

Ecologie et conservation d'un oiseau marin endémique de Méditerranée, *Puffinus yelkouan*. Prédation par le chat haret et sélection de l'habitat de reproduction sur les îles d'Hyères

Karen BOURGEOIS* et Eric VIDAL

Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (IMEP-
CNRS UMR 6116), Université Paul Cézanne (Aix-Marseille III),
Bâtiment Villemin, Domaine du Petit Arbois, Avenue Philibert / BP 80,
13545 Aix en Provence cedex 04 – France

*karen.bourgeois@univ.u-3mrs

Résumé : Ce travail s'intéresse à la prédation exercée par le chat haret *Felis catus* sur les puffins de Méditerranée *Puffinus yelkouan*, ainsi que sur les critères de sélection de l'habitat de reproduction de ce puffin en comparaison avec le puffin cendré *Calonectris diomedea diomedea*. Ces critères de sélection ont également été mis en relation avec la protection contre les prédateurs et le succès de reproduction de cette espèce.

Les résultats montrent que les chats harets exercent une prédation importante sur le puffin de Méditerranée, récurrente au cours de son cycle de reproduction mais également année après année. Cette prédation concerne un nombre d'individus (>400 oiseaux.an⁻¹) nettement supérieur à la population reproductrice, ce qui suggère une forte fréquentation des sites de reproduction par des oiseaux prospecteurs. Il ressort également que les critères de sélection des habitats de reproduction des puffins de Méditerranée et des puffins cendrés diffèrent et que moins de 30% des cavités susceptibles d'abriter des puffins de Méditerranée sont utilisées par cette espèce pour la reproduction. Les cavités occupées présentent des couloirs profonds et sinueux, favorisant la dissimulation et l'inaccessibilité vis-à-vis des prédateurs.

Abstract : This work was dedicated to the predation exerted by feral cat *Felis catus* on Mediterranean shearwater *Puffinus yelkouan*, and to the nesting habitat selection, in comparison with Cory's shearwater *Calonectris diomedea diomedea*. This latter point was put in relation with the protection against predators and with breeding success.

Results show that feral cat predation on the Mediterranean shearwater is high and recurrent along the breeding cycle and year after year. This predation concerns a number of birds (>400 birds.yr⁻¹) clearly higher than the whole breeding population. This suggests the presence of large amounts of non-breeders on colonies. Mediterranean and Cory's shearwaters differ in nesting habitat selection and less than 30% of suitable nesting cavities are effectively used by the Mediterranean shearwater for breeding. Occupied cavities showed a significantly low accessibility to predators, since they are deeper and more winding than the non-used cavities.

INTRODUCTION

Près de 14% des espèces d'oiseaux sont actuellement globalement menacées à travers le monde (Stattersfield et Capper, 2000). Parmi ces 1186 espèces, 298 soit 25% sont exposées à la présence de prédateurs introduits. Chez les oiseaux marins, le taux d'espèces menacées est supérieur à la moyenne puisque sur les 311 espèces existantes, 51 soit 16% sont menacées (Oro et Martinez-Abraín, 2005). Ces oiseaux essentiellement insulaires sont confrontés à l'introduction de prédateurs non indigènes tels que les renards (*Vulpes sp.* et *Alopex sp.*), les chiens (*Canis familiaris* Linnaeus 1758), les mustélidés (*Mustela sp.*), les mangoustes (*Herpestes auropunctatus* Hodgson 1836) ou les sangliers (*Sus scrofa* Linnaeus 1758), mais ils sont plus particulièrement affectés par les rats (*Rattus sp.*) et les chats (*Felis catus* Linnaeus 1758) largement introduits à la surface du globe et qui occasionnent des prélèvements importants (Burger et Gochfeld, 1994 ; Courchamp *et al.*, 2003 b). La sensibilité particulière des populations d'oiseaux marins aux menaces terrestres auxquelles ils s'exposent lors de leur reproduction, et notamment à la prédation exercée par les animaux introduits, est liée à un certain nombre de traits d'histoire de vie qui peuvent les caractériser, comme une faible productivité annuelle, un cycle de reproduction long, une maturité sexuelle tardive, une faible mortalité des adultes ou encore une certaine "naïveté" vis-à-vis des prédateurs (Moors et Atkinson, 1984). Toutes les espèces constituant l'ordre des Procellariiformes (albatros, pétrels et puffins) présentent chacun de ces traits d'histoire de vie (Warham, 1990 et 1996). Ainsi, beaucoup d'entre elles ont une nidification hypogée, à l'intérieur de terriers ou de cavités naturelles, et reviennent sur leurs sites de reproduction uniquement la nuit en période de faible éclairage lunaire (Bretagnolle, 1990 ; Warham, 1990 et 1996). Ces comportements sont considérés comme des moyens de protection contre les prédateurs (Bretagnolle, 1990 ; Maugeot et Bretagnolle, 2000). Toutefois, la protection offerte par cette nidification hypogée, que ce soit vis-à-vis des prédateurs ou des conditions environnementales, dépend des caractéristiques des sites et des cavités de reproduction (Penloup *et al.*, 1997 ; Stokes et Boersma, 1998). En outre, la sélection de certaines caractéristiques des sites et des cavités par les Procellariiformes détermine également la disponibilité en lieux de reproduction favorables (Catry *et al.*, 2003) ainsi que l'ampleur des interactions, et notamment de la compétition pour l'espace de nidification, qui peut exister entre des espèces sympatriques (Genevois et Buffard, 1994 ; Ramos *et al.*, 1997).

Le puffin de Méditerranée *Puffinus yelkouan* est un Procellariiforme endémique du bassin méditerranéen dont de nombreuses colonies présentent actuellement des signes évidents de déclin (Zotier *et al.*, 1992). La majorité de sa population française niche sur les îles d'Hyères dans le sud-est de la France (Zotier, 1999), où le rat noir (*Rattus rattus*

Linnaeus 1758) a été introduit depuis plusieurs siècles. Ce rongeur peut diminuer le succès de reproduction des puffins de Méditerranée de façon importante lors d'épisodes de forte densité autour des colonies (Vidal, 1985), mais en dehors de ces épisodes d'abondance exceptionnelle, son impact semble globalement réduit d'autant plus qu'il s'attaque essentiellement aux œufs et aux poussins (Zotier, 1997 ; Derre, 2002 ; Parghentian, 2003). Le chat haret a également été introduit de longue date, probablement depuis le XVIIème siècle. Son impact sur les puffins de Méditerranée a longtemps été considéré comme réduit. Cependant, l'existence d'une prédation importante sur ces puffins a récemment été démontrée sur les îles d'Hyères et semble ne concerner que les adultes (Tranchant *et al.*, 2003). La taille moyenne de ce Procellariiforme (330 à 485g, envergure de 73 à 88 cm ; Snow et Perrins, 1998) et son comportement peu agressif en font une proie privilégiée pour les chats en comparaison des autres oiseaux marins présents sur ces îles comme le puffin cendré *Calonectris diomedea diomedea* (560 à 960 g ; Thibault *et al.*, 1997) ou le goéland leucophée *Larus michahellis* (800 à 1500g ; Snow et Perrins, 1998). La mortalité des adultes ayant un impact accru par rapport à celle des œufs et des poussins sur les populations d'espèces longévives telles que les Procellariiformes (e. g. Hamilton et Moller, 1995 ; Cuthbert *et al.*, 2001), la prédation sur les puffins de Méditerranée par les chats harets constitue un modèle original en Méditerranée dont l'étude des mécanismes et de l'impact est essentielle pour la conservation de cette espèce. En outre, les critères de sélection des sites et cavités de nidification par les puffins de Méditerranée sont peu connus alors qu'ils peuvent jouer un rôle essentiel dans le maintien des populations de puffins. En effet, ces critères déterminent la disponibilité en sites de reproduction favorables ainsi que l'existence ou non d'une compétition pour l'habitat de reproduction avec le puffin cendré qui peuvent constituer des facteurs limitant des populations de puffins de Méditerranée (Ramos *et al.*, 1997 ; Catry *et al.*, 2003). Enfin, la sélection de certaines caractéristiques des cavités utilisées peut favoriser la protection des adultes et des jeunes vis-à-vis de l'environnement et plus particulièrement contre les prédateurs comme cela a été démontré chez d'autres espèces (Penloup *et al.*, 1997 ; Stokes et Boersma, 1998).

La présente étude a pour objectif d'étudier l'écologie du puffin de Méditerranée au cours de sa "phase terrestre" et plus particulièrement, d'identifier les menaces pesant sur lui en vue de la mise en place d'un programme de conservation de l'espèce dans le Parc National de Port-Cros. L'idée générale est d'analyser la menace que représente la prédation par les mammifères introduits, et plus particulièrement les chats harets, ainsi que d'analyser les critères de sélection de l'habitat de reproduction de cet oiseau, en comparaison avec une espèce sympatrique (le puffin cendré), et en relation avec la protection contre les prédateurs et avec son succès de reproduction. Pour cela, trois axes prin-

cipaux ont été développés. Le premier axe a été l'étude de la prédation par les chats harets sur les puffins de Méditerranée. Elle a été réalisée en analysant la place des puffins dans le régime alimentaire des chats harets, en étudiant les patrons spatio-temporels de la prédation exercée par les chats harets et en estimant les prélèvements annuels qu'ils engendrent (Apps, 1983). Le deuxième axe a consisté à analyser la sélection de l'habitat de reproduction par les puffins de Méditerranée à deux échelles spatiales (au niveau des colonies sur les îles et au niveau des terriers dans les colonies) afin de comparer leurs critères de sélection à ceux des puffins cendrés, d'évaluer la disponibilité en sites favorables et d'estimer le rôle de la sélection de l'habitat dans la protection contre les prédateurs. Enfin, le dernier axe a concerné le suivi de la reproduction des puffins de Méditerranée sur des colonies tests afin de déterminer les paramètres reproducteurs et d'étudier l'influence de l'habitat sur ces paramètres.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Présentation du puffin de Méditerranée

Le puffin de Méditerranée *Puffinus yelkouan* est un oiseau marin pélagique appartenant à l'ordre des Procellariiformes et à la famille des Procellariidés (Fig. 1). Il a d'abord été considéré comme une sous-espèce du puffin des anglais *Puffinus puffinus* tout comme le puffin des Baléares *Puffinus mauretanicus*, qui est le seul autre oiseau marin pélagique endémique de Méditerranée au niveau spécifique. Ces oiseaux sont maintenant reconnus comme deux espèces à part entière se distinguant clairement par leurs caractéristiques morphologiques, écologiques, comportementales et génétiques (Heidrich *et al.*, 1998 ; Sangster *et al.*, 2002 a ; Sangster *et al.*, 2002 b). Ce Procellariiforme de taille moyenne se reproduit uniquement sur les îles ou îlots présentant des habitats rocheux et niche dans des terriers, des fissures ou sous des blocs rocheux (Fig. 1 ; Zotier, 1997 et 1999). Il ne revient à terre que pour se reproduire et fréquente les colonies dès le mois de novembre. L'activité sur les colonies est uniquement nocturne et se déroule essentiellement en période de faible éclairage lunaire. Les accouplements ont lieu fin février et la femelle pond un œuf unique fin mars-début avril qui éclot début mai. Les parents se relaient pour couvrir puis pour nourrir le poussin qui s'envole au cours du mois de juillet.

Le bassin méditerranéen abrite la totalité de la population mondiale de puffin de Méditerranée qui ne semble pas excéder 15 000 à 20 000 couples (Zotier *et al.*, 1992 ; Zotier, 1997) malgré une estimation allant parfois jusqu'à plus de 50 000 couples (Tucker et Heath, 1994 ; Snow et Perrins, 1998 ; Zotier, 1999). L'importante imprécision de ces estimations est liée au fait que les effectifs des plus grosses colonies résultent de recensements en mer ce qui induit généralement une nette suresti-

mation des effectifs (Zotier, 1997 et 1999). La population française est estimée entre 250 et 350 couples, et se répartit entre les archipels de Marseille et d'Hyères (Zotier, 1997 et 1999). Certaines colonies ont disparu sur ces archipels et si les effectifs restent globalement stables, les colonies ont tendance à se confiner dans des habitats marginaux et peu accessibles, notamment dans les falaises et les secteurs d'éboulis. Le puffin de Méditerranée semble avoir quasiment disparu de Corse puisque seulement quelques couples pourraient se maintenir sur l'îlot de la Giraglia alors qu'il a peuplé les îles Lavezzi et Cerbicales jusqu'à plus ou moins récemment (Thibault et Bonaccorsi, 1999). L'archipel des îles d'Hyères (sud-est de la France) abrite la majorité de la population française de puffins de Méditerranée avec une totalité de 230 à 300 couples qui se répartissent sur les quatre îles principales : Porquerolles, Bagaud, Port-Cros et Le Levant.

