

INFLUENCE DE L'ACCESSIBILITÉ DES RESSOURCES
ANTHROPIQUES SUR LES PARAMÈTRES REPRODUCTEURS
DE DEUX COLONIES DE GOÉLANDS LEUCOPHÉES
LARUS MICHAHELLIS

Céline DUHEM^{1,2}, Karen BOURGEOIS, Eric VIDAL & Jérôme LEGRAND

SUMMARY

This study aims at determining breeding chronology and reproductive parameters (clutch-size, egg volume, hatching success and chick survival rates) in two Yellow-legged Gull *Larus michahellis* colonies showing a marked difference in anthropogenic food resources accessibility. For instance, one of the colonies studied, established on Ratonneau island, is very close to the large refuse dumps of Marseille city while the other, established on Bagaud island, is 30 km distant from the nearest refuse dump.

The mean laying date of the first egg showed a significant difference between the two colonies. Although mean clutch-size does not significantly differ between the two colonies, complete 3-egg clutches were more frequent at Ratonneau. Mean egg volume was significantly different between the two colonies with a markedly smaller volume for the C-egg in the colony that was farther from human food sources. Moreover, hatching success and chick survival rates were significantly lower on Bagaud than on Ratonneau. All these differences may be linked to marked differences in resource accessibility, and in this way, anthropogenic food resources accessibility may be partly responsible for the clear difference in the demographic patterns of the two colonies for the last twenty years.

These results could be used to calibrate more accurately certain demographic modelling in order to improve the population management of this superabundant bird species.

RÉSUMÉ

Cette étude a consisté à suivre la chronologie de reproduction et les paramètres reproducteurs (taille des pontes, volume des œufs, taux d'éclosion et taux de survie des poussins) de deux colonies de Goélands leucophées *Larus michahellis* présentant dans leur environnement proche une accessibilité aux ressources anthropiques nettement différente. Ainsi, l'une des colonies sélectionnées, établie sur l'île de Ratonneau, est située à proximité immédiate du continent et des importantes décharges péri-marseillaises, tandis que la seconde colonie, implantée sur l'île de Bagaud, est éloignée de près de 30 km de la décharge la plus proche.

La chronologie de ponte du premier œuf montre l'existence d'un décalage phénologique significatif entre les deux colonies. Bien que les tailles moyennes de pontes (nombre moyen d'œufs par nid) ne soient pas significativement différentes, la fréquence des pontes complètes

¹ Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléocécologie (IMEP, UMR 6116 CNRS), case 461, Faculté des Sciences et Techniques de St-Jérôme, 13397 Marseille cedex 20, France.

² auteur pour correspondance : celine.duhem@univ.u-3mrs.fr

(de 3 œufs) est plus élevée lorsque l'accessibilité aux ressources est supérieure. Le volume moyen des œufs est significativement différent entre les deux colonies, particulièrement en ce qui concerne le troisième œuf, qui s'avère nettement plus petit pour la colonie ayant le moins accès aux ressources alimentaires anthropiques. De même, les taux d'éclosion et les taux de survie des poussins sont significativement inférieurs pour la colonie de Bagaud. Ainsi, ces disparités dans les paramètres reproducteurs semblent pouvoir être reliées à des différences notables d'accessibilité aux ressources alimentaires, expliquant en partie la nette différence de dynamique démographique des deux colonies observée sur les vingt dernières années.

Enfin, ces résultats devraient permettre de calibrer plus justement les modèles démographiques destinés à orienter les opérations de gestion des populations de cette espèce parfois surabondante.

INTRODUCTION

L'influence de la disponibilité en ressources trophiques sur les paramètres reproducteurs des populations animales est un domaine de recherche qui a fait l'objet de nombreux travaux scientifiques, particulièrement chez les oiseaux marins et notamment les Laridés (Hiom *et al.*, 1991 ; Bolton *et al.*, 1992 ; Chudzik *et al.*, 1994 ; Oro *et al.*, 1995 ; Pons & Migot, 1995 ; Hario, 1997). Il en ressort généralement que le facteur trophique occupe une place prépondérante dans la détermination des paramètres reproducteurs de ces oiseaux, qu'il s'agisse de la taille moyenne des pontes (nombre d'œufs pondus), du volume des œufs, du succès à l'éclosion, du succès à l'envol ainsi que de la chronologie de la reproduction. La taille des pontes et le volume des œufs, paramètres relativement aisés à mesurer sur le terrain, sont en relation avec l'abondance et l'accessibilité des ressources alimentaires qui influent sur l'état physiologique des femelles avant la période de ponte (Oro *et al.*, 1995 ; Pons & Migot, 1995 ; Oro, 1996). De même, les taux d'éclosion et les taux de survie des poussins sont influencés par la qualité des soins prodigués (taux de présence des parents au nid, fréquence des nourrissages, qualité de l'alimentation fournie) qui dépend fortement de la disponibilité en ressources à proximité des colonies (*e.g.* Bukacinska *et al.*, 1996 ; Hario, 1997).

