> Emery 1895			X
* <i>Solenopsis balachowskyi</i> Bernard 1959	X	X	
* <i>Solenopsis banyulensis</i> Bernard 1950	X	X	
<i>Solenopsis insularis</i> Bernard 1977		X	
<i>Solenopsis</i> sp.			X
<i>Tapinoma erraticum</i> Latreille 1798		X	
<i>Tapinoma nigerrimum</i> Nylander 1856	X	X	X
<i>Temnothorax angustulus</i> Nylander 1856			
<i>Temnothorax lichtensteini</i> Bondroit 1918			X
<i>Temnothorax parvulus</i> Schenck 1852	X		X
<i>Temnothorax unifasciatus</i> Latreille 1798			X
<i>Temnothorax</i> sp.			X
<i>Tetramorium gr. caespitum</i> Linnaeus 1858	X	X	X
<i>Tetramorium semilaeve</i> André 1883	X		
Total	24	16	28/29

Chez les Coléoptères, la découverte récente à Port-Cros et à Porquerolles par Artéro (2001) d'espèces xylophages et saproxylophages de grande taille, bien reconnaissables, serait selon l'auteur une conséquence de la reforestation progressive de l'archipel, et des changements dans la composition de la flore, qui auraient favorisé l'apparition de ce cortège d'insectes au cours des dernières décennies. C'est évidemment le cas de l'apparition de xylophages exotiques inféodés à des essences importées comme les espèces associées aux eucalyptus, *Phoracantha semipunctata*

(Cerambycidae) (Robert, 2000) et *Gonipterus scutellatus* (Curculionidae) (Ponel et Hébrard, 1998) dont la présence dans les îles d'Hyères est relativement récente. En revanche, pour toute une série d'autres espèces comme *Omophlus rufitarsis*, *Anogcodes seladonius*, *Ischnomera coerulea*, *Dorcus parallelipipedus*, *Potosia cuprea*, *Buprestis haemorrhoidalis*, *Sinoxylon bispinosum*, *Pentaphyllus chrysomeloides*, *Menepphilus cylindricus*, *Parmena balteus*, *Exocentrus punctipennis*, pour ne citer que les plus spectaculaires (Artéro, 2001), la signification de leur découverte tardive est matière à discussion, car la sous-prospection "historique" de l'archipel, et l'absence maintes fois évoquée d'études diachroniques faisant appel à des protocoles de prélèvement standardisés et reproductibles, peuvent également expliquer ces détections tardives.

Communautés et espèces menacées des milieux herbacés et arbustifs

A la fin du XIX^e siècle et jusqu'aux années 1930, les milieux ouverts devaient encore couvrir d'importantes superficies sur Port-Cros. Mais les stades pionniers post-culturels de friches ou cistaies décrits par Jahandiez (1929) ont quasiment disparu, tout comme la "lande à Asphodèles" qui "*après la coupe ou le débroussaillage (...) domine pendant quelques années*" (Molinier, 1937). La forte présence de l'herbe-à-chats, Lamiacée caractéristique des fruticées clairsemées, sur terrains rocailleux chauds et bien ensoleillés est un bon indicateur de l'étendue ancienne de ces habitats, comme le notait Flahault (1899) : "*on y remarque l'abondance extrême du Teucrium Marum ; il occupe dans le maquis de Port-Cros la place qu'occupe le Thymus vulgaris dans les garrigues du Languedoc et de la Provence calcaire*". Dans la partie sud-ouest de l'île, Jahandiez (1929) soulignait aussi que cette Germandrée "*abonde dans cette région ; on peut dire d'ailleurs qu'elle couvre littéralement Port-Cros et l'île du Levant, où sa puissante odeur d'éther frappe le voyageur débarquant en ces lieux aux mois de juin ou de juillet*". Depuis, l'herbe-à-chats s'est bien raréfiée et se cantonne dans les quelques milieux ouverts subsistant, en particulier sur les affleurements rocailleux et les fissures terricoles des pointements rocheux de Port-Cros, c'est-à-dire des biotopes où la dynamique des ligneux est la plus lente (Médail *et al.*, 1995).

Le faible impact des activités agro-sylvo-pastorales depuis plus d'un siècle à Port-Cros, et la situation de non-perturbation majeure ont, en effet, engendré une puissante dynamique de la végétation forestière et arbustive, conjointement à la régression significative des divers écosystèmes photophiles de pelouses et fruticées basses décrits sur l'île (Tabl. VIII). Ces modifications sont de plusieurs ordres : (i) une disparition ou une régression de l'aire de distribution locale des communautés héliophiles, phénomène qui reste difficilement quantifiable au niveau spatial du fait de leur extrême

exiguïté et hétérogénéité ; (ii) des changements dans les structures verticales et horizontales de la végétation ; (iii) des changements dans la composition et richesse spécifiques des communautés, avec la diminution du nombre et de l'abondance des espèces animales et végétales liées aux pelouses qui deviennent de plus en plus isolées et exigües (Loisel *et al.*, 1996).

Tableau VIII. Principales communautés végétales photophiles, non halophiles, des pelouses et fruticées basses identifiées sur l'île de Port-Cros ; dressé en partie d'après les données de Lavagne *et al.* (2007), modifié et complété.

Communautés végétales	Molinier (1937)	Lavagne (1972)	Loisel <i>et al.</i> (1996)	Statut estimé
Cistaie thermophile à <i>Cistus monspeliensis</i> et/ou <i>C. salvifolius</i>	x	x	x	légère régression
Lande à <i>Asphodelus aestivus</i>	x			régression
Formation rudérale à lavatères (<i>Malva dendromorpha</i> et <i>M. linnaei</i>)	x	x	x	progression
Groupe ment rudéral à <i>Galactites tomentosus</i> et <i>Echium plantagineum</i>	x	x	x	stabilité
Groupe ment des cultures sarclées à <i>Raphanus landra</i> et <i>Spergula arvensis</i>		x		régression
Groupe ment des friches à <i>Dittrichia viscosa</i>		x		régression
Groupe ment rudéral à <i>Plantago weldenii</i> et <i>Spergularia bocconeii</i>			x	stabilité
Pelouse oligotrophe à <i>Vulpia bromoides</i> et <i>Xolantha guttata</i>			x	régression
Pelouse oligotrophe à <i>Lagurus ovatus</i> et <i>Xolantha guttata</i>			x	régression
Pelouse oligotrophe à <i>Ornithopus compressus</i> et <i>Xolantha guttata</i>	x	x	x	régression
Groupe ment mésohygrophile à <i>Isoetes duriei</i> et <i>Juncus spp.</i>	x	x	x	stabilité, voire légère extension
Association mésohygrophile à <i>Solenopsis laurentia</i>	x			stabilité ou légère régression
Association mésophile à <i>Selaginella denticulata</i> et <i>Anogramma leptophylla</i>	x	x		stabilité ?

Sur les îles d'Hyères, les pelouses calcifuges à dominance d'éphémérophytes oligotrophes (hélianthème tacheté *Xolantha guttata*, plusieurs graminées dont des *Aira* et *Vulpia*) ont très tôt retenu l'attention des phytosociologues (Braun-Blanquet et Molinier, 1935 ; Molinier, 1937), en raison de leur grande richesse en espèces, "*la plus riche des îles d'Hyères*", notamment en végétaux annuels. Ces pelouses ont fait l'objet d'une étude fouillée plus récente (Loisel *et al.*, 1996), où sont analysées leurs diversités de structure et de composition selon les micro-habitats et l'ampleur des perturbations (piétinement, nitrophilisation des sols). Trois associations de pelouses oligotrophes, semble-t-il particulières à l'archipel hyérois (Tabl. VIII), ont été alors individualisées, sur la base d'analyses statistiques multivariées portant sur une centaine de relevés floristiques et leurs variables environnementales associées.

Si en région méditerranéenne ce type de communautés est en général présent dans les clairières de cistaies et maquis, la rétraction des habitats disponibles sur Port-Cros conduit les espèces végétales à se "réfugier" en bordure des chemins et pistes, là où l'oligotrophie des sols est fréquemment altérée par l'enrichissement en composés azotés d'origine organique. Or, les cistaies ouvertes peu perturbées – habitat fugace s'il en est ! – constituent un habitat beaucoup plus favorable aux annuelles oligotrophes. Ainsi, en bord de pistes, les végétaux rudéraux, plus compétiteurs, sont favorisés et les pelouses riches en nitrophiles progressent. Une litière importante issue de la décomposition des ligneux affecte aussi la richesse en végétaux caractéristiques des pelouses oligotrophes, car elle forme un obstacle à la germination et constitue un facteur d'eutrophisation des sols. De plus, le degré d'isolement croissant des "taches de pelouses" enserrées dans l'épais maquis, qui limite les disséminations des graines par anémochorie, et leur nette réduction de superficie sur les îles engendrent une baisse significative de la richesse totale en espèces herbacées et en végétaux caractéristiques (Loisel *et al.*, 1996). Ce processus peut conduire à des communautés monospécifiques. Tous ces facteurs expliquent la diminution significative de l'abondance des végétaux caractéristiques de ces pelouses oligotrophes à hélianthèmes et graminées, quand on compare la situation de 1937 à l'actuelle (Tabl. IX).

Tableau IX. Fréquence comparée des végétaux caractéristiques des pelouses oligotrophes calcifuges à espèces annuelles (classe des *Tuberarietea guttatae*), sur la base des relevés phytosociologiques effectués par Molinier (1937) et Loisel *et al.* (1996) (n = 100 relevés), sur Porquerolles et Port-Cros.

Espèces végétales	Relevés de Molinier (1937)	Relevés de Loisel <i>et al.</i> (1996)
<i>Aira tenorii</i>	IV (présence dans 60 à 80% des relevés)	II (présence dans 20 à 40% des relevés)
<i>Lotus parviflorus</i>	IV (présence dans 60 à 80% des relevés)	Absence
<i>Ornithopus compressus</i>	V (présence dans plus de 80% des relevés)	I (présence dans moins de 20% des relevés)
<i>Plantago bellardii</i>	V (présence dans plus de 80% des relevés)	I (présence dans moins de 20% des relevés)

Par rapport à la situation porquerollaise, un facteur paysager aggravant réside dans la quasi absence à Port-Cros de bords de champs ou de cistaies, qui sont autant de structures linéaires d'importance fonctionnelle, favorables au maintien et à la dissémination de ces végétaux annuels. Les micro-pelouses de Port-Cros, de superficie souvent inférieure à un mètre carré, sont donc assimilables à de véritables "îles d'habitats", isolées au sein des maquis ou des taillis denses de chêne vert.

De la même façon, les communautés de pelouses temporairement humides à *Isoetes duriei*, *Lythrum borysthenticum*, *L. hyssopifolia*, *Scirpus setaceus*, *Juncus bufonius* et *Solenopsis laurentia*, très fragmentaires, pourraient être menacées par la dynamique végétale le long des quelques

ruisseaux port-crosiens ; toutefois, plusieurs populations très denses d'*Isoetes* ont été découvertes par les agents du PNPC ces dernières années (A. Aboucaya, comm. pers.).

Ces changements environnementaux et de végétation semblent mettre en péril le maintien de plusieurs espèces rares, notamment de plantes et d'insectes, dont la persistance locale peut être menacée par la "fermeture" de ces milieux herbacés ou arbustifs bas. Mais il est malheureusement impossible d'estimer les tendances démographiques selon une approche diachronique, et l'on doit se contenter d'hypothèses conjoncturelles. Ainsi, comment bien interpréter l'extinction au sein de la phragmitaie de Port-Cros du grand criquet des marais *Paracinema tricolor*, dont la présence sur l'île était certes très inattendue (Ponel, 1984b), et au contraire l'apparition d'une sauterelle aptère *Rhacocleis poneli* (Fig. 11), au cours des vingt dernières années ?

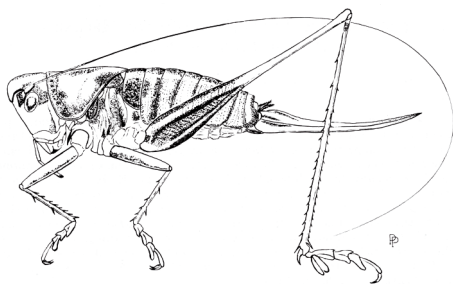


Figure 11. *Rhacocleis poneli* Harz et Voisin, un Orthoptère immigrant récent sur Port-Cros ? (d'après Ponel *et al.*, 1988).

La fermeture des milieux et ses conséquences sur la faune d'Arthropodes

Bien que la faune des Coléoptères des milieux ouverts et agricoles de Port-Cros et Porquerolles ait fait l'objet de quelques travaux récents (Bernard et Jullian, 2009 ; Orgeas et Ponel, 2009), l'absence d'étude diachronique solide est hélas un sérieux handicap dans l'analyse des conséquences de la fermeture des milieux sur Port-Cros. Cependant, on peut avancer sans grand risque d'erreur qu'une raréfaction des espèces d'Arthropodes associées aux plantes herbacées et héliophiles a pu se produire, en même temps que le couvert forestier s'étendait. De nombreuses espèces sont concernées par ce changement. Citons par exemple les Orthoptères et en particulier les acridiens, les Lépidoptères non forestiers, une partie des Arachnides, les Coléoptères avec essentiellement des chrysomèles et des charançons, dont beaucoup sont strictement associés à une plante hôte particulière. Quelques espèces emblématiques illustrent cette situation, comme par exemple la grande sauterelle *Saga pedo*. Elle a été observée régulièrement sur l'île, autour

du village, à partir de 1936 selon Balachowsky (1963). S'agissant d'une espèce de grande taille et dont l'identification ne pose aucun problème, l'absence d'observations récentes depuis les années 1950 semble-t-il (Paumier, inéd.), laisse supposer que l'espèce s'est considérablement raréfiée, voire localement éteinte à Port-Cros.

La progression des maquis et forêts conduit à la régression des cistaies à *Cistus monspeliensis* qui sont souvent d'un très grand intérêt entomologique ; cependant, la petite taille et la discrétion de la plupart des insectes qui composent cette zoocénose impliquent d'utiliser des techniques de prélèvements très spécialisées (tamis entomologique Winkler puis tri automatique sur Berlese). Les plus gros pieds de cistes présentent souvent à la base une épaisse couche de feuilles mortes partiellement décomposées, plus ou moins agglomérées par un réseau de filaments mycéliens, la litière. Ce milieu constitue l'habitat d'un assez grand nombre de petits Coléoptères appartenant aux familles des Lathridiides, Cryptophagides, Scydmaenides, Liodides, Staphylinides, Carabiques, etc., sans compter les nombreuses espèces venues y trouver refuge en hiver. Une quinzaine d'espèces de Coléoptères peut être considérée comme réellement caractéristiques de ce milieu original bien représenté dans le massif des Maures, certains d'entre eux étant aussi connus de Port-Cros et Bagaud, comme *Dienerella parilis* Rey, *Metophtalmus niveicollis* Duv., et surtout *Setariola sericea* Muls. Rey qui est vraiment l'espèce la plus typique de ce milieu (Fig. 6f).

Chez les fourmis, le genre *Messor* comprend des espèces granivores associées aux milieux ouverts, secs et ensoleillés des régions méditerranéennes. Ces espèces sont présentes à Port-Cros depuis les premières observations de Bernard (1958). Toutefois, selon Berville (2012, comm. pers.), elles se raréfient considérablement puisqu'elles ne s'observent plus que sur les toits végétalisés des forts de l'Eminence et de l'Estissac (Tabl. VII).

L'étude très soignée de Kovoort et Munoz-Cuevas (2000) fait apparaître une dynamique des peuplements d'araignées qui est certainement à mettre au compte de la fermeture des milieux : dans les prélèvements de ces auteurs, les araignées frondicoles prédominent avec 71% des espèces, alors qu'à l'époque des travaux de Denis (1934, 1937), ces araignées ne formaient que 65% des espèces (Fig. 12). Cette dynamique se fait au détriment des espèces lapidicoles ou corticoles qui ne représentent aujourd'hui que 29% des espèces au lieu de 35% il y a 70 ans. Les changements sont suffisamment profonds pour que plusieurs familles d'araignées présentes en 1935, comme les Oonopidae, les Loxoscelidae, les Eresidae, soient même absentes des relevés de Kovoort et Munoz-Cuevas (2000). Plus généralement, la fermeture des milieux paraît avoir engendré chez les Arachnides l'apparition de fortes

populations chez un petit nombre d'espèces et la raréfaction, sinon la disparition, de groupes entiers comportant des espèces liées aux cistaies, aux pelouses, aux prairies humides. Paradoxalement, certaines espèces forestières paraissent aussi menacées, il s'agit d'araignées associées à des essences rares comme le chêne-liège ou en déclin comme le pin d'Alep. C'est le cas des Uloboridae du genre *Hyptiotes* qui n'ont plus été vus sur l'île alors qu'ils étaient fréquents durant les années 1930.

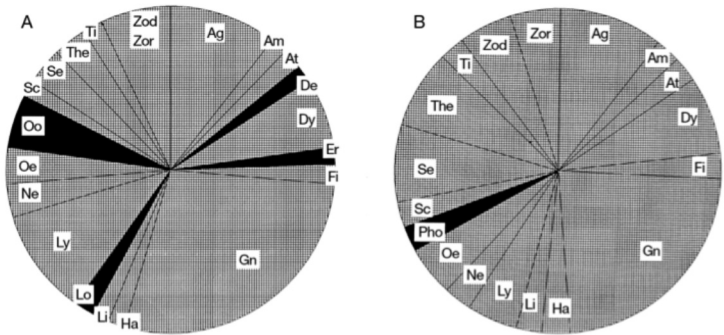


Figure 12. Composition de la faune d'araignées lapido-terricoles de Port-Cros en 1935 (A) et en 1995 (B) ; A : les secteurs en noir représentent les familles non retrouvées en 1995 ; B : une espèce de Pholcidae a été nouvellement collectée à Port-Cros en 1995.

Abréviations : Ag, Agelenidae ; Am, Amaurobiidae ; An, Anyphaenidae ; Ar, Araneidae ; At, Atypidae ; Cl, Clubionidae ; Co, Corinnidae ; De, Desidae ; Di, Dictynidae ; Dy, Dysderidae ; Er, Eresidae ; Gn, Gnaphosidae ; Ha, Hahniidae ; He, Heteropodidae ; Li, Liocranidae ; Lo, Loxoscelidae ; Ly : Lycosidae ; Me, Metidae ; Mi, Mimidae ; Ne, Nemesiidae ; Oe, Oecobiidae ; Oo, Oonopidae ; Ox, Oxyopidae ; Phi, Philodromidae ; Pho, Pholcidae ; Pi, Pisauridae ; Sa, Salticidae ; Sc, Scytodidae ; Se, Segestriidae ; Te, Tetragnathidae ; The, Theridiidae ; Tho, Thomisidae ; Ti, Titanoecidae ; Ul, Uloboridae ; Zod, Zodariidae ; Zor, Zoridae (d'après Koor et Muñoz-Cuevas, 2000).