Sites d'étude

Cette étude a été conduite sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles. Ces îles sont soumises à un climat méditerranéen sub-humide à hivers doux ainsi qu'à un régime de vent fréquent. Elles sont recouvertes en grande partie par des formations forestières à *Quercus ilex* L. et *Pinus halepensis* Mill. ainsi que par des maquis internes ou littoraux à *Erica arborea* Kreta, *Pistacia lentiscus* L., *Phillyrea angustifolia* L. et *Dactylis glomerata* L. ssp. *hackelii*. Leur relief généralement accusé

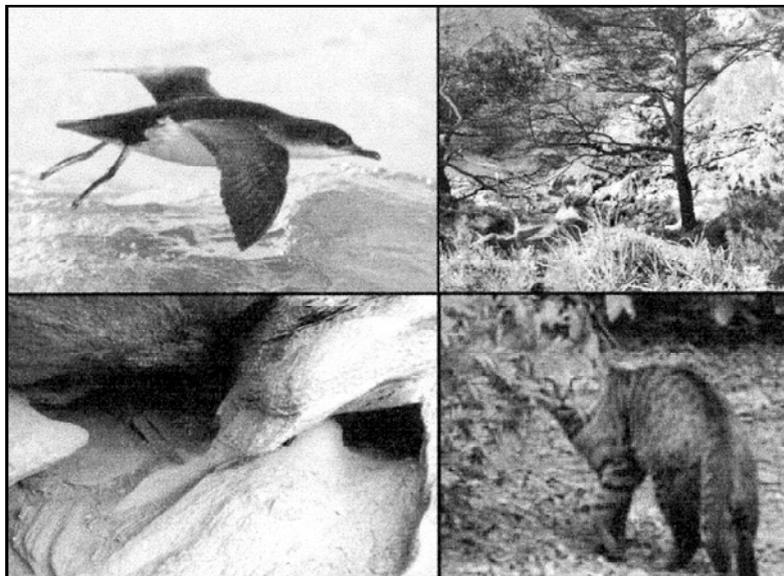


Fig. 1 : De gauche à droite et de haut en bas : puffin de Méditerranée (K. Bourgeois) ; exemple de site de reproduction des puffins de Méditerranée en falaise littorale à éboulis (île de Porquerolles ; K. Bourgeois) ; exemple de cavité naturelle utilisée par les puffins de Méditerranée pour la nidification (île de Port-Cros ; K. Bourgeois) ; chat haret (Y. Tranchant).

ainsi que la nature du substrat (micaschistes) entraînent l'existence de falaises littorales fortement fracturées et à éboulis grossiers favorables à la nidification des puffins de Méditerranée. Le chat haret a probablement été introduit depuis le XVII^{ème} siècle lorsque les premiers résidents permanents se sont installés sur ces îles (Fig. 1 ; Pasqualini, 1995). L'île de Port-Cros s'étendant sur 640 ha est entièrement placée sous la gestion du Parc National de Port-Cros. Elle abrite 90 à 110 couples de puffins de Méditerranée répartis sur cinq colonies dont la plus importante est celle située dans la zone sud-ouest de la pointe du Grand-Peyre avec 34 à 67 couples (Rabouam, 1999 ; Fig. 2). Les mesures de terriers et le suivi de la reproduction des puffins ont été effectués au niveau de cette colonie en ce qui concerne Port-Cros. L'île de Porquerolles (1250 ha) est gérée par le Parc National de Port-Cros sur 80 % de sa superficie. Elle abrite 65 à 90 couples de puffins de Méditerranée qui se répartissent sur quatre à six colonies (Rabouam, 1999 ; Fig. 2). Les mesures de terriers et le suivi de la reproduction des puffins ont été effectués au niveau des colonies de la zone ouest de la pointe de l'Oustaou (Oustaou1), à l'est de cette pointe (Oustaou2) et de la zone de la calanque de l'Indienne.

Patrons de prédation par le chat haret sur le puffin de Méditerranée

L'étude du régime alimentaire des chats harets et des patrons de prédatons sur les puffins de Méditerranée a été réalisée à partir de l'analyse des fèces de chats récoltées sur le terrain. L'échantillonnage des fèces a été effectué de novembre 2002 à août 2003 à différentes périodes de l'année afin d'étudier la prédation sur les puffins en fonction de leur cycle de reproduction et de leur activité vocale (Fig. 3). Ainsi, la majorité des chemins praticables de chaque île a été prospectée à des périodes équivalentes tous les deux mois environ. Les chemins parcourus ont été rigoureusement les mêmes lors de chaque prospection. Un total de 300 et 206 fèces a été récolté respectivement sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles. La localisation précise du lieu de dépôt de chaque fèces récoltée a été reportée sur une carte 1/15000^e permettant ainsi de visualiser l'utilisation de l'espace par les chats au cours d'une année et de déterminer les distances minimales parcourues entre les colonies et le lieu de dépôt des fèces contenant des restes de puffins de Méditerranée.

L'analyse du régime alimentaire a consisté à identifier les restes non digérés des différentes proies consommées contenus dans les fèces. Pour ce faire, les fèces ont été délitées individuellement dans l'eau au dessus d'un tamis de 0,5mm de maille afin de recueillir les éléments identifiables (Furet, 1989). L'identification des mammifères a été réalisée jusqu'au niveau de l'espèce grâce à l'analyse de la forme et de la taille des dents, mandibules et os à l'aide d'une clé (Erome et Aulagnier, 1989) et d'une collection de référence. Les reptiles ont été déterminés à

partir des doigts, pattes et écailles. Seuls les insectes susceptibles d'avoir été consommés volontairement ont été pris en compte et classés selon leur ordre. La nature des végétaux et déchets n'a pas été déterminée précisément. Enfin, les restes d'oiseaux, et en particulier de puffins de Méditerranée, constitués principalement de fragments de plumes de petite taille ont été identifiés à l'aide d'une collection de référence. La fréquence d'occurrence de chaque catégorie alimentaire ou proie a été calculée, permettant ainsi d'obtenir le régime alimentaire d'un "chat moyen" sur chaque île (Apps, 1983). Ces fréquences ont été comparées à l'aide de χ^2 d'ajustement. La fréquence d'occurrence des restes de puffins de Méditerranée a été déterminée pour chaque session de récolte de fèces afin d'étudier les patrons de prédation au cours de leur cycle de reproduction. Chaque session correspond à une période de dépôt d'environ deux mois, le délai de décomposition étant estimé entre un et deux mois, et toutes les fèces ayant été considérées comme récoltées à chaque session sur les parcours échantillonnés. Les fréquences d'occurrence des puffins dans les fèces ont été comparées entre les deux îles ou entre les sessions à l'aide de tests exacts de Fisher ou de G-tests (Sokal et Rohlf, 1995). +

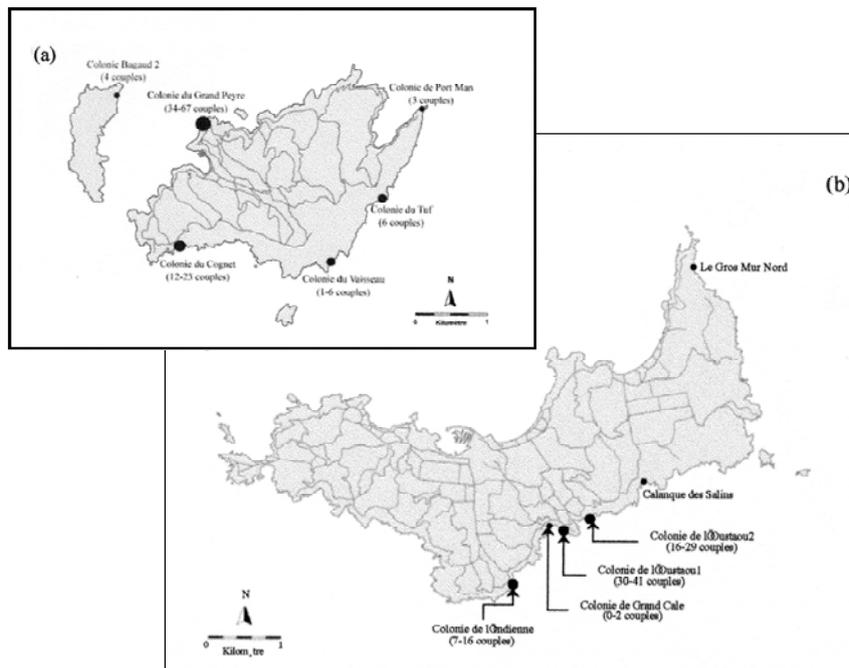


Fig. 2 : Carte localisant les colonies de puffins de Méditerranée sur les îles de Port-Cros (a) et Porquerolles (b) et indiquant les effectifs reproducteurs estimés par RABOUAM en 1999 (les effectifs non précisés sont inconnus).

La masse quotidienne de nourriture consommée par un chat est estimée entre 210 et 547g par jour (Apps, 1983 ; Keitt *et al.*, 2002). Keitt *et al.* (2002) estiment que la masse de tissus consommée par les chats correspond à 50% de la masse des puffins cul-noir *Puffinus opisthomerus* sur l'île Natividad au large du Mexique. Or, ce puffin est du même gabarit que le puffin de Méditerranée puisqu'il pèse en moyenne 408g. Ainsi, sachant qu'un puffin de Méditerranée (330 à 485g) peut au mieux fournir la quantité nutritionnelle nécessaire à un chat pour une journée, la présence de restes de puffins dans une fèces peut correspondre à un puffin consommé. Le nombre de puffins consommés au cours d'un cycle de reproduction peut donc être considéré comme étant équivalent au nombre de fèces contenant du puffin produites en neuf mois. Ainsi, pour chaque île :

$$N = F \times 0,3355 \times S \times 273 \text{ ou } N = F \times 0,025 \times S \times 273$$

Sélection de l'habitat par les puffins de Méditerranée

Analyse de l'emplacement des colonies

Afin de caractériser les sites de reproduction sélectionnés par les puffins de Méditerranée, différentes caractéristiques topographiques, physiques et biotiques ont été analysées au niveau des colonies sur les îles de Port-Cros et Porquerolles. Les données ont été collectées dans la littérature récente (Rabouam, 1999) et complétées par de nouvelles variables.

Sur chaque île, les colonies étalées spatialement ont été divisées en plusieurs zones en fonction des différents faciès apparents afin de caractériser au mieux les sites de reproduction utilisés par les puffins de Méditerranée. Les colonies abritant des puffins cendrés ont également été analysées en vue de comparer les caractéristiques des sites de reproduction à puffins de Méditerranée exclusivement, à puffins cendrés exclusivement et les colonies mixtes. Ainsi, les variables suivantes ont été relevées pour chaque site : l'espèce de puffin présente, la pente, l'altitude maximale de la falaise, les recouvrements en herbacées, arbustes et arbres ainsi que le recouvrement en éboulis. Dans un premier temps, ces données ont été analysées à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) afin d'illustrer les différences de caractéristiques des trois types de sites de reproduction. Dans un second temps, une analyse de variance multivariée (Manova) suivie d'un test a posteriori de Scheffé a été réalisée afin de mettre en évidence les variables différenciant significativement les sites à puffins de Méditerranée, à puffins cendrés et mixtes. Lorsque les conditions d'utilisation des Anovas n'étaient pas remplies, les variables ont été transformées à l'aide d'une fonction logarithmique dans le cas des mesures et d'une fonction arcsinus dans le cas des pourcentages (Sokal et Rohlf, 1995).

Facteurs d'occupation des terriers

L'utilisation des terriers disponibles par les puffins de Méditerranée a été étudiée par le suivi de la fréquentation des terriers depuis la période de prospection effectuée par les puffins avant le choix du site (novembre - décembre 2002) jusqu'à la période d'éclosion (mai 2003). Les terriers ont ainsi été classés en trois catégories : terriers visités c'est-à-dire présentant des indices de fréquentation par les puffins (fientes, plumes) mais n'étant pas occupés durablement par la suite, terriers occupés durablement (au moins jusqu'à la fin de la période de ponte c'est-à-dire vers la deuxième semaine d'avril) et terriers non visités et non occupés. Ce suivi a été réalisé sur trois colonies des îles de Port-Cros et Porquerolles. Sur l'île de Port-Cros, 82 terriers ont été étudiés au niveau de la colonie du Grand Peyre alors que sur l'île de Porquerolles, 34 et 41 terriers ont été suivis au niveau des colonies de l'Oustaou1 et de l'Oustaou2 respectivement (Fig. 2). Ainsi, les pourcentages de terriers visités et de terriers occupés par les puffins de Méditerranée ont pu être calculés pour chaque île et comparés à l'aide de tests de khi2 d'ajustement.