Le Goéland leucophée *Larus michahellis* est une espèce anthropophile qui connaît depuis une quarantaine d'années une véritable explosion démographique en Méditerranée occidentale, notamment en France méditerranéenne (Thibault *et al.*, 1996). Cette espèce est maintenant considérée comme surabondante du fait de ses impacts sur la biodiversité animale et végétale et de ses interférences nombreuses avec différents intérêts humains (Vidal *et al.*, 1998a,b). Le principal facteur à l'origine de l'expansion démographique de l'espèce correspond à la mise à disposition par l'homme de ressources alimentaires abondantes, régulièrement renouvelées et facile d'accès, essentiellement les décharges à ciel ouvert en ce qui concerne la région méditerranéenne française (Duhem *et al.*, soumis). Comme pour toutes les autres espèces d'oiseaux « à risques », une connaissance fine des relations qui lient les paramètres de reproduction aux ressources anthropiques est indispensable, particulièrement dans la perspective de la mise en place d'éventuels plans de gestion des populations et des nuisances (Clergeau, 1997).

Le présent travail a consisté à comparer les paramètres reproducteurs (taille des pontes, volume des œufs, chronologie de ponte, taux d'éclosion et taux de survie des poussins) de deux colonies de Goélands leucophées présentant dans leur environnement proche une accessibilité aux ressources anthropiques (décharges) nettement différente. L'objectif principal de cette analyse était de déterminer si les

différences dans l'accessibilité des ressources anthropiques se traduisent par des différences dans les traits d'histoire de vie, susceptibles ensuite d'influencer la dynamique des colonies de Goélands leucophées.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

SITES D'ÉTUDE

Deux colonies situées sur des îles proches du littoral provençal ont été considérées dans ce travail : la colonie de l'île de Bagaud et celle de l'île de Ratonneau (Fig. 1).

L'île de Bagaud (43° 00' N, 6° 21' E) au substrat siliceux, d'une superficie de 45 ha, appartient à l'archipel des îles d'Hyères (Var, France) et fait partie intégrante du territoire du Parc National de Port-Cros. Cette île est une réserve intégrale où le débarquement et le mouillage sont interdits, ce qui nous assure de

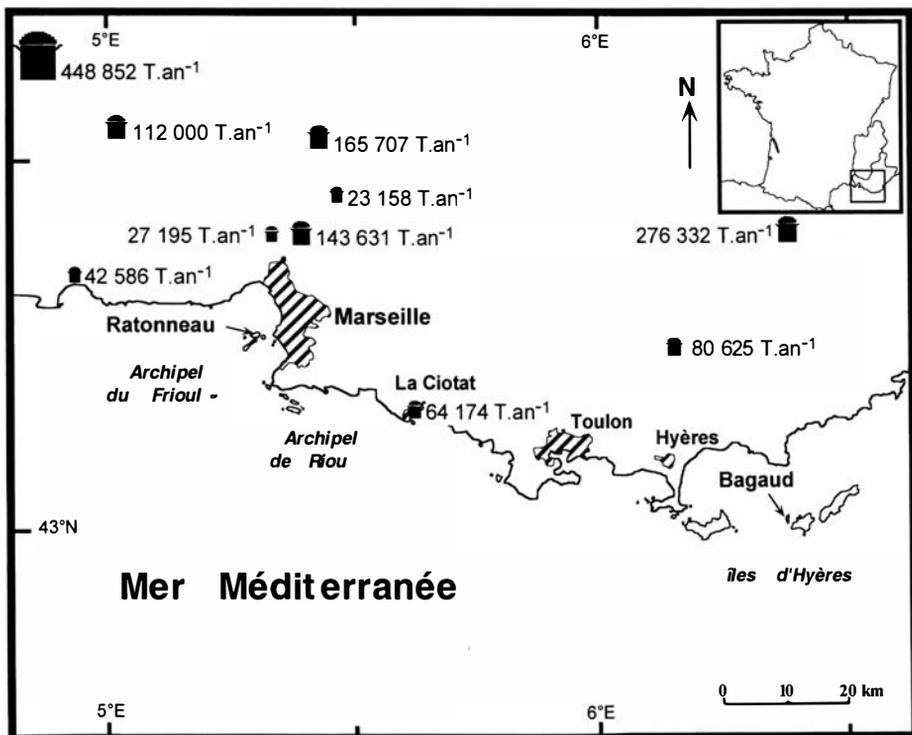


Figure 1. — Localisation géographique des deux colonies étudiées (île de Ratonneau et île de Bagaud) et distribution spatiale des décharges à ciel ouvert avec leur tonnage respectif (en tonnes/an).

la tranquillité des goélands nicheurs. Cette île héberge une colonie de Goélands leucophées d'environ 700 couples dont l'effectif est à peu près stable depuis une vingtaine d'années (Duhem, 2000).

