

LE GOELAND ARGENTE

Larus argentatus

DANS LA CAP SIZUN

- 1994 -

Effets de la prédation sur la reproduction du goéland argenté à la Réserve de Goulien Cap Sizun

Gaël RAME

Rapport de stage de BTA Gestion de la Faune Sauvage

Résumé

Comme en divers points des côtes nord et ouest de la Bretagne, les effectifs de goélands argentés de la réserve de Goulien, dans le Cap Sizun (Finistère), sont en déclin depuis quelques années. Cette évolution contraste avec la situation antérieure ainsi qu'avec l'image que l'on se fait habituellement de cet espèce considérée comme florissante, voire envahissante. Parmi les diverses causes invoquées pour expliquer cela, la prédation semblait particulièrement impliquée dans le cas présent, notamment en raison de l'implantation continentale d'une fraction non négligeable des colonies. C'est sur ces bases que la SEPNEB, gestionnaire du site a proposé ce sujet d'étude.

D'avril à juillet 1993, 353 des 376 couples de goélands argentés de la réserve nichant en diverses situations d'accessibilité ont été suivis selon une périodicité quasi quotidienne. Sur l'ensemble, le taux d'échec atteint près de 70% des couples. Les résultats montrent que l'échec est nettement lié au niveau d'accessibilité, les nids continentaux ayant les plus mauvaises performances d'un bout à l'autre du cycle de reproduction : ponte plus réduite, disparition beaucoup plus fréquente et plus précoce des oeufs, production globale presque nulle. Les nids situés sur des îlots inaccessibles de terre et ceux installés en falaise se différencient moins nettement, mais la seconde catégorie montre une tendance à de meilleures performances. L'étude met en évidence deux types de prédation : celle liée aux mammifères terrestres (renard, fouine) affecte les nids continentaux, intervient très tôt après la ponte provoquant la disparition des oeufs au fur et à mesure de leur production, et conduit à un échec de reproduction presque total ; par ailleurs, la prédation liée au goéland marin touche surtout les couples établis sur des îlots en situation peu escarpée, intervient plus tard en cours d'incubation, se poursuit sur les poussins et conduit à des échecs moins radicaux. Les quelques couples se reproduisant en falaise, situation très minoritaire chez le goéland argenté, seraient les moins accessibles à l'ensemble des prédateurs, mais connaîtraient globalement des causes d'échec plus naturelles, liées à l'exposition des nids.

Introduction

En dépit d'une législation apparemment bien adaptée et des mesures de protection et de gestion mises en oeuvre en divers points des côtes atlantiques françaises par les associations de protection de la nature, la conservation de nos oiseaux de mer reste un problème d'actualité puisque, pour de nombreuses espèces, les effectifs reproducteurs ne cessent de diminuer. Certaines causes ont été identifiées, mais dans la plupart des cas, les hypothèses avancées pour tenter d'expliquer ces régressions ne sont pas suffisamment argumentées ni analysées.

C'est notamment le cas pour le goéland argenté. Pendant des dizaines d'années, cette espèce opportuniste a connu une expansion extraordinaire sur le littoral français, atteignant pratiquement le chiffre de 100 000 couples reproducteurs sur la seule façade atlantique, et provoquant ici et là des nuisances vis-à-vis de certaines activités humaines liées à la pêche, à l'agriculture ou à la santé. Ces interférences ont même permis de justifier des mesures locales de limitation. Or, depuis peu, il montre des baisses d'effectifs sur différents sites, parmi lesquels la réserve biologique de Goulien, dans le Cap Sizun (figure 2).

C'est dans ce contexte que la Société pour l'étude et la protection de la nature en Bretagne (SEPNB), gestionnaire de cette réserve, a décidé de proposer une étude intitulée :

"Suivi et quantification de l'impact de la prédation sur la reproduction et les populations de goélands argentés de la réserve de Goulien."

Une étude antérieure, également pilotée par la SEPNB dans la réserve de l'Iroise toute proche, avait permis de mettre en évidence les problèmes posés aux goélands argentés reproducteurs par la compétition avec le goéland marin. L'objectif était ici de quantifier l'impact direct de la prédation soupçonnée être exercée par divers mammifères et oiseaux sur une colonie essentiellement continentale de goélands argentés.