Nous avons cherché à caractériser les terriers sélectionnés parmi l'ensemble des cavités disponibles, par les puffins de Méditerranée et les puffins cendrés mais également à déterminer si les terriers occupés offraient une protection particulière vis-à-vis des prédateurs. Pour cela, différentes caractéristiques topographiques et physiques des terriers vides (visités et non visités) et des terriers occupés par chaque espèce de puffin ont été relevées au niveau de quatre colonies des îles de Port-Cros et Porquerolles (179 terriers en tout). Ainsi, sur l'île de Port-Cros, les terriers ont été étudiés au niveau de la colonie du Grand Peyre alors que sur l'île de Porquerolles, les terriers ont été analysés au niveau des colonies de l'Indienne (22 terriers), de l'Oustaou1 et de l'Oustaou2 (Fig. 2). Parmi ces 179 terriers, 110 terriers se sont avérés vides, 48 occupés par des puffins de Méditerranée et 21 par des puffins cendrés. Afin de mettre en évidence les caractéristiques différenciant les terriers occupés par chaque espèce et les terriers vides, cinq variables quantitatives (altitude, largeur et hauteur de l'entrée, profondeur du terrier et pente minimale au niveau de l'entrée) ont été analysées à l'aide d'une Analyse Discriminante (AD) incluant une Manova, suivie d'un test a posteriori de Scheffé. Lorsque les conditions d'utilisation n'étaient pas remplies même après transformation, des tests de Kruskal-Wallis ont été utilisés après l'ajustement de Bonferroni du seuil de signification (Sokal et Rohlf, 1995). En outre, quatre variables qualitatives (présence de protection camouflant l'entrée du terrier, type de protection, présence de couloir et type de couloir) ont été analysées à l'aide de tests de khi2 d'association puis de comparaison de distributions observées à des distributions théoriques (test G d'ajustement avec correction de Williams ; Sokal et Rohlf, 1995). Enfin, les distances et densités des terriers les plus proches

vides et occupés (par un puffin conspécifique ou de l'autre espèce) ont été comparées à l'aide de tests appariés de Wilcoxon pour chaque espèce afin de rechercher l'existence d'effets attractifs ou répulsifs des voisinages intra- et inter-spécifiques dans la sélection des terriers. Dans le cas des puffins de Méditerranée, les terriers voisins occupés par des puffins cendrés ont été considérés comme vides puisque, arrivant sur les sites de reproduction après les puffins de Méditerranée, ils ont été considérés comme ne pouvant pas influencer leur choix de terrier. Les distances au plus proche voisin conspécifique et la densité de voisins de la même espèce ont été comparées entre les deux espèces à l'aide de deux tests non appariés de Mann-Whitney.

Paramètres reproducteurs des puffins de Méditerranée

Afin d'étudier le succès de reproduction des puffins de Méditerranée, la totalité des terriers accessibles des quatre sites de nidification de Port-Cros et de Porquerolles mentionnés ci-dessus ont été suivis tout au long du cycle de reproduction de mars à juillet 2003. Ainsi, chacun des 179 terriers a été visité deux fois à chaque phase du cycle (moitié et fin des périodes de ponte et d'éclosion, quinze jours avant le début et la fin de la période d'envol ; Fig. 3) en vue de déterminer les succès d'éclosion (pourcentages des terriers occupés produisant un poussin), les succès d'envol des poussins (pourcentages des terriers dont le poussin s'envole parmi ceux ayant produit un poussin éclos) et les succès de reproduction (pourcentages des terriers occupés produisant un poussin à l'envol) sur chaque île. Ces succès ont été comparés à l'aide de tests de χ^2 d'ajustement. En raison de la profondeur et de la sinuosité des terriers, les chambres d'incubation sont souvent invisibles et l'observation directe des oiseaux reproducteurs est généralement impossible. Ainsi, différentes méthodes ont été combinées pour le suivi des terriers. Tout d'abord, les traces de présence caractéristiques comme les plumes, les fientes, les traces de pas ou l'odeur ont été recherchées. L'occupation a ensuite été contrôlée par observation directe. Lorsque la chambre d'incubation n'était pas visible, un système de repasse de chant de puffin de Méditerranée préenregistré a été utilisé. Cependant, cette méthode n'est pas suffisante puisque le taux de réponse chez les Procellariiformes n'atteint pas 100% (Burger et Lawrence, 2001). C'est pourquoi un montage comprenant une mini caméra, des LEDs infrarouges et un écran a été utilisé afin d'observer l'intérieur des terriers lorsque l'entrée était assez grande et le couloir pas trop sinueux pour permettre le passage de la caméra. L'efficacité de cette méthode ne semble pas optimale dans le cas de populations denses de Procellariiformes dans lesquelles le réseau de terriers est complexe (Hamilton, 2000), ce qui n'est pas le cas pour les sites des îles d'Hyères. Par contre, cette méthode présente l'avantage de ne pas être traumatisante pour les oiseaux puisqu'elle n'utilise pas la lumière blanche et

s'avère donc invisible pour eux (Markwell, 1997). La répétition des visites a également permis d'optimiser le suivi en permettant l'observation de l'apparition de nouvelles traces, en augmentant les chances de réponse à la repasse et d'observation des poussins.

L'analyse des différences de caractéristiques des terriers ayant conduit à l'échec ou au succès de la reproduction des puffins de Méditerranée a été réalisée, dans un premier temps, à l'aide d'une ACP basée sur les variables supposées partiellement liées aux risques de prédation (dimension minimale de l'entrée, profondeur du terrier, sinuosité du couloir et pente minimale dans un rayon d'un mètre autour des terriers, densité de voisins de la même espèce dans un rayon de trois mètres, distance minimale par rapport au bord de la colonie, pourcentage de recouvrement en arbustes dans un rayon d'un mètre et distances aux indices les plus proches de rat et de goéland). Dans un second temps, une Manova suivie d'un test a posteriori de Scheffé ont été effectués sur l'ensemble des caractéristiques des terriers pour lesquelles les conditions d'utilisation étaient remplies et après transformation si nécessaire, afin de mettre en évidence les variables différenciant significativement les terriers dans lesquels la reproduction a échoué de ceux dans lesquels la reproduction a réussi.

RÉSULTATS

Patrons de prédation par le chat haret sur le puffin de Méditerranée

L'analyse des fèces des chats harets permet de mettre en évidence des spectres alimentaires différents sur les îles de Port-Cros et Porquerolles ($\chi^2=107,3$ $p<0,001$; Fig. 4). Les fréquences d'occurrence des mammifères et des reptiles sont supérieures sur l'île de Port-Cros alors que celles des oiseaux, des végétaux et des déchets sont supérieures sur l'île de Porquerolles. Les fréquences d'occurrence des insectes sont équivalentes sur les deux îles. Les mammifères représentent la catégorie alimentaire la plus consommée que ce soit sur Port-Cros ou sur Porquerolles. Le rat noir est l'espèce-proie la plus représentée avec une fréquence d'occurrence de 74,7% sur Port-Cros et de 43,7% sur Porquerolles alors que le deuxième mammifère le plus fréquent, le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus* Linnaeus 1758), n'est présent que dans 30,0% et 24,8% des fèces de chats harets sur chaque île. La fréquence d'occurrence des oiseaux est de 24,0% sur l'île de Port-Cros et de 33,5% sur l'île de Porquerolles.

Les patrons de prédation par les chats harets sur les puffins de Méditerranée diffèrent entre les îles de Port-Cros et de Porquerolles (Fig. 5). En effet, sur l'île de Port-Cros, le puffin de Méditerranée est présent dans les fèces de chats tout au long de son cycle de reproduction

même si sa fréquence d'occurrence varie en fonction de la saison ($G=10,4$; $p<0,05$) avec un pic en période pré-reproductive (novembre à mi-mars). Sur l'île de Porquerolles, la prédation est exercée en fin du cycle de reproduction (novembre à mi-mars vs mi-mars à fin juillet : Fisher, $p<0,001$) puisque le puffin n'apparaît dans les fèces qu'en période d'élevage et d'envol des poussins. La différence de fréquence de prédation entre les deux îles est significative en début de reproduction avec une fréquence d'occurrence des puffins dans les fèces de chats supérieure sur l'île de Port-Cros (novembre à mi-mars : Fisher, $p<0,001$; mi-mars à fin juillet : $G=2,1$; $p=0,15$). Des restes de puffins ont été retrouvés dans 20 des 300 fèces analysées sur l'île de Port-Cros, ce qui correspond à une fréquence d'occurrence de 6,7%. Sur l'île de Porquerolles, 1,9% des fèces, soit quatre fèces sur les 206 analysées, contenaient du puffin de Méditerranée.

Le report sur la carte de l'île de Port-Cros de la localisation des 300 fèces de chats harets collectées permet de montrer leur répartition relativement uniforme sur l'ensemble de l'île, y compris à proximité immédiate des colonies (Fig. 6). Les fèces contenant du puffin de Méditerranée ont été récoltées à des distances allant de 170m à 1000m de la colonie la plus proche, la moyenne étant de 607,5m.

La superficie (S) de l'île de Port-Cros étant de 640 ha, si l'on considère la densité de chats harets moyenne ($d=0,3355$ chats/ha), leur nombre total sur cette île s'élèverait à 215 individus. La fréquence d'occurrence (F) des puffins de Méditerranée dans les fèces de chats étant de 0,067, 3927 puffins (N) seraient prédatés au cours d'un cycle de reproduction sur l'île de Port-Cros (rappel : $N=F \times d \times S \times D \times T$). Si l'on considère que la densité de chats harets (d) est de l'ordre de 0,025 chats/ha (Keitt *et al.*, 2002), leur nombre total sur cette île s'élèverait à 16 individus. Si chaque chat produit une fèces par jour ($D=1$), ces 16 chats produiraient

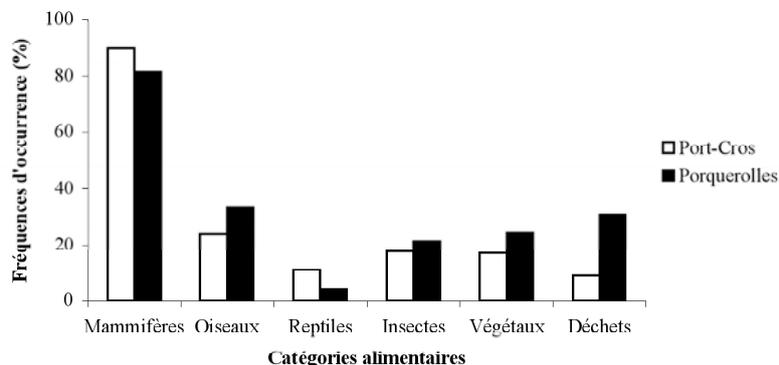


Fig. 4 : Spectres alimentaires des chats harets sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles (n=300 et n=206 respectivement).

4368 fèces durant les neuf mois de présence des puffins sur l'île (T=273 jours). La fréquence d'occurrence (F) des puffins de Méditerranée dans les fèces de chats étant de 0,067, 293 fèces contenant du puffin seraient produites au cours d'un cycle de reproduction sur l'île de Port-Cros. Ainsi, un nombre équivalent d'oiseaux serait potentiellement prédaté en une année.

La localisation des fèces collectées sur l'île de Porquerolles met en évidence la présence du chat haret sur une grande partie de l'île, mais leur répartition semble nettement moins uniforme que sur l'île de Port-Cros (Fig. 7). En outre, seulement 206 fèces ont été trouvées alors que la distance parcourue lors de la prospection de l'île est 1,5 fois supérieure à celle parcourue sur l'île de Port-Cros. Les fèces contenant du puffin de Méditerranée ont été récoltées à des distances allant de 190m à 490m de la colonie la plus proche.

La superficie (S) de l'île de Porquerolles étant de 1250 ha, si l'on considère la densité de chats harets moyenne ($d=0,3355$ chats/ha), leur nombre total sur cette île s'élèverait à 419 individus. La fréquence d'occurrence (F) des puffins de Méditerranée dans les fèces de chats étant de 0,019, 2175 puffins (N) seraient prédatés au cours d'un cycle de reproduction sur l'île de Porquerolles (rappel : $N=F \times d \times S \times D \times T$). Si l'on considère que la densité de chats harets (d) est de l'ordre de 0,025 chats par ha (Keitt *et al.*, 2002), leur nombre total sur cette île s'élèverait à 31 individus. Si chaque chat produit une fèces par jour ($D=1$), ces 31 chats produiraient 8463 fèces durant les neuf mois de présence des puffins sur l'île (T=273 jours). La fréquence d'occurrence (F) des puffins de Méditerranée dans les fèces de chats étant de 0,019, 162 fèces contenant du puffin seraient produites au cours d'un cycle de reproduction sur l'île de Porquerolles. Ainsi, un nombre équivalent d'oiseaux serait potentiellement prédaté en une année.