Dans le même contexte de déprise agricole, de déclin du pastoralisme et de fermeture des milieux, on peut s'interroger à la suite de Veyret (1950-1951) sur les causes de la raréfaction des coprophages insulaires. Il semble en effet qu'une population d'ânes ait été présente sur l'île de Port-Cros, puisque Veyret attribue à leur disparition l'extinction locale probable de deux espèces de Coléoptères coprophages pourtant faciles à observer et à identifier, *Geotrupes spiniger* et *Aphodius fimetarius*. Il existe à nouveau un âne sur l'île depuis quelques années mais les conséquences de cette réintroduction ne semblent pas avoir été mesurées. Il serait intéressant de vérifier si les coprophages qui existaient autrefois sur l'île sont susceptibles de la recoloniser, particulièrement si l'animal ne reçoit pas de traitements antihelminthiques, bien connus pour leur effet néfaste sur les insectes coprophages (Lumaret, 1986).

Il est frappant de noter que sur l'îlot de la Gabinière, dont le couvert végétal est probablement resté inchangé depuis au moins le début du XX^e siècle, du moins en ce qui concerne son état de déboisement, une espèce

d'Araignée héliophile spectaculaire, *Eresus niger*, semble se maintenir sans problème depuis les premières observations de Denis (1935) jusqu'à celles de Ponel (1995, non publié). Il est surprenant que Kovoort et Munoz-Cuevas (2000) ne l'aient pas revu puisqu'ils écrivent : "*le bel érésidé Eresus niger ne se trouve nulle part aujourd'hui, sans doute parce que les aires découvertes sont des plus réduites à Port-Cros*". Cette observation sur la Gabinière est à rapprocher des conclusions que ces mêmes auteurs tirent de leur courte visite de la partie sud de l'île de Bagaud, où ils ont été frappés par la richesse de l'île en Arachnides : "*Il semble que l'îlot de Bagaud, maintenu depuis vingt-cinq ans en réserve intégrale, presque dépourvu d'arbres, abrite aujourd'hui une belle et populeuse diversité d'Arachnides*".

Une stabilité contrariée des communautés littorales

Deux grands types d'écosystèmes littoraux, d'importance spatiale très inégale, se rencontrent sur l'île de Port-Cros, selon la nature du substrat, rocheux ou sableux (Molinier, 1937 ; Lavagne, 1972).

Ces communautés littorales sont le plus souvent pauvres en espèces, mais elles possèdent une originalité biogéographique ou fonctionnelle généralement élevée, avec la présence d'espèces rares ou endémiques. Écosystèmes relativement stables sur le long terme, leur "dynamique normale" est sous la dépendance étroite des perturbations et stress induits par les conditions environnementales sévères liées à la proche présence de la mer et aux vents violents.

Communautés des substrats rocheux

Sur les rochers littoraux jouxtant la mer (situation de "mode battu" *sensu* Lavagne, 1972), diverses communautés végétales ont été individualisées, la plus fréquente étant celle organisée par la petite saladelle de Provence *Limonium pseudominutum*, la criste marine *Crithmum maritimum*, et le lotier faux-cytise *Lotus cytoides*, qui forment une ceinture de végétation large de quelques mètres en général, mais pouvant atteindre cinquante à cent mètres de largeur dans les zones fortement soumises aux embruns (Fig. 13a). Une formation halo-résistante un peu plus interne, composée d'arbustes rares en Provence comme la passerine hirsute *Thymelaea hirsuta* et la barbe-de-Jupiter *Anthyllis barba-jovis*, connaît un développement limité aux alentours de la Palud et sur l'îlot du Rascas (Fig. 13b). Dans les zones un peu rudéralisées par les impacts des oiseaux marins et aspergées d'embruns, se développent des pelouses halo-ornithocoprophiles composées de plantes annuelles et de géophytes (Lavagne, 1972), notamment *Senecio crassifolius*, *Frankenia intermedia* et la rare endémique *Romulea florentii* (Fig. 1a). Sur les îles satellites de

Port-Cros, peu fréquentées par l'homme, les lieux de reposoir et de nidification des goélands leucopnée abritent fréquemment une flore rudérale plus dense, très développée dans la partie méridionale de Bagaud où existe une prairie maritime à graminées (Fig. 13c) et une vaste formation à lavatère arborescente *Malva dendromorpha* et séneçon à feuilles de marguerite *Senecio crassifolius* (Médail, 1998).



Figure 13. Paysages littoraux des îles satellites de Port-Cros ; a : côte rocheuse de l'île de Bagaud avec le maquis anémomorphosé (photo L.-M. Préau) ; b : îlot du Rascas (photo F. Médail / IMBE) ; c : prairie maritime rudéralisée ("formation halo-ornithocoprophile" *sensu* Lavagne, 1972) par l'action des oiseaux marins nicheurs, au sud de Bagaud (photo A. Passetti).

Les écosystèmes littoraux rocheux paraissent moins dégradés que les milieux sableux, et peu d'espèces d'Arthropodes semblent avoir disparu. Cependant, le grillon maritime *Pseudomogoplistes squammiger*, signalé par Gouillard (1964), recherché infructueusement par Favard (1974, 1977) sur tout le littoral de Port-Cros et par Ponel (1984b), ne semble pas avoir été revu alors qu'il est encore présent à Porquerolles (Berville *et al.*, 2012). La situation est comparable pour l'araignée marine *Mizaga racovitza*, associée aux encorbellements d'algues calcaires *Lithophyllum byssoides*, qui n'a plus été observée à Port-Cros (calanque du Tuf) depuis Denis (1937) selon Kovoov et Muñoz-Cuevas (2000). Dans ces deux cas, on peut supposer que les deux espèces ont échappé aux recherches en raison de leur habitat difficile à prospecter : galets et fissures de rochers, et micro-cavités inaccessibles des *Lithophyllum*. Des recherches ciblées mériteraient d'être consacrées à *Mizaga racovitza* car cette espèce remarquable est connue d'un très petit nombre de localités françaises, la confirmation de sa persistance sur les encorbellements à *Lithophyllum*

des îles d'Hyères serait souhaitable. Les encorbellements à *Lithophyllum byssoides* sont inféodés à un niveau très précis, un peu au-dessus du niveau moyen de la mer, et se sont édifiés lors de périodes de stabilité ou de montée très lente du niveau de la mer. L'accélération de la montée du niveau de la mer, au cours du XX^e siècle et surtout depuis les années 1990s, a commencé à submerger ces encorbellements (Faivre *et al.*, 2013). Il en résulte que l'écosystème peut être considéré comme en voie de disparition, et ceci pourrait expliquer la difficulté à retrouver *Mizaga racovitza* (C.-F. Boudouresque, comm. pers., juin 2013). En revanche, la faune d'*Ochthebius* des "rock pools", liée au milieu très particulier formé par les creux de rochers alimentés régulièrement par les vagues et remplis d'eau saturée de chlorure de sodium, est toujours bien présente sur l'archipel (Fig. 14).



Figure 14. Les "rock-pools" (Figure 14a) sont selon Paulian (1988) de "petites collections d'eau salée formées par les embruns et la pluie dans les cuvettes de rochers au bord de la mer, au-dessus de la limite des plus hautes mers. La salinité des rock-pools est très variable, dépend des pluies, et peut être beaucoup plus forte que ne l'est celle de la mer." À Port-Cros, deux Coléoptères Hydraenidae *Ochthebius subinteger* Muls. et Rey et *O. quadricollis* Muls. (Figure 14b) sont exclusivement liés à ce biotope original (photos P. Ponel / IMBE).

Malgré tout, plusieurs impacts exogènes assez récents, une centaine d'années tout au plus, d'origine humaine directe ou indirecte, altèrent ces communautés port-crosiennes :

- (i) La fréquentation humaine importante le long des sentiers littoraux (Bergère, 2009) peut conduire à des tassements de sol, déchaussement des systèmes racinaires et altération des capacités reproductrices des plantes à cause du piétinement. Ces aspects ont été peu étudiés en Méditerranée, mais Youssef *et al.*, (2009) montrent chez *Armeria arenaria*, une espèce bio-indicatrice de la ceinture halorésistante au Cap Lardier, le lien significatif existant entre la structure démographique et la viabilité de chaque dème vis-à-vis du piétinement humain. Une telle approche mériterait d'être conduite sur les îles d'Hyères, sur d'autres taxons, comme le *Limonium pseudominutum*.

- (ii) L'impact des aérosols marins pollués, chargés d'hydrocarbures, de métaux lourds et surtout de tensioactifs anioniques ("détergents"), a occasionné, surtout à partir des années 1975, des nécroses

particulièrement sévères chez les ligneux sclérophylles (chêne vert *Quercus ilex*, lentisque *Pistacia lentiscus*, myrte *Myrtus communis*, filaire à feuilles étroites *Phillyrea angustifolia*, salsepareille *Smilax aspera*) dont les cuticules épaisses sont rongées par l'action combinée des tensio-actifs et du sel (Lavagne, 1995) ; l'action sur la végétation peut être directe sur les communautés du proche littoral ou affecter de façon indirecte, parfois à quelques centaines de mètres vers l'intérieur, des formations boisées comme les pinèdes de pins d'Alep. L'impact de ces aérosols sur la faune d'Arthropodes a également fait l'objet de plusieurs études sur Port-Cros (Bigot, 1993 ; Ponel et Bigot, 1993). La comparaison des peuplements d'Arthropodes associés au chêne vert *Quercus ilex*, pin d'Alep *Pinus halepensis* et à divers ligneux du maquis dans des stations exposées aux embruns et dans des stations témoins a montré qu'il existait des différences sensibles entre les stations. Selon Bigot (1993), les peuplements d'insectes Psocoptères sont affectés par les tensioactifs, qui induisent une réduction notable de leur diversité dans les stations impactées par les embruns. Cet effet est attribué à un appauvrissement de la flore algale et cryptogamique qui serait à la base du régime alimentaire de la plupart des Psocoptères. En revanche, la biomasse d'Arthropodes est bien plus élevée dans les stations exposées aux embruns que dans les stations témoins, en raison de l'abondance des chenilles en juin et juillet sur la végétation affectée par les embruns. Il est possible que l'affaiblissement des plantes exposées aux tensioactifs puisse inciter les papillons à pondre préférentiellement sur ces végétaux moins vigoureux. Enfin, Bigot (1993) et Ponel et Bigot (1993) notent une augmentation très marquée du nombre de Coléoptères xylophages et saproxylophages (par exemple *Ptinus palliatus*, *Lissodema lituratum*, *Ernobius pruinus*, *Acalles turbatus*, *Pogonocherus perroudi*, *Carphoborus pini*, *Hylurgus ligniperda*, etc.) dans les stations à *Quercus ilex* et *Pinus halepensis* exposées aux embruns. Cet enrichissement est évidemment dû à l'état de la végétation, qui présente de nombreuses branches déperissantes ou mortes très favorables à l'expansion de ces populations de Coléoptères. Une partie des résultats obtenus est cependant entachée d'incertitudes car il est difficile de dissocier l'impact du chlorure de sodium de celui des tensioactifs. Par ailleurs, les peuplements végétaux des stations littorales exposées aux embruns sont morphologiquement différents des peuplements témoins de l'intérieur de l'île (hauteur des plantes, degré d'ouverture des stations, ensoleillement, humidité, etc.), différences qui peuvent affecter également les communautés d'Arthropodes. Enfin, il est regrettable que la faune des horizons superficiels du sol, dont on connaît la richesse et l'originalité dans les îles d'Hyères, n'ait pas été étudiée dans un tel contexte.

Avec la généralisation des stations d'épuration sur le continent, notamment dans les grandes villes, l'impact des embruns pollués semble

s'être atténué à Port-Cros, mais une vigilance s'impose, notamment sur les côtes occidentale et septentrionale de l'île qui furent les plus affectées durant les années 1980-1990.

- (iii) Les invasions biologiques dont les impacts peuvent être suffisamment importants pour justifier un développement dans un paragraphe particulier (cf. infra).

Communautés des substrats sableux

Les communautés des sables maritimes, peu développées sur les îles d'Hyères, sont cantonnées à Port-Cros le long de quelques plages ou anses exigües (rade de Port-Cros, Port-Man, calanque de la Fausse-Monnaie, plage du Sud et surtout plage de la Palud).

Pour la flore, le cortège d'espèces psammophiles, déjà très fragmentaire et appauvri par rapport à celui du continent (absence d'*Ammophila arenaria*, *Calystegia soldanella*, *Crucianella maritima*, *Echinophora spinosa*, *Medicago marina*, etc.), a régressé depuis des décennies sous le joug récurrent du tourisme balnéaire. Il y a une quarantaine d'années, Lavagne (1972) notait déjà que "*la plage du Sud, trop parcourue et maintenant régulièrement ratissée, est complètement dépourvue de végétation*". Cet amenuisement floristique n'a cessé de progresser pour aboutir à la situation actuelle, très préoccupante (Tabl. X).

Tableau X. Bilan comparatif de la flore vasculaire des sables maritimes signalée sur l'île de Port-Cros.

Végétaux	Jahandiez (1929)	Molinier (1937)	Lavagne (1972)	Situation actuelle
<i>Aeluropus litoralis</i>			x	Disparu ?
<i>Cakile maritima</i>	x	x	x	x
<i>Elytrigia juncea</i>	x	x		x
<i>Eryngium maritimum</i>	x		x	Disparu
<i>Euphorbia paralias</i>	x	x	x	Disparu
<i>Halimione portulacoides</i>	x			x
<i>Matthiola sinuata</i>	x	x		Disparu
<i>Pancratium maritimum</i>	x			x
<i>Polygonum maritimum</i>	x	x		x
<i>Salsola kali</i>	x	x	x	x
<i>Salsola soda</i>	x			x
<i>Silene niceensis</i>	x	x		Disparu
<i>Spergularia media</i>	x			Disparu
<i>Sporobolus pungens</i>		x		x

Le même constat préoccupant peut être établi pour les communautés d'Arthropodes associées aux sables maritimes, qui sont certainement celles qui ont subi les perturbations les plus profondes dans l'ensemble de notre région. Comme l'ont montré Comor *et al.* (2008) dans le Var et les Bouches-du-Rhône, les populations d'Arthropodes les mieux préservées sont observées dans les zones où la végétation dunaire est

encore bien présente, il n'est donc pas surprenant que l'extinction progressive de la flore des sables maritimes de Port-Cros s'accompagne d'une érosion de la diversité entomologique. Sur les côtes de Provence, les atteintes les plus graves doivent être imputées au piétinement excessif des dunes sous l'effet de l'hyper-fréquentation touristique, à l'élimination des banquettes de feuilles mortes de posidonies *Posidonia oceanica* et plus généralement au "nettoyage" des plages, et enfin à l'enlèvement des bois morts échoués sur les plages, ou même leur simple déplacement trop fréquent. On assiste actuellement à une extinction locale massive d'espèces sabulicoles sur le littoral continental du Var et des Alpes-Maritimes (Ponel, in prep.), mais les îles d'Hyères y compris le Parc national de Port-Cros ne sont pas exemptes de perturbations. Cette situation ne date pas d'hier puisque dès 1955 Veyret notait à propos de la Plage d'Hyères : "*C'était l'époque bénie du naturaliste, où l'on pouvait faire plus de six kilomètres sans rencontrer âme qui vive et chasser tout à son aise. Il n'y avait guère qu'à tamiser un peu de sable sous les détritiques amenés par la mer et il était courant de trouver sur le treillis quelques helops. Or, depuis l'envahissement du camping et des constructions, cet insecte est devenu rare et même introuvable. Est-ce l'incessant piétinement de la zone littorale ou une autre cause, je ne puis rien affirmer*".

La faune sabulicole proprement dite est très appauvrie à Port-Cros (Ponel, 1984a), par rapport au continent (Ponel, 1983) : *Psammodius porcicollis*, *Ammobius rufus*, *Hypocaccus crassipes*, *Halammobia pellucida*, *Xanthomus pellucidus*, *Stenosis intermedia*, *Catomus consentaneus*, si abondants sur l'isthme de Giens, semblent manquer sur la plage de la Palud. Il serait hasardeux d'affirmer que ces espèces ont été éliminées de l'île par l'action humaine ; il s'agit plus probablement de lacunes imputables à l'exiguïté des habitats favorables. Un autre *Psammodius*, *P. sulcicollis*, est toutefois signalé par Veyret (1950-1951) des plages de Port-Cros. Personne ne l'a revu depuis. Une espèce littorale remarquable de Malachide, *Brachemys brevipennis*, découverte sur les galets de la plage du Sud par Veyret (op. cit.) est très vraisemblablement éteinte sur l'île et en voie d'extinction sur le continent proche.

Pour les Arachnides, le constat établi par Kovoov et Munoz-Cuevas (2000) est assez alarmant : ces auteurs déplorent l'état catastrophique des populations d'araignées typiques des sables littoraux, aussi bien sur Porquerolles que sur Port-Cros, et évoquent même l'extinction inéluctable d'une espèce d'Opilion des bords de mer, *Nelima doriae*, dont un seul exemplaire a été vu sur chacune des îles alors qu'elle était abondante au début du XX^e siècle.

Il existe une autre catégorie d'espèces fort menacées, les Coléoptères saproxylophages associés aux bois flottés, dont les charançons

Amaurorhinus cf. *bewickianus*, *Styphloderes exsculptus* et *Mesites pallidipennis* fournissent les meilleurs exemples. Sur le littoral du continent voisin, l'enlèvement systématique et volontaire de ces laisses de mer a abouti à une raréfaction considérable de ces espèces, sinon à leur extinction. Si des mesures conservatoires prises par le Parc national vont dans le bon sens, seul *Styphloderes exsculptus* se maintiendrait sur les plages les moins fréquentées de Port-Cros ; il abondait sur les plages de la partie militaire de l'île du Levant où les troncs échoués sont encore nombreux, comme sur la plage du Liserot (Fig. 15).