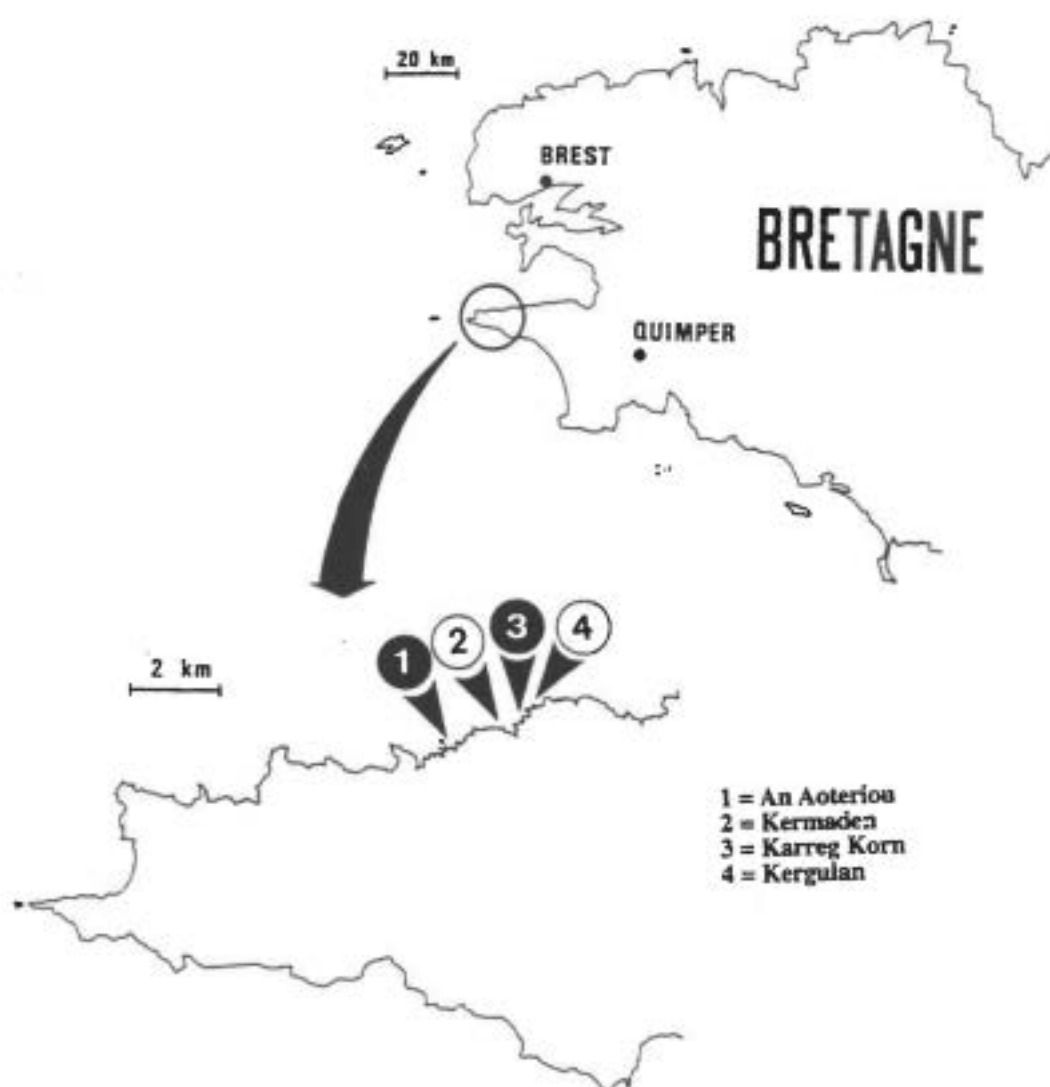
Site, matériel et méthodes

Le lieu d'étude

La réserve de Goulien, gérée par la SEPNE, a été créée dès 1958. Située sur la côte nord du Cap Sizun, dans le Finistère (figure 1), elle intègre les plus hautes falaises de cette région naturelle soumise à un climat atlantique extrême : humidité et nébulosité, fréquence et violence des vents, salinité liée à l'importance des embruns... Les deux kilomètres de front de mer que compte la réserve sont essentiellement constitués de hautes falaises granitiques et de pelouses aérohalines pentues. Ils s'ouvrent sur un plateau inculte situé à une altitude moyenne d'une soixantaine de mètres, couvert d'une lande rase à ajonc d'Europe et bruyère cendrée. Quelques vallons suspendus et des criques profondes entaillent le trait de côte, et des îlots granitiques de taille variable se détachent à proximité immédiate des falaises. Depuis l'abandon des rares activités agricoles qui s'exerçaient sur ce milieu, la plupart des pentes un peu abritées ont connu un développement considérable de la fougère aigle et, d'une manière générale, un épaississement notable de la végétation herbacée (pelouses) et arbustive (prunelliers, ajoncs) (Monnat & Thomas 1985).

Les falaises de la réserve semblent avoir de tout temps hébergé de riches colonies d'oiseaux de mer, parmi les plus méridionales sur la rive européenne de l'Atlantique nord. Dix espèces s'y sont reproduites jusqu'à une date relativement proche : le pétrel tempête, le fulmar, le cormoran huppé, le goéland marin, le goéland brun, le goéland argenté, la mouette tridactyle, le petit pingouin, le guillemot de Troil et le macareux. Pour deux d'entre elles, le littoral de Goulien a représenté la limite sud historique de leur aire de reproduction en Europe ; elles ont cependant cessé d'y nicher depuis le début des années 1980. Aujourd'hui, la seule espèce toujours en réelle augmentation est le goéland marin. Le fulmar, le cormoran huppé, le goéland brun et la mouette tridactyle peuvent être considérés comme à peu près stables. Le goéland argenté et le guillemot sont en net déclin.

Figure 1. Localisation de la réserve de Goulien Cap Sizun, et des quatre secteurs d'étude (d'après Cadiou 1993, modifié)



Matériel

Le goéland argenté

L'espèce qui fait l'objet de cette étude est un animal robuste dont les mâles atteignent régulièrement un kilogramme. Ses moeurs alimentaires omnivores en font un redoutable compétiteur, voire un prédateur pour diverses autres espèces d'oiseaux marins, et ce sont probablement ses capacités d'adaptation dans ce domaine qui ont permis sa spectaculaire augmentation numérique au 20ème siècle. Répandu dans les régions côtières froides et tempérées de tout l'hémisphère nord, il atteint dans le golfe de Gascogne la limite sud de son aire européenne de reproduction. En Bretagne, l'essentiel de ses effectifs est concentré sur les îles et les îlots d'accès difficile, mais une fraction non négligeable de ses populations habite les côtes à falaises continentales ; depuis quelques années une proportion croissante des goélands argentés français niche sur des toits d'immeubles, en zone urbaine (Monnat 1993). De l'arrivée des adultes les plus précoces au départ des derniers poussins, la période de reproduction s'étale de la mi-octobre au mois d'août, les falaises n'étant désertées que pendant moins de deux mois. Les premiers oeufs sont pondus peu avant la mi-avril, la date moyenne de ponte intervenant dans la première semaine de mai (Henry & Monnat 1981) : ce stage a donc effectivement débuté au moment des toutes premières pontes. L'éclosion survient après 27 à 28 jours, et les jeunes sont élevés pendant 48 jours en moyenne (annexe 2). Les poussins des nids les plus tardifs s'envolent en août.