L'île de Ratonneau (43° 17' N, 5° 19' E), au substrat calcaire, d'une superficie de 95 ha, appartient à l'archipel du Frioul (Marseille, Bouches du Rhône, France). La zone sur laquelle nous avons suivi les paramètres reproducteurs est située à l'extrémité Est de l'île, qui correspond à une zone très peu fréquentée par les touristes car difficilement accessible. L'effectif de cette colonie, environ 1 800 couples actuellement, a connu une très forte augmentation au cours des 20 dernières années, puisqu'il s'est accru de près de 500 % (Duhem, 2000).

Les deux colonies considérées diffèrent fortement du point de vue de leur accessibilité aux ressources anthropiques. En effet, la décharge la plus proche de l'île de Ratonneau est située à 15 km, alors que pour les oiseaux de l'île de Bagaud la distance à parcourir est deux fois plus importante (30 km). En outre, le nombre de décharges accessibles par les oiseaux des deux colonies est très différent puisque la majorité des décharges à ciel ouvert de la région sont concentrées dans la zone péri-marseillaise. Ainsi, dans un rayon de 40 km, distance maximale de prospection alimentaire chez le Goéland argenté (Ewins *et al.*, 1994), la colonie installée sur l'île de Ratonneau a à sa disposition 6 décharges alors que celle de Bagaud n'en a qu'une seule.

PARAMÈTRES REPRODUCTEURS

Sur chacun des deux sites, 60 nids ont été sélectionnés et identifiés individuellement. Ces deux lots de nids ont été visités simultanément tous les trois jours à partir du 12 mars 2001, de façon à suivre la chronologie de ponte et d'éclosion, puis le taux de survie des poussins. Chaque œuf pondu a été marqué à l'aide d'un feutre par son numéro de nid suivi d'une lettre correspondant à son rang dans la séquence de ponte (A pour le premier œuf, B pour le second et C pour le troisième). La plus grande largeur et la plus grande longueur de chaque œuf ont été mesurées à 0,1 mm près, à l'aide d'un pied à coulisse de précision, afin de pouvoir déterminer leur volume selon la formule suivante (Harris, 1964) :

$$V(\text{cm}^3) = 0,476 \times L \times l^2 / 1\ 000$$

L : plus grande longueur de l'œuf, l : plus grande largeur de l'œuf.

Une fois éclos, les poussins ont été identifiés individuellement à l'aide de fils de couleur attachés autour de leurs pattes selon un code couleur permettant d'indiquer les nids de provenance et les œufs desquels ils sont issus (A, B ou C). Ce marquage a été utilisé pour suivre les taux de survie des poussins jusqu'à l'âge de neuf jours. Au-delà de cet âge, la trop grande mobilité des poussins ainsi que leur aptitude au camouflage rendaient leur recensement trop difficile et incomplet et auraient nécessité d'enclôser les différents nids suivis (Bosch & Sol, 1998).

ANALYSES STATISTIQUES ET TRAITEMENT DES DONNÉES

La comparaison des volumes moyens des œufs entre les colonies et selon l'ordre de ponte a été réalisée par analyse de la variance (ANOVA) à deux facteurs.

Les comparaisons des tailles des pontes, du devenir des œufs pondus et de la survie des poussins ont été réalisées à l'aide du test du χ^2 (Scherrer, 1984).

Enfin, le test de Student pour échantillons non appariés a permis de comparer les dates de ponte moyennes, les tailles de ponte moyennes des deux sites ainsi que les volumes moyens des œufs.

RÉSULTATS

CHRONOLOGIE DE LA PONTE

L'évolution du nombre moyen d'œufs pondus par nid présente une dynamique variable au cours du temps. La chronologie de ponte présente une première phase où très peu d'œufs sont pondus, puis une seconde phase durant laquelle le nombre d'œufs par nid augmente fortement et rapidement pour se stabiliser à une valeur maximum dans une troisième phase. Un schéma identique peut être observé pour chacune des deux colonies avec cependant un décalage chronologique significatif ($t = 2,345$; $p = 0,021$; $ddl = 98$). Ainsi, la date moyenne de ponte du 1^{er} œuf correspond au 25 mars sur la colonie de Ratonneau et au 28 mars sur la colonie de Bagaud.

TAILLE DE PONTE ET VOLUME DES ŒUFS PONDUS

La taille moyenne de ponte de la colonie de l'île de Bagaud est de $1,91 \pm 1,14$ œufs par nid alors qu'elle est de $2,16 \pm 1,23$ œufs par nid pour la colonie de Ratonneau. Cette différence n'est pas significative ($t = -1,209$; $p = 0,229$; $ddl = 124$). Cependant, les deux colonies étudiées présentent une différence significative dans la distribution des fréquences des nids présentant zéro, un, deux ou trois œufs ($\chi^2 = 10,533$; $p = 0,015$; $ddl = 3$) (Fig. 2). Les pourcentages de nids sans œuf ou avec un seul œuf sont sensiblement similaires entre les deux colonies. Ainsi, le pourcentage de nids présentant au moins un œuf est de 78,1 % sur Bagaud et 79,0 % sur Ratonneau. La différence la plus nette est celle que l'on observe pour les pontes de deux et de trois œufs, celles-ci étant plus fréquentes sur Ratonneau.