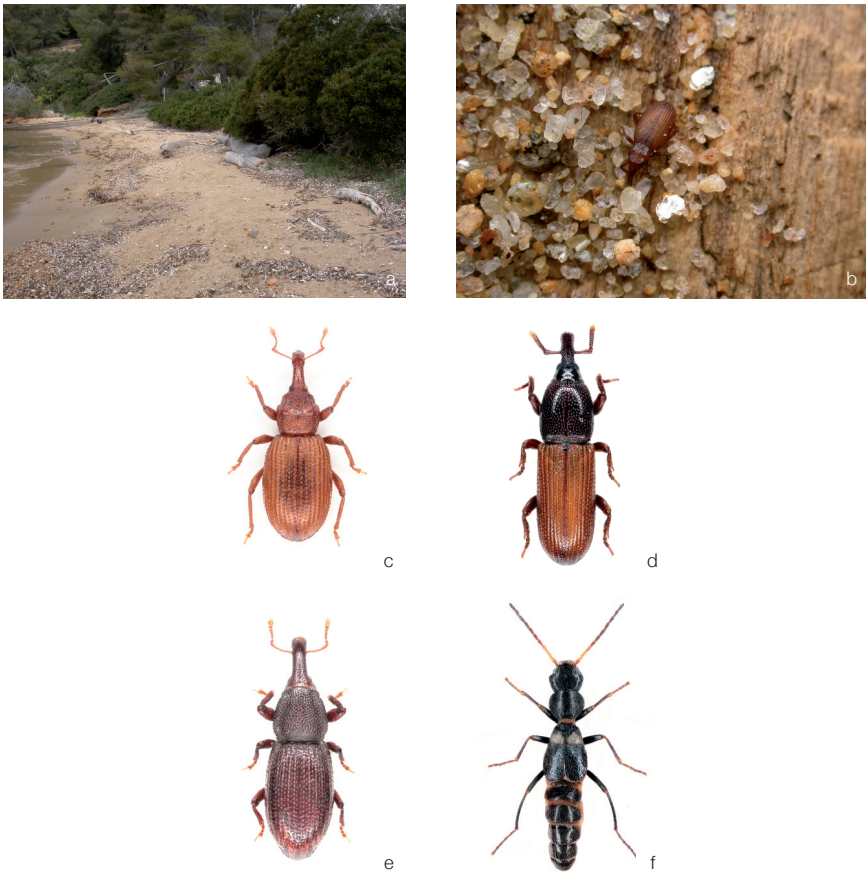


Figure 15. a, b, c : *Styphloderes exsculptus* Boheman est un charançon saproxylophage encore abondant sur les plages de la partie militaire de l'île du Levant où les troncs échoués sont nombreux, comme sur la plage du Liserot ; d : *Mesites pallidipennis* Boheman, e : *Amaurorhinus* sp., autres petits charançons remarquables, hôtes des bois flottés ; f : *Brachemys brevipennis* Laporte de Castelnau. Une espèce de Malachidae des plages, probablement éteinte à Port-Cros (photos P. Ponel / IMBE).

Parmi les autres groupes, il faut signaler le forficule maritime *Anisolabis maritima*, observé par Favard en 1974 uniquement à la plage du Sud, et que nul n'a revu. Cette espèce emblématique semble aussi devenue très rare, sinon éteinte, sur le continent proche, et paraît même supplantée dans son habitat par une espèce très banale et peu exigeante, *Euborellia moesta*, qui a été rencontrée dans les laisses de mer sur les plages du Ceinturon près d'Hyères (Chapelin-Viscardi *et al.*, 2012).

La faune associée aux laisses de mer constituée par d'épaisses accumulations de feuilles mortes de posidonies n'a pas fait l'objet de prospections récentes sur l'île. Veyret (1950-1951) signale pourtant une communauté de Coléoptères formée de nombreuses espèces : *Cafius xantholoma*, *Remus sericeus*, *Aleochara albopila*, divers autres petits staphylins Aleocharinae, alors que Travé (1984) a relevé pour les Acariens Oribates la présence d'une quinzaine d'espèces associées aux banquettes de posidonies, et absentes des autres habitats de l'île. De plus, certaines sont remarquables par leur distribution, comme : *Indotritia krakatauensis consimilis*, également connue de Croatie (seules citations du genre pour l'Europe) ; *Hermannia minuta*, connue des côtes bulgares et françaises ; *Pseudotectoribates* sp., genre qui n'était connu que d'Espagne ; et enfin, une espèce du genre *Phthiracarus* sp., que Travé considérait comme nouvelle. Pour ce dernier, cet habitat est l'un des plus originaux de l'île. Les mêmes conclusions sont tirées par Noël (2003, 2004) de ses recherches sur les Crustacés Oniscoïdes de Port-Cros, puisque selon cet auteur au moins dix espèces (*Ligia italica*, *Trichoniscus fragilis*, *T. halophilus*, *Buchnerillo littoralis*, *Armadilloniscus candidus*, *A. littoralis*, *Halophila couchi*, *H. tyrrhena*, *Porcellio lamellatus*, *Acaeroplastes melanurus*) sont strictement liées aux laisses de mer accumulées sur les plages peu fréquentées et aux banquettes de posidonies. Deidun *et al.* (2009) ont montré que sur les plages de Malte ces communautés d'Arthropodes étaient affectées par les perturbations d'origine humaine et présentaient une diversité supérieure dans les accumulations de feuilles les plus anciennes. L'absence de données récentes sur l'état de conservation de cet habitat très spécial que forment les laisses de mer et les banquettes de posidonies à Port-Cros est donc regrettable, et renforce la nécessité d'un état des lieux actualisé sur l'ensemble du parc national, considéré dans sa nouvelle configuration.

Impacts des invasions biologiques et actions de restauration écologique

Principales invasions biologiques sur l'île de Port-Cros

Les invasions biologiques, causées par les espèces exotiques à caractère envahissant (souvent dénommées "espèces invasives") ou par des espèces indigènes en très fort accroissement démographique du fait

de l'homme ("espèces proliférantes"), sont une composante importante des changements biologiques planétaires actuels. En effet, elles peuvent modifier durablement la composition de la biodiversité, la structure et le fonctionnement des écosystèmes. En Méditerranée, comme ailleurs dans le monde, les écosystèmes insulaires sont parmi les plus menacés par ces invasions biologiques engendrées par cette véritable "mondialisation de la biodiversité" (ex. Ruffino *et al.*, 2009 ; Pretto *et al.*, 2012). Sur les îles d'Hyères, plusieurs espèces envahissantes ou proliférantes altèrent ainsi de manière significative les compositions et dynamiques des communautés terrestres, et diverses recherches ont été conduites depuis une vingtaine d'années.

Chez les vertébrés, les colonies de goélands leucophées (*Larus michahellis*) ont fortement progressé durant tout le XX^e siècle le long des côtes provençales, occasionnant un profond impact sur la composition floristique et la structure de la végétation de certaines îles (Vidal *et al.*, 1998, 2000). Cette augmentation exponentielle des effectifs de goélands sur la côte provençale, comme ailleurs en Méditerranée, était très vraisemblablement liée à l'accroissement considérable des ressources alimentaires disponibles dans les décharges à ciel ouvert qui se sont multipliées durant le XX^e siècle, avant qu'une directive européenne ne les interdise, et dans une moindre mesure, au développement du chalutage industriel. Les goélands piétinent la flore indigène y compris les buissons comme le lentisque, prélèvent une phytomasse importante pour la confection de leurs nids, enrichissent très fortement le sol en composés azotés ou phosphorés et peuvent transférer sur les îles bon nombre de graines d'espèces continentales, rudérales ou exotiques. A Port-Cros, cet impact a plutôt concerné la côte nord de l'île et surtout la partie méridionale de l'île de Bagaud. Mais, comme ailleurs en Provence, les effectifs de goélands ont baissé de manière très significative lors des trois dernières décennies, notamment suite à la fermeture de la décharge de Pierrefeu, puisque l'on assiste à une chute de près de 60% du nombre de couples nicheurs entre 1982 et 2010, avec une diminution maximale depuis 2006 (Berger, 2010) ; le comptage de l'an 2000 a fourni les effectifs les plus élevés (Port-Cros : 588 couples nicheurs contre 240 en 2010 ; Bagaud : 667 couples nicheurs contre 192 en 2010). Il sera intéressant d'analyser les conséquences de cette diminution de l'impact aviaire sur la structure et la composition des communautés végétales halo-ornithocoprophiles, comme celles du sud de Bagaud (Fig. 13c).

La réponse des communautés d'insectes à ces pressions aviaires reste globalement assez peu documentée. Cependant, une étude relativement récente conduite sur l'île de Bagaud montre que la présence des goélands influe à la fois sur la composition en espèces de Coléoptères et sur la

distribution de leurs groupes trophiques (Orgeas *et al.*, 2003). La famille des Tenebrionidae et en particulier *Biopanes meridionalis*, une espèce non spécialisée sur le plan trophique, paraît bénéficier de la multiplication des goélands. Ces oiseaux favorisent l'ouverture du milieu, favorable à ces insectes, et leur assurent un apport régulier de nutriments. D'autres études (Ponel et Andrieu-Ponel, 1998) ont évoqué des conséquences encore plus drastiques sur Bagaud, avec apparition d'espèces comme *Amara ingenua* et même "explosion" de certains phytophages associés à des plantes favorisées par la présence des goélands, comme la chrysomèle *Longitarsus ochroleucus* liée à *Senecio crassifolius*.

L'impact des oiseaux marins sur les communautés d'Arthropodes s'exerce à plusieurs niveaux :

- impact indirect par ouverture du milieu, élimination ou au contraire expansion d'espèces végétales nitrophiles et donc de leur entomofaune associée,

- impact direct par prédation, et par création d'habitats très spécialisés (cadavres d'oiseaux, terriers).

En effet, de nombreuses observations suggèrent que beaucoup d'espèces de Coléoptères Dermestidae, Staphylinidae, Histeridae, etc., ainsi que de Diptères, sont favorisées par l'abondance de cadavres d'oiseaux à divers stades de décomposition et de débris organiques apportés par les parents pour l'alimentation des jeunes. L'explosion de ces synusies d'Arthropodes très spécialisés n'a fait l'objet d'aucune étude sur les îles d'Hyères, pas plus que la faune pholéophile liée aux terriers (puffins par exemple). Toutefois, il a été démontré que dans les petites îles du golfe de Californie, un véritable "flux d'énergie" s'établissait depuis le milieu marin vers le milieu terrestre par l'apport massif de dépôts organiques, qui s'effectue selon deux canaux : les laisses de mer accumulées sur le rivage et les apports de nutriments par les colonies d'oiseaux marins. Ce flux qui excède de beaucoup la productivité locale serait à l'origine d'une richesse particulière en invertébrés associés à cette matière organique, qui eux-même entretiendraient de nombreux prédateurs (araignées en particulier) par le biais de réseaux trophiques connectant milieux marin et terrestre : "*The flow of marine material to land, its ingestion by primary consumers (detritivores, scavengers, and parasites), and predation on these consumers by arthropodivores operationally connect the marine and terrestrial food webs on small islands*" (Polis et Hurd, 1995). La richesse particulière en Arachnides observée par Kovoov et Muñoz-Cuevas (2000) sur la partie sud de l'île de Bagaud (cf. supra) est donc peut-être un effet secondaire de l'installation sur l'île de populeuses colonies de goélands. Ceci est un bon exemple de la

complexité des réseaux trophiques, qui montre une fois de plus combien il faut se garder d'émettre des conclusions hâtives et de proposer des mesures de gestion conservatoire sans une vision synthétique de la réalité des écosystèmes insulaires, intégrant toutes leurs composantes biotiques.

L'impact sur le milieu naturel de l'apparition de la fourmi d'Argentine *Linepithema humile* au début du XX^e siècle (Chopard, 1921) puis de sa spectaculaire expansion sur le littoral méditerranéen français, et enfin de son apparition à Port-Cros après 1973 (Berville, 2012) n'a pas été réellement étudié en France. Une perturbation de la dynamique des espèces végétales indigènes est probable car cette fourmi favorise les pullulations de pucerons qui affaiblissent les plantes, et perturbe la myrmécochorie à travers l'élimination des fourmis indigènes (Holway *et al.*, 2002 ; Blancafort et Gomez, 2005). Enfin, ce bouleversement des communautés de fourmis indigènes sous l'effet de l'envahissement par la fourmi d'Argentine semble avoir des effets particulièrement désastreux en milieu insulaire puisque sur l'île des Embiez la quasi-totalité des fourmis locales a été éradiquée au bénéfice de *Linepithema humile* (Berville et Ponel, 2013). Indirectement, cette situation ne peut conduire qu'à une érosion inquiétante de la biodiversité insulaire, les fourmis locales (*Messor*, *Camponotus*, etc.) étant hôtes d'une importante communauté d'insectes myrmécophiles souvent remarquables (lépismes, grillons *Myrmecophilus*, Coléoptères divers) qui semblent dans l'incapacité de s'adapter à la fourmi d'Argentine, beaucoup plus agressive. Par chance, pour l'instant, l'invasion sur Port-Cros semble se limiter aux abords immédiats du village (Berville, 2012).

Chez les végétaux, les griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* spp.) – originaires d'Afrique du Sud et déjà naturalisées sur les îles d'Hyères à la fin du XIX^e siècle (Jahandiez, 1929) – comptent parmi les invasives les plus dynamiques, notamment sur les petites îles du Grand Ribaud, Bagaud et Gabinière (Suehs *et al.*, 2001). Leurs impacts ont été bien étudiés localement, tant sur le plan des conséquences écologiques et évolutives (Suehs *et al.*, 2004, 2005 ; Médail *et al.*, 2004) que celui des changements d'interactions biotiques survenus chez les pollinisateurs (Suehs *et al.*, 2006), chez les autres communautés d'insectes (Orgeas *et al.*, 2007a, b) et même chez les populations introduites de rats, lapins et même chats haret qui tirent profit de cet apport important de ressources estivales, de façon directe ou indirecte grâce à des interactions mutualistes de type *invasional meltdown* (Bourgeois *et al.*, 2005).

A Port-Cros, aucune espèce de vertébré terrestre n'est apparue au cours des cinq dernières décennies, que ce soit naturellement ou par

introduction volontaire, contrairement à Porquerolles où une nouvelle espèce de mammifère, le hérisson *Erinaceus europaeus*, signalée en 1985 (Cheylan G., 1984a), est désormais bien installée (comme au Levant), de même qu'une nouvelle espèce de reptile, la tarantule de Maurétanie *Tarentola mauritanica* (Cluchier et Cheylan M., 2004 ; Astruc et Cheylan M., 2008). Une espèce de mammifère, le sanglier (*Sus scrofa*), parvient occasionnellement sur l'île, sans qu'une population ne se soit installée, pas plus que sur les autres îles d'Hyères. Signalé dès 1972 à Port-Cros (Cheylan G., 1984), les observations du sanglier se sont multipliées ces dernières années (P. Gillet, com. pers., avril 2013), conséquence de la très forte augmentation de ses effectifs en Provence, comme dans le reste de la France, au cours du XX^e siècle et du comportement erratique de certains individus, qui peuvent parcourir des dizaines de km loin de leur domaine vital (Olivier *et al.*, 2010). Toutefois, compte tenu de la taille des domaines vitaux [plusieurs centaines à plusieurs milliers d'ha en Camargue (Olivier *et al.*, 2010)] et de ses densités (1 individu/km² en Camargue dans les années 1990s (Spitz *in* Olivier *et al.*, 2010), la superficie de l'île de Port-Cros est nettement insuffisante pour permettre l'installation d'une population stable de cette espèce. Ainsi, le cortège d'espèces de vertébrés terrestres de Port-Cros est donc le même depuis la création du parc national en 1963, et sans doute depuis bien plus longtemps.

Bien qu'aucun reste archéologique ne vienne documenter la présence du rat noir (*Rattus rattus*) sur l'île, une faible différenciation génétique entre cette population et les populations continentales (Cheylan *et al.*, 1998), suggère une présence relativement ancienne, qui remonte sans doute à l'antiquité romaine, comme dans les autres îles méditerranéennes (Ruffino et Vidal, 2010).

De nombreux auteurs ont documenté l'impact des rats sur les populations d'oiseaux marins, notamment les Procellariidae et Hydrobatidae (Ruffino *et al.*, 2009). En Provence et en Corse, aucune disparition de colonie des grandes espèces [puffin de Méditerranée (*Puffinus yelkouan*) (370-475 g) et puffin cendré (*Calonectris diomedea*) (500-640 g)] ne semble documentée depuis un demi-siècle, alors que la plus petite espèce, le pétrel tempête (*Hydrobates pelagicus*) (23-27 g), a aujourd'hui disparu des îles d'Hyères, où elle nichait à Porquerolles et au Levant à l'extrême fin du XIX^e siècle (Guyot *et al.*, 1985).

En effet, compte tenu de sa taille (170 à 320 g pour les adultes reproducteurs), si le rat noir ne peut pas attaquer les puffins adultes, sa prédation peut s'exercer sur les œufs et les poussins. A Port-Cros, où une colonie de puffins de Méditerranée est signalée dès 1955 (Rivoire et Hüe, 1956), les premières mentions de prédateurs des œufs et poussins par les rats ont été faites par Vidal (1985). L'impact de cette prédation peut être

fort certaines années, particulièrement sur les jeunes poussins (Zotier et Vidal, 2004). En effet, les densités de rats peuvent atteindre des valeurs très élevées sur certaines petites îles nord-méditerranéennes : 33 individus/ha à Port-Cros en avril 1981 ; 87 ind./ha au printemps 1997 et 120 ind./ha l'été 1998 à Riou ; 150 ind./ha à l'île Plane près de Marseille (Cheylan G., 1999 ; Thomas, 1998). Au cours d'une période de contrôle s'étalant sur 32 ans, il apparaît que l'abondance des rats à Port-Cros, élevée entre 1978 et 1985, est restée ensuite à un seuil très bas ne dépassant pas 0,07 ind./nuit/piège de 1986 à 2008, pour remonter rapidement à partir de mars 2009 à des valeurs supérieures à 0,10 ind./nuit/piège, avec un pic à 0,27 ind./nuit/piège en avril 2010 (Fig. 16).

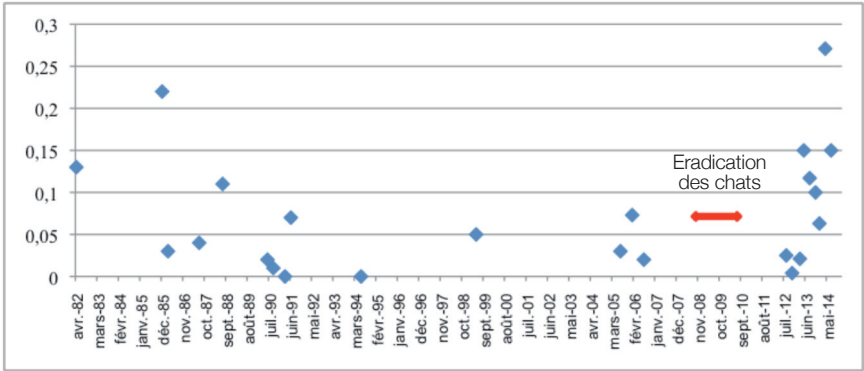


Figure 16. Abondance des rats noirs *Rattus rattus* sur des lignes de pièges (nombre d'individus capturés par nuit/piège) à Port-Cros, entre les années 1978-2010 (d'après Cheylan G., 1999 et données du Parc national non publiées).

Suite aux découvertes de cadavres de puffins de Méditerranée adultes près de leurs colonies et de l'abondance des chats harets (*Felis catus*) sur l'île, une campagne d'éradication des chats mise en place entre le début de l'année 2004 et le milieu de l'année 2005 a permis d'éliminer la totalité de la population de chats harets de l'île (Zarzoso-Lacoste *et al.*, 2009). En effet, une analyse des fèces de chats collectées sur Port-Cros avait montré que l'impact de la prédation des chats sur les puffins de Méditerranée adultes était particulièrement élevé et dépassait même l'effectif d'individus reproducteurs ; ce constat suppose la présence sur les colonies de Port-Cros d'un nombre important d'individus prospecteurs issus de populations d'autres îles (Bonnaud *et al.*, 2007, 2009).