Après avoir culminé à plus de 700 couples, les effectifs reproducteurs de la réserve sont en constante diminution depuis 1986 (figure 2). En 1993, ce sont 376 couples qui s'y sont reproduits.

Les prédateurs

Les animaux susceptibles d'exercer une prédation sur les goélands argentés et leurs nichées sont d'une part des mammifères terrestres, d'autre part le goéland marin.

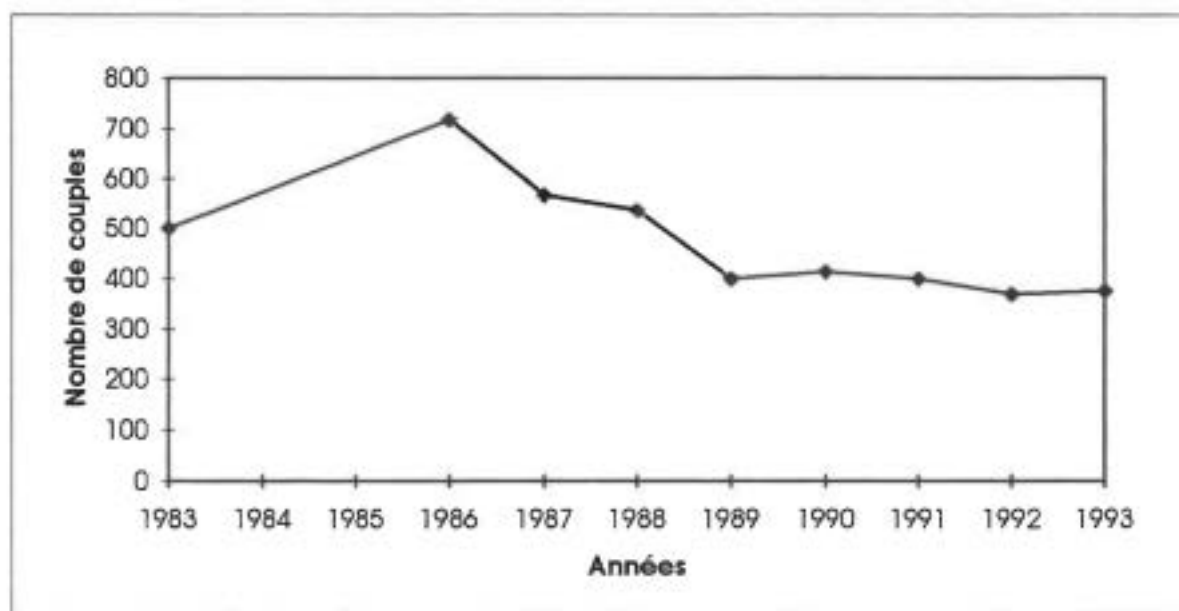


Figure 2. Evolution des effectifs de goélands argentés dans la réserve de Goulien depuis 1983

Parmi les mammifères terrestres, les plus concernés sont le renard et la fouine. Le développement des friches, des landes hautes et des fourrés à prunelliers sur la frange littorale a probablement favorisé la présence du premier sur le territoire de la réserve. En période d'élevage des jeunes, les observations diurnes de renards n'y sont pas rares et plusieurs terriers ont été repérés, jusque dans le fond de criques encaissées. Certaines années, des restes d'oiseaux marins (fulmars, goélands argentés, mouettes tridactyles), jeunes et adultes, sont retrouvés au voisinage de ces terriers. La fouine est plus discrète, mais laisse régulièrement des indices de ses visites (crottes) ou de sa prédation (traces de dents sur des oeufs ou sur des cadavres de goélands), jusque sur certains îlots accessibles à basse mer.

La première mention de la nidification du goéland marin sur le littoral de Goulien date de 1954 (Dorval 1968). Depuis lors, l'espèce a nettement accru ses effectifs dans la réserve, notamment sur l'îlot qui a toujours abrité l'essentiel des goélands argentés du secteur (*Ar Millnou Braz*). Les cas de prédation de jeunes goélands argentés de la part de goélands marins spécialisés sont extrêmement fréquents depuis le début des années 1980, et sont devenus quasi systématiques depuis peu.

Méthodes

Population étudiée

Mené du 15 avril au 15 juillet, le travail de terrain a porté sur 353 des 376 couples de goélands argentés recensés dans la réserve en 1993. Les quelques nids qui n'ont pas fait l'objet d'un suivi étaient soit trop isolés, soit placés dans des situations rendant pratiquement impossible leur observation.

Les sites d'étude

La zone d'étude, étendue à l'ensemble de la réserve, a été divisée en quatre secteurs (figure 1). Chacun des secteurs était lui-même subdivisé en un certain nombre de sites correspondant à des portions de falaises ou à des îlots, et désignés par une lettre (tableau 1).

Site	Toponyme	effectifs			Caractéristiques
		GA	GB	GM	
1A	Karreg Hir	17	2	1	Ilôt régulièrement accessible à basse mer
1B	Milinou Braz	73	2	7	Grand îlot escarpé inaccessible de terre
1C	An Enezenn	19	1	0	Presqu'île
1D	Karreg ar Gwilliaoued	14	0	0	Ilôt accessible par fort coefficient
1F	Lambret	2	0	1	Ilôt rocheux plat inaccessible de terre
1G	Ar C'harn Uhel	12	1	0	Falaise à terre
1H	An Avrelleg	13	0	1	Grand îlot accessible à mi-marée
2A	Fellereg	21	3	1	Ilôt plat inaccessible de terre
2B	Fezerez	14	1	0	Presqu'île et falaises
2C	Kahidou	16	0	0	Pelouses littorales
2D	Milinou Kermaden	61	2	1	Ilôt escarpé inaccessible de terre
2E	Piton de Fellereg	13	0	0	Piton très escarpé inaccessible
3A	Ar Garreg Velen	4	0	1	Ilôt plat inaccessible de terre
3B	Beg al Lochou	5	0	0	Presqu'île
3C	Toull ar C'hrabanou	44	0	1	Fond de crique inaccessible
4A	Vein Zu	6	0	0	Presqu'île
4C	Kornabro	8	0	0	Pelouses et falaise
4D	Karreg ar Skeul	11	0	0	Ilôt rocheux escarpé inaccessible de terre
	Total	353	12	14	