Les résultats de l'ANOVA à deux facteurs montrent que le volume moyen des œufs est significativement différent entre les deux colonies étudiées ($F = 13,184$; $p = 0,0003$; $ddl = 1$) ; qu'au sein de chaque colonie on observe également une différence significative entre les volumes des œufs A, B et C ($F = 39,654$; $p = 0,0001$; $ddl = 2$) ; et qu'il n'existe pas d'interaction significative entre l'effet île et l'effet ponte ($F = 1,289$; $p = 0,2775$; $ddl = 2$). Le volume moyen de chaque œuf en fonction de son rang de ponte (A, B et C) est inférieur pour la colonie de Bagaud par rapport à la colonie de Ratonneau ; de façon non significative pour l'œuf A ($t = -1,134$; $p = 0,2597$; $ddl = 97$), significative pour l'œuf B ($t = -1,986$; $p = 0,0501$; $ddl = 89$) et très significative pour l'œuf C ($t = -3,372$; $p = 0,0013$; $ddl = 61$) (Fig. 3).

DEVENIR DES ŒUFS APRÈS LA PONTE

Le devenir des œufs après la ponte (éclosion, avortement ou prédation) s'avère être significativement différent sur les deux colonies étudiées ($\chi^2 = 22,83$;

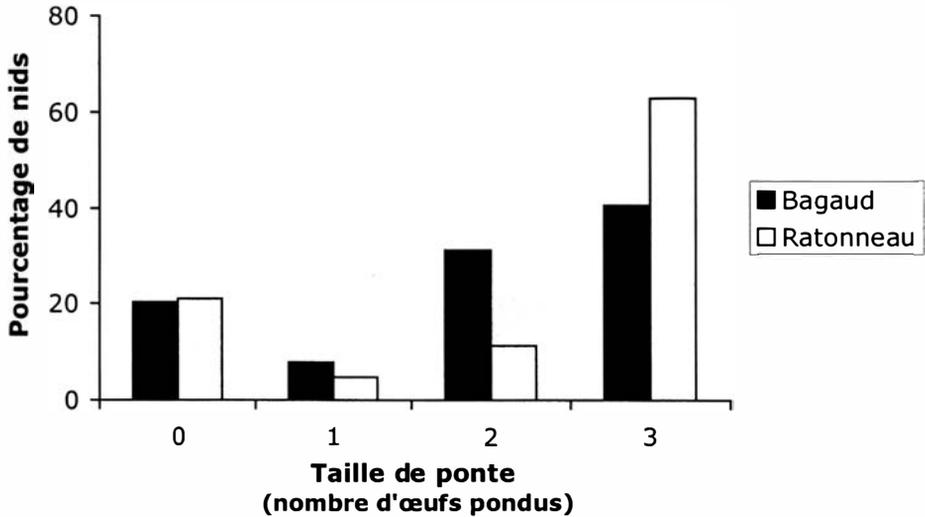


Figure 2. — Représentation des différentes tailles de pontes (0, 1, 2 ou 3) en pourcentage des nids pour chaque site.

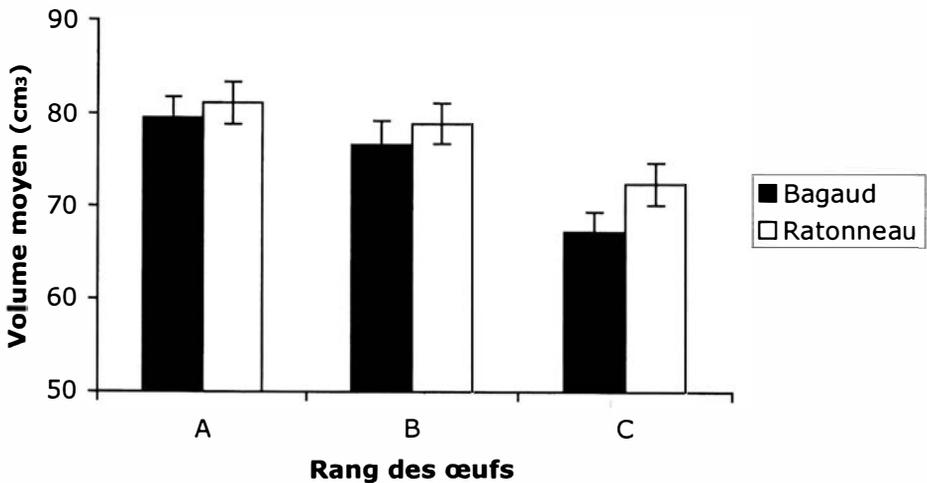


Figure 3. — Volume moyen, en cm^3 , de chaque œuf des pontes complètes (de 3 œufs) pour les deux sites.