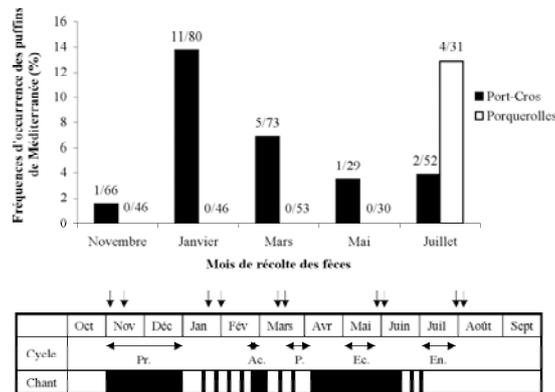


Fig. 5 : Fréquence d'occurrence du puffin de Méditerranée dans les fèces de chats harets en fonction du cycle de reproduction du puffin (Pr. : prospection des colonies, Ac. : accouplement, P. : ponte, Ec. : éclosion, En. : envol) et de son activité vocale sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles.

Sélection de l'habitat par les puffins de Méditerranée

Analyse de l'emplacement des colonies

La variation des caractéristiques des sites de reproduction à puffins de Méditerranée, à puffins cendrés et mixtes, est figurée sur le diagramme de l'ACP basée sur les sept variables quantitatives mesurées

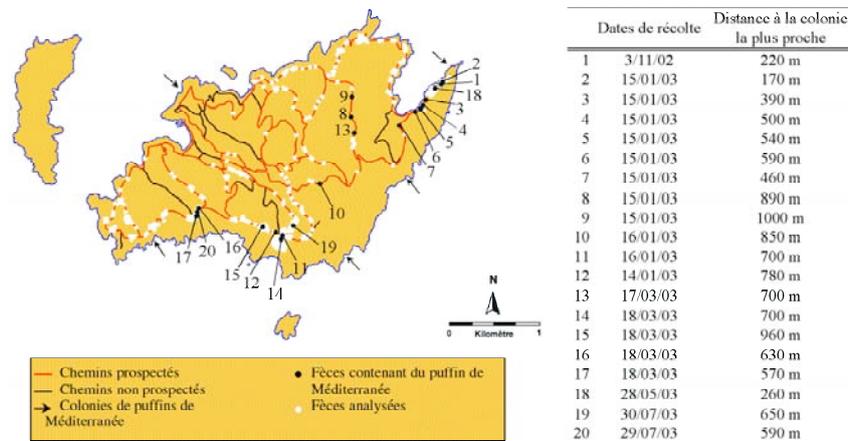


Fig. 6 : Carte de l'île de Port-Cros localisant les 300 fèces de chats harets récoltées et en particulier celles contenant du puffin de Méditerranée dont les dates de récolte et les distances à la colonie la plus proche sont précisées.

(Fig. 8). Les trois premières composantes expliquent 68,65% de la variance totale. Les variables les plus contributives sont la pente et le pourcentage de recouvrement en arbustes pour la première composante (30,59%), le nombre de terriers et les pourcentages de recouvrement en herbacées et en éboulis pour la seconde composante (23,32%) et enfin, l'altitude et le pourcentage de recouvrement en arbres pour la troisième composante (14,74%). Les deux premières composantes permettent de distinguer les sites de reproduction à puffins de Méditerranée et à puffins cendrés ; les sites mixtes ayant une position intermédiaire. Ainsi, les sites à puffins de Méditerranée se répartissent dans la zone du plan correspondant aux sites présentant une pente et un recouvrement en arbustes inférieurs ainsi qu'un nombre de terriers et des recouvrements en herbacées et en éboulis supérieurs.

La Manova réalisée sur ces mêmes données montre que, de façon générale, les caractéristiques des sites de reproduction à puffins de Méditerranée, à puffins cendrés et mixtes, sont significativement différentes ($F=2,3$; $p<0,05$). Les sites à puffins cendrés ont une pente moyenne de 80° significativement supérieure à la pente moyenne de 67° des sites à puffins de Méditerranée (Scheffé $p<0,05$; Fig. 9a). Le pourcentage de recouvrement en éboulis des sites à puffins de

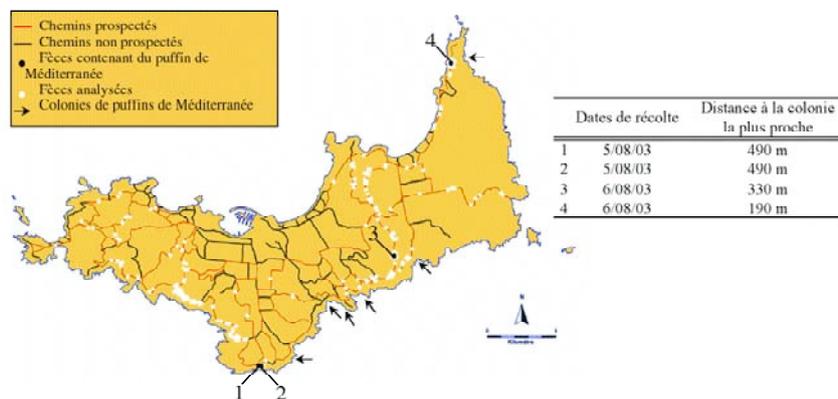


Fig. 7 : Carte de l'île de Porquerolles localisant les 206 fèces de chats haretés récoltées et analysées, avec en particulier celles contenant du puffin de Méditerranée dont les dates de récolte et les distances à la colonie la plus proche sont précisées.

Méditerranée est très significativement supérieur à celui des sites à puffins cendrés puisqu'il est en moyenne de 20% alors qu'aucun site à puffins cendrés ne présente d'éboulis (Scheffé $p < 0,005$; Fig. 9b). Les sites mixtes présentent une pente et un recouvrement en éboulis intermédiaires. Enfin, les sites mixtes présentent un nombre de terriers disponibles significativement supérieur à celui des sites à puffins cendrés (Scheffé $p < 0,05$) mais la différence avec les sites à puffins de Méditerranée n'est pas significative (Scheffé $p = 0,10$; Fig. 9c). Les recouvrements en herbacées, en arbustes et en arbres, ainsi que l'altitude maximale de la falaise ne sont pas significativement différents entre les trois types de sites.

Facteurs d'occupation des terriers

Les pourcentages de terriers occupés par les puffins de Méditerranée ne sont pas différents sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles ($\chi^2 = 0,0$ $p = 1,00$; Fig. 10) et moins de 30% des terriers disponibles sont occupés par cette espèce. Le pourcentage de terriers visités sur Porquerolles est supérieur à celui sur Port-Cros ($\chi^2 = 5,7$ $p < 0,05$). Il en résulte un pourcentage de terriers visités effectivement occupés par la suite de 62,2% sur Port-Cros contre seulement 38,6% sur Porquerolles, mais cette différence n'est pas significative ($\chi^2 = 2,1$ $p = 0,14$).

Les tests de Kruskal-Wallis effectués sur les données de recouvrement en végétation et en substrat autour des terriers n'ont pas mis en évidence de différences significatives entre les terriers occupés par chaque espèce de puffin et les terriers non occupés.

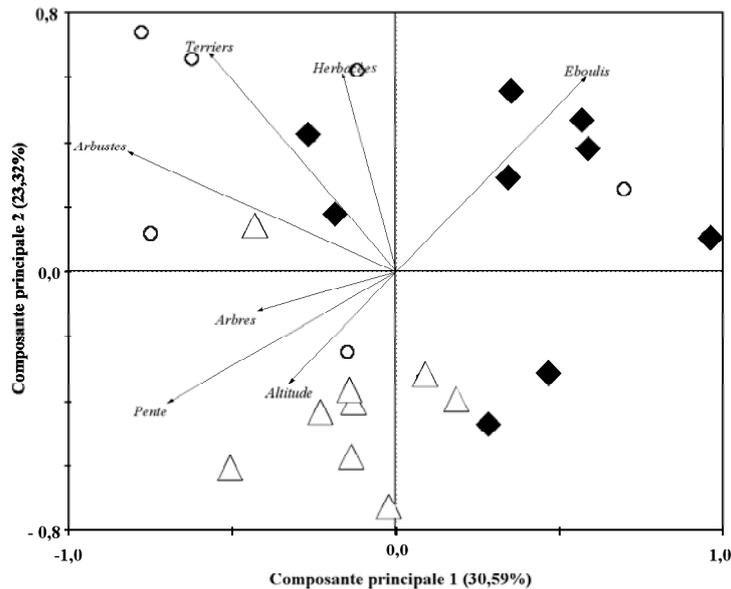


Fig. 8 : Diagramme de l'ACP des caractéristiques des sites de reproduction à puffins de Méditerranée (◆), à puffins cendrés (△) et mixtes (○), basée sur 7 variables quantitatives.

L'analyse discriminante et la Manova associée réalisées sur les caractéristiques physiques des terriers montrent une différence globale significative entre les terriers occupés par les puffins de Méditerranée, ceux occupés par les puffins cendrés et ceux non occupés ($F=4,2$, $p<0,001$; Fig. 11a). Les deux fonctions discriminantes expliquent respectivement 70,46% et 29,54% de la variance entre ces trois groupes. Les variables les plus contributives de la première fonction discriminante sont l'altitude et la hauteur de l'entrée des terriers. La profondeur des terriers contribue le plus à la deuxième fonction discriminante (Fig. 11b). Les puffins cendrés occupent les terriers les plus élevés puisque leur altitude moyenne de 16,4m est significativement supérieure à celles des terriers vides et occupés par les puffins de Méditerranée (10,5 et 11m respectivement, Scheffés $p<0,01$; Fig. 11c). La hauteur moyenne de l'entrée des terriers occupés par les puffins cendrés est également significativement supérieure à celles des terriers vides et occupés par les puffins de Méditerranée (Scheffés $p<0,01$ et $p<0,05$ respectivement ; Fig. 11d). Les puffins de Méditerranée occupent des terriers significativement plus profonds que ceux vides puisque leur profondeur moyenne est supérieure à 1m alors qu'elle est de 84cm pour les terriers vides (Scheffé $p<0,01$; Fig 11e). Enfin, la pente minimale dans un rayon d'un mètre ainsi que la largeur de l'entrée des terriers ne sont pas significativement différentes entre les trois types de terriers.

Les tests de khi2 n'ont pas permis de mettre en évidence une association entre l'existence d'une protection et l'occupation du terrier ni

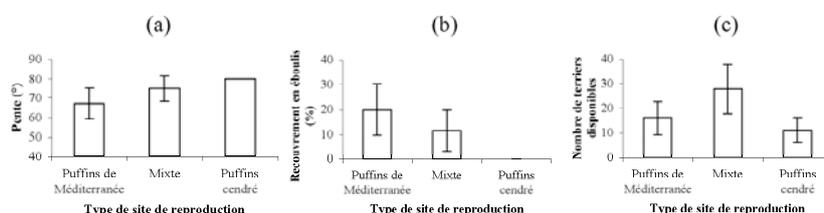


Fig. 9 : Pente (a), recouvrement en éboulis (b) et nombre de terriers disponibles (c) moyens des sites à puffins de Méditerranée, à puffins cendrés et mixtes.

entre le type de protection et l'occupation du terrier ($\chi^2=4,4$ $p=0,11$ et $\chi^2=0,4$ $p=0,84$ respectivement). Par contre, l'occupation du terrier est liée à la présence d'un couloir ainsi qu'au type de couloir ($\chi^2=23,3$ $p<0,001$ et $\chi^2=11,3$ $p<0,01$, respectivement). La fréquence de l'existence d'un couloir dans les terriers occupés par les puffins de Méditerranée est supérieure à ce qui est attendu si cette fréquence était en accord avec la proportion globale de terriers présentant un couloir ($G=18,3$ $p<0,001$). Dans le cas des terriers vides, cette fréquence observée est inférieure à celle attendue ($G=8,0$ $p<0,01$). De même, les couloirs sinueux sont plus fréquents dans les terriers occupés par les puffins de Méditerranée que ce qui était attendu contrairement à ce qu'on observe dans le cas des terriers vides ($G=4,1$ $p<0,05$ et $G=6,5$ $p<0,05$).