Tableau 1. Caractéristiques et effectifs des 18 sites étudiés

GA = goéland argenté ; GB = goéland brun ; GM = goéland marin

Niveaux d'accessibilité

Chacun des 353 nids étudiés a été caractérisé par un niveau d'accessibilité ainsi défini :

niveau 0 : îlot inaccessible à tout prédateur terrestre

niveau 1 : nid difficile d'accès, en falaise ou sur un îlot seulement accessible à basse mer

niveau 2 : nid situé sur les pentes continentales, accessible aux prédateurs terrestres

Suivis de terrain

La totalité des nids était contrôlée selon une périodicité aussi régulière que possible, c'est-à-dire tous les deux jours jusqu'au début de juin puis tous les jours de ce moment à la mi-juillet. A chaque visite, les renseignements suivants étaient consignés sur un bordereau conçu spécialement (annexe 1) :

date, état du nid, contenu du nid, signes de prédation ou de destruction

Traitement informatique

Les données de terrain ont été saisies sous la forme d'une base de données informatique (dBase III+) résumant l'histoire de chaque nid à un enregistrement comportant : l'identification du nid, son niveau d'accessibilité, la date de construction, le jour de ponte du premier oeuf et de ponte complète, le nombre maximum d'oeufs, le jour de disparition éventuelle de chacun des oeufs, le jour d'éclosion du premier poussin, le nombre de poussins éclos, le jour et la cause présumée (disparition, mort, prédation, envol) de chacun des poussins, le jour de l'abandon éventuel du nid, la cause de l'échec et la performance finale du nid. Ces données ont été traitées au moyen de logiciels de statistiques (Statgraphics, Excel).

Résultats

La ponte

Taille des pontes

La taille moyenne d'une ponte complète de goéland argenté est normalement de 3 oeufs, mais on observe toujours une certaine proportion des couples qui ne pondent qu'1 (de 4 à 7%) ou 2 oeufs (de 7 à 20%). De ce fait, la taille moyenne de ponte est toujours inférieure à 3, variant entre 2.5 et 2.9 selon les régions et les études (Henry & Monnat 1981). Dans le cas présent la moyenne calculée sur l'ensemble des 326 nids est de 2.62, ce qui la situe bien entendu dans la fourchette habituelle, mais plutôt du côté des valeurs les plus faibles.

L'examen de cette statistique en tenant compte du secteur montre en fait que la moyenne est très homogène pour les secteurs 1 à 3 (2.64) mais qu'elle descend à 2.28 pour le secteur 4 (figure 3).

La même analyse effectuée cette fois en fonction des 18 sites étudiés permet de mettre en évidence les très faibles performances de trois d'entre eux : 1C, 2C et 4A (figure 4). Il s'agit en fait de trois sites continentaux, parmi les plus accessibles aux prédateurs terrestres.

Cette analyse a donc finalement été reprise en fonction du niveau d'accessibilité de chaque nid (tableau 2, figures 5 et 6). Elle montre que le volume de ponte est nettement affecté par l'accessibilité, mais uniquement pour les nids les plus accessibles (niveau 2).

accessibilité	effectif	taille de ponte
0	168	2.82
1	97	2.75
2	61	1.85
total	326	2.62

Tableau 2. Taille moyenne de ponte en fonction de l'accessibilité.