$p < 0,001$; $ddl = 2$) (Fig. 4). Le succès à l'éclosion est de 56,1 % pour la colonie de Bagaud alors qu'il est de 82,8 % pour celle de Ratonneau. La colonie de Bagaud produit ainsi en moyenne 1,1 poussin éclos par couple nicheur, alors que celle de Ratonneau en produit 1,8. Les nids ayant reçu au moins un œuf fournissent en moyenne 1,4 poussin éclos sur Bagaud et 2,3 poussins sur Ratonneau. Cette différence s'explique par des pourcentages d'œufs avortés (non éclos après plus de 30 jours de couvain) ou prédatés (œufs détruits ou disparus avant 30 jours de

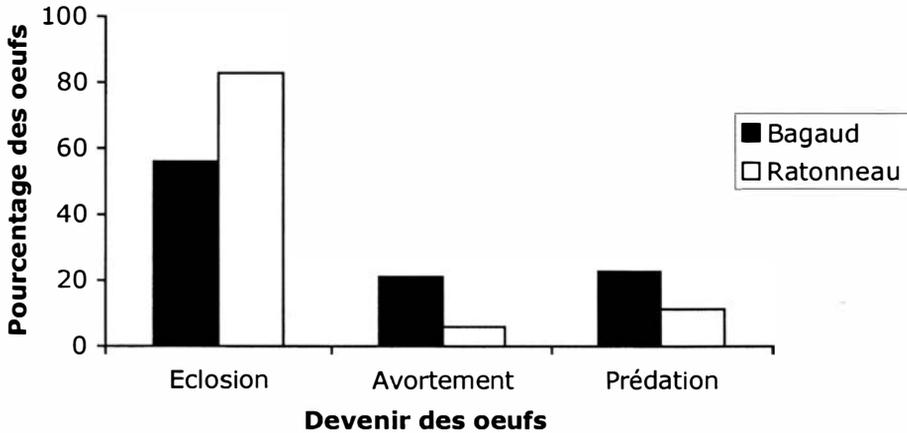


Figure 4. — Devenir des œufs pour chaque site étudié (en pourcentage des œufs pondus).

couvaison) nettement supérieurs sur Bagaud. En effet, 21,1 % des œufs avortent et 22,8 % subissent une prédation au sein de la colonie de Bagaud alors que seulement 6,0 % avortent et 11,2 % subissent une prédation dans celle de Ratonneau.

SURVIE DES POUSSINS

Les taux de survie des poussins après l'éclosion s'avèrent significativement différents entre les deux colonies étudiées, au désavantage systématique de la colonie de Bagaud (survie à trois jours : $\chi^2 = 15,73$; $p = 0,0013$; $ddl = 3$; survie à six jours : $\chi^2 = 28,28$; $p < 0,001$; $ddl = 3$; survie à neuf jours : $\chi^2 = 21,72$; $p < 0,001$; $ddl = 3$) (Fig. 5). Ainsi, le pourcentage des poussins survivant trois jours après leur éclosion n'est que de 48,5 % au sein de la colonie de Bagaud alors qu'il est de 75,2 % dans celle de Ratonneau. Ce pourcentage diminue à 13,4 % pour Bagaud et 45,2 % pour Ratonneau neuf jours après les éclosions. Dans la colonie de Bagaud, chaque nid produit en moyenne 0,52 poussin survivant à trois jours et seulement 0,14 poussin survivant à neuf jours. Au sein de la colonie de Ratonneau, chaque nid donne en moyenne 1,32 poussin survivant à trois jours et 0,76 poussin survivant à neuf jours.

DISCUSSION

Le suivi de la chronologie de ponte sur chacun des deux sites montre qu'il existe un décalage significatif de trois jours entre les deux colonies étudiées. Il est possible que la nette différence d'accessibilité des ressources alimentaires existant dans l'environnement proche des deux colonies induise un décalage temporel de la capacité des oiseaux à commencer la ponte. En effet, chez les Laridés, la date de ponte dépend du temps nécessaire aux femelles pour acquérir les conditions

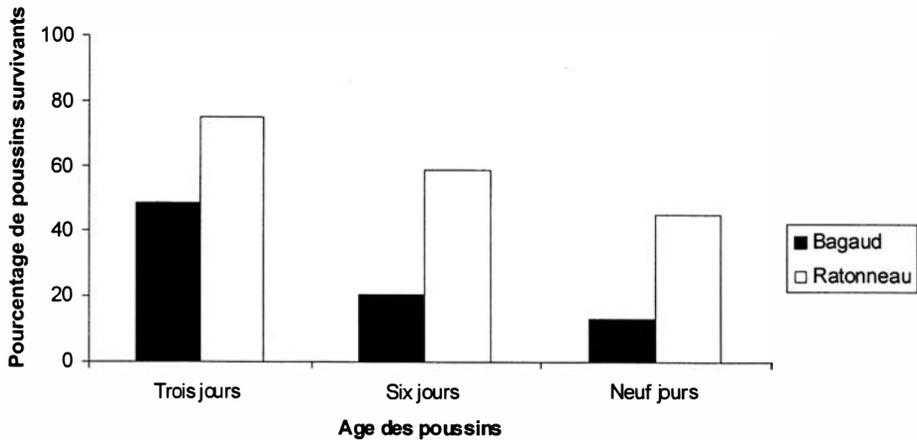


Figure 5. — Pourcentage de poussins survivants trois, six et neuf jours après leur éclosion pour les deux sites.