La distance moyenne au voisin conspécifique le plus proche est supérieure à la distance moyenne au terrier vide le plus proche chez le puffin de Méditerranée ($Z=5,4$ $p<0,001$; Fig. 12a). Dans le cas du puffin cendré, la distance moyenne au voisin conspécifique le plus proche est

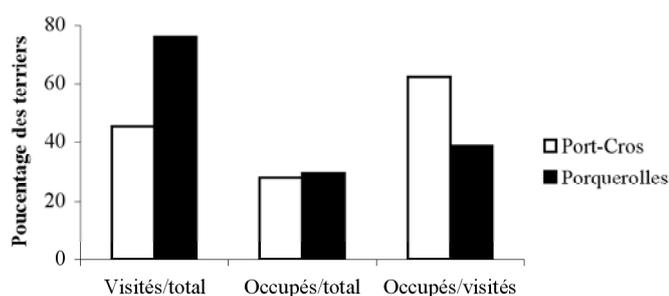


Fig. 10 : Pourcentages de visite et d'occupation des terriers par les puffins de Méditerranée sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles.

inférieure à la distance moyenne au voisin de l'autre espèce le plus proche ($Z=2,1$ $p<0,05$). Les moyennes des distances au voisin conspécifique le plus proche ne sont pas différentes chez le puffin de Méditerranée et chez le puffin cendré ($Z=0,5$ $p=0,62$). Ces distances

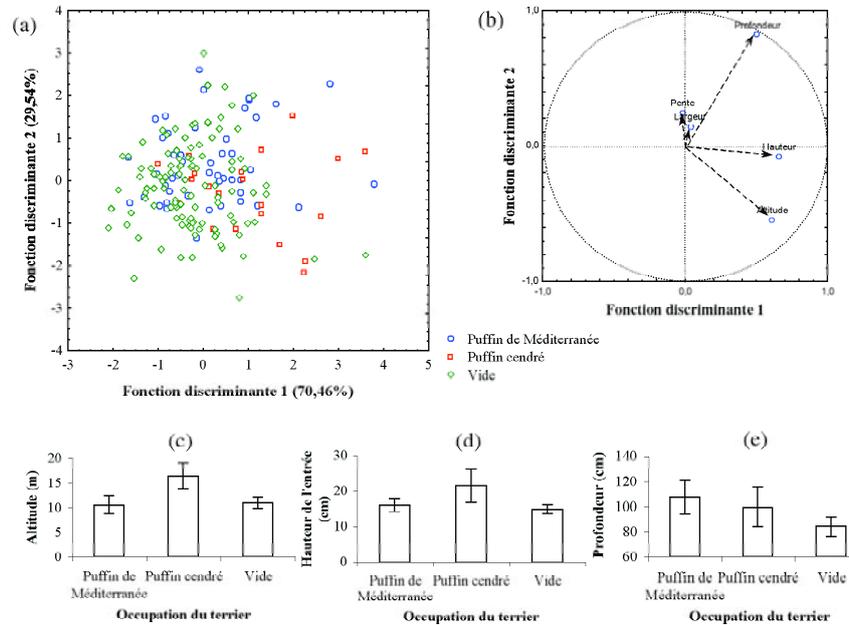


Fig. 11 : Diagrammes de l'AD des caractéristiques physiques des terriers (altitude et profondeur des terriers, largeur, hauteur et pente au niveau de l'entrée) en fonction de l'occupation par les puffins (a) et des corrélations entre ces caractéristiques et les fonctions discriminantes (b). Les valeurs propres des deux fonctions discriminantes sont respectivement 0,174 et 0,073. Altitude (c), hauteur de l'entrée (d) et profondeur (e) moyennes des terriers occupés par chaque espèce de puffin et des terriers vides.

sont de 4,8m en moyenne. La densité de terriers occupés par un puffin conspécifique est inférieure à la densité de terriers vides dans un rayon de trois mètres autour des terriers occupés par les puffins de Méditerranée ($Z=4,9$ $p<0,001$; Fig. 12b). Par contre, la densité de terriers occupés par un puffin conspécifique n'est pas significativement différente de la densité de terriers occupés par l'autre espèce dans un rayon de trois mètres autour des terriers occupés par les puffins cendrés ($Z=1,1$ $p=0,29$). Les moyennes des densités de voisins conspécifiques ne sont pas différentes entre les deux espèces ($Z=-0,2$ $p=0,84$)

Paramètres reproducteurs des puffins de Méditerranée

Le suivi de la reproduction dans les terriers occupés par les puffins de Méditerranée n'a pas permis de mettre en évidence des différences significatives de pourcentages de succès entre les îles de Port-Cros et Porquerolles (Fig. 13). Les tests de khi2 réalisés sur les succès d'éclosion, d'envol et de reproduction ne sont pas significatifs (khi2=0,0 $p=0,86$, khi2=0,0 $p=0,84$ et khi2=0,0 $p=0,95$ respectivement).

La variation des caractéristiques des terriers de puffins de Méditerranée dont la reproduction a échoué et dont la reproduction a réussi est montrée sur le diagramme de l'ACP basée sur les neuf variables suivantes (Fig. 14) : densité de voisins de la même espèce dans un rayon de trois mètres, pente minimale entre celles au-dessus et en dessous du terrier, distance minimale par rapport au bord de la colonie, sinuosité du couloir, pourcentage de recouvrement en arbustes dans un rayon d'un mètre, distances aux indices de présence de goéland et de rat les plus proches, profondeur et dimension minimale de l'entrée du terrier. Les trois premières composantes expliquent 58,06% de la variance totale. Les variables les plus contributives de la première composante (24,12%) sont la dimension minimale de l'entrée, la distance minimale par rapport au bord de la colonie, la profondeur et la sinuosité du couloir. La densité de voisins, la distance aux indices de présence de goéland, le pourcentage de recouvrement en arbustes et la sinuosité du couloir sont les variables les plus contributives de la deuxième composante (20,54%). Enfin, la pente minimale, la distance aux indices de présence de rat et le pourcentage de recouvrement en arbustes contribuent le plus à la troisième composante (13,40%). Les deux premières composantes permettent de distinguer assez clairement les terriers dont la reproduction a réussi de ceux dont la reproduction a échoué. Les terriers dont la reproduction a réussi se répartissent globalement dans la zone du plan correspondant à des couloirs plus profonds et plus sinueux, à une entrée plus large, une densité de voisins inférieure, une position en périphérie de la colonie, éloignée des indices de présence de rat et de goéland, ainsi qu'à un recouvrement en arbustes supérieur.

Les caractéristiques des terriers de puffins de Méditerranée dont la reproduction a échoué sont significativement différentes de celles des terriers dans lesquels la reproduction a réussi ($F=3,1$; $p<0,05$). Les terriers dans lesquels la reproduction a réussi présentent un couloir plus long (116cm vs. 82cm ; Scheffé $p<0,05$; Fig. 15a), une distance aux indices de présence de goéland plus élevée (Scheffé $p<0,05$; Fig. 15b), une dimension minimale de l'entrée plus grande (Scheffé $p<0,05$; Fig. 15c) ainsi qu'un pourcentage de recouvrement en cailloux plus faible (Scheffé

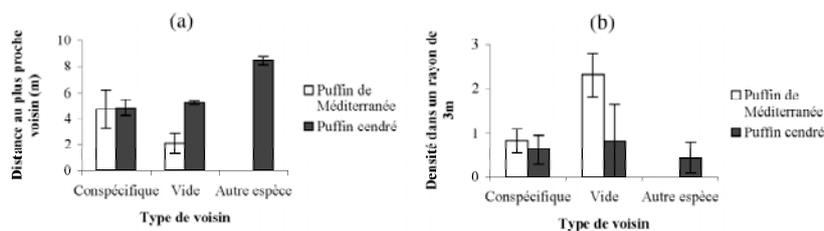


Fig. 12 : Distances au voisin le plus proche (a) et densités de voisins (b) moyennes pour les puffins de Méditerranée et les puffins cendrés.

$p < 0,05$; Fig. 15d) que les terriers dans lesquels la reproduction a échoué. Les indices de présence de rat sont plus proches dans le cas des terriers dont la reproduction a échoué mais la différence n'est pas significative (Scheffé $p = 0,07$). La distance minimale au bord de la colonie, la densité de voisins conspécifiques, la pente minimale et le recouvrement en arbustes ne sont pas significativement différents entre les terriers dont la reproduction a échoué et ceux dont la reproduction a réussi.

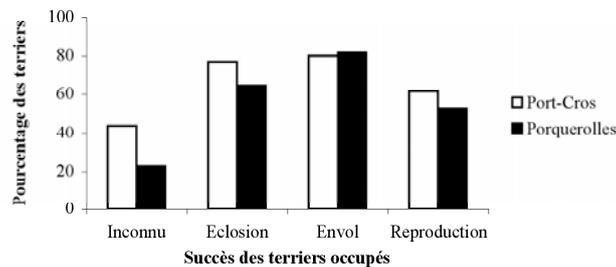


Fig. 13 : Pourcentages des terriers occupés par les puffins de Méditerranée dont le succès est inconnu et pourcentages de succès d'éclosion, d'envol et de reproduction des terriers occupés dont la reproduction a pu être entièrement suivie, sur les îles de Port-Cros et de Porquerolles.

DISCUSSION

Prédation par le chat haret sur le puffin de Méditerranée

L'étude du régime alimentaire des chats haret sur les îles d'Hyères a permis de mettre en évidence trois éléments clés : (i) les chats haret

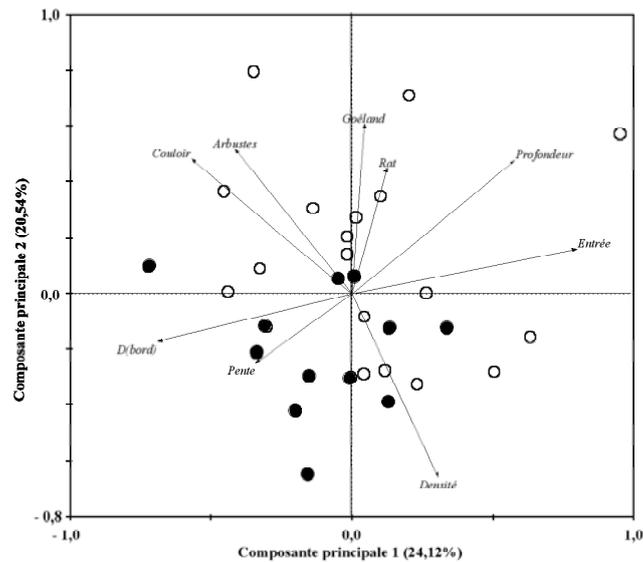


Fig. 14 : Diagramme de l'ACP des caractéristiques des terriers de puffins de Méditerranée dont la reproduction a échoué (●) et a réussi (○), basée sur 9 variables quantitatives.

exercent une prédation importante et récurrente dans le temps (au cours d'un cycle de reproduction et année après année) sur les puffins de Méditerranée, oiseaux marins endémiques du bassin méditerranéen, et ceci dans des proportions nettement supérieures à ce que peuvent supporter les seules populations reproductrices ; (ii) le régime alimentaire des chats repose fortement sur les autres mammifères introduits de ces îles, et plus particulièrement sur les rats noirs, prédateurs potentiels des œufs et poussins d'oiseaux marins ; (iii) le régime alimentaire des chats varie d'une île à l'autre, sans doute en fonction des milieux et ressources rencontrés.

Les oiseaux représentent la seconde catégorie alimentaire utilisée par les chats harets sur les îles d'Hyères et le puffin de Méditerranée, en particulier, semble constituer une des espèces-proies les plus importantes de cette catégorie. Tranchant *et al.* (2003) ont montré que sa fréquence d'occurrence atteint 2,6% alors que chacun des autres oiseaux identifiés est présent dans moins de 1,5% des fèces. La sensibilité particulière de cette espèce à la prédation par les chats est sans doute liée : (i) au comportement de ce Procellariiforme qui revient à terre la nuit, c'est-à-dire en période de forte activité des chats (Jones et Coman, 1982 ; Alterio et Moller, 1997 a) ; (ii) à son activité vocale intense sur les colonies qui en facilite le repérage par les prédateurs ; (iii) et enfin à son comportement peu agressif et sa maladresse à se mouvoir à terre. D'autre part, cet oiseau marin est susceptible de constituer une ressource énergétique intéressante pour les chats puisqu'un individu peut fournir une masse de tissus suffisante pour nourrir un chat pour une journée (Apps, 1983 ; Keitt *et al.*, 2002).