Suite à cette éradication, la population reproductrice de puffins de Méditerranée a rapidement augmenté d'un facteur 1,5 durant les deux années qui ont suivi le début de la campagne d'éradication des chats, pour se stabiliser par la suite. Parallèlement à cette augmentation démographique, le taux d'occupation des terriers a fortement cru, se

stabilisant autour de 40%, tandis que le succès de reproduction (taux d'éclosion des œufs + succès d'élevage des jeunes) a atteint une valeur supérieure à 80% pour l'année 2008, alors qu'il avait chuté à 20% en 1984 (Zarzoso-Lacoste *et al.*, 2009). Jusqu'en 2004, la population de puffins de Méditerranée de Port-Cros était donc soumise à la fois à une prédation sur les œufs et les poussins, exercée par le rat noir, et à une prédation par les chats sur les adultes reproducteurs. En l'absence de données anciennes, il est difficile de mesurer l'impact de cette double prédation sur la population de puffins de Méditerranée de Port-Cros, où la principale colonie de l'île, située à la pointe du Grand Peyre, est connue depuis 60 ans. Toutefois, l'île a connu au cours de ce laps de temps un développement démographique important ; quasiment abandonnée au milieu du XX^e siècle, le village compte désormais 30 habitants permanents et plusieurs centaines de milliers de touristes la visitent chaque année.

Si la présence du rat est vraisemblablement ancienne, la population de chats harets paraît plus récente. La prédation sur les puffins adultes n'est pas signalée dans les années 1980s et 1990s par Zotier et Vidal (2004) et semble apparaître dans les années 2000 avec la découverte des premiers cadavres (G. Cheylan, obs. pers.).

L'absence de variations d'abondances marquées de la population de rats dans la période 1986-2008 pourrait s'expliquer par le développement d'une abondante population férale de chats harets durant ces deux décennies, la pression de prédation exercée par la population de chats maintenant l'abondance des rats à un seuil d'abondance faible, inférieur à 0,1 ind./nuit/piège (Fig. 16). L'éradication de ce prédateur à partir de 2005 aurait relâché la pression de prédation sur la population de rats noirs, qui aurait augmenté pour atteindre des densités supérieures à 0,1 ind./nuit/piège à partir de 2009, retrouvant ainsi les densités des années 1980s. Des variations cycliques d'abondance des populations de rongeurs sont bien connues dans plusieurs régions du monde, notamment dans les environnements peu complexes comme les steppes, savanes et toundras où certaines espèces de Cricétidés (lemmings, campagnols, hamsters) et Gerbillinés (gerbilles et mériones) peuvent pulluler certaines années. Ces fluctuations ont été bien étudiées depuis près d'un siècle, en particulier en Amérique du nord, et ont largement contribué à définir un modèle démographique densité-indépendant partiellement régulé par la pression de prédation. Toutefois, ces fluctuations sont d'amplitude plus réduite chez les populations insulaires de rongeurs, caractérisées par des densités élevées et plus stables (Gliwicz, 1980). Ces fluctuations sont plus rarement observées chez les Murinés (rats, souris et mulots), rongeurs souvent forestiers vivant dans des environnements plus complexes et plus stables où les prédateurs, notamment serpents, sont nombreux ; la compétition

avec des espèces proches, l'abondance des ressources, soumises à des fluctuations saisonnières, les parasites internes (notamment vers cestodes, nématodes et trématodes) et externes (acariens, mycoses) influent sur les abondances de rongeurs forestiers. Il est plus difficile, dans ces systèmes complexes où de nombreux facteurs interagissent, de définir une cause proximale de ces variations. Les rats de Port-Cros sont, comme les populations corses, très infestés par des vers intestinaux (Cheylan G., obs. pers.). Une étude pluridisciplinaire à long terme, associant (i) estimations d'abondance des ressources alimentaires, notamment végétales, (ii) évaluation de la pression de prédation, en particulier par les deux espèces de serpents de l'île, (iii) variations des comportements agonistiques qui influent sur les densités, notamment lors des périodes d'abondances élevées, et (iv) taux d'infestation par les parasites, surtout les vers intestinaux, serait nécessaire pour évaluer de façon plus précise le poids de chacun de ces paramètres dans les variations d'effectifs de rats.

Avec le développement rapide d'une abondante population de chats haret, une chaîne alimentaire simplifiée se serait donc mise en place avec une proie endémique (puffin de Méditerranée), un méso-prédateur naturalisé depuis longtemps (rat noir) et un super-prédateur invasif (chat haret) dont le régime alimentaire repose sur les deux espèces précédentes (Bonnaud *et al.*, 2007, 2012). Remarquons toutefois que la mortalité d'individus sexuellement matures est bien plus impactante sur la démographie des espèces longévives comme les Procellariidae et Hydrobatidae que celle qui s'exerce par les rats sur les œufs, poussins ou immatures. En effet, la mortalité d'œufs ou de poussins provoque une baisse des effectifs reproducteurs différée dans le temps qui peut être compensée par un succès de reproduction meilleur les années suivantes, avec des conséquences moins délétères sur la démographie d'espèces longévives comme les puffins (Le Corre, 2008). C'est ainsi que le chat haret est responsable de l'extinction de 30 à 40 espèces d'oiseaux insulaires, alors que les rats (*Rattus rattus*, *R. norvegicus* et *R. exulans*), à la répartition insulaire bien plus vaste, sont responsables de la disparition de 14 d'entre elles (Ebenhard, 1988).

L'éradication de la population férale de chats pose la question d'un éventuel « effet de surprise » (Courchamp *et al.*, 1999) qui se manifesterait par une augmentation de densité de la population de rats suite au relâchement de la prédation par les chats, dont il constitue la principale nourriture à Port-Cros et au Levant (Bonnaud *et al.*, 2007, 2012) et une pression de prédation accrue sur les œufs et sur les poussins des deux espèces de puffins. L'augmentation des abondances de rats constatées depuis l'éradication de la population de chats en 2004-2005 plaide en ce sens ; toutefois, ces abondances restent dans les limites des variations

observées dans les années 1980, avant le développement probable de la population de chats haret, et les densités observées depuis l'éradication des chats restent comparables à celles des autres îles méditerranéennes (Cheylan G., 1999).

Les effets de l'éradication de l'un des maillons de la chaîne alimentaire simplifiée : proie endémique/méso-prédateur naturalisé/super-prédateur invasif doivent être évalués sur une autre proie endémique : le puffin cendré (*Calonectris diomedea*) et dans des systèmes où le chat est absent mais où le rat atteint des densités très supérieures à Port-Cros et exerce donc une pression de prédation plus élevée sur les œufs et poussins de puffins. Le contrôle de la présence des rats dans les terriers de puffins avant et après éradication des chats a montré que les rats fréquentaient beaucoup plus souvent les terriers après éradication, donc en périodes de fortes densités (2007-2008 : $\pm 15\%$ des terriers visités durant l'incubation, vs $\pm 1\%$ en 2004-2005 avant éradication en période de faibles densités). Toutefois, aucun indice de prédation n'a pu être détecté sur les œufs ou les poussins. La fréquentation des terriers est maximale en hiver ($\geq 40\%$ des terriers visités) et minimale en été ($\leq 10\%$), alors que les densités de rats atteignent leur maximum en été, après la période de reproduction (Cheylan G., 1999) ; cette observation suggère que la fréquentation des terriers est délaissée quand les ressources alimentaires recherchées par les rats, qui se nourrissent principalement de fruits, graines, bourgeons, cuticules de végétaux et invertébrés (Cassaing *et al.*, 2005), est la plus abondante, c'est-à-dire en été.

Compte tenu de la période de reproduction tardive du puffin cendré (*Calonectris diomedea*) (ponte fin mai-début juin, Flitti *et al.*, 2009) et de sa grande taille, il est peu probable que l'accroissement de densité des rats, qui n'a pas eu d'impact négatif sur la reproduction du puffin de Méditerranée, plus petit, ait pu avoir un impact négatif sur cette espèce. Néanmoins, des échecs de reproduction de cette espèce sont signalés dans des îles où il atteint de fortes densités en absence des chats (îles de Marseille : Flitti *et al.*, 2009 ; îles Lavezzi en Corse : Martin *et al.*, 2000). Dans ce cas, il s'agit de petites îles (surfaces ≤ 100 ha) avec une faible diversité d'espèces végétales et de très fortes colonies de goélands leucophées (*Larus michahellis*) qui fournissent aux rats une abondante nourriture sous forme de déchets apportés aux colonies et de cadavres de juvéniles (Derré, 2002).

La prédation exercée par le rat noir sur les deux espèces de Procellariidés et le pétrel tempête s'exerce donc différemment selon la surface de l'île et la densité de goélands nicheurs, les deux paramètres étant inversement corrélés :

- Sur les petites îles (surfaces ≤ 100 ha) avec de fortes densités en

goélands, la prédation exercée par le rat noir sur les petites espèces [pétrel tempête (*Hydrobates pelagicus*) et puffin de Méditerranée (*Puffinus yelkouan*)] a fait disparaître, ou considérablement régressé, ces populations, le puffin cendré (*Calonectris diomedea*) subissant une forte prédation sans disparition des colonies.

- Sur les grandes îles avec une végétation riche en espèces fournissant au rat l'essentiel de ses ressources alimentaires (cas des îles d'Hyères : Derré, 2002), la prédation sur le puffin de Méditerranée est avérée lors des années d'abondance maximale des rats sans mettre en danger la survie de ces populations qui connaissent par ailleurs un fort recrutement à partir d'autres colonies (Bonnaud *et al.*, 2009).

Ces observations montrent que l'éradication de la population de chats harets de Port-Cros a donné des résultats encourageants sur la résilience de l'écosystème insulaire en général, et sur l'espèce-cible endémique en particulier, sans que le phénomène potentiel de relâche du méso-prédateur ne se traduise par un effet délétère sur la population de l'espèce-proie, le puffin de Méditerranée.

Restauration écologique des milieux impactés par les griffes-de-sorcière et le rat noir

Depuis 2010, un programme à long terme de restauration écologique a été lancé sur l'île de Bagaud. L'opération clé de ce vaste programme consiste à éradiquer trois espèces invasives, les griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* spp.) et le rat noir (*Rattus rattus*), dont on sait que la prolifération est susceptible d'impacter sérieusement à la fois la flore et la faune de vertébrés de cette Réserve biologique intégrale. Ce double impact sur les communautés d'invertébrés est moins bien documenté, et donc les conséquences futures des éradications restent spéculatives. C'est pour répondre à cette interrogation qu'ont été mis en place divers protocoles d'échantillonnage dont l'objectif était à la fois d'établir un "état zéro" du système insulaire de Bagaud, puis d'instaurer un suivi sur plusieurs années (Passetti *et al.*, 2012). A notre connaissance, un tel protocole multidisciplinaire n'a encore jamais été déployé dans un contexte d'éradication d'espèces invasives. Dans l'état actuel du projet, il est évidemment prématuré de tirer des conclusions précoces, car les éradications ont débuté depuis deux ans seulement et ne sont pas complètement achevées en ce qui concerne *Carpobrotus* (février 2013).

Des travaux menés aux îles Baléares (Palmer et Pons, 1996) ont cependant montré que la présence du rat noir sur certains îlots de l'archipel avait pour conséquence une diminution du nombre de Coléoptères Tenebrionidae endémiques et une augmentation du nombre de certains

Coléoptères non endémiques. On peut imaginer que le retrait de près de 2 000 rats de Bagaud, sur une île de 58 hectares, puisse se traduire dans le futur par une modification marquée des communautés d'invertébrés, particulièrement des espèces terricoles qui peuvent être l'objet d'une prédation forte de la part des rats. Concernant les *Carpobrotus*, Palmer *et al.* (2004) ont montré qu'aucun impact supplémentaire, spécifique aux griffes-de-sorcière, n'était individualisable sur les communautés de Coléoptères, d'Arachnides, d'Isopodes et de Mollusques et que ces communautés réagissaient surtout à un gradient dans le degré d'anthropisation des stations, qui se situent aux Baléares dans une situation péri-urbaine. Aucun impact de l'expansion de la griffe-de-sorcière n'est mis en évidence sur les invertébrés insulaires endémiques. Comme les auteurs le soulignent eux-mêmes, il s'agit d'un contexte bien différent de celui de Bagaud où les zones à *Carpobrotus* sont actuellement indépendantes du degré d'anthropisation de l'île, qui est une réserve intégrale.

Une expérience plus adaptée à la situation de l'archipel des îles d'Hyères a été menée sur Bagaud (Ponel et Orgeas, 2004 ; Orgeas *et al.*, 2007a, b). Elle montre que l'expansion de *Carpobrotus* a de façon évidente un fort effet négatif à la fois sur la richesse spécifique moyenne et l'abondance des peuplements de Coléoptères, d'Hyménoptères Formicidae (fourmis) et d'Hétéroptères (punaises), vraisemblablement par uniformisation et "monospécialisation" du milieu, qui est marqué par une diminution drastique de l'hétérogénéité paysagère et des micro-habitats. Parmi les insectes affectés, figurent des espèces qui par leur rareté, leur spécificité écologique ou leur distribution localisée aux milieux littoraux méditerranéens, montrent une valeur biologique remarquable et représentent un enjeu en termes de biologie de la conservation. L'envahissement ne semble pas non plus apporter d'originalité particulière à la faune et les espèces rencontrées dans les taches de *Carpobrotus* se retrouvent dans d'autres écosystèmes littoraux provençaux, même si une espèce de longicorne considérée comme "patrimoniale", *Parmena solieri* (Fig. 4), semble présenter une prédilection particulière pour les tiges sèches de griffe-de-sorcière, et si une faune saprophage majoritairement ubiquiste peut trouver des conditions très favorables dans l'épaisse litière générée par les griffes-de-sorcière. Cependant, à long terme, l'éradication des *Carpobrotus* ne peut qu'être bénéfique à la faune d'invertébrés. On peut toutefois s'attendre à une certaine banalisation de la faune phytophage au moins dans les premiers stades de la recolonisation par la flore indigène, si des espèces rudérales (*Atriplex*, *Chenopodium*, etc.) prolifèrent aux dépens de la flore insulaire sur les terrains laissés nus par l'arrachage des *Carpobrotus*.

Quelles tendances dynamiques dans le futur ?

Végétation potentielle et tendances dynamiques des écosystèmes à moyen terme

Les écosystèmes de Port-Cros sont soumis à deux facteurs de forçage opposés, mais qui peuvent presque se "télescoper" spatialement : d'un côté un régime majeur de non perturbation qui concerne forêts et maquis, de l'autre des impacts anthropiques liés pour l'essentiel à la pression touristique et qui affectent les écosystèmes littoraux et certaines zones proches des habitations ou des pistes majeures. Il demeure bien délicat d'établir des scénarios prospectifs de ce que seront les dynamiques futures des paysages et de la biodiversité terrestres de l'île de Port-Cros car le "grain d'analyse" est sans doute trop fin sur le plan spatial par rapport aux données disponibles et il concerne un système insulaire de structure originale, avec des dynamiques écologiques qui restent pour une grande part méconnues. En outre, l'absence quasi totale de données rétrospectives paléoécologiques ou dendrochronologiques oblitère toute référence solide aux dynamiques passées. Cette limitation n'est pas unique car, pour des systèmes insulaires de surface si réduite, on manque cruellement d'études de référence, aussi bien théoriques qu'empiriques, afin de cerner de manière satisfaisante ces dynamiques écologiques.

De plus, la part de la stochasticité environnementale, et plus généralement du hasard, reste sous-estimée et méconnue dans les dynamiques écologiques, alors que le hasard est un moteur des mécanismes internes du monde vivant (Pavé, 2006). Or, plus les systèmes écologiques sont exigus, pauvres en espèces et avec une équitabilité réduite, plus les trajectoires dynamiques des populations ou écosystèmes seront aléatoires et donc difficilement prévisibles sur le moyen terme, c'est-à-dire selon une fenêtre temporelle de quelques décennies. Ces aspects sont donc probablement exacerbés sur des systèmes de petite superficie comme les îles d'Hyères.

Les constats précédents sont particulièrement prégnants dans le cas des ensembles forestiers et pré-forestiers de Port-Cros. En effet, une forêt à caractère naturel est un système complexe caractérisé par une mosaïque tournante composée de divers états successionnels plus ou moins en déséquilibre, mais dont l'ensemble est en équilibre métastable. Le stade forestier correspondant aux yeuseraies âgées de Port-Cros caractérise une éco-unité en phase homéostatique ou biostatique (*steady state eco-unit*) avec le développement des espèces forestières bio-indicatrices des vieilles forêts et l'activation du complexe saproxylique. Cette phase pourra durer quelques centaines d'années et s'achèvera par une phase de dégénérescence et de dégradation (*degrading eco-unit*) selon la typologie d'Oldeman (Quézel et Médail, 2003).

Il conviendra de mieux comprendre la place fonctionnelle des perturbations car elles constituent un des principaux moteurs de la variabilité spatiale et de l'hétérogénéité stationnelle des forêts (Fig. 10). En déclenchant les successions écologiques, les perturbations déterminent des mosaïques d'habitats à divers stades évolutifs et donc la coexistence de différentes guildes caractéristiques des forêts à caractère naturel. Dès lors, plusieurs questions restent en suspens : quel est le régime de perturbations naturelles (feux, chablis) dans un tel système insulaire de taille réduite ? Quelle est la magnitude des perturbations naturelles *versus* anthropiques dans ces dynamiques écologiques ? La réponse à ces questions nécessitera des approches comparatives qui devront s'insérer dans un cadre spatial supérieur à celui de Port-Cros intégrant la zone littorale des Maures, un des territoires du nouveau parc national.

Si le régime global de perturbation demeure celui de ces cent dernières années, avec l'absence d'épisode majeur lié aux grands incendies de forêts sur l'île, il est probable que la dynamique forestière se caractérisera par une maturation accrue des peuplements de chêne vert et une forte régression du pin d'Alep, une fois que les individus les plus âgés auront disparu par sénescence, sachant que les plus vieux pins d'Alep connus en Provence atteignent environ 180 ans (F. Guibal, comm. pers., mars 2013). Cette forêt port-crosienne évoluera vers des peuplements de chênes verts de plus grande hétérogénéité de classes d'âge avec présence d'arbres jeunes, âgés, sénescents, morts et une hétérogénéité spatiale accrue liée aux clairières créées par des perturbations localisées et ponctuelles (Quézel et Médail, 2003). Il faudrait ainsi examiner le rôle joué par les trouées naturelles (chablis ou volis) dans la régénération de ces vieilles forêts de chêne vert, comme l'ont bien étudié Panaïotis *et al.* (1995, 1998) dans la fameuse yeuseraie du Fango, en Corse. Au sein de cette dernière, existe dans les trouées une organisation structurale à partir des principales espèces du maquis (*Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Phillyrea latifolia*) et de certaines lianes ornithochores (*Hedera helix*, *Lonicera implexa* et *Rubia peregrina*). Cela suggère que la dynamique interne de cette vieille forêt passe par un stade de maquis arboré à Ericacées (Panaïotis *et al.*, 1998). Une analyse préliminaire de pédoanthracologie, réalisée en 1984-1985 par Michel Thinin et basée sur huit sondages de sol de l'île, a montré leur grande richesse en charbons de bois et la présence dominante très ancienne d'*Erica arborea*, accompagnée d'*Arbutus unedo* et de *Quercus ilex* (Roux et Thinin, 1985). Par contre, la présence du pin d'Alep est plus discrète et semble se limiter aux niveaux supérieurs, les plus récents, tandis que la présence du chêne pubescent reste incertaine. Ces constats sont peut être à rapprocher des

conclusions paléo-palynologiques de Reille (1992) qui soutient en Corse l'existence à basse et moyenne altitudes d'une végétation potentielle dominée par *Erica arborea*, avant que l'homme n'ait favorisé le chêne vert sur cette île. Et si la place phytodynamique de la bruyère arborescente et de l'arbousier avait été également sous-estimée à Port-Cros ?