physiologiques adéquates, et notamment des réserves adipeuses suffisantes (Bolton *et al.*, 1992 ; Bukacinska *et al.*, 1996). L'étude du régime alimentaire des Goélands leucophées au cours de la période précédant la ponte (Duhem *et al.*, soumis) montre pour les deux colonies l'utilisation prédominante des décharges à ciel ouvert comme habitat principal d'alimentation, puis en second lieu l'utilisation du milieu naturel ou agricole et enfin, de façon toujours très minoritaire, l'utilisation du milieu marin. L'accessibilité moindre des décharges pour les oiseaux de Bagaud implique probablement un temps de prospection plus long. Il n'est toutefois pas exclu que d'autres paramètres puissent également entrer en jeu pour expliquer ce décalage chronologique, notamment une éventuelle différence dans la structure d'âge des colonies. En effet, chez les Laridés les individus les plus vieux et les plus expérimentés ont tendance à commencer la ponte plus précocement que ceux plus jeunes et moins expérimentés (Coulson, 1968 ; Becker & Erdelen, 1986). Cependant, l'ancienneté de la colonie de l'île de Bagaud (plusieurs dizaines d'années) et son effectif stable depuis 1982 rendent hautement improbable cette seconde hypothèse.

La variation des paramètres reproducteurs chez les Laridés est souvent considérée comme un ajustement de l'effort reproducteur à la disponibilité en ressources alimentaires. Cela se traduit généralement par des différences au niveau du volume moyen des œufs, notamment de celui du troisième œuf (Hiom *et al.*, 1991 ; Bolton *et al.*, 1993 ; Pons, 1993, Bukacinska *et al.*, 1996) et au niveau de la taille moyenne de ponte (Pons, 1993 ; Pons & Migot, 1995). Pour les deux colonies étudiées, le pourcentage de nids ayant reçu au moins un œuf s'est avéré sensiblement identique, mais une différence nette est apparue dans la répartition des nids à deux et à trois œufs. Ainsi, bien que la taille moyenne de ponte ne soit pas significativement différente, ceci suggère que la plus faible accessibilité des ressources alimentaires puisse entraîner une production de pontes complètes moindre sur Bagaud que sur Ratonneau. Les pontes de trois œufs correspondent à un compromis évolutif entre le succès et le coût de la reproduction chez des espèces longévives comme les goélands (Bolton *et al.*, 1993 ; Monaghan

& Nager, 1997), le troisième œuf pouvant être considéré comme un « œuf de secours » particulièrement sensible aux contraintes écologiques comme la variation de la disponibilité alimentaire (Pons, 1993). Ainsi, le volume moyen du troisième œuf, très significativement inférieur dans la colonie de Bagaud, corrobore l'hypothèse d'une influence de la différence d'accessibilité des ressources alimentaires entre les deux colonies.

Le devenir des œufs après la ponte est également différent entre les deux sites. Les taux d'éclosion nettement inférieurs dans la colonie de Bagaud correspondent à des pourcentages d'avortement et de prédation supérieurs comparés à la colonie de Ratonneau. L'avortement d'un œuf peut être lié à un manque d'attention de la part des parents qui ne le couvent pas assez ou à une quantité de réserves énergétiques insuffisante pour lui permettre de parvenir à l'éclosion (Bolton, 1991 ; Pons & Migot, 1995). Cette quantité de réserves, généralement liée à l'état physiologique de la femelle, est également tributaire de la qualité de l'alimentation des adultes. De même, l'absence prolongée des parents traduit souvent des temps de prospection alimentaire plus longs, notamment lorsque la disponibilité trophique est réduite ou lorsque la ressource est peu accessible (Bukacinska *et al.*, 1996). Enfin, les taux élevés de prédation d'œufs notés au sein de la colonie de Bagaud peuvent également être liés à une présence moindre des parents au nid, exposant alors les œufs aux prédateurs, ainsi qu'aux attaques des congénères (Brouwer & Spaans, 1994). Les principaux prédateurs présents sur les deux colonies sont les Rats noirs (*Rattus rattus*) et les Corneilles noires (*Corvus corone*), ainsi que les Chats harets (*Felis catus*) sur Ratonneau et les Couleuvres de Montpellier (*Malpolon monspessulanus*) sur Bagaud.