Cette étude a mis en évidence des différences de patrons de prédation exercée par les chats harets sur les puffins de Méditerranée entre les îles de Port-Cros et de Porquerolles. La prédation s'avère moins forte et plus concentrée dans le temps sur Porquerolles ce qui pourrait

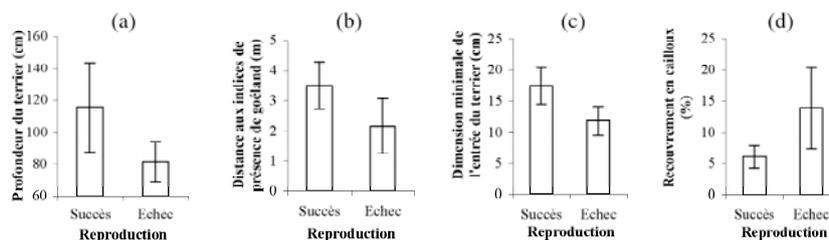


Fig. 15 : Profondeur (a), distance minimale aux indices de présence de goéland les plus proches (b), dimension minimale de l'entrée (c) et recouvrement en cailloux dans un rayon d'un mètre (d) des terriers de puffin de Méditerranée dont la reproduction a échoué et a réussi.

être lié à la guilda de proies disponibles plus large ainsi qu'à l'effectif reproducteur de puffins de Méditerranée plus faible sur cette île, mais on ne peut pas exclure un biais lié à l'échantillon plus réduit de fèces de chats harets. Cependant, la prédation exercée par les chats harets apparaît être un facteur important de mortalité des puffins de Méditerranée sur les deux îles. En effet, qu'elle soit étalée dans le temps ou concentrée sur une courte période, la présence de restes de puffins dans 2 à 7% des fèces de chats pour chaque année d'étude entre 2000 et 2003 (Tranchant *et al.*, 2002 ; Tranchant *et al.*, 2003 ; présente étude), montre que cette prédation est loin d'être ponctuelle, comme on l'a longtemps considérée (Zotier, 1997). Les nombres de puffins de Méditerranée prédatés en un cycle de reproduction obtenus en se basant sur la densité de chats moyenne rencontrée sur les îles où ils ont été introduits (0,3355 chats/ha), seraient colossaux et paraissent peu vraisemblables (plus de 6000 individus au total) d'autant plus que les nombres de chats induits par cette densité semblent eux mêmes peu envisageables sur les îles d'Hyères. Par contre, les nombres de chats obtenus à partir de la densité plus faible (0,025 chats/ha) semblent plus cohérents voire plus faibles que ce qui pouvait être attendu sur ces îles. Malgré cela, les estimations minimales du nombre de puffins consommés en un cycle de reproduction qui en découlent sont considérables (293 et 162 individus) puisqu'ils sont largement supérieurs au nombre d'individus nicheurs. Ainsi, en considérant des populations de chats harets dont les effectifs (16 et 31 individus selon l'île) se situent dans la fourchette inférieure des estimations calculées à partir des densités rencontrées sur d'autres îles, les chats harets sont susceptibles de fortement affecter la dynamique des populations de puffins de Méditerranée. Plusieurs études ont d'ailleurs mis en évidence l'impact désastreux que peuvent avoir de faibles effectifs de chats sur les populations de Procellariiformes (Keitt *et al.*, 2002 ; Martinez-Gomez et Jacobsen, 2004). La relative stabilité des populations de puffins de Méditerranée constatée sur les îles d'Hyères depuis au moins une vingtaine d'années (Zotier, 1997), semble ainsi étonnante, et pourrait s'expliquer par trois hypothèses : (i) l'effectif reproducteur réel serait nettement supérieur à celui estimé, du fait de l'existence de colonies passées inaperçues jusqu'à présent ; (ii) le taux de recrutement de nouveaux individus reproducteurs serait élevé à chaque saison de reproduction, compensant ainsi les pertes liées à la mortalité par prédation (les îles d'Hyères constitueraient alors des "puits" démographiques) ; et (iii) la prédation s'exercerait majoritairement sur des individus prospecteurs c'est-à-dire cherchant à se fixer sur les colonies ou les fréquentant, et non sur des individus strictement reproducteurs. La première hypothèse semble peu vraisemblable puisqu'il est peu probable que des colonies, aux effectifs suffisamment importants pour permettre aux populations de puffins de supporter cette forte pression de prédation, n'aient pas été détectées lors des différents recensements effectués jusqu'en 1999. Le taux

annuel de recrutement de nouveaux individus peut jouer un rôle dans le maintien des populations sur ces îles, mais il devrait être de l'ordre de 100% chaque année ce qui semble considérable, surtout pour des Procellariiformes caractérisés par une forte fidélité au site de reproduction, une faible productivité annuelle et une maturité sexuelle tardive. Son rôle ne pourra être déterminé qu'après la mise en œuvre d'un programme de baguage des puffins de Méditerranée adultes sur ces îles. Enfin, l'hypothèse d'une prédation majoritairement exercée sur des individus prospecteurs pourrait être appuyée par les suggestions de Vidal (1985) qui signale qu'un nombre de puffins très nettement supérieur à l'effectif reproducteur des îles d'Hyères peut être observé au large de l'archipel. De plus, il indique que des individus supposés non reproducteurs auraient une activité vocale plus intense que les nicheurs sur les colonies et qu'ils resteraient en dehors des terriers plus longtemps ce qui les rendrait plus vulnérables à la prédation par les chats harets. La combinaison d'un recrutement plus ou moins important couplé à une mortalité orientée partiellement vers des prospecteurs semblerait l'hypothèse la plus vraisemblable pour expliquer la relative stabilité des effectifs nicheurs de puffins de Méditerranée sur les îles d'Hyères malgré la forte prédation exercée par les chats harets. Ainsi, à défaut d'affecter sensiblement la survie du pool de reproducteurs, ce qui reste à démontrer, la prédation par les chats constituerait au minimum un frein sérieux à l'augmentation des effectifs par fixation de nouveaux individus.

Les chats harets présentent des spectres alimentaires qui reposent fortement sur les mammifères introduits et plus particulièrement sur les populations de rats noirs (Tranchant *et al.*, 2003 ; présente étude). Ces mammifères introduits semblent ainsi permettre le maintien des populations de chats harets et induire un processus d'hyperprédation des chats sur les puffins de Méditerranée, c'est-à-dire une prédation anormalement élevée d'une espèce-proie indigène par une population de prédateurs, qui est accrue par la disponibilité d'une espèce-proie introduite très abondante (Smith et Quin, 1996 ; Courchamp *et al.*, 2000 ; Zavaleta, 2001). En outre, le rat noir constitue lui aussi un prédateur potentiel des puffins de Méditerranée bien que les résultats relatifs à ce phénomène soient controversés. Selon les sites, un certain nombre d'études ont montré que l'impact de ce rongeur sur les populations de Procellariiformes peut être fort, mais qu'il est généralement lié à des densités particulièrement élevées de rats (e. g. Thibault, 1995 ; Martin *et al.*, 2000 ; Jouventin *et al.*, 2003). Sur les îles d'Hyères, la prédation par le rat noir peut causer un important taux d'échec de la reproduction, mais probablement de façon localisée et ponctuelle, dans les zones et/ou durant les périodes d'abondance exceptionnelle des rats (Cheylan et Granjon, 1985 ; Vidal, 1985). D'ailleurs, les études récemment réalisées sur le rat noir sur ces îles montrent son maintien en densité relativement basse au niveau des colonies de puffins de Méditerranée (moins

de 0,07 individus par nuit-piège) et une place très limitée de ces oiseaux marins dans son régime alimentaire (Derre, 2002 ; Parghentanian, 2003). L'importance des rats noirs dans le régime alimentaire des chats harets, notamment sur l'île de Port-Cros, pourrait suggérer l'éventualité d'une régulation des populations de ces mésoprédateurs par les super-prédateurs que sont les chats (Courchamp *et al.* 1999). Cette régulation, si elle existait, pourrait empêcher l'explosion des populations de rats et de ce fait, limiter leur impact sur les puffins de Méditerranée.

Enfin, les spectres alimentaires des chats harets diffèrent entre les îles de Port-Cros et de Porquerolles. Les différences constatées (Porquerolles : fréquences d'occurrence des oiseaux, des végétaux et des déchets supérieures, Port-Cros : fréquences d'occurrence des mammifères et des reptiles supérieures) sont probablement liées à des différences de caractéristiques de ces îles en termes d'habitat et d'emprise humaine. En effet, l'île de Porquerolles sur laquelle la présence humaine est plus forte et qui présente un recouvrement en milieu ouvert ou agricole plus développé, abrite une faune plus variée, notamment en ce qui concerne les mammifères et les oiseaux, et semble offrir un panel de ressources alimentaires plus large. Une analyse plus fine et plus complète visant à déterminer chaque proie au niveau spécifique est en cours pour tester cette hypothèse. Les deux principales ressources alimentaires des chats harets sont les oiseaux et surtout les mammifères comme cela a souvent été observé sur les îles où ils ont été introduits (e.g. Berruti, 1986 ; Nogales et Medina, 1996 ; Alterio et Moller, 1997 b). La fréquence d'occurrence des oiseaux dans les fèces de chats supérieure sur l'île de Porquerolles pourrait traduire une disponibilité de ce type de proie plus élevée, liée à l'ouverture du milieu et à la présence d'un certain nombre d'espèces nichant au sol comme la perdrix rouge *Alectoris rufa* ou le faisan de Colchide *Phasianus colchicus*. Les déchets, les insectes et les reptiles jouent vraisemblablement un rôle de compléments dans le régime alimentaire des chats en raison de leurs fréquences d'occurrence relativement peu élevées et de la faible masse qu'ils représentent. Enfin, la fréquence d'occurrence supérieure des végétaux sur l'île de Porquerolles est difficilement interprétable et utilisable. En effet, les éléments végétaux sont généralement ingurgités à des fins digestives ou indirectement en consommant des proies herbivores et ont donc un rôle restreint dans l'apport énergétique et le comportement alimentaire des chats harets (Nogales *et al.*, 1996), même si l'ingurgitation volontaire de ces éléments de façon ponctuelle ne peut être exclue. La plus faible variété de ressources disponibles sur l'île de Port-Cros, plus boisée et peu anthropisée, pourrait être une des causes de la plus forte prédation exercée sur les puffins de Méditerranée sur cette île.

Rôle de la sélection de l'habitat de reproduction chez les puffins de Méditerranée

L'étude de la sélection de l'habitat par les puffins de Méditerranée et le suivi de leur reproduction sur les îles d'Hyères ont permis de mettre en lumière deux éléments clés dans les caractéristiques des sites et des cavités de reproduction choisis par ces oiseaux : (i) les puffins de Méditerranée s'installent préférentiellement dans des terriers dont les caractéristiques vont dans le sens d'une dissimulation vis-à-vis des prédateurs, leur permettant un meilleur succès de reproduction, tandis que ce comportement est moins net chez les puffins cendrés qui ne semblent pas être prédatés par les chats harets ; (ii) la sélection de certaines caractéristiques particulières des habitats de reproduction par les puffins de Méditerranée et les puffins cendrés permet une certaine ségrégation spatiale des deux espèces limitant ainsi les risques de compétition interspécifique pour l'espace de nidification.

Sur les îles d'Hyères, moins de 30% des cavités disponibles et potentiellement favorables aux exigences de l'espèce sont occupées par les puffins de Méditerranée. La plupart des terriers qu'ils occupent (98%) présentent l'existence d'un couloir, contrairement aux terriers inoccupés dont la proportion présentant cette configuration est de l'ordre de 55%. D'autre part, les terriers occupés par ce Procellariiforme sont plus profonds et plus sinueux que les terriers vides. En outre, les terriers dans lesquels la reproduction est un succès (envol d'un jeune) sont les plus profonds et les plus éloignés des indices de présence de prédateurs tels que les goélands et, dans une moindre mesure, les rats noirs. Le rôle des caractéristiques des habitats de nidification dans la protection contre les prédateurs et dans le succès de reproduction a déjà été mis en évidence chez un certain nombre d'espèces d'oiseaux, et consiste essentiellement en la dissimulation et l'inaccessibilité des nids (e. g. Penloup *et al.*, 1997 ; Stokes et Boersma, 1998). L'existence d'un couloir ainsi que la profondeur élevée et la sinuosité d'un terrier constituent des facteurs de dissimulation et d'inaccessibilité des nids de puffins de Méditerranée qui semblent donc sélectionner les terriers leur offrant une meilleure protection contre les prédateurs. Ce comportement apparaît d'ailleurs moins fréquemment chez le puffin cendré, plus gros, plus agressif et moins sensible à la prédation comme le suggère l'apparente absence de prédation par les chats harets. La proportion réduite de terriers disponibles effectivement utilisés par les puffins de Méditerranée, couplée au fort recouvrement existant entre les caractéristiques des terriers occupés par cette espèce et ceux laissés vides (Fig. 11a), suggèrent l'absence d'une saturation des sites de reproduction sur les îles d'Hyères. Les seules différences significatives entre les terriers utilisés et ceux non occupés reposent sur des caractéristiques qui peuvent être assimilés à des facteurs de protection contre les prédateurs, ce qui semble indiquer que la pression de prédation exercée sur cet oiseau marin

constitue un élément important de la limitation de ses effectifs nicheurs sur ces îles, alors même qu'un large habitat "physiquement" favorable existe.