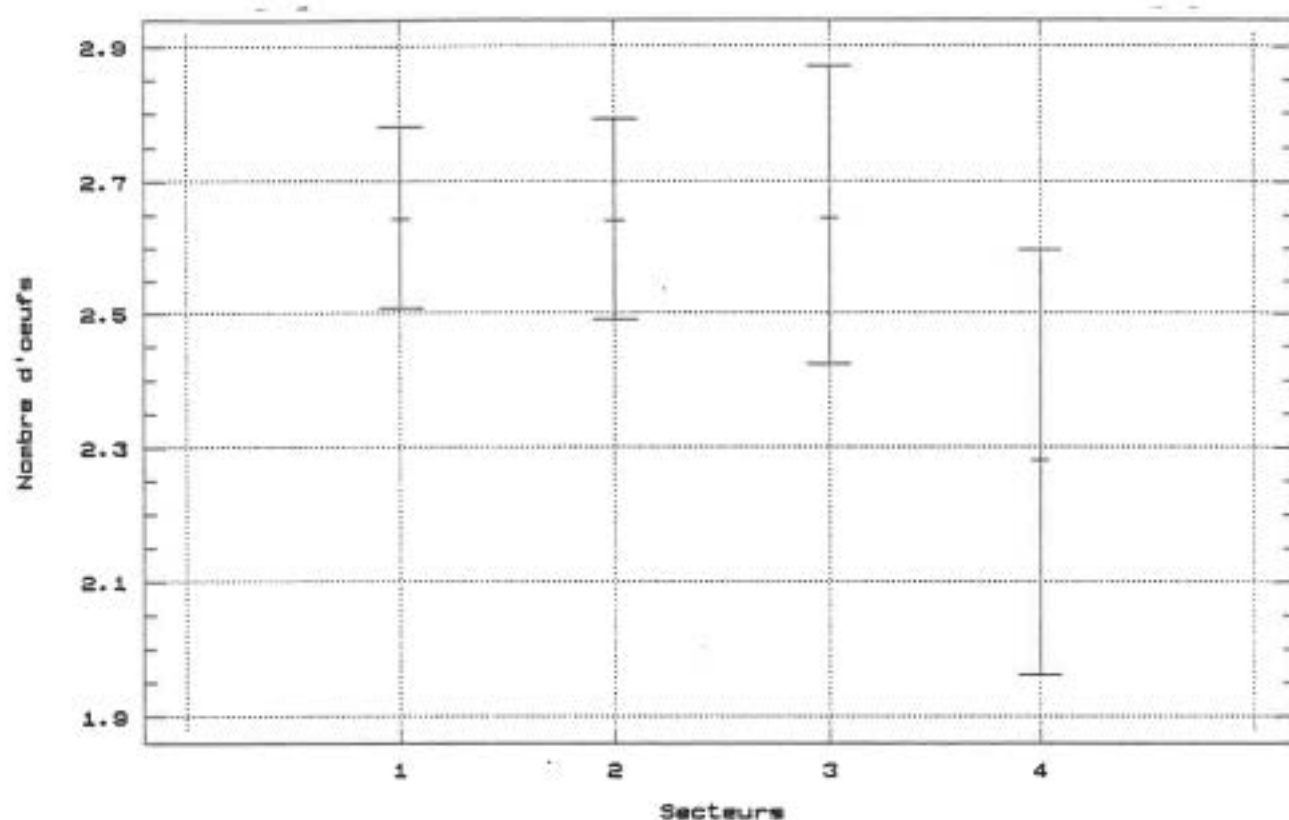


Figure 3. Taille moyenne en fonction du secteur

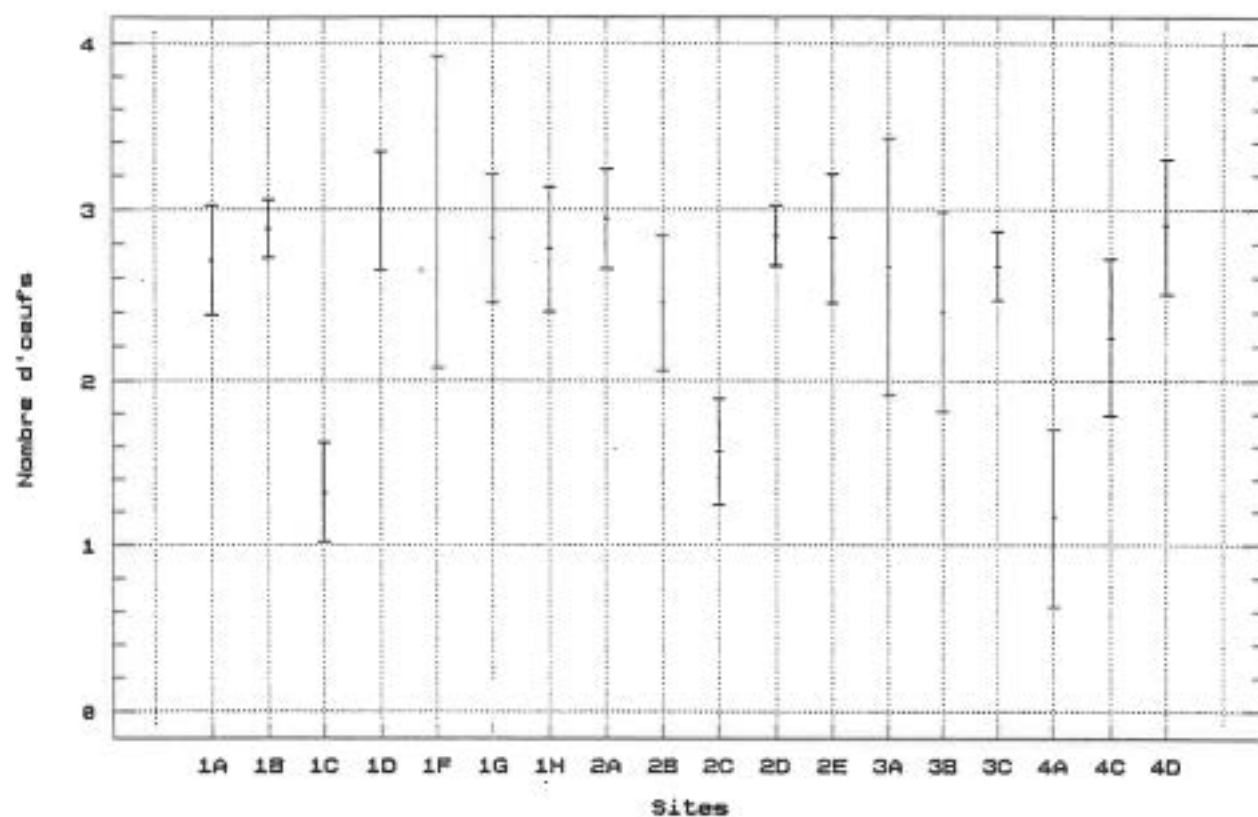


Figure 4. Taille moyenne des pontes par site

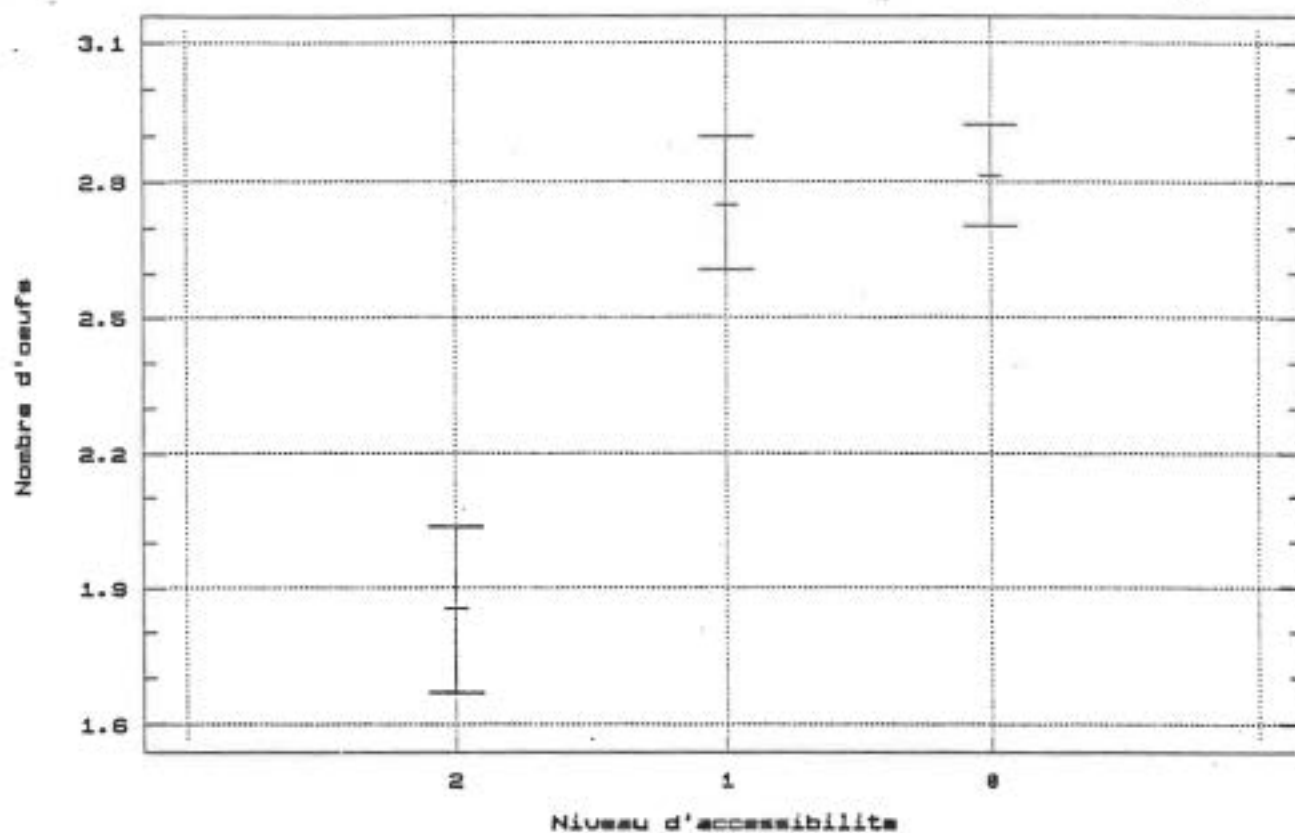


Figure 5. Taille moyenne des pontes en fonction de l'accessibilité

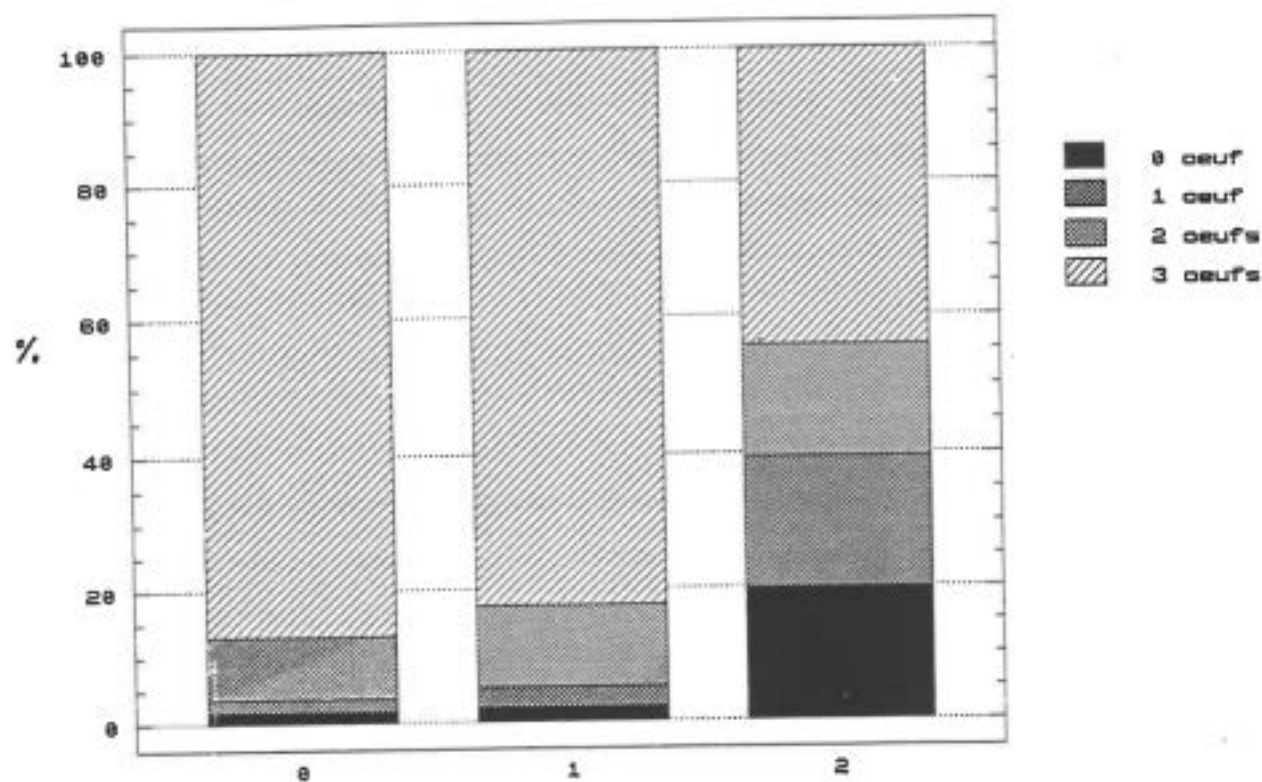


Figure 6. Nombre d'oeufs en fonction de l'accessibilité

Cette première série de calculs montre donc que le nombre d'oeufs par ponte complète est fortement affecté par le niveau d'accessibilité aux prédateurs. Il est bien évident que ce n'est pas la taille de ponte elle-même qui est influencée, mais sa perception par l'observateur : quelle que soit la fréquence des relevés, un certain nombre d'oeufs disparaissent entre deux visites, avant même d'avoir été pris en compte. Il est intéressant de