La survie des poussins après l'éclosion est significativement différente entre les deux colonies étudiées et s'avère nettement plus faible sur l'île de Bagaud. Il est à noter que l'année de l'étude n'a pas connu de perturbation anthropique ni d'accident climatique particuliers qui auraient pu affecter le succès de la reproduction. Ainsi, les résultats mis en évidence cette année, et notamment la très nette différence de survie des poussins entre les deux colonies, correspondent probablement au schéma général du succès de la reproduction sur ces deux sites. De manière générale, la survie des poussins est liée à plusieurs facteurs dont les principaux sont le taux de présence au nid des parents, la fréquence de nourrissage et la qualité de l'alimentation, la protection offerte par l'environnement immédiat du nid et la proximité des couples voisins (*e.g.* Hunt & Hunt, 1976 ; Bukacinska *et al.*, 1996 ; Bosch & Sol, 1998). Pour ce paramètre également, une accessibilité des ressources alimentaires plus faible (distance plus grande à la ressource) peut contraindre les parents à s'absenter plus longtemps, entraînant une augmentation des risques de prédation intra- et inter-spécifique, et conduire à une mauvaise alimentation des poussins (Chudzik *et al.*, 1994 ; Oro *et al.*, 1995). Chez le Goéland argenté en Bretagne, le régime alimentaire des poussins évolue au cours de leur croissance (Pons, 1994) ; durant leur première semaine ils sont principalement nourris avec de la nourriture molle telle que les lombrics, alors que la proportion d'aliments provenant des décharges augmente ensuite avec l'âge des poussins. Ainsi, la disponibilité en ressources alimentaires alternatives (milieu naturel ou agricole) dans l'environnement proche de la colonie pourrait également être un facteur déterminant pour le taux de survie des poussins. L'influence forte du paramètre trophique est d'autant plus probable dans le cas étudié ici, que l'île de Bagaud présente des formations végétales (matorral) nettement plus hautes et

plus denses que l'île de Ratonneau. Le manque de refuges et de protections pour les poussins n'est donc certainement pas le facteur responsable du faible taux d'éclosion des œufs et de survie des poussins sur Bagaud.

Les deux colonies de Goélands leucophées étudiées dans ce travail présentent des paramètres reproducteurs nettement différents, probablement dus au fait que les ressources sont inégalement distribuées géographiquement, et donc inégalement accessibles, pouvant expliquer en partie la différence de dynamique observée sur les deux sites. Toutefois, d'autres paramètres non considérés ici, tels que les échanges d'oiseaux entre les colonies du littoral méditerranéen ainsi que le degré de philopatrie, sont hautement susceptibles d'entrer en jeu pour expliquer la dynamique temporelle des colonies de cette espèce expansionniste (Vidal *et al.*, 2001). La connaissance de ces paramètres et la compréhension de ces mécanismes, associées à l'analyse du degré de dépendance des populations de cette espèce vis-à-vis des ressources anthropiques, sont des éléments-clés à acquérir rapidement de manière à pouvoir dégager d'éventuelles lignes directrices cohérentes destinées à la gestion et au contrôle de cette espèce « à risques » (Brooks & Lebreton, 2001). L'acquisition de ces éléments, pour l'instant encore très imparfaitement connus, est d'autant plus urgente que la perspective prochaine de la fermeture des décharges à ciel ouvert ordonnée par l'Union Européenne laisse craindre que cette espèce anthropophile et très plastique sur le plan écologique ne développe des stratégies alimentaires alternatives entrant en conflit avec les intérêts humains (colonisation du milieu urbain, prédation sur la faune sauvage et notamment les communautés d'oiseaux des zones humides, et impact sur les productions agricoles) (Vidal *et al.*, 1998a).

REMERCIEMENTS

Cette étude a bénéficié du soutien logistique et financier du Conseil Régional Provence, Alpes, Côte d'Azur (arrêté attributif 99.00012.00) et du Parc National de Port-Cros (contrats d'étude 99.006.83400 PC et 00.006.83400 PC). Les auteurs remercient sincèrement pour leur aide les agents du Parc National de Port-Cros, ainsi que Philip Roche (IMEP-CNRS) pour son aide dans l'analyse statistique des données, Yannick Tranchant (IMEP-CNRS) pour son appui sur le terrain et Jean-Marc Pons pour ses conseils avisés sur le manuscrit. Enfin, les recensements de la colonie de l'île de Ratonneau ont été coordonnés par le Conservatoire-Etude des Ecosystèmes de Provence (C.E.E.P.), sous la responsabilité d'Alain Mante.

RÉFÉRENCES

- BECKER, P.H. & ERDELEN, M. (1986). — Egg size in Herring Gulls (*Larus argentatus*) on Mellum island, North sea, West Germany : the influence of nest vegetation, nest density and colony development. *Colonial Waterbirds*, 9 : 68-80.
- BOLTON, M. (1991). — Determinants of chick survival in the Lesser Black-backed Gull : relative contributions of egg size and parental quality. *Journal of Animal Ecology*, 60 : 949-960.
- BOLTON, M., HOUSTON, D. & MONAGHAN, P. (1992). — Nutritional constraints on egg formation in the Lesser Black-backed Gull : an experimental study. *Journal of Animal Ecology*, 61 : 521-532.
- BOLTON, M., MONAGHAN, P. & HOUSTON, D.C. (1993). — Proximate determination of clutch size in Lesser Black-backed Gulls : the role of food supply and body condition. *Canadian Journal of Zoology*, 71 : 273-279.
- BOSCH, M. & SOL, D. (1998). — Habitat selection and breeding success in Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans*. *Ibis*, 140 : 415-421.