Un autre volet à suivre est le "décalage temporel" existant entre la dynamique forestière et le délai de colonisation insulaire par les oiseaux frugivores. L'apparition des frugivores stricts, absents de Port-Cros et de toutes les îles d'Hyères [sittelle (*Sitta europaea*), pic épeiche (*Dendrocopos major*), geai (*Garrulus glandarius*)], reste aléatoire car ces oiseaux sont des sédentaires stricts ; toutefois, les deux dernières espèces connaissent certaines années des variations d'effectifs de type invasif (Yeatman-Berthelot, 1991), et peuvent atteindre, à cette occasion, certaines îles. Les deux dernières espèces ont d'ailleurs été notées de façon accidentelle à Port-Cros (Zammit, 2003). Toutefois, ces espèces ne parviennent à coloniser durablement que les îles de grande étendue où les surfaces forestières sont importantes, et en tout état de cause, très largement supérieures à l'île de Port-Cros dans son ensemble (Cramp, 1985 ; Cramp et Perrins, 1994). On peut donc prédire que le cortège d'oiseaux forestiers de Port-Cros restera paupérisé par rapport aux vieilles forêts continentales, y compris lorsque ce peuplement vieillira. En sous-bois, l'enrichissement de la strate arbustive par des buissons à fruits charnus peut se poursuivre grâce à la dispersion des semences ornithochores par les Columbides, Turdides et Sylviides migrants et hivernants. Toutefois, l'absence des gros frugivores sédentaires (Picides, Corvidés notamment) et des mammifères frugivores (à l'exception du rat noir et du mulot) devrait freiner l'enrichissement spécifique des peuplements forestiers dominés par le chêne vert.

Concernant les milieux de pelouses et de fruticées basses du littoral ou de l'intérieur de Port-Cros, leur maintien futur reste bien hypothétique car il dépend là aussi de la magnitude des diverses perturbations en jeu, d'origine naturelle ou liées à l'homme.

En l'absence de perturbation, le maintien des pelouses calcifuges riches en végétaux ou invertébrés photophiles ne se réalisera au mieux que dans les rares situations d'affleurements rocaillieux, là où la dynamique végétale est très lente. Des micro-perturbations, par nature limitées car la grande faune est absente de l'île – si ce n'est par la présence temporaire de sangliers, qui pourrait être toutefois plus régulière – pourront aussi conduire à la réactivation de la banque permanente de graines du sol, mais dont la viabilité globale ne devrait guère excéder quelques décennies. Dès lors, si un régime trop limité de perturbations persiste, il n'offrira pas nécessairement les "fenêtres de régénération" suffisantes aux végétaux

photophiles annuels et il ne permettra pas aux invertébrés de maintenir leurs cycles de vie à l'échelle de ces paysages trop fermés. Par ailleurs, les pelouses présentes le long des linéaires de pistes et chemins et près des habitations connaîtront vraisemblablement un impact accru de la part des espèces exotiques à caractère envahissant ou celui des espèces rudérales et ubiquistes qui conduiront à une déstructuration des communautés sur le plan de leur richesse et composition spécifiques, avec une altération profonde des interactions biotiques.

Sur le littoral, les stress et perturbations induits par la proximité de la mer faciliteront le maintien des milieux ouverts, mais les pressions liées aux espèces envahissantes (griffes-de-sorcière, fourmi d'Argentine, rat) devraient s'accroître, sauf si les opérations déjà entreprises de limitation de ces impacts sont poursuivies sur le moyen terme.

Quelles conséquences des changements globaux ?

Le "changement global" recoupe de multiples facteurs de forçage englobant les changements biologiques, les modifications d'usage des terres, les changements dans la chimie de l'atmosphère (taux de dioxyde de carbone, d'azote) et les changements climatiques (Sala *et al.*, 2000). Les impacts de ces deux derniers facteurs sur le fonctionnement des écosystèmes et la dynamique de la biodiversité demeurent encore assez hypothétiques en région méditerranéenne, car le corpus des données et des modélisations reste souvent lacunaire et mérite d'être mieux étayé (Cheddadi *et al.*, 2001 ; Klausmeyer et Shaw, 2009).

Face aux changements globaux, la réponse des espèces ne sera évidemment pas univoque, et trois possibilités non mutuellement exclusives doivent être envisagées : (i) une extinction locale ou totale de l'espèce, (ii) une migration ou une modification de son aire de répartition, ou (iii) une adaptation aux nouvelles conditions de milieu par une réponse évolutive rapide. L'extrême exiguïté du système insulaire considéré n'autorise pas une modification tangible de la distribution des espèces, augmentant par là même significativement les risques d'extinction locale.

Contrairement au milieu marin, peu de cas bien documentés se réfèrent à la progression d'espèces thermophiles dans la dition. Chez les végétaux, l'exemple du palmier-nain (*Chamaerops humilis*) semble bien illustrer ce phénomène puisque de très nombreux jeunes individus ont été découverts depuis les années 1990, dispersés le long des côtes de Provence et sur les îles d'Hyères. Ces petites populations sont bien dynamiques au sein des matorrals thermo-méditerranéens, et leur expansion s'explique pour partie par l'amélioration des conditions thermiques : en une vingtaine d'années, a été mesurée une augmentation

de 0,5 à 1°C des températures minimales moyennes du mois le plus froid de l'année (Médail et Quézel, 1996). On peut aussi s'attendre à un développement des formations thermophiles à genévriers rouge *Juniperus phoenicea* subsp. *turbinata* et de la "brousse" à oliviers et lentisques ou "oléo-lentisque". Pour cette dernière, il faut déjà remarquer sa progression spatiale puisque sa superficie passe de 59 ha en 1969 à 94 ha en 2004, d'après les cartographies diachroniques réalisées par Lavagne *et al.* (2007) (Fig. 9a ; Tabl. III).

Chez les insectes, des observations faites sur le littoral méditerranéen français suggèrent une progression vers le nord d'espèces thermophiles. On peut citer par exemple le Coléoptère Carabidae *Paracelia simplex* apparu sur l'île du Château d'If et sur le continent (Pupier, 1997). Plusieurs de ces espèces sont des éléments du sud du bassin méditerranéen qui n'ont jamais été vus en France auparavant. Il est délicat d'attribuer ces déplacements d'aires géographiques à une conséquence du réchauffement climatique seul ; toutefois, on sait que dans le passé les insectes (et les Coléoptères en particulier) ont montré une aptitude insoupçonnée à répondre quasi instantanément aux changements climatiques, en adaptant très vite leur distribution géographique aux conditions climatiques qui n'ont cessé d'évoluer au cours du Pléistocène (Coope, 1990). Il ne serait donc pas invraisemblable que ces insectes nous fournissent "en direct" une preuve de leur rapidité de réponse et de leur adaptabilité à des conditions climatiques changeantes. De tels événements n'ont pas encore été clairement observés dans les îles d'Hyères, mais la remarquable découverte à Port-Cros de l'araignée *Argyrodes nasicus* par Kovoov et Munoz-Cuevas (2000) est peut-être à attribuer à un réchauffement du climat puisque cette espèce n'était connue que des parties les plus chaudes du bassin méditerranéen, avec un avant-poste en Corse (Le Peru, 2007).

Chez les vertébrés, l'impact du réchauffement climatique est bien documenté chez de nombreuses espèces d'oiseaux dont les aires de répartition ont rapidement progressé vers le nord depuis un siècle en Europe (Yeatman, 1971 ; Pascal *et al.*, 2006), mais également chez plusieurs espèces de mammifères, reptiles et amphibiens, dont les progressions sont évidemment plus lentes (Pascal *et al.*, 2006).

Il n'y a pas d'exemple récent de colonisation de Port-Cros par une espèce thermophile de vertébrés dont l'apparition pourrait être liée à une élévation de la température globale. En effet, compte tenu de son isolement, l'apparition naturelle de nouvelles espèces ne se fera probablement qu'après un hiatus de plusieurs années sur les îles, après installation de l'espèce sur la côte proche. De surcroît, la plupart des espèces d'oiseaux thermophiles en forte progression vers le nord habite

des milieux ouverts ou de type forêt claire, et la régénération forestière rapide de Port-Cros au cours des décennies passées est clairement défavorable à l'installation de ces espèces.

En revanche, une espèce de reptile, à répartition strictement méditerranéenne, la tarente de Maurétanie (*Tarentola mauritanica*) est apparue entre 1985 et 2001 à Porquerolles où elle est désormais bien implantée dans le village (Cluchier et Cheylan M., 2004 ; Astruc et Cheylan, M., 2008). Autrefois absente des îles d'Hyères, où existent deux autres espèces de geckos autochtones : *Hemidactylus turcicus* et *Euleptes europaea* (Cheylan M., 1983), la tarente est une espèce en expansion en France, de même qu'en Espagne et en Italie (Vacher et Geniez, 2010). En Provence, elle s'est installée depuis quelques décennies dans plusieurs villes éloignées du littoral où elle colonise progressivement tous les quartiers. Espèce très anthropophile, elle pourrait un jour s'installer à Port-Cros et entrer en compétition avec *Hemidactylus turcicus* (Capula et Luiselli, 1994), lui aussi anthropophile, au contraire d'*Euleptes europaea*, absent du village et des constructions habitées (Delaugerre, 2003).

Sur le plan fonctionnel, l'« effet de fertilisation » représente la principale conséquence de l'élévation du CO₂ atmosphérique chez les végétaux, et il conduit à une augmentation générale de l'efficacité de la photosynthèse et de la productivité primaire nette ("puits de carbone"). Chez *Quercus ilex*, l'accroissement de la production de biomasse des troncs s'accompagne d'une diminution de la surface foliaire (Hättenschwiler *et al.*, 1997) ; ceci devrait contribuer à accélérer la maturation du peuplement de chêne vert et à améliorer sa capacité de résistance au stress hydrique. L'augmentation des concentrations en CO₂ engendre aussi une diminution de la densité des stomates comme l'ont montré Jones *et al.* (1995) chez *Arbutus unedo*. Toutes ces données suggèrent une bonne capacité d'adaptation de ces ligneux clé-de-voûte des forêts de Port-Cros face aux changements climatiques. Toutefois, des expérimentations *in situ* seraient utiles à conduire, notamment pour mesurer l'impact d'événements de sécheresse extrême dont les conséquences fonctionnelles sur la yeuseraie demeurent complexes (Misson *et al.*, 2011).

Enfin, sur le littoral, les variations du niveau marin et de la ligne de côte pourraient menacer les rares plages et criques des îles d'Hyères. En effet, une étude géomorphologique concernant le littoral provençal a mis en évidence, entre les années 1896 et 1998, un retrait moyen du liseré côtier de $12,1 \pm 3,5$ mètres, dont $5,8 \pm 3,5$ mètres seraient dus à la stricte élévation du niveau marin qui a augmenté de onze centimètres durant cette période (Brunel et Sabatier, 2007). Cette même étude prévoit une élévation moyenne de 44 cm du niveau marin à l'horizon 2100, ce qui pourrait conduire à une

réduction de plus de 75% de la surface actuelle des plages sableuses de Provence, celles de Porquerolles étant particulièrement menacées.

Changements de paysage et maintien de la biodiversité insulaire : quelles orientations de gestion ?

Si les éléments de synthèse présentés ci-dessus montrent bien la richesse des recherches conduites sur les milieux terrestres du Parc national de Port-Cros, ils illustrent aussi toute la difficulté actuelle de dresser un diagnostic robuste et précis des dynamiques écologiques et populationnelles au sein de l'espace terrestre, dont la nature géographique restreinte ne doit pas faire oublier la complexité environnementale. Dès lors, il faut s'interroger sur cet "impossible graal" que les directives imposent au gestionnaire d'espace protégé : comment "conserver un certain état de la biodiversité" dans des paysages et écosystèmes hétérogènes et changeants par leur nature propre ?

Tout d'abord, sur le plan scientifique, il est nécessaire : (i) de mieux connaître la biodiversité dans toutes ses facettes, certes taxonomique, mais aussi évolutive et fonctionnelle, (ii) de mieux analyser les dynamiques du vivant en liaison avec les forçages internes au système mais aussi externes (impacts humains), et (iii) de proposer des scénarios à la fois robustes et évolutifs des dynamiques possibles. Il faut aussi promouvoir une gestion plus dynamique et multi-facettes de la biodiversité, en élaborant des méthodologies aptes à capter les réponses de la biodiversité face aux orientations de gestion préconisées.

Les orientations de gestion du Parc national de Port-Cros ont suivi, peu ou prou, les grands "principes de gestion" en vigueur lors de chaque époque et qui émergent du consortium des scientifiques-gestionnaires-administrations. On est ainsi passé d'une perception initiale où la conservation d'un tel espace se justifiait par la seule présence de "milieux naturels" considérés comme "sauvages" ou même "vierges" de toute activité humaine – ainsi que le proclamaient des scientifiques de renom tels Alfred Serge Balachowsky et René Molinier pour justifier la création de ce parc national de "première génération" –, à une conception où la gestion de la biodiversité intègre les perturbations et les activités humaines car *"l'homme n'est plus considéré comme le grand perturbateur des équilibres naturels"* (Larrère *et al.*, 2009). Or, cette dichotomie entre le "principe de naturalité" et le "principe interventionniste de gestion de la biodiversité" fait aujourd'hui débat. En effet, on introduit de plus en plus une vision anthropocentrique de la conservation de la nature, sans que ne se justifient toujours les interventions sur les milieux dits naturels (Schnitzler *et al.*, 2008). Tel peut être le dilemme des aires protégées, créées souvent sur des "territoires d'exception" et sur lesquelles on

demande maintenant au gestionnaire de gérer la "biodiversité ordinaire" ou encore de *"maintenir les habitats dans un état de conservation favorable"* comme le stipule la directive européenne 92/43 dite "Directive Habitats", sans que l'on sache vraiment ce que représente un tel état et sur quelle fenêtre spatio-temporelle on se doit de le considérer !...

A Port-Cros, un cas assez révélateur est le problème posé par la gestion des milieux ouverts de pelouses ou fruticées basses et de leurs espèces associées, qui sont, on l'a vu, en constante régression depuis un siècle. Doit-on, selon le principe de naturalité, ne réaliser aucune gestion interventionniste et considérer que ces habitats pionniers sont par nature voués à disparaître du fait de la puissante dynamique végétale en cours ? Doit-on au contraire instaurer un "interventionnisme mesuré" par le jeu d'éclaircies ponctuelles et de surface réduite, qui seront probablement insuffisantes à maintenir ces milieux et espèces photophiles ? Doit-on aller jusqu'à des interventions lourdes de restauration ou d'ingénierie écologique pour tenter de recréer des superficies significatives de milieux ouverts sur l'île, y compris dans les secteurs de maquis dense ? Suite aux études conduites sur les pelouses photophiles à annuelles, le constat dressé dans les années 1990 était le suivant (Loisel *et al.*, 1996) : *"La dynamique naturelle du tapis végétal va, à terme, remettre en cause la qualité originelle des espaces, et en particulier, la diversité spatiale du paysage qui est et sera progressivement réduite, les premiers compartiments touchés étant les photophiles"*. Ainsi, *"des interventions doivent donc être nécessairement envisagées pour limiter localement l'expansion d'espèces et de peuplements banals qui se développent au détriment d'autres de plus grand intérêt scientifique et patrimonial"*. Cette assertion pose problème car elle classe les espèces selon des catégories subjectives et sans signification fonctionnelle, et surtout elle repose sur la seule prise en compte des Magnoliophytes dans l'estimation de la "valeur de la biodiversité". Or, si l'on considère d'autres groupes taxonomiques, la fermeture des milieux et la maturation des peuplements forestiers de Port-Cros vont pouvoir favoriser l'implantation ou le développement de nouvelles guildes caractéristiques des vieilles forêts thermophiles, aussi bien chez les Coléoptères saproxylophages (lucane et cerf-volant) si l'obstacle de l'insularité est surmontable pour ces espèces dont les capacités de dispersion sont mal connues, les mousses (Hébrard, 1978) et les hépatiques comme *Cololejeunea minutissima* (Hébrard et Roux, 1991), ou les communautés lichéniques corticoles des vieux troncs sur lesquels se rencontrent plusieurs lichens caractéristiques des chênaies caducifoliées de climat atlantique (Roux et Thion, 1985 ; Roux et Bricaud, 1991).

Désormais, le nouveau périmètre élargi du Parc national de Port-Cros, depuis la Colle Noire (Le Pradet) jusqu'à la plage de Pampelonne

(Ramatuelle), offre une réelle opportunité de développer une approche plus globale de *conservation biogéographique* des espaces et des espèces (Ladle et Whittaker, 2011), car il permettra d'intégrer des dimensions spatio-temporelles qui ont été jusqu'alors assez peu considérées :

- Des approches paléoenvironnementales sont nécessaires pour mieux comprendre la dynamique et la résilience des écosystèmes, en étudiant les communautés passées de vertébrés par l'archéozoologie, et la végétation potentielle grâce à diverses méthodes paléoécologiques : étude des charbons de bois du sol (pédoanthracologie), étude des débris organiques piégés dans les matras de posidonie (López-Sáez *et al.*, 2009).

- Des approches à l'échelle de chaque île (échelle locale), qui permettraient de mieux estimer les réseaux d'interactions entre espèces et de tester une gestion plus dynamique des populations des stades pionniers, basée sur le concept de métapopulation ; l'objectif est de rendre les dynamiques locales suffisamment asynchrones pour empêcher l'extinction simultanée de toutes les populations locales grâce au jeu des "ouvertures-fermetures" d'une partie des sites potentiellement favorables à ces espèces (Médail et Loisel, 1999).

- Des approches à l'échelle du périmètre du parc national et plus globalement du littoral des Maures (mésos-échelle) seraient utiles, car comprendre le fonctionnement du système insulaire hyérois nécessite de mieux évaluer les liens fonctionnels existant entre les îles et le continent. L'expérience tirée de l'installation des divers protocoles de suivi à long terme mis en place récemment sur l'île de Bagaud (Passetti *et al.*, 2012), pourrait servir de test local dans la perspective du lancement hautement souhaitable d'un "Observatoire de la biodiversité terrestre" du nouveau parc national.