La majorité des sites de reproduction abrite une seule des deux espèces de Procellariiformes présents sur les îles d'Hyères, ce qui semble traduire une certaine différence de leurs critères de sélection des habitats de reproduction. Ainsi, les puffins de Méditerranée nichent préférentiellement sur des sites peu pentus présentant des éboulis, alors que les puffins cendrés choisissent des sites à forte pente et sans éboulis. Toutefois, il existe quelques sites abritant des colonies mixtes, dont les caractéristiques sont intermédiaires par rapport aux sites occupés par une seule espèce. Les deux espèces de Procellariiformes ne semblent donc pas s'exclure bien que les colonies mixtes soient caractérisées par un nombre de terriers élevé, permettant potentiellement de réduire les interactions, et notamment la compétition, entre les deux espèces. Les critères de sélection des terriers des deux espèces diffèrent sensiblement puisque ceux occupés par les puffins cendrés se situent à une altitude supérieure à celle des terriers occupés par les puffins de Méditerranée qui préfèrent également les terriers dont l'entrée est moins haute. Néanmoins, les caractéristiques des terriers occupés par chaque espèce demeurent très proches (Fig. 11a) et ne permettent pas d'exclure l'existence d'une compétition entre les deux Procellariiformes pour leur occupation. Sur l'îlot Vila (Açores), le puffin cendré entre en compétition avec d'autres Procellariiformes plus petits pour les cavités de reproduction (Ramos *et al.*, 1997 ; Bried, comm. pers.). Son abondance et sa taille supérieures aux autres espèces ainsi que son comportement plus plastique et plus agressif lui permettent de chasser, voir même de tuer, ses compétiteurs. Sur les îles d'Hyères, il n'existe aucune preuve formelle d'un comportement d'exclusion des puffins de Méditerranée par les puffins cendrés, mais si ce comportement existe, il ne semble pas être répandu.

CONCLUSION ET PERSPECTIVES EN TERMES DE CONSERVATION

Le puffin de Méditerranée est un oiseau marin pélagique exceptionnel du fait de son endémisme et de son rattachement strict au bassin clos que constitue la mer Méditerranée (Zotier, 1999). Le manque de connaissances sur cette espèce, la faiblesse de ces effectifs et son déclin amorcé dans un certain nombre de sites rendent urgente la mise en place de programmes d'étude et de conservation de ce Procellariiforme. Le présent travail met en évidence un élément clé pour la compréhension de l'écologie et de la conservation de cette espèce sur les îles d'Hyères : la prédation par les chats haret.

Les interactions entre espèces introduites peuvent conduire à un processus de favorisation de ces espèces entre elles, appelé "invasional meltdown", qui conduit à l'accroissement et l'accélération de leur

impact sur les écosystèmes indigènes (Simberloff et Von Holle, 1999). L'introduction d'un superprédateur (le chat) et d'une proie, en l'occurrence un mésoprédateur (le rat), possédant des capacités de reproduction élevées peut induire un des éléments de ce processus, l'hyperprédation, qui consiste en l'effet indirect d'une proie introduite sur une proie indigène par l'intermédiaire d'un prédateur introduit (Smith et Quin, 1996 ; Courchamp *et al.*, 2000). L'espèce-proie introduite, en permettant une augmentation du ratio prédateur introduit/proie indigène, entraîne une amplification de la prédation exercée sur l'espèce-proie indigène. Le schéma rencontré sur les îles d'Hyères semble être un cas d'hyperprédation puisque le rat noir est une espèce-proie introduite qui constitue un élément essentiel du régime alimentaire du chat haret (prédateur introduit), permettant probablement son maintien et indirectement, la prédation sur le puffin de Méditerranée (espèce-proie indigène) (Tranchant *et al.*, 2003). La forte prédation exercée par les chats haret entraîne une mortalité considérable des puffins de Méditerranée et semble freiner l'accroissement de la population reproductrice. Le contrôle, voire l'éradication des populations de chats sur ces îles, seraient donc susceptibles de permettre une redynamisation importante des populations de ce Procellariiforme dont l'effectif pourrait augmenter à plus ou moins long terme. Toutefois, deux problèmes se posent quant à l'efficacité de ce type de mesure : les risques d'effet "surprise" et l'aptitude de l'environnement à permettre une augmentation de ces populations.

La restauration des écosystèmes et la protection des espèces indigènes patrimoniales passent de plus en plus obligatoirement par le contrôle et l'éradication d'espèces introduites. Néanmoins, ces opérations de gestion sont susceptibles de provoquer un "effet surprise" c'est-à-dire de déclencher involontairement des explosions démographiques d'autres espèces ou des réactions en chaîne similaires (Courchamp *et al.*, 2003 a). La relâche des mésoprédateurs est un de ces "effets surprises". Lorsqu'un superprédateur introduit régule la population d'un autre prédateur introduit (mésoprédateur), la suppression du superprédateur entraîne une relâche des mésoprédateurs dont la population augmente, ce qui peut avoir de sévères conséquences sur les espèces indigènes (Courchamp *et al.*, 1999). En raison du rôle potentiel des chats haret dans la régulation des populations de rats noirs, la mise en place de programmes de régulation ou d'éradication des chats pourrait s'avérer compliquée par le risque d'un accroissement de l'impact des rats sur les populations de puffins suite à un éventuel phénomène de relâche de ce mésoprédateur. Ainsi, l'intégration des opérations d'éradication ou de contrôle des populations de prédateurs dans un plan de gestion global prenant en compte le suivi des différents niveaux trophiques impliqués dans la dynamique démographique des puffins de Méditerranée est essentielle à la mise en place d'un programme de conservation de cette espèce cohérent et efficace (Zavaleta *et al.*, 2001).

D'autre part, la dynamisation des populations de puffins de Méditerranée ne peut être efficace que si l'environnement qu'ils utilisent est apte à permettre le maintien et l'augmentation de leurs effectifs.

Ainsi, l'absence d'habitat de reproduction disponible liée à une saturation des sites ou la dégradation de cet habitat constituent un obstacle classique à cette dynamisation (Martinez-Gomez et Jacobsen, 2004). Dans le cas particulier des îles d'Hyères, les capacités d'accueil de couples reproducteurs supplémentaires semblent être importantes du fait du nombre relativement important de terriers non utilisés mais potentiellement favorables à l'occupation par des puffins de Méditerranée. Par contre, l'amplitude et l'impact de la dégradation de l'habitat terrestre restent encore inconnus et la préservation des sites de reproduction sensibles à la fréquentation touristique ne doit pas être oubliée. Enfin, comme tout oiseau marin pélagique, le puffin de Méditerranée passe la grande majorité de sa vie en mer. Or, tout le volet marin de l'écologie de cette espèce reste encore très largement méconnu alors qu'un certain nombre de menaces liées à ce milieu ont pu être identifiées chez d'autres Procellariiformes, comme la diminution des ressources alimentaires (Mayol-Serra *et al.*, 2000), les captures accidentelles dans les engins de pêche (e. g. Barnes *et al.*, 1997 ; Belda et Sanchez, 2001 ; Inchausti et Weimerskirch, 2001 ; Furness, 2003) ou la pollution (e. g. Spear *et al.*, 1995 ; Camphuysen *et al.*, 1999 ; Guruge *et al.*, 2001). Ainsi, l'étude de l'écologie marine des puffins de Méditerranée des îles d'Hyères correspond à une démarche indispensable à intégrer rapidement dans les programmes de conservation de cette espèce d'autant plus qu'elle peut fournir des éléments essentiels à la compréhension de son écologie et à sa conservation à l'échelle du bassin méditerranéen.

Remerciements

Ce travail de recherche a été rendu possible grâce à l'attribution de financements par le Parc National de Port-Cros, dont nous remercions la Directrice Adjointe Nicole Jensen, le Responsable Scientifique Philippe Robert et le Président du Comité Scientifique Charles-François Boudouresque (contrat de recherche n°03-011-83400PC), et s'inscrit également dans le cadre d'un programme financé par le Conseil Régional PACA sur l'écologie et l'impact des prédateurs introduits (contrat 2002-01625) et dans le démarrage d'un programme LIFE (LIFE03 NAT/F/000105) porté par la LPO PACA et financé par l'Union Européenne, la DIREN PACA et le Conseil Régional PACA (contrat 2003-15028).

Le Parc National de Port-Cros a également fourni un important soutien logistique sur le terrain et nous exprimons notre sincère reconnaissance à son personnel (secteurs de Port-Cros et Porquerolles), et plus particulièrement à Marine Colombey, Patrick Vandembrouk, Pascal Gillet, Nicolas Crouzet, Pierre Boesch, Hervé Bergère et Sylvain Dromzée. Le travail de terrain a été réalisé avec l'aide d'Elsa Bonnaud, Patrick Vandembrouk, Pascal Gillet, Marine Colombey, Sylvain Dromzée et Nicolas Crouzet. Le travail de laboratoire a bénéficié de la participation de Yannick Tranchant et Sébastien Voiriot.

Nous remercions également Philip Roche et Franck Torre (écologues statisticiens, IMEP) pour leurs conseils sur les analyses statistiques ainsi qu'Yves Kayser (Tour du Valat) et Patrick Bayle pour leur aide dans l'identification des restes de proies. L'analyse de l'habitat de reproduction a intégré des données acquises antérieurement pour le compte du Parc National de Port-Cros par Corinne Rabouam, Antoine Catard et Patrick Vandembrouk. Enfin, l'ensemble de ce travail a largement bénéficié des remarques et conseils de Joël Bried (Université des Açores), Gilles Cheylan (Muséum National d'Histoire Naturelle), Patrick Vidal (ENP-CEEP) et Thierry Tatoni (IMEP).

REFERENCES

- ALTERIO N., MOLLER H., 1997 a. - Daily activity of stoats (*Mustela erminea*), feral ferrets (*Mustela furo*) and feral house cats (*Felis catus*) in coastal grassland, Otago peninsula, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.*, 21 : 89-95.
- ALTERIO N., MOLLER H., 1997 b. - Diet of feral house cats *Felis catus*, ferrets *Mustela furo*, stoats *M. erminea* in grassland surrounding yellow-eyed penguin *Megadyptes antipodes* breeding areas, South Island, New Zealand. *J. Zool.*, 243 : 869-877.
- APPS P. J., 1983. - Aspects of the ecology of feral cats on Dassen Island, South Africa. *S. Afr. J. Zool.*, 18 : 393-399.
- BARNES K. N., RYAN P. G., BOIX-HINZEN C., 1997. - The impact of the hake *Merluccius* spp. longline fishery off South Africa on Procellariiform seabirds. *Biol. Conserv.*, 82 : 227-234.
- BELDA E. J., SANCHEZ A., 2001. - Seabird mortality on longline fisheries in the western Mediterranean : factors affecting bycatch and proposed mitigating measures. *Biol. Conserv.*, 98 : 357-363.
- BERRUTI A., 1986. - The predatory impact of feral cats *Felis catus* and their control on Dassen Island. *South African Journal of Antarctic Research*, 16 : 123-127.
- BRETAGNOLLE V., 1990. - Effet de la lune sur l'activité des pétrels (Aves) aux îles Salvages (Portugal). *Can. J. Zool.*, 68 : 1404-1409.
- BURGER A. E., LAWRENCE A. D., 2001. - Census of wedge-tailed shearwaters *Puffinus pacificus* and Audubon's shearwaters *P. lherminieri* on Cousin Island, Seychelles using call-playback. *Marine Ornithology*, 29 : 57-64.
- BURGER J., GOCHFELD M., 1994. - Predation and effects of humans on island-nesting seabirds. *Seabirds on islands, threats, case studies and action plans*, D. N. NETTLESHIP, J. BURGER et M. GOCHFELD ed., Birdlife International, Cambridge : 39-67.
- CAMPHUYSEN K. C. J., BARREVELD H., DAHLMANN G., VAN FRANEKER J. A., 1999. - Seabirds in the North Sea Demobilized and killed by Polyisobutylene (C₄H₈)_n (PIB). *Mar. Pollut. Bull.*, 38 : 1171-1176.
- CATRY P., CAMPOS A., SEGURADO P., SILVA M., STRANGE I. 2003. - Population census and nesting habitat selection of thin-billed prion *Pachyptila belcheri* on New Island, Falkland Islands. *Polar Biol.*, 26 : 202-207.
- CHEYLAN G., GRANJON L., 1985. - Ecologie d'une population de rats noirs *Rattus rattus* à Port-Cros (Var) méthodologie et premiers résultats obtenus sur quadrat. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park, Fr.*, 11 : 109-130.
- COURCHAMP F., CAUT S., BRETAGNOLLE V., CHAPUIS J. L., LORVELEC O., PASCAL M., PINASU B., VILLARD P., 2003 a. - Surprise et effet surprise sur l'île Surprise. *Web-actes des Journées francophones de Conservation de la Biodiversité*, Villeurbanne, France.
- COURCHAMP F., CHAPUIS J. L., PASCAL M., 2003 b. - Mammal invaders on islands : impact, control and control impact. *Biol. Rev.*, 78 : 347-383.
- COURCHAMP F., LANGLAIS M., SUGIHARA G., 1999. - Cats protecting birds : modelling the mesopredator release effect. *J. Anim. Ecol.*, 68 : 282-292.
- COURCHAMP F., LANGLAIS M., SUGIHARA G., 2000. - Rabbits killing birds : modelling the hyperpredation process. *J. Anim. Ecol.*, 69 : 154-164.
- CUTHBERT R., FLETCHER D., DAVIS L. S., 2001. - A sensitivity analysis of Hutton's shearwater : prioritizing conservation research and management. *Biol. Conserv.*, 100 : 163-172.