- BROOKS, E.N. & LEBRETON, J.D. (2001). — Optimizing removals to control a metapopulation : application to the Yellow-legged Herring Gull (*Larus cachinnans*). *Ecological Modelling*, 136 : 264-289.
- BROUWER, A. & SPAANS, A.L. (1994). — Egg predation in the Herring Gull *Larus argentatus* : why does it vary so much between nests ? *Ardea*, 82 : 223-231.
- BUKACINSKA, M., BUKACINSKI, D. & SPAANS, A.L. (1996). — Attendance and diet in relation to breeding success in Herring Gulls (*Larus argentatus*). *The Auk*, 113 : 300-309.
- CHUDZIK, J.M., GRAHAM, K.D. & MORRIS, R.D. (1994). — Comparative breeding success and diet of Ring-billed and Herring Gulls on South Limestone island, Georgian Bay. *Colonial Waterbirds*, 17 : 18-27.
- CLERGEAU, P. (1997). — La gestion des oiseaux à risques. Pp. 7-26, in : Clergeau P. (coord). *Oiseaux à risques en ville et en campagne*. INRA Editions, Paris.
- COULSON, J.C. (1968). — Differences in the quality of birds nesting in the centre and on the edges of a colony. *Nature*, 217 : 478-479.
- DUHEM, C. (2000). — *Influence des ressources alimentaires d'origine anthropique sur la distribution spatiale, la dynamique, le régime alimentaire et les paramètres reproducteurs des colonies de Goélands leucophées des îles provençales*. Mémoire de DEA Biosciences de l'Environnement, Chimie et Santé, Université Aix-Marseille III, 33p + annexes.
- DUHEM, C., VIDAL, E., LEGRAND, J. & TATONI, T. — Yellow-legged Gull's adaptive feeding responses to a regional gradient of refuse dumps availability. *Soumis*.
- EWINS, P.J., WESELOH, D.V., GROOM, J.H., DOBOS, R.Z. & MINEAU, P. (1994). — The diet of Herring Gulls (*Larus argentatus*) during winter and early spring on the lower Great Lakes. *Hydrobiologia*, 279/280 : 39-55.
- HARIO, M. (1997). — Effects of supplementary feeding on the C-egg constituents in the nominate Lesser Black-backed Gull *Larus f. fuscus*. *Ornis Fennica*, 74 : 167-177.
- HARRIS, M.P. (1964). — Aspects of the breeding biology of gulls *Larus argentatus*, *L. fuscus* and *L. marinus*. *Ibis*, 106 : 432-456.
- HIOM, L., BOLTON, M., MONAGHAN, P. & WORRALL, D. (1991). — Experimental evidence for food limitation of egg production in gulls. *Ornis Scandinavica*, 22 : 94-97.
- HUNT, G.L. & HUNT, M.W. (1976). — Gull chick survival : the significance of growth rates, timing of breeding and territory size. *Ecology*, 57 : 62-75.
- MONAGHAN, P. & NAGER, R.G. (1997). — Why don't birds lay more eggs ? *Trends in Ecology and Evolution*, 12 : 270-274.
- ORO, D. (1996). — Interspecific kleptoparasitism in Audouin's Gull *Larus audouinii* at the Ebro delta, northeastern Spain : a behavioural response to low food availability. *Ibis*, 138 : 218-221.
- ORO, D., BOSCH, M. & RUIZ, X. (1995). — Effects of a trawling moratorium on the breeding success of the Yellow-legged Gull *Larus cachinnans*. *Ibis*, 137 : 547-549.
- PONS, J.M. (1993). — Pourquoi le Goéland argenté, *Larus argentatus* pond-t-il un troisième œuf plus petit que les deux précédents ? *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 331-340.
- PONS, J.M. (1994). — Feeding strategies of male and female Herring Gulls during the breeding season under various feeding conditions ? *Ethol., Ecol. Evol.*, 6 : 1-12.
- PONS, J.M. & MIGOT, P. (1995). — Life-history strategy of Herring Gull : changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *Journal of Animal Ecology*, 64 : 592-599.
- SCHERRER, B. (1984). — *Biostatistiques*. Gaëtan Morrin ed., Montréal.
- THIBAUT, J.C., ZOTIER, R., GUYOT, I. & BRETAGNOLLE, V. (1996). — Recent trends in breeding marine birds of the Mediterranean region with special reference to Corsica. *Colon. Waterbird*, 19 : 31-40.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F. & TATONI, T. (1988a). — Is the Yellow-legged Gull a superabundant species in the Mediterranean ? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiversity and Conservation*, 7 : 1013-1026.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T., ROCHE, P. & VIDAL, P. (1998b). — Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of S.E. France). *Biological Conservation*, 84 : 235-243.
- VIDAL, E., ROCHE, P., BONNET, V. & TATONI, T. (2001). — Nest-density distribution patterns in a Yellow-legged gulls archipelago colony. *Acta Oecol.*, 22 : 245-251.