- Des approches à l'échelle régionale faciliteraient la mise en place d'un observatoire de la biodiversité terrestre intégré à des réseaux plus vastes (espaces protégés de France méditerranéenne et réseau PIM - Petites îles de Méditerranée du Conservatoire du littoral). Par exemple, chez les oiseaux marins comme le puffin cendré, des suivis télémétriques récents montrent toute la pertinence de considérer les réseaux trophiques qui lient divers secteurs du bassin ouest-méditerranéen (Clara Peron, CEFE, travaux en cours).

Cinquante années de travaux scientifiques n'ont donc pas épuisé les recherches sur cet objet protéiforme et complexe que constitue le milieu vivant du Parc national de Port-Cros. Les questionnements s'enrichissent, et se renouvellent, avec la progression des connaissances et les capacités accrues d'analyse. Face à l'émergence de ces nouvelles questions, les

scientifiques et gestionnaires se doivent de fournir des réponses suffisamment étayées, en accord avec l'état des connaissances du moment, mais en essayant surtout d'apporter les éléments les plus reproductibles et solides possibles pour faciliter les diagnostics écologiques du futur.

N'est ce pas là une des fonctions principales de ces "vitrines de la biodiversité" que sont les parcs nationaux, dans cette nouvelle ère que l'on qualifie d'*anthropocène* où le défi majeur consistera à concilier la préservation de la nature et celle de l'humain ?

Remerciements. Les auteurs remercient Laurence Berville (IMBE), Pascal Gillet (PN Port-Cros), Aurélie Passetti (Biotope), Daniel Pavon (IMBE), Philippe Rigaud (Centre archéologique d'Arles) et Rose-Abele Viviani (PN Port-Cros), pour leurs aides diverses dans la réalisation de ce travail, ainsi que Bernadette Huynh-Tan (CBNMED) et Louis-Marie Préau (photographe indépendant), pour les prêts gracieux de certains clichés illustrant cet article. Nous remercions également Annie Aboucaya (PN Port-Cros), Alain Barcelo (PN Port-Cros) et Charles-François Boudouresque (MIO) pour leurs remarques qui ont permis d'améliorer une première version de ce manuscrit.

Références

- ABBASSI MAAF L., ROUX C., 1985. – *Hypocenomyce stoechadiana* Abbassi Maaf et Roux, nova likenspecio. *Bull. Soc. linn. Provence*, 36 : 189-194.
- ABOUCAYA A., 1989. – *La flore des îles d'Hyères : étude des rapports phytogéographiques et biosystématiques avec les Maures et la Corse*. Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille III : 1-361 + 1 vol. annexe.
- ABOUCAYA A., CROUZET N., PAVON D., MÉDAIL F., 2012 a. – Flore vasculaire des îlots satellites de l'île de Porquerolles et de la presqu'île de Giens (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 17-43.
- ABOUCAYA A., BIGEARD N., CORBOBESSE Y., CROUZET N., GARNIER G., MASINSKI I., 2012 b. – Diverses découvertes botaniques sur les îles d'Hyères, dans les Anciens Salins et au Cap Lardier (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 233-234.
- ALLARD V., OURCIVAL J.-M., RAMBAL S., JOFFRE R., ROCHETEAU A., 2008. – Seasonal and annual variation of carbon exchange in an evergreen Mediterranean forest in southern France. *Global Change Biol.*, 14 : 714-725.
- ALLEMAND R., PRUDHOMME J.-C., PONEL P., 2011. – Compte rendu faunistique de la sortie entomologique à Fréjus (Var) (29-30 mai 2010) : les étangs de Villepey et le vallon du Reyran. Premières citations pour la France de *Philonthus diversiceps* Bernhauer (Coleoptera Staphylinidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, 80 : 131-142.
- ALVAREZ W., 1976. – A former continuation of the Alps. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 87 : 891-896.
- ARCHILOQUE A., DEVAUX J.-P., LAVAGNE A., MOUTTE P., 1977. – Carte phytosociologique de Hyères-Porquerolles au 1/50000°. *Rev. Biol. Ecol. médit.*, 4 : 147-238 + 1 carte h.-t.
- ARTERO A., ROBERT J.Y., 2001. – *Programme de suivi de l'entomofaune du Parc national de Port-Cros. Approche des caractéristiques fonctionnelles et structurelles des peuplements de Coléoptères de l'île de Porquerolles*. Compte-rendu d'activités, Campagnes 2000 et 2001, Premiers résultats. Rapport OPIE Franche-Comté : 1-11.
- ASTRUC G., CHEYLAN M., 2008. – *Suivi de l'implantation de la tarente de Maurétanie Tarentola mauritanica* (Linnaeus, 1758) sur l'île de Porquerolles. Impact sur l'espèce autochtone l'hémidactyle verruqueux *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758). Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-13.

- ASTRUC G., COUTURIER T., CHEYLAN M., 2009. – *Etude des populations de phyllocladyle d'Europe Euleptes europaeus de l'île de Porquerolles*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-17.
- ATHIAS-BINCHE F., 1986. – Données préliminaires sur le peuplement en Acariens Uropodides de Port-Cros et comparaisons avec la faune de milieux similaires des Pyrénées orientales. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 12 : 13-27.
- ATHIAS-BINCHE F., 1988. – *Janetiella (Dynurella) stoechas*, n. subgen., n. sp., Uropodide nouveau de Port-Cros (Acariens Anactinotriches). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 14 : 13-27.
- BALACHOWSKY A.S., 1963. – Caractère et structure biocénétique de la faune entomologique de l'île de Port-Cros. *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 4 : 474-484.
- BARBERO M., BONIN G., LOISEL R., QUÉZEL P., 1990. – Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. *Vegetatio*, 87 : 151-173.
- BASTIEN A., VIDAL E., 2003. – Mise à jour du statut des Corvidés sur le secteur de Port-Cros : cas particulier de la corneille noire *Corvus corone*. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 19 : 63-69.
- BERGER G., 2010. – *Surveillance et gestion des populations de goélands leucophées des îles d'Hyères*. Rapport Dream et Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-20 + annexes.
- BERGÈRE H., 2009. – *Définition et étalonnage d'un système de curseurs d'évaluation de la capacité de charge de Port-Cros*. Mémoire de Master 2 Expertise et gestion de l'environnement littoral, Université de Bretagne occidentale, Brest : 1-98.
- BERNARD F., 1959 (1958). – Les fourmis de l'île de Port-Cros. Contribution à l'écologie des anciennes forêts méditerranéennes (I). *Vie et Milieu*, 9 : 340-360.
- BERNARD F., 1977. – Ecologie des fourmis du Parc national de Port-Cros. *Bull. Mus. Hist. nat. (3^e série)*, 441 : 53-82.
- BERNARD W., JULLIAN R., 2009. – *Conservation et diversité entomologique des milieux ouverts de Port-Cros et de Porquerolles, Parc national de Port-Cros*. Mémoire de Master 1 Sciences de l'Environnement Terrestre, Spécialité ingénierie de la biodiversité, Université Paul-Cézanne Aix-Marseille III, Aix-en-Provence : 1-15 + annexes.
- BERNINI F., 1979. – Biogeographic and faunistic data of the Oribatids of the Tuscan archipelago. *Recent Adv. Acarology*, 2 : 559-565.
- BERVILLE L., BAZIN N., PONEL P., PAVON D., VIDAL P., DURAND J.-P., CUCHET T., FIQUET P., IMBERT M., LAMBRET P., 2012. – Données nouvelles sur la répartition de *Pseudomogoplistes squamiger* (Fischer, 1853) en Provence et en Corse (Orthoptera Mogoplistidae). *L'Entomologiste*, 68 : 69-72.
- BERVILLE L., 2012. – *Mise en place de protocoles de lutte contre la fourmi d'Argentine (Linepithema humile) après inventaires myrmécologiques des îles de Porquerolles et de Port-Cros (Var, France)*. Rapport IMBE & Parc national de Port-Cros, Aix-en-Provence et Hyères : 1-51.
- BERVILLE L., PONEL P., 2013. – *Inventaire myrmécologique de la réserve intégrale de l'île de Bagaud avant un programme de restauration écologique*. Rapport IMBE et Parc national de Port-Cros, Aix-en-Provence et Hyères : 1-21.
- BESSON J., 1975. – Bilan des connaissances actuelles sur l'avifaune de Port-Cros. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 1 : 1-32.
- BESSON J., 1975. – La réintroduction de la tortue d'Hermann *Testudo hermanni* à Port-Cros. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 1 : 37-41.
- BIGOT L., 1993. – Effets d'embruns pollués par des tensioactifs sur le peuplement frondicole du taillis littoral à *Quercus ilex* dans l'île de Port-Cros (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 15 : 219-231.
- BIGOT L., 1994. – *Dynamique diachronique et synchronique de la composition et de la structure de la faune des arthropodes dans les îles d'Hyères*. Rapport Muséum d'Histoire naturelle de Marseille et Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-67.

- BILIOTTI M., 1963. – Importance d'une réserve naturelle insulaire pour les études d'entomologie méditerranéenne. *Terre Vie, Rev. Ecol.*, 4 : 485-489.
- BILIOTTI M., 1973. – Les équilibres entomologiques à Port-Cros. S.O.S. *Vie Nature Environnement*, 7 : 65.
- BLANCAFORT X., GOMEZ C., 2005. – Consequences of the Argentine ant, *Linepithema humile* (Mayr), invasion on pollination of *Euphorbia characias* (L.) (Euphorbiaceae). *Acta Oecol.*, 28 : 49-55.
- BLONDEL J., 1980. – L'influence du morcellement du paysage sur la structure des communautés. *Acta Oecol./Oecol. general.*, 1 : 91-100.
- BLONDEL J., 1995. – *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris : 1-297.
- BONNAUD E., BOURGEOIS K., VIDAL E., KAYSER Y., TRANCHANT Y., LEGRAND J., 2007. – Feeding ecology of a feral cat population on a small Mediterranean island. *J. Mammal.*, 88 : 1074-1081.
- BONNAUD E., BOURGEOIS K., VIDAL E., LEGRAND J., LE CORRE M., 2009. – How can the Yelkouan shearwater survive feral cat predation? A metapopulation structure as a solution? *Pop. Ecol.*, 51 : 261-270.
- BONNAUD E., BERGER G., BOURGEOIS K., LEGRAND J., VIDAL E., 2012. – Predation by cats could lead to the extinction of the Mediterranean endemic Yelkouan Shearwater *Puffinus yelkouan* at a major breeding site. *Ibis*, 154 : 566-577.
- BORREANI M., 1989. – Habitats de l'Âge du Fer dans l'anse du Liserot (île du Levant). *Ann. Soc. Sci. nat. archéol. Toulon et Var*, 41 : 142-151.
- BORREANI M., CHABAL L., MATHIEU L., MICHEL J.-M., PASQUALINI M., PROVANSAL-LIPPMANN M., 1992. – Peuplement et histoire de l'environnement sur les îles d'Hyères (Var). *Doc. Archéol. méridion.*, 15 : 391-416.
- BOURGEOIS K., SUEHS C.M., VIDAL E., MÉDAIL F., 2005. – Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 12 : 248-256.
- BOUYON H., CASSET L., 2005. – *Gerandryus aethnensis* (Rottenberg), espèce nouvelle pour la faune de France (Coleoptera Alleculidae). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 110 : 295-297.
- BRAUN-BLANQUET J., MOLINIER Re., 1935. – Une excursion phytosociologique à l'île de Porquerolles. *Bull. Le Chêne*, 40 : 169-181.
- BRONNER G., 1986. – *De schiste et d'eau. Archipel d'Hyères*. Cahier de découverte n°8, Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-84.
- BRUN J.-P., 1990. – Des terrasses de culture massaliotes sur l'île de Porquerolles ? In : *L'agriculture en terrasses sur les versants méditerranéens ; histoire, conséquences sur l'évolution du milieu. Méditerranée*, 71 : 13-15.
- BRUN J.-P., 1992. – Le village massaliote de La Galère à Porquerolles (Var) et la géographie des Stoechades au 1^{er} s. av. J.-C. In : Bats M. et al. (eds.). *Marseille grecque et la Gaule. Collect. Etud. Massaliètes*, 3 : 279-288.
- BRUN J.-P. (ed.), 1997. – *Les îles d'Hyères. Fragments d'histoire*. Actes Sud, Arles : 1-176.
- BRUNEL C., SABATIER F., 2007. – Pocket beach vulnerability to sea-level rise. *J. Coastal Res.*, SI 50 (Proceedings of the 9th International Coastal Symposium) : 604-609.
- BRUSTEL H., 2012. – La chasse aux mythes ! Petite contribution cryptoentomologique sur les Coléoptères de la *Directive Habitats* à rechercher en France. *Le Coléoptériste*, 15 : 26-37.
- BRUSTEL H., SOLDATI F., 2009. – Redécouverte en France de *Bius thoracicus* (Fabricius, 1792), après 150 ans d'absence d'observation (Coleoptera, Tenebrionidae). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 114 : 5-9.
- CAMPLO F., LOISEL R., MÉDAIL F., 1994. – *Contribution à la connaissance de l'écodiversité et de la diversité syntaxonomique dans le Parc national de Port-Cros*. Rapport non publié. Laboratoire de botanique et écologie méditerranéenne, Université Aix-Marseille III et Parc national de Port-Cros, Marseille et Hyères : 1-30 + annexes.

- CAPULA M., LUISELLI L., 1994. – Trophic niche overlap in sympatric *Tarentola mauritanica* and *Hemidactylus turcicus*: a preliminary study. *Herpetol. J.*, 4 : 24-25.
- CASSAING J., DERRÉ C., MOUSSA I., PARGHENTANIAN T., BOCHERENS H., CHEYLAN G., 2005. – Le régime alimentaire du rat noir *Rattus rattus* dans les îles d'Hyères analysé par la biochimie isotopique et les contenus stomacaux. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 21 : 89-115.
- CASSET L., BOUYON H., DESCHAMP P., 2009. – *Sphinctotropis* (= *Spathorhamphus*) *corsicus* Marshall, 1902, "L'Anthribide de Corse" : la fin d'un mythe (Coleoptera Anthribidae). *L'Entomologiste*, 65 : 103-105.
- CHABAL L., 1991. – L'environnement végétal de l'habitat antique de La Galère (Ile de Porquerolles, Hyères, Var) : étude anthracologique. *Doc. Archéol. méridion.*, 14 : 368-377.
- CHAPELIN-VISCARDI J.-D., BRAUD Y., PONEL P., 2012. – Bilan des connaissances et éléments nouveaux concernant la répartition d'*Anisolabis maritima* (Bonelli, 1832) en France (Dermaptera Anisolabididae). *L'Entomologiste*, 68 : 115-119.
- CHEDDADI R., GUIOT J., JOLLY D., 2001. – The Mediterranean vegetation: what if the atmospheric CO₂ increased? *Landscape Ecol.*, 16 : 667-675.
- CHESNES DES G., 1886. – *Une excursion à Porquerolles*. Marescq-Jeune Libraire-Editeur, Paris.
- CHEYLAN M., 1983. – Statut actuel des reptiles et amphibiens de l'archipel des îles d'Hyères (Var, sud-est de la France). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 9 : 35-51.
- CHEYLAN M., 1988. – Variabilité phénotypique du lézard des murailles (*Podarcis muralis*) sur les îles de la côte provençale, France. *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 43 : 287-321.
- CHEYLAN G., 1984a. – Les mammifères des îles provençales. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 10 : 13-25.
- CHEYLAN G., 1984b. – Les mammifères des îles de Méditerranée occidentale : un exemple de peuplement insulaire non équilibré ? *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 39 : 37-54.
- CHEYLAN G., 1999. – Evolution rapide de petites populations insulaires méditerranéennes de *Rattus rattus*. In : Alcover J.A. (éd.), *Ecologia de les illes*. Societat d'Història Natural de les Balears, Monografia 6. Institut d'Estudis Baleàrics, Mallorca : 83-103.
- CHEYLAN G., 2009. – Changements du paysage et renouvellement de l'avifaune nicheuse des îles de Port-Cros et Bagaud (îles d'Hyères, Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 23 : 17-38.
- CHEYLAN G., GRANJON L., BRITTON-DAVIDIAN J., 1998. – Distribution of genetic diversity within and between western Mediterranean island populations of the black rat *Rattus rattus* (L. 1758). *Biol. J. Linn. Soc.*, 63 : 393-408.
- CHOPARD L., 1921. – La fourmi d'Argentine *Iridomyrmex humilis* v. *arrogans* Santschi dans le midi de la France. *Ann. Epiphyties*, 7 : 237-265.
- CLUCHIER A., CHEYLAN M., 2004. – Suivi de l'implantation de la tarente de Maurétanie *Tarentola mauritanica* (Linnaeus, 1758) sur l'île de Porquerolles. Impact sur l'espèce autochtone l'hémidactyle verruqueux *Hemidactylus turcicus* (Linnaeus, 1758). Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-9.
- CRAMP S., 1985. – *Handbook of the Birds of Europe, the Middle-East and North Africa*. Vol. IV, Oxford Univ. Press, Oxford : 1-960.
- CRAMP S., PERRINS C.M., 1994 – *Handbook of the Birds of Europe, the Middle-East and North Africa*. Vol. VIII, Oxford Univ. Press, Oxford : 1-898.
- COURCHAMP F., LANGLAIS M., SUGIHARA G., 1999. – Cats protecting birds: modelling the mesopredator release effect. *J. Anim. Ecol.*, 68 : 282-292.
- COIFFAIT H., 1957. – Nouvelles espèces du genre *Mayetia* de France et de Catalogne [Col. Pselaphidae], 3^{ème} note. *Notes biospéol.*, 12 : 103-110.
- COIFFAIT H., 1961. – Monographie des Leptotyphlites [Col. Staphylinidae]. *Rev. fr. Entomol.*, 26 : 237-437.
- COMOR V., ORGEAS J., PONEL P., ROLANDO C., DELETTRE Y., 2008. – Impact of anthropogenic disturbances on beetle communities of French Mediterranean coastal dunes. *Biodivers. Conserv.*, 17 : 1837-1852.