noter que ce phénomène affecte essentiellement les nids correspondant au niveau d'accessibilité n°2 : la disparition précoce des oeufs (au moment même de la ponte) serait ainsi surtout le fait des prédateurs terrestres.

Taux de disparition des oeufs

Etant acquis qu'un certain nombre d'oeufs, voire de pontes entières, sont soumis à la prédation dès le moment de la ponte et disparaissent donc avant d'avoir été décomptés, l'étape suivante consistait à évaluer la proportion d'oeufs observés, disparaissant en cours d'incubation.

Comme dans le cas précédent, le secteur 4 se distingue fortement des trois autres, affichant la plus mauvaise performance : 58% des oeufs y disparaissent en cours d'incubation contre 32% en moyenne pour les secteurs 1 à 3 (figure 7).

Si l'on excepte les deux nids du rocher le Lambret (1F), aucun site n'est exempt de prédation au stade de l'incubation, les taux de disparition variant entre 12 et 100%. A ce stade, ce sont six sites qui montrent des performances désastreuses (1C, 2C, 3A, 3B, 4A et 4C). A l'exception notable de ^{3A}2C, il s'agit encore de sites continentaux.

L'analyse en fonction du niveau d'accessibilité montre en effet que le taux de disparition des oeufs dans les nids continentaux est de trois à quatre fois plus élevé que pour les nids moins accessibles (tableau 3, figure 8). Paradoxalement, le taux de disparition est plus fort pour le niveau 0 que pour le niveau 1, cette différence étant statistiquement significative.

accessibilité	effectif	% disparition
0	165	28.8
1	95	18.3
2	49	84.3
total	309	34.4

Tableau 3. Taux de disparition des oeufs en cours d'incubation en fonction de l'accessibilité.