- DERRE C., 2002. - Stratégies alimentaires du rat noir (*Rattus rattus*) en situation insulaire. *Mémoire de DEA "Ecophysiologie, Energétique et Comportement"*, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 33p + annexes.
- EROME G., AULAGNIER S., 1989. - *Contribution à l'identification des proies des rapaces*. Centre Ornithologique Rhône-Alpes, Villeurbanne, 13p.
- FURET L., 1989. - Régime alimentaire et distribution du chat haret (*Felis catus*) sur l'île d'Amsterdam. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 44 : 33-45.
- FURNESS R. W., 2003. - Impacts of fisheries on seabird communities. *Sci. Mar.*, 67 : 33-45.
- GENEVOIS F., BUFFARD E., 1994. - Sites de nidification et caractéristiques des terriers chez deux espèces de pétrels sympatriques aux îles Kerguelen : le pétrel bleu *Halobaena caerulea* et le prion de Belcher *Pachyptila belcheri*. *Alauda*, 62 : 123-134.
- GURUGE K. S., TANAKA H., TANABE S., 2001. - Concentration and toxic potential of polychlorinated biphenyl congeners in migratory oceanic birds from the North Pacific and the Southern Ocean. *Mar. Environ. Res.*, 52 : 271-288.
- GUYOT I., LAUNAY G., VIDAL P., 1985. - Oiseaux de mer nicheurs du Midi de la France et de Corse : évolution et importance des effectifs. *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*, Ann. CROP, Aix-en-Provence, 2 : 31-47.
- HAMILTON S., 2000. - How precise and accurate are data obtained using infra-red scope on burrow-nesting sooty shearwaters *Puffinus griseus* ? *Marine Ornithology*, 28 : 1-6.
- HAMILTON S., MOLLER H., 1995. - Can PVA models using computer packages offer useful conservation advice ? Sooty shearwaters *Puffinus griseus* in New Zealand as a case study. *Biol. Conserv.*, 73 : 107-117.
- HEIDRICH P., AMENGAL J., WINK M., 1998. - Phylogenetic relationships in Mediterranean and North Atlantic shearwaters (Aves : Procellariidae) based on nucleotide sequences of mtDNA. *Biochem. Syst. Ecol.*, 26 : 145-170.
- INCHAUSTI P., WEIMERSKIRCH H., 2001. - Risks of decline and extinction of the endangered Amsterdam albatross and the projected impact of long-line fisheries. *Biol. Conserv.*, 100 : 377-386.
- JONES E., COMAN B. J., 1982. - Ecology of the feral cat, *Felis catus* L. in South-eastern Australia. III. Home ranges and population ecology in semiarid north-west Victoria. *Australia Wildlife Research*, 9 : 409-420.
- JOUVENTIN P., BRIED J., MICOL T., 2003. - Insular bird populations can be saved from rats : a long term experimental study of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* on île de la Possession (Crozet archipelago). *Polar Biol.*, 26 : 371-378.
- KEITT B. S., WILCOX C., TERSHY B. R., CROLL D. A., DONLAN C. J., 2002. - The effects of feral cats on the population viability of black-vented shearwaters (*Puffinus opisthomelas*) on Natividad Island, Mexico. *Anim. Conserv.*, 5 : 217-223.
- MARKWELL T. J., 1997. - Video camera count of burrow-dwelling fairy prions, sooty shearwaters, and tuatara on Takapourewa (Stephens Island), New Zealand. *New Zeal. J. Zool.*, 24 : 231-237.
- MARTIN J. L., THIBAUT J. C., BRETAGNOLLE V., 2000. - Black rats, island characteristics, and colonial nesting birds in the Mediterranean : consequences of an ancient introduction. *Conserv. Biol.*, 14 : 1452-1466.
- MARTINEZ-GOMEZ J. E., JACOBSEN J. K., 2004. - The conservation status of Townsend's shearwater *Puffinus auricularis auricularis*. *Biol. Conserv.*, 116 : 35-47.

- MAYOL-SERRA J., AGUILAR J. S., YESOU P., 2000. - The Balearic shearwater *Puffinus mauretanicus* : status and threats. *Monitoring and conservation of birds and sea turtles of the Mediterranean and Black seas*, P. YESOU et J. SULTANA ed., Proceedings of the 5th Medmaravaris Symposium, Gozo, Malte : 25-37.
- MOORS P. J., ATKINSON I. A. E., 1984. - Predation on seabirds by introduced animals, factors affecting its severity. *ICBP Technical Publication*, 2 : 667-690.
- MOUGEOT F., BRETAGNOLLE V., 2000. - Predation risk and moonlight avoidance in nocturnal seabirds. *J. Avian Biol.*, 31 : 376-386.
- NOGALES M., MARTIN A., TERSHY B. R., DONLAN C. J., VEITCH D., PUERTA N., WOOD B., ALONSO J., 2004. - A review of feral cat eradication on islands. *Conserv. Biol.*, 18 : 310-319.
- NOGALES M., MEDINA F. M., 1996. - A review of feral domestic cats (*Felis silvestris f. catus*) on the Canary Islands, with new data from the laurel forest of La Gomera. *Z. Säugetierkd.*, 6 : 1-6.
- NOGALES M., MEDINA F. M., VALIDO A., 1996. - Indirect seed dispersal by feral cats (*Felis catus*) in island ecosystems (Canary Islands). *Ecography*, 19 : 1-4.
- ORO D., MARTINEZ-ABRAIN A., 2005. - Ecology and behaviour of seabirds (topic level). *The Encyclopedia of Life Support Systems*, Eolss Publishers Co. Ltd. Oxford, UK : sous presse.
- PARGHENTANIAN T., 2003. - Comportement alimentaire d'un rongeur invasif des îles de Méditerranée : une stratégie adaptative ? *Mémoire de DEA "Ecophysiologie, Energétique et Comportement"*, Université Louis Pasteur, Strasbourg, 25p + annexes.
- PASQUALINI M., 1995. - Aux sources du peuplement récent des îles d'Hyères. Les archives du génie. Sci. Rep. Port-Cros Natl Park, Fr., 16 : 81-92.
- PENLOUP A., MARTIN J. L., GORY G., BRUNSTEIN D., BRETAGNOLLE V., 1997. - Distribution and breeding success of pallid swifts, *Apus pallidus*, on Mediterranean islands : nest predation by the roof rat, *Rattus rattus*, and nest site quality. *Oikos*, 80 : 78-88.
- RABOUAM C., 1999. - *Le puffin cendré Calonectris diomedea diomedea et le puffin de Méditerranée Puffinus puffinus yelkouan dans l'archipel des îles d'Hyères*. Rapport non publié, Parc National de Port-Cros, 12p + annexes.
- RAMOS J. A., MONTEIRO L. R., SOLA E., MONIZ Z., 1997. - Characteristics and competition for nest cavities in burrowing Procellariiformes. *Condor*, 99 : 634-641.
- SANGSTER G., COLLINSON J. M., HELBIG A. J., KNOX A. G., PARKIN D. T., 2002 a. - The specific status of Balearic and yelkouan shearwaters. *Brit. Birds*, 95 : 636-639.
- SANGSTER G., KNOX A. G., HELBIG A. J., PARKIN D. T., 2002 b. - Taxonomic recommendations for European birds. *Ibis*, 144 : 153-159.
- SIMBERLOFF D., VON HOLLE B., 1999. - Positive interactions of nonindigenous species : invasional meltdown? *Biological Invasion*, 1 : 21-32.
- SMITH A. P., QUIN D. G., 1996. - Patterns and causes of extinction and decline in Australian conilurine rodents. *Biol. Conserv.*, 77 : 243-267.
- SNOW D. W., PERRINS C. M., 1998. - *The birds of the western Palearctic*, concise edn., volume 1 : non-passerines. Oxford University press, New York.
- SOKAL R. R., ROHLF F. J., 1995. - *Biometry*, 3rd edn. Freeman and Company, New York.
- SPEAR L. B., AINLEY D. G., RIBIC C. A., 1995. - Incidence of plastic in seabirds from the tropical Pacific, 1984-91 : relation with distribution of species, sex, age, season, year and body weight. *Mar. Environ. Res.*, 40 : 123-146.

- STATTERSFIELD A. J., CAPPER D. R., 2000. - *Threatened birds of the world*. Lynx, Barcelona.
- STOKES D. L., BOERSMA P. D., 1998. - Nest-site characteristics and reproductive success in magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*). *Auk*, 115 : 34-49.
- THIBAUT J.C., 1995. - Effect of predation by the black rat *Rattus rattus* on the breeding success of Cory's shearwater *Calonectris diomedea* in Corsica. *Marine Ornithology*, 23 : 1-10.
- THIBAUT J. C., BONACCORSI G., 1999. - *The Birds of Corsica*. British Ornithologist's Union, Hertfordshire.
- THIBAUT J. C., BRETAGNOLLE V., RABOUAM C., 1997. - *Calonectris diomedea* Cory's sheawater. *BWP Update*, 1 : 75-98.
- TRANCHANT Y., VIDAL E., BOURGEOIS K., 2002. - *Etude écologique des populations de vertébrés introduits sur les îles d'Hyères. Impacts sur le fonctionnement des éco-systèmes insulaires*. Rapport non publié, Parc National de Port-Cros, 62p.
- TRANCHANT Y., VIDAL E., KAYSER Y., 2003. - Premières données sur le régime alimentaire du chat haret *Felis catus* en situation micro-insulaire méditerranéenne. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 58 : 411-418.
- TUCKER G. M., HEATH M. F., 1994. - *Birds in Europe : their conservation status*. BirdLife International, Cambridge.
- VIDAL P., 1985. - Premières observations sur la biologie de reproduction du puffin des Anglais yelkouan *Puffinus puffinus yelkouan* sur les îles d'Hyères (France). *Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse*, Ann. CROP, Aix-en-Provence, 2 : 58-62.
- WARHAM J., 1990. - *The petrels : their ecology and breeding systems*. Academic Press, London.
- WARHAM J., 1996. - *The petrels : the behaviour, population biology and physiology*. Academic Press, London.
- ZAVALETA E. S., HOBBS R. J., MOONEY H. A., 2001. - Viewing invasive species removal in a whole-ecosystem context. *Trends Ecol. Evol.*, 16 : 454-459.
- ZOTIER R., 1997. - Biogéographie des oiseaux marins en Méditerranée et écologie d'un Procellariiforme endémique : le puffin de Méditerranée *Puffinus yelkouan*. *Thèse EPHE*, Université Montpellier II, 168p + annexes.
- ZOTIER R., 1999. Puffin yelkouan *Puffinus (yelkouan) yelkouan*. *Oiseaux menacés et à surveiller en France. Listes rouges et recherche de priorités. Populations Tendances. Menaces. Conservation*, G. ROCAMORA et D. YEATMAN-BERTHELOT ed., Société d'Etudes Ornithologiques de France / Ligue pour la Protection des Oiseaux, Paris : 204-205.
- ZOTIER R., BRETAGNOLLE V., THIBAUT J. C., 1999. - Biogeography of the marine birds of a confined sea, the Mediterranean. *J. Biogeogr.*, 26 : 297-313.
- ZOTIER R., THIBAUT J. C., BRETAGNOLLE V., 1992. - Known population and distribution of cormorants, shearwaters and storm petrels in the Mediterranean. *Avocetta*, 16: 118-126.