- COOPE G.R., 1990. – The invasion of Northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. In : di Castri F., Hansen A.J. et Debussche M. (eds.). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean basin*. Kluwer, Dordrecht : 203-215.
- CROUZET N., D'ONOFRIO P., BLANC G., ABOUCAYA A., MICHAUD H., NOBLE V., 2005. – Nouvelle contribution à la connaissance de la flore des îles d'Hyères, France. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 21 : 117-146.
- DELAUGERRE M., 2003. – *Le phyllocladyle d'Europe sur l'île de Port-Cros*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-29.
- D'ONOFRIO P., LEOTARD G., CROUZET N., ABOUCAYA A., MICHAUD H., 2003. – Contributions à la connaissance de la flore des îles d'Hyères. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 19 : 41-62.
- DAUMALIN X., 2006. – Industrie et environnement en Provence sous l'Empire et la Restauration. In : *Paysages, environnement, rapports sociaux (XVIIIe-XXe siècle)*. *Rives nord-médit.*, 23 : 27-46.
- DE CROZALS A., 1929. – Les lichens. In : Jahandiez E., *Les îles d'Hyères, monographie des îles d'Or*. 3^e édit., Rebufa et Rouard, Toulon : 308-325.
- DEIDUN A., SALIBA S., SCHEMBRI P.J., 2009. – Considerations on the ecological role of wrack accumulations on sandy beaches in the Maltese islands and recommendations for their conservation management. *J. Coastal Res.*, SI 56 : 410-414.
- DENIS A., 1882. – Hyères ancien et moderne. 4^e ed. Typographie et Lithographie H. Souchon, Hyères (réédition J. Laffite, 1995).
- DENIS J., 1933. – Quelques araignées nouvelles pour le département du Var. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 38 : 329-331.
- DENIS J., 1934. – Éléments d'une faune arachnologique de l'île de Port-Cros (Var). *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 18 : 136-158.
- DENIS J., 1935. – Additions à la faune arachnologique de l'île de Port-Cros (Var). *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 19 : 114-122.
- DENIS J., 1937. – Éléments d'une faune arachnologique de l'île de Port-Cros (Var). *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 21 : 169-174.
- DENIS J., 1966. – Une mise au point sur les Araignées de l'île de Port-Cros. *L'Entomologiste*, 22 : 45-48.
- DERRÉ C., 2002. – *Stratégies alimentaires du rat noir (Rattus rattus) en situation insulaire*. Diplôme d'études approfondies, Univ. L. Pasteur, Strasbourg : 1-33 + annexes.
- DEVAUX J.-P., LE BOURHIS M., MOUTTE P., 1976. – Structures et croissances comparées de quelques peuplements de pins d'Alep dans l'île de Port-Cros. *Trav. sci. Parc. natl. Port-Cros*, 2 : 131-166.
- DEVAUX J.P., LAVAGNE A., MOUTTE P., 1976. – *Rapport d'étude sur l'île du Levant. Commentaires de la carte phytosociologique de l'île au 1/20000^e*. Mission Interministérielle d'aménagement et de protection du littoral méditerranéen / Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-23 + 1 carte h.-t.
- DUGELAY A., 1963. – Note sommaire sur la forêt de Port-Cros. *La Terre et la Vie*, 110 : 455-459.
- EBENHARD T., 1988. – Introduced birds and mammals and their ecological effects. *Swedish Wildlife Res.*, 13 : 1-107.
- FAIVRE S., BAKRAN-PETRICIOLI T., HORVATINČIĆ N., SIRONIČ A., 2013. – Distinct phases of relative sea level changes in the central Adriatic during the last 1500 years – influence of climatic variations ? *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 369 : 163-174.
- FAVARD P., 1974. – Les Orthoptères de l'île de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. nat. Arch. Toulon Var*, 26 : 60-71.
- FAVARD P., 1977. – Recherche sur la faune entomologique de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. nat. Arch. Toulon Var*, 29 : 106-108.
- FLAHAULT C., 1899. – Comptes rendus des herborisations. Session extraordinaire à Hyères (Var), Mai 1899. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 46 : CXXV-CLVIII.

- FLITTI A., KABOUCHE B., KAYSER Y., OLIOSSO G., 2009. – *Atlas des oiseaux nicheurs de Provence-Alpes-Côte d'Azur*. Delachaux et Niestlé, Paris : 1-544.
- FRADET V., GUILLAUME C.P., MONGELARD C., 2004. – *Position systématique des discoglosses de Port-Cros au sein du complexe Discoglossus (Amphibiens, Anoures)*. Rapport non publié, Parc national de Port-Cros, 1-16.
- GALLNER J.C., MARCHETTI M., 1977. – Approche quantitative des peuplements d'oiseaux terrestres nicheurs du Parc national de Port-Cros. *Trav. sci. Parc. natl. Port-Cros*, 3 : 129-142.
- GIRAUDO I., 2000. – Sédimentation dans les anses de la Courtade et de Notre-Dame : zones de mouillages antiques du littoral porquerollais. In : *Ports antiques et paléoenvironnements littoraux. Méditerranée*, 94 : 47-52.
- GLIWICZ J., 1980. – Island populations of rodents: their organization and functioning. *Biol. Rev.*, 55 : 109-138.
- GOUILLARD J., 1965. – La faune de l'île de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. natl. Toulon Var*, 17 : 130-135.
- GRANJON L., CHEYLAN G., 1993. – Différenciation génétique, morphologique et comportementale des rats noirs des îles d'Hyères. *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 15 : 153-170.
- GRITTI C., 1999. – *Les enfants de l'île du Levant*. J.-C. Lattès, Paris : 1-351.
- GUILLON P., 1997. – Les îles d'Hyères aux XIX^e et XX^e siècles. In : Brun J.-P. (ed.), 1997. *Les îles d'Hyères. Fragments d'histoire*. Actes Sud, Arles : 105-160.
- GUYOT I., LAUNAY G., VIDAL P., 1985. – Oiseaux de mer nicheurs du Midi de la France et de la Corse : évolution et importance des effectifs. In : *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse. Annales du CROP*, 2. Aix-en-Provence : 31-47.
- JOYEUX A., 2005. – *Statut du discoglosse sarde (Amphibien, Anoures) dans le Parc National de Port-Cros en vue de sa conservation*. Rapport non publié, Parc national de Port-Cros, 1-53.
- HÄTTENSCHWILER S., MIGLIETTA F., RASCHI A., KÖRNER C., 1997. – Morphological adjustments to elevated CO₂ in mature *Quercus ilex* trees growing around natural CO₂ springs. *Acta Oecol.*, 18 : 361-365.
- HÉBRARD J.-P., 1978. – Contribution à l'étude de la flore et de la végétation muscinale du Parc National de Port-Cros (Var). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 4 : 9-68.
- HÉBRARD J.-P., ROUX C., 1991. – *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Schiffn. dans la chênaie verte de l'île de Port-Cros (îles d'Hyères, Var, France). *Nova Hedwigia*, 53 : 423-431.
- HENRY M., 1950-1951. – Contribution à l'étude de la faune entomologique de Port-Cros, îles d'Hyères (Var). Deuxième partie: Lépidoptères. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon Var*, 3 : 39-45.
- HERVE P., THELOT J.-P., 1980. – Contribution à la connaissance de la faune entomologique du Var (4^e partie). Les espèces du genre *Mayetia* Muls. et Rey (Col.). *Ann. Soc. Sci. nat. Arch. Toulon Var*, 32 : 131-147.
- HERVE P., 1962. – Considérations sur la faune entomologique de l'île de Port-Cros. Les Coléoptères endogés. *Ann. Éc. nation. Eaux For.*, 19 : 297-323.
- HERVE P., 1969. – Remarques sur la faune du sol de la Forêt des Maures (Var). *Ann. Soc. Sci. nat. Arch. Toulon Var*, 21 : 69-77.
- HERVÉ P., 1977. – Les arbres dépérissant et les arbres morts à Port-Cros. *Trav. sci. Parc. natl. Port-Cros*, 3 : 159-164.
- HOFFMANN A., 1938. – Description d'un genre nouveau et de nouvelles espèces de Curculionidae de la région paléarctique [Col.]. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 43 : 46-52.
- HOFFMANN A., 1961. – Curculionides de la faune française (additif à la faune de France : 2^e note). *L'Entomologiste*, 17 : 5-14.
- HOLWAY D.A., LACH L., SUAREZ A.V., TSUTSUI N.D., CASE T.J., 2002. – The causes and consequences of ant invasions. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 33 : 181-233.
- HUGONNOT V., 2007. – Les bryophytes de l'île de Porquerolles (Hyères, Var, France) : inventaire, atlas, groupements bryophytiques et intérêt patrimonial. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 22 : 67-194.

- JAHANDIEZ E., 1929. – *Les îles d'Hyères. Monographie des îles d'or*. 3^{ème} édition. Rebufa et Rouard, Toulon (Laffite reprints, 1977) : 1-447.
- JENSEN N., 2002. – Gestion durable pour quels objectifs ? Le cas des îles de Port-Cros et de Porquerolles. *Forêt médit.*, 23 : 291-297.
- JOLY Y., FRENOT Y., VERNONT P., 1987. – Environmental modifications of a subantarctic peat-bog by the Wandering albatross (*Diomedea exulans*): a preliminary study. *Polar Biol.*, 8 : 61-72.
- KADMON R., PULLIAM H.R. 1993. – Island biogeography: effect of geographical isolation on species composition. *Ecology*, 74 : 977-981.
- KLAUSMEYER K.R., SHAW M.R., 2009. – Climate change, habitat loss, protected areas and the climate adaptation potential of species in Mediterranean ecosystems worldwide. *PLoS ONE*, 4: e6392. doi:10.1371/journal.pone.0006392.
- KOVOOR J., MUÑOZ-CUEVAS A., 2000. – Diversité des Arachnides dans les îles d'Hyères (Porquerolles et Port-Cros, Var, France). Modifications au cours du XX^e siècle. *Zoosystema*, 22 : 33-69.
- LADLE R.J., WHITTAKER R.J., 2011. – *Conservation biogeography*. Wiley-Blackwell, Chichester : 1-301.
- LAMBECK K., BARD E., 2000. – Sea-level change along the French Mediterranean coast for the past 30 000 years. *Earth Planet. Sc. Lett.*, 175 : 203-222.
- LARRÈRE R., LIZET B., BERLAN-DARQUÉ M., 2009. – *Histoire des parcs nationaux. Comment prendre soin de la nature ?* Editions Quae, Paris : 1-240.
- LAVAGNE A., 1972. – *La végétation de l'île de Port-Cros. Notice explicative de la carte phytosociologique au 1/5000^{ème} du Parc national*. Imprimerie Louis Jean, Gap : 1-31.
- LAVAGNE A., 1985. – Relations circonférence du tronc-poids et accroissement annuel de la circonférence du tronc chez *Arbutus unedo* et *Erica arborea* - évaluation des biomasses des maquis élevés à Port-Cros et Porquerolles. *Trav. sci. Parc. natl. Port-Cros*, 11 : 143-159.
- LAVAGNE A., 1988. – Evaluation de la phytomasse aérienne et de la productivité des formations végétales arborées du Parc national de Port-Cros : chênaie verte à *Quercus ilex*, maquis élevé à *Arbutus unedo* et *Erica arborea*. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 14 : 147-165.
- LAVAGNE A., 1995. – Impact des aérosols marins pollués sur la végétation littorale des côtes varoises. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 16 : 55-80.
- LAVAGNE A., DELCOURT E., 1985. – Première évaluation de la nécromasse dans la chênaie à *Quercus ilex* et le maquis élevé à *Erica arborea* et *Arbutus unedo* de Port-Cros. *Trav. sci. Parc. natl. Port-Cros*, 11 : 161-171.
- LAVAGNE A., REBUFFEL G., 2011. – Poursuite des observations diachroniques sur la dynamique forestière dans le Parc national de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 25 : 163-171.
- LAVAGNE A., MOUTTE P., WEISS H., 1974. – Répartition et signification des stations à *Euphorbia dendroides* L. entre Toulon et l'embouchure du Var. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 34 : 251-268.
- LAVAGNE A., BIGEARD N., DELAYE F., MASOTTI V., 2007. – Etude de la dynamique forestière de l'île de Port-Cros de 1968 à 2004. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 22 : 195-232.
- LE CORRE M., 2008. – Cats, rats and seabirds. *Nature*, 451 : 134-135.
- LE PERU B., 2007. – Catalogue et répartition des araignées de France. *Rev. arachnol.*, 16 : 1-468.
- LEGRAND G., 1978. – *Recherches sur l'écologie des peuplements d'oiseaux nicheurs du massif des Maures (Var)*. Thèse de doctorat Université Aix-Marseille III, Fac. Sci. Techn. St-Jérôme, Marseille : 1-162.
- LEGRÉ L., 1901. – La botanique en Provence au XVI^e siècle. Pierre Pena et Mathias de Lobel. *Mém. Acad. Sci., Belles-Lettres Arts Marseille*, 1899-1901 : viii + 1-263.
- LOISEL R., 1971. – Séries de végétation propres, en Provence, aux massifs des Maures et de l'Estérel (ripisylves exclues). *Bull. Soc. bot. Fr.*, 118 : 203-236.
- LOISEL R., 1976. – *La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français*. Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III, Marseille : 1-384 + annexes.

- LOISEL R., ROLANDO C., TROCELLO M., 1996. – *Les pelouses de la classe des Tuberarietea guttatae sur les îles de Port-Cros et Porquerolles. Caractéristiques floristiques, édaphiques et syntaxonomiques, facteurs de régression*. Rapport Laboratoire de botanique et écologie méditerranéenne, Université Aix-Marseille III et Parc national de Port-Cros, Marseille et Hyères : 1-37 + annexes.
- LÓPEZ-SÁEZ J., LÓPEZ-MERINO L., MATEO M.Á., SERRANO Ó., PÉREZ-DÍAZ S., SERRANO L., 2009. – Palaeoecological potential of the marine organic deposits of *Posidonia oceanica*: A case study in the NE Iberian Peninsula. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 271 : 215-224.
- LUMARET J.-P., 1986. – Toxicité de certains antihelminthiques vis-à-vis des insectes coprophages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecol., Oecol. Appl.*, 7 : 313-324.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967. – *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton : 1-203.
- MARTIN J.-L., THIBAULT J.-C., BRETAGNOLLE V. 2000. – Black rats, island characteristics and colonial nesting birds in the Mediterranean: current consequences of an ancien introduction. *Conserv. Biol.*, 14 : 1452-1466.
- MÉDAIL F., 1998. – Flore et végétation des îles satellites (Bagaud, Gabinière, Rascas) du Parc national de Port-Cros (Var, S.E. France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 17 : 55-80.
- MÉDAIL F., 2013. – The unique nature of Mediterranean island floras and the future of plant conservation. In : Fraga i Arguimbau P., Cardona Pons E. et Estaún Clarisó I. (eds.). *Islands and plants: preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd Botanical Conference in Minorca*. Recerca 20. Consell Insular de Menorca. Institut Menorquí d'Estudis. Maó, Minorca : 129-154.
- MÉDAIL F., LOISEL R., 1999. – Conservation des espèces végétales et gestion dynamique des habitats dans un espace insulaire protégé de Méditerranée, le Parc national de Port-Cros et l'île de Porquerolles (Var, S.E. France). *Bull. Soc. bot. Centre-Ouest*, num. sp. 19 : 235-250.
- MÉDAIL F., LOISEL R., 2001. – Contribution à la connaissance de la flore des îles d'Hyères (Var, S.E. France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 18 : 107-115.
- MÉDAIL F., QUÉZEL P., 1996. – Signification climatique et phytocéologique de la redécouverte en France méditerranéenne de *Chamaerops humilis* L. (*Palmae*). *C.R. Acad. Sci., Sci. Vie / Life Sci.*, 319 : 139-145.
- MÉDAIL F., VIDAL E., 1998. – Organisation de la richesse et de la composition floristique d'îles de la Méditerranée occidentale (sud-est de la France). *Can. J. Bot.*, 76 : 321-331.
- MÉDAIL F., LOISEL R., ROLANDO C., 1995. – Éléments pour une gestion dynamique des populations de quatre végétaux protégés des îles d'Hyères (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 16 : 19-54.
- MÉDAIL F., LOISEL R., ROLANDO C., VERLAQUE R., 2000. – Biologie et écologie du gaillet nain (*Galium minutulum* Jordan, Rubiaceae) sur les îles d'Hyères (Var, France) ; implications pour la conservation de l'espèce. *Acta Bot. Gallica*, 147 : 267-285.
- MÉDAIL F., AFFRE L., SUEHS C.M., 2004. – *Carpobrotus* sp. [*C. edulis* (L.) N.E. Br., *C. aff. acinaciformis* (L.) L. Bolus], les griffes-de-sorcière. In : Muller S. (ed.). *Plantes invasives en France*. Collection Patrimoines naturels vol. 62, Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, Paris : 52-55.
- MÉDAIL F., ABOUCAYA A., MICHAUD H., 2013. – Emile Jahandiez (1876-1938), et la découverte naturaliste des îles d'Hyères (Var). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 27 : 75-82.
- MICHAUX J.R., LIBOIS R., FONS R., 1996. – Différenciation génétique et morphologique du mulot *Apodemus sylvaticus* dans le bassin méditerranéen occidental. *Vie Milieu*, 46 : 193-203.
- MISSION L., DEGUELDRE D., COLLIN C., RODRIGUEZ R., ROCHETEAU A., OURCIVAL J.-M., RAMBAL S., 2011. – Phenological responses to extreme droughts in a Mediterranean forest. *Global Change Biol.*, 17 : 1036-1048.