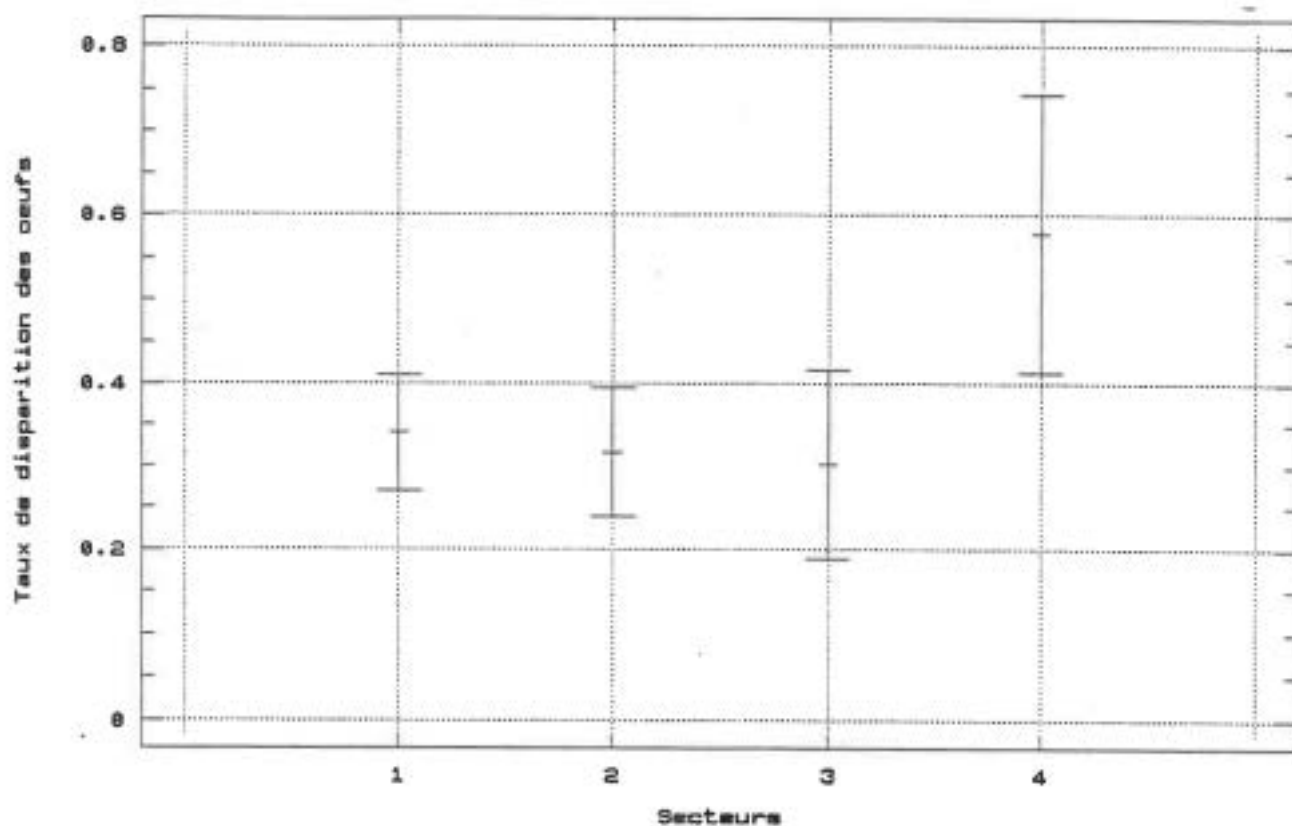


Figure 7. Taux moyen de disparition des oeufs par secteur

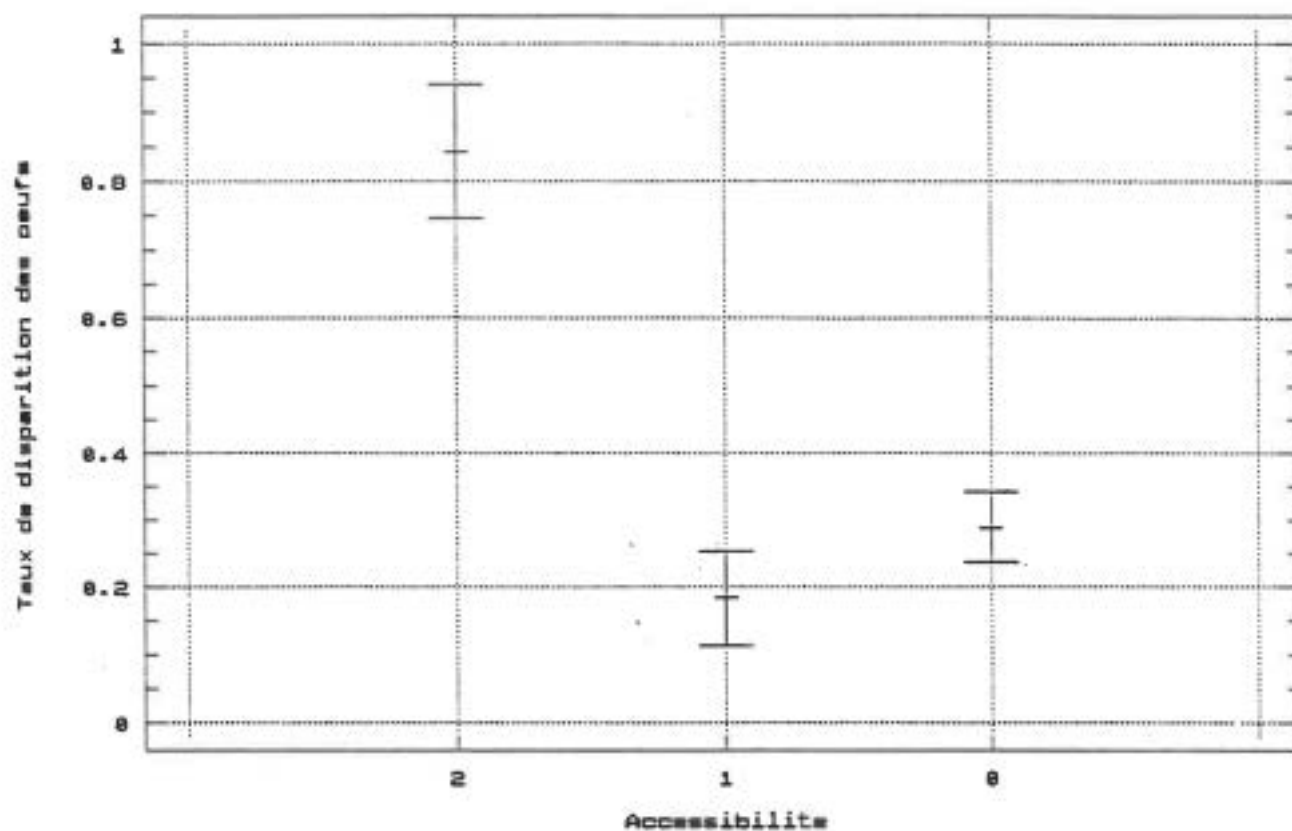


Figure 8. Taux moyen de disparition des oeufs en fonction de l'accessibilité

Cette seconde série d'analyses confirme donc les tendances dégagées pour la taille de ponte : les sites accessibles aux prédateurs terrestres (niveau 2) montrent un taux d'échec en cours d'incubation beaucoup plus élevé que les autres. A ce stade, aucune situation n'échappe toutefois entièrement à la prédation. On voit même les couples nichant sur des îlots totalement inaccessibles aux prédateurs terrestres (niveau 0) connaître un taux d'échec significativement plus élevé que ceux établis dans des falaises continentales d'accessibilité moyenne ou faible (niveau 1). Ce phénomène est très probablement lié à l'intervention de prédateurs ailés, goélands marins essentiellement. Cela éclairerait la meilleure performance à ce stade des couples nichant en situation 1 : ces nids sont probablement presque aussi difficiles d'accès pour le goéland marin que pour le renard ou la fouine. Ainsi s'expliquerait le classement de l'îlot *Ar Garreg Velen* (3A) parmi les plus mauvaises performances : il s'agit d'un petit îlot rocheux dominé par un couple de goélands marins. Inversement, les bons résultats à ce stade des deux couples de goélands argentés de *Lambret* (1F), îlot rocheux très comparable au précédent, pourraient être liés à la disparition du couple de goélands marins en cours d'incubation.

Délai de disparition des oeufs

Il s'agit ici de mesurer le délai entre la constatation de la ponte complète et la disparition des oeufs.

La comparaison de ce délai en fonction du niveau d'accessibilité (tableau 4, figure 9) montre que les pontes les plus accessibles disparaissent extrêmement tôt, 6 jours en moyenne après la ponte. Les délais calculés pour les niveaux 0 et 1 ne diffèrent pas significativement l'un de l'autre et se situent autour d'une quinzaine de jours en moyenne après observation de la ponte complète.

accessibilité	effectif	délai (jours)
0	58	13.1
1	17	16.1
2	59	5.9
total	134	10.3

Tableau 4. Délai entre la ponte complète et la disparition des oeufs, en fonction de l'accessibilité.