- MOLINIER Re., 1937. – Les îles d'Hyères, étude phytosociologique. *Ann. Soc. Hist. nat. Toulon*, 21 : 91-129.
- MOLINIER Re., 1952. – Carte des peuplements végétaux de l'île de Port-Cros. *Rev. Forest. Fr.*, 5-1952 : 342-348.
- MOLINIER Re., 1955. – La végétation de l'île de Porquerolles. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon et Var*, 7 : 44-59.
- MOLINIER Re., 1963. – La flore et la végétation de l'île de Port-Cros. *La Terre et la Vie*, 110 : 449-454.
- MOLINIER Re., 1971. – Un morceau préservé de la flore provençale. *Rev. Forest. Fr.*, 23, num. sp. "Les Parcs nationaux français" : 185-189.
- MOLINIER Re., 1973. – Les études phytosociologiques en Provence cristalline. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille*, 23 : 7-46.
- MOLINIER Re., MOLINIER Ro., 1954. – *Notices botaniques et itinéraires commentés. V. L'île de Port-Cros*. VIII^e Congrès international de botanique. Sedes, Paris-Nice : 1-12.
- MOLINIER Ro., 1954. – *Notice explicative de la carte des groupements végétaux terrestres et des peuplements marins superficiels de l'île du Grand Ribaud (Var)*. C.N.R.S., Service de la carte des groupements végétaux de la France, Montpellier : 1-8 + 1 carte h.-t.
- MORET J., GUERN M., BAUDOUIN R., BAUDIÈRE A., 2000. – Etude phénétique du genre *Romulea* (Iridaceae) en France. *Le Monde des Plantes*, 468 : 24-30.
- MORITZ C., FAITH D.P., 1998. – Comparative phylogeography and the identification of genetically divergent areas for conservation. *Mol. Ecol.*, 7 : 419-429.
- MOUTTE P., 1988. – *Flore d'un Parc. Porquerolles, Port-Cros*. Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-80.
- NATURA 2000, 2007. – *Document d'objectif du Parc National de Port-Cros*. Non publié.
- NOËL P., 2003. – Les Crustacés du Parc national de Port-Cros et de la région des îles d'Hyères (Méditerranée), France. État actuel des connaissances. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 19 : 135-306.
- NOËL P., 2004. – *Les isopodes terrestres (cloportes) des îles d'Hyères*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-42.
- OLIVIER A., MONDAIN-MONVAL J.Y., 2010. – Le sanglier. In : Poitevin F., Olivier A., Bayle P., Scher O. (eds.) Mammifères de Camargue. Regards du vivant et Parc Naturel Régional de Camargue, Castelnau-le-Lèz : 130-135.
- OLLIVIER Abbé, 1885. – *Catalogue de la flore de l'île de Porquerolles*. Cayer, Marseille.
- ORELLANA M.R., BLANCHÉ C., SIMON J., BOSCH M., 2009. – Genetic diversity within and among disjunct populations of the Mediterranean island endemic *Delphinium pictum* and *D. requienii* (Ranunculaceae). *Folia Geobot.*, 44 : 47-63.
- ORGEAS J., PONEL P., 2009. – *Inventaire et conservation de l'entomofaune des milieux marginaux et agricoles des îles de Port-Cros et Porquerolles (Parc national de Port-Cros)*. Rapport IMEP et Parc national de Port-Cros, Aix-en-Provence et Hyères : 1-57.
- ORGEAS J., VIDAL E., PONEL P., 2003. – Colonial seabirds change beetle assemblages on a Mediterranean island. *Ecoscience*, 10 : 38-44.
- ORGEAS J., PONEL P., FADDA F., MATOCQ A., TURPAUD A., 2007a. – Conséquences écologiques de l'envahissement des griffes-de-sorcière (*Carpobrotus* spp.) sur les communautés d'insectes d'un îlot du Parc national de Port-Cros (Var). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 22 : 233-257.
- ORGEAS J., PONEL P., FADDA F., MATOCQ A., TURPAUD A., 2007b. – Quand l'envahisseur végétal menace la diversité entomologique : le cas de la "griffe-de-sorcière" sur le littoral d'une île satellite du Parc national de Port-Cros (Var). *Bourgogne Nature*, 5 : 127-138.
- PALMER M., PONS G.X., 1996. – Diversity in western Mediterranean islets: effects of rat presence on a beetle guild. *Acta Oecol.*, 17 : 297-305.
- PALMER M., LINDE M., PONS G.X., 2004. – Correlational patterns between invertebrate species composition and the presence of an invasive plant. *Acta Oecol.*, 26 : 219-226.

- PANAÏOTIS, C., LOISEL, R., PARADIS, G., 1995. – Dating natural gaps in the holm oak forest (*Quercus ilex* L.) in Fango MAB Reserve (Corsica) by reading rings of maquis components. *Ann. Sci. For.*, 52 : 477-487.
- PANAÏOTIS, C., LOISEL, R., ROUX, M., 1998. – Analyse de la réponse de la végétation aux trouées naturelles dans une futaie âgée de *Quercus ilex* L. en Corse (île méditerranéenne). *Can. J. For. Res.*, 28 : 1125-1134.
- PASCAL M., LORVELEC O., VIGNE J.-D., 2006. – *Invasions biologiques et extinctions. 11.000 ans d'histoire des vertébrés en France*. Belin, Paris : 1-350.
- PASQUALINI M., 1995. – Aux sources du peuplement récent des îles d'Hyères. Les archives du Génie. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 16 : 81-92.
- PASQUALINI M., 2003. – Les îles du littoral provençal. In : *Des îles côte à côte. Histoire du peuplement des îles de l'Antiquité au Moyen Âge (Provence, Alpes-Maritimes, Ligurie, Toscane)*. *Bull. archéol. Provence, suppl.* 1 : 13-23.
- PASSETTI A., ABOUCAYA A., BUISSON E., GAUTHIER J., MÉDAIL F., PASCAL M., PONEL P., VIDAL E., 2012. – Restauration écologique de la Réserve intégrale de l'île de Bagaud (Var) et "état zéro" des suivis scientifiques : synthèse méthodologique. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 149-171.
- PAULIAN R., 1988. – *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier, Paris : 1-719.
- PAVÉ A., 2006. – *La nécessité du hasard. Vers une théorie synthétique de la biodiversité*. EDP Sciences, Les Ulis : 1-186.
- PAVON D., PONEL P., PASSETTI A., 2012. – La fausse-veloutée des chênes-lièges *Urticicola suberinus* (Bérenguier, 1882) (Mollusca, Gastropoda, Hygromiidae) sur l'île de Bagaud, archipel des îles d'Hyères, Parc national de Port-Cros (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26 : 269-273.
- PENLOUP A., MARTIN J.-L., GORY G., BRUNSTEIN D., BRETAGNOLLE V., 1997. – Nest site quality and nest predation as factors explaining the distribution of Pallid swifts (*Apus pallidus*) on Mediterranean islands. *Oikos*, 80 : 78-88.
- PERREAU M., 1998. – Coléoptères commensaux des oiseaux Alcidae au nord-est de la Sibérie (Coleoptera, Silphidae, Agrytidae et Leiodidae Cholevinae). *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 103 : 83-89.
- POLIS G.A., HURD S.D., 1995. – Extraordinarily high spider densities on islands: Flow of energy from the marine to terrestrial food webs and the absence of predation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 92 : 4382-4386.
- PONEL P., 1983. – Contribution à la connaissance de la communauté des Arthropodes psammophiles de l'isthme de Giens (Var). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 9 : 149-182.
- PONEL P., 1984a. – Recherches sur la communauté des Arthropodes terrestres des sables littoraux de la plage de la Palud (île de Port-Cros, Var). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 10 : 109-117.
- PONEL P., 1984b. – Complément à la faune des Dictyoptères et Orthoptères de Port-Cros. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 10 : 169-170.
- PONEL P., 1993. – Coléoptères du massif des Maures et de la dépression permienne périphérique. *Faune de Provence (Bull. CEEP)*, 14 : 523.
- PONEL P., 2006. – *Tillus pallidipennis* Bielz, 1850, nouveau pour la faune de France (Coleoptera Cleridae). *L'Entomologiste*, 62 : 15-17.
- PONEL P., 2013. – Paul Veyret (1892-1973), un entomologiste varois méconnu. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 27 : 95-103.
- PONEL P., ANDRIEU-PONEL V., 1998. – Éléments pour un inventaire des Arthropodes des îles satellites du Parc national de Port-Cros : Bagaud, Gabinière et Rascas. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 17 : 81-90.
- PONEL P., BIGOT L., 1993. – Premiers résultats de l'étude de la faune des Arthropodes frondicoles soumise aux embruns dans le Parc national de Port-Cros (Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 15 : 233-246.

- PONEL P., HÉBRARD J.-P., 1998. – Présence sur l'île de Porquerolles du charançon de l'eucalyptus *Gonipterus scutellatus* Gyllenhal, 1833 (Col. Curculionidae). *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 17 : 91-92.
- PONEL P., ORGEAS J., 2004. – *Impact de l'expansion d'une plante exotique Carpobrotus spp. sur les communautés d'insectes dans les îles satellites du Parc national de Port-Cros*. Rapport IMEP et Parc national de Port-Cros, Aix-en-Provence et Hyères : 1-14.
- PONEL P., HÉBRARD J.-P., VOISIN J.-F., 1988. – *Rhacocleis poneli* Harz et Voisin 1987, nouvelle espèce d'Orthoptère Decticiinae du sud est de la France. *Bull. Soc. entomol. Fr.*, 92 : 277-283.
- PRETTO F., CELESTI-GRAPPO L., CARLI E., BRUNDU G., BLASI C., 2012. – Determinants of non-native plant species richness and composition across small Mediterranean islands. *Biol. Invasions*, 14 : 2559-2572.
- PUPIER R., 1997. – Sur la présence en France de *Paracelia simplex* (Dejean) 1828 (Coleoptera, Carabidae, Amarini). *L'Entomologiste*, 53 : 187-188.
- QUÉZEL P., MÉDAIL F., 2003. – *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Collection "Environnement", Paris : 1-573.
- REILLE M., 1992. – New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. *New Phytol.*, 122 : 359-373.
- RENOU S., 2012. – *Petites îles de Méditerranée. Les sentinelles de la biodiversité*. Gallimard, Paris : 1-173.
- RIGAUD P., 1997. – Le Marquisat des Îles d'Or, XVI^e-XVIII^e siècle. In : Brun J.-P. (ed.). *Les îles d'Hyères. Fragments d'histoire*. Actes Sud, Arles : 69-104.
- RIGAUD P., 2003. – Les îles de la Provence (*Liber insularum Provinciae*). Essai sur la toponymie insulaire (XII^e-XVI^e s.). In : *Des îles côte à côte. Histoire du peuplement des îles de l'Antiquité au Moyen Âge (Provence, Alpes-Maritimes, Ligurie, Toscane)*. *Bull. archéol. Provence*, suppl. 1 : 45-66.
- RIGAUD P., 2006. – *Pirates et corsaires dans les mers de Provence (XV^e-XVI^e siècles). Letras de la costiera*. Editions du CTHS, Format 59, Paris : 1-277.
- RIGAUD P., 2009. – E per que sias avisas..." Craintes et alarmes sur les côtes de Provence (XIV^e-XVIII^e s.). In : *Corsaires et forbans en Méditerranée (XIV^e-XX^e s)*. Riveneuve, Paris : 77-90.
- RIVOIRE A., HÜE F., 1956. – Quatre jours à Port-Cros. *Alauda*, 24 : 132-138.
- ROBERT J.Y., 1999. – *Evaluation des populations de deux insectes protégés par la Directive "habitat" dans le PN Port-Cros-îles de Port-Cros et Porquerolles*. *Cerambyx cerdo* et *Lucanus cervus*. Rapport OPIE Franche-Comté et Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-18.
- ROBERT J.Y., 2000. – *Evaluation des populations de deux insectes protégés par la Directive "habitat" dans le PN Port-Cros-îles de Port-Cros et Porquerolles*. *Cerambyx cerdo* et *Lucanus cervus*. Phase 2. Rapport OPIE Franche-Comté et Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-16.
- ROUX C., BRICAUD O., 1991. – Une association lichénique corticole nouvelle, fréquente dans la chênaie verte des îles d'Hyères (Var, SE de la France), le *Zamenhofietum coralloideae* Roux et Bricaud ass. nov. *Cryptog., Bryol., Lichénol.*, 12 : 95-110.
- ROUX C., THINON M., 1985. – *Evaluation des potentialités forestières par la lichénologie et la pédoanthracologie*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-3.
- ROUX P., MOREAU P.-A., CHARRET A., CONTU M., 2010. *Clitopilus nevillei* sp. nov., una nuova specie pleurotoide. *Bull. FAMMM*, N.S., 37 : 59-64 + 1 pl. h.-t.
- RUFFINO L., VIDAL E. 2010. – Early colonization of the Mediterranean basin by the ship rat *Rattus rattus*: a review of archeozoological data. *Biol. Invasions*, 12 : 2389-2394.
- RUFFINO L., BOURGEOIS K., VIDAL E., DUHEM C., PARACUELLOS M., ESCRIBANO F., SPOSIMO P., BACCETTI N., PASCAL M., ORO D., 2009. – Invasive rats and seabirds: a review after 2,000 years of an unwanted coexistence on Mediterranean islands. *Biol. Invasions*, 11 : 1631-1651.

- SALA O. E., CHAPIN F. S., ARMESTO J. J., BERLOW E., BLOOMFIELD J., DIRZO R., HUBER-SANWALD E., HUENNEKE L. F., JACKSON R. B., KINZIG A., LEEMANS R., LODGE D. M., MOONEY H. A., OESTERHELD M., LEROY POFF N., SYKES M. T., WALKER B. H., WALKER M., WALL D. H. 2000. – Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287 : 1770-1774.
- SALGUES R., 1934. – Contribution à la flore microcryptogamique de l'île de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon*, 18 : 74-77.
- SALGUES R., 1936. – Seconde contribution à la flore microcryptogamique de l'île de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon*, 20 : 130-133.
- SCHNITZLER A., GENOT J.-C., WINTZ M., 2008. – Espaces protégés : de la gestion conservatoire vers la non-intervention. *Courrier envir. INRA*, 56 : 29-44.
- SÉCHET E., PAVON D., NOËL F., 2011. – Note pour la révision du référentiel taxonomique des Crustacés Isopodes continentaux des ZNIEFF de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. DREAL Provence-Alpes-Côte d'Azur, Aix-en-Provence : 1-22.
- SERRES E., BLANC M., 2010. – Nouvelles données sur la biologie et la répartition de *Limonicus violaceus* (P.W.J. Müller, 1821) (Coleoptera, Elateridae). *Rutlans*, 13 : 16-19.
- SHMIDA A., WILSON M.V., 1985. – Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12 : 1-20.
- SIMOENS G., 1934. – La flore des îles d'Hyères et de la Cynrie hercynienne, comparée à celle du pourtour alpin de la Méditerranée occidentale. *Riviera sci.*, 21 (4) : 41-44.
- SPERANZA F., VILLA IM, SAGNOTTI L., FLORINDO F., COSENTINO D., CIPOLLARI P., MATTEI M., 2002. – Age of the Corsica-Sardinia rotation and Liguro-Provençal basin spreading: new paleomagnetic and Ar/Ar evidence. *Tectonophysics*, 347 : 231-251.
- SUEHS C.M., MÉDAIL F., AFFRE L., 2001. – Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. In : Brundu G., Brock J., Camarda I., Child L., Wade M., (eds.). *Plant invasions: species ecology and ecosystem management*. Backhuys Publisher, Leiden : 145-158.
- SUEHS C.M., AFFRE L., MÉDAIL F., 2004. – Dynamique d'invasion de deux végétaux introduits dans le bassin méditerranéen, *Carpobrotus* spp (Aizoaceae) sur l'île de Bagaud (Parc National de Port-Cros, S.E. France) : hybridation, structure clonale et stratégies de reproduction. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 20 : 19-46.
- SUEHS C.M., AFFRE L., MÉDAIL F., 2005. – Unexpected insularity effects in invasive plant mating systems: the case of *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa in the Mediterranean Basin. *Biol. J. Linn. Soc.*, 85 : 65-79.
- SUEHS C.M., CHARPENTIER S., AFFRE L. & MÉDAIL F., 2006. – The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evol. Ecol.*, 20 : 447-463.
- THOMAS A., 1998. – *Syndrome insulaire et comportement des populations de rats noirs Rattus rattus de l'archipel de Riou*. Mémoire de Maîtrise, Univ. Montpellier II, Montpellier : 1-23.
- TRAVÉ J., 1984. – Contribution à l'étude des Oribates (Acariens) de l'île de Port-Cros (Parc national). *Trav. sci. Parc natl. Port-Cros*, 10 : 119-150.
- TURC P., 2003. – Regards sur l'histoire des îles d'Hyères au Moyen Âge. In : *Des îles côte à côte. Histoire du peuplement des îles de l'Antiquité au Moyen Âge (Provence, Alpes-Maritimes, Ligurie, Toscane)*. Bull. archéol. Provence, suppl. 1 : 133-135.
- VACHER J.-P., GENIEZ Ph., 2010. – *Les reptiles de France, Belgique, Luxembourg et Suisse*. Biotope Editions, Mèze et les Editions du Muséum, Paris : 1-544.
- VANDEL A., 1962. – *Isopodes terrestres* (2^e partie). Faune de France, 66. Office central de faunistique, Fédération française des Sociétés de sciences naturelles, Lechevalier, Paris : 513 p.
- VERNON, P., 1981. – *Peuplement diptérologique des substrats enrichis en milieu insulaire subantarctique (îles Crozet)*. Thèse U.E.R. Sciences de la vie et de l'environnement, Université Rennes I : 1-110.

- VEYRET P., 1933. – Note sur une nouvelle espèce française (Col. Lathridiids) (*Revelieria genei* Aubé). *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon*, 17 : 103-104.
- VEYRET P., 1934. – Contribution à l'étude de la faune entomologique de l'île de Port-Cros. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon*, 18 : 159-187.
- VEYRET P., 1950-1951. – Contribution à l'étude de la faune entomologique de Port-Cros, îles d'Hyères (Var). Première partie: Coléoptères. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon Var*, 3 : 18-38.
- VEYRET P., 1955. – Insectes rares ou nouveaux pour le département du Var et notes entomologiques diverses. *Ann. Soc. Sci. nat. Toulon Var*, 7 : 71-78.
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., 1998. – Is the Yellow-legged Gull a superabundant bird species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodivers. Conserv.*, 7 : 1013-1026.
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., BONNET V., 2000. – Seabirds drive plant species turnover on small mediterranean islands at the expense of native taxa. *Æcologia*, 122 : 427-434.
- VIDAL P., 1985. – Premières observations sur la biologie de la reproduction du puffin des anglais yelkouan *Puffinus puffinus yelkouan* dans les îles d'Hyères (France). In : *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse. Annales du CROP*, 2, Aix-en-Provence : 58-62.
- VIDAL P., 1986. – Avifaune des îles d'Hyères (Var). *Faune de Provence (Bull. du C.E.E.P.)*, 7 : 40-71.
- WESTERNHAGEN Von W., 1954. – Observations ornithologiques sur l'île du Levant (îles d'Hyères). *Alauda*, 22 : 211-212.
- WHITEHEAD D.R., JONES C.E. 1969. – Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, 23 : 171-179.
- WHITTAKER, R.J., FERNANDEZ-PALACIOS, J.M. 2007. – *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2nd edn. Oxford University Press, Oxford : 1-401 .
- YEATMAN L., 1971. – *Histoire des oiseaux d'Europe*. Bordas, Paris : 1-364.
- YEATMAN-BERTHELOT D., 1991. – *Atlas des oiseaux de France en hiver*. Société ornithologique de France, Paris : 1-574.
- YOUSSEF S., BAUMEL A., MÉDAIL F., 2009. – Structure démographique d'*Armeria arenaria* (Pers.) Schult. (Plumbaginaceae), une espèce bio-indicatrice de l'état de conservation de la flore littorale des Maures (Var, France). *Candollea*, 64 : 245-256.
- ZAMMIT A., 2001. – Le pigeon ramier : une nouvelle espèce nicheuse à Port-Cros. *Ligue de Protection des Oiseaux, Infos PACA*, 15 : 7.
- ZAMMIT A., 2003. – Réactualisation de l'avifaune de l'île de Port-Cros. *Faune de Provence (Bull. du CEEP)*, 21 : 17-29.
- ZARZOSO-LACOSTE D., BONNAUD E., BOURGEOIS K., RUFFINO L., LEGRAND J., VIDAL E., 2009. – *Suivi et évaluation des effets du contrôle des populations de chats sur les différents compartiments écosystémiques de l'île de Port-Cros*. Rapport Parc national de Port-Cros, Hyères : 1-24.
- ZOTIER R., VIDAL P., 2004. – Puffin yelkouan *Puffinus yelkouan*. In : Cadiou B., Pons J.M., Yésou P., (éds.). *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine*. Biotope, Mèze : 58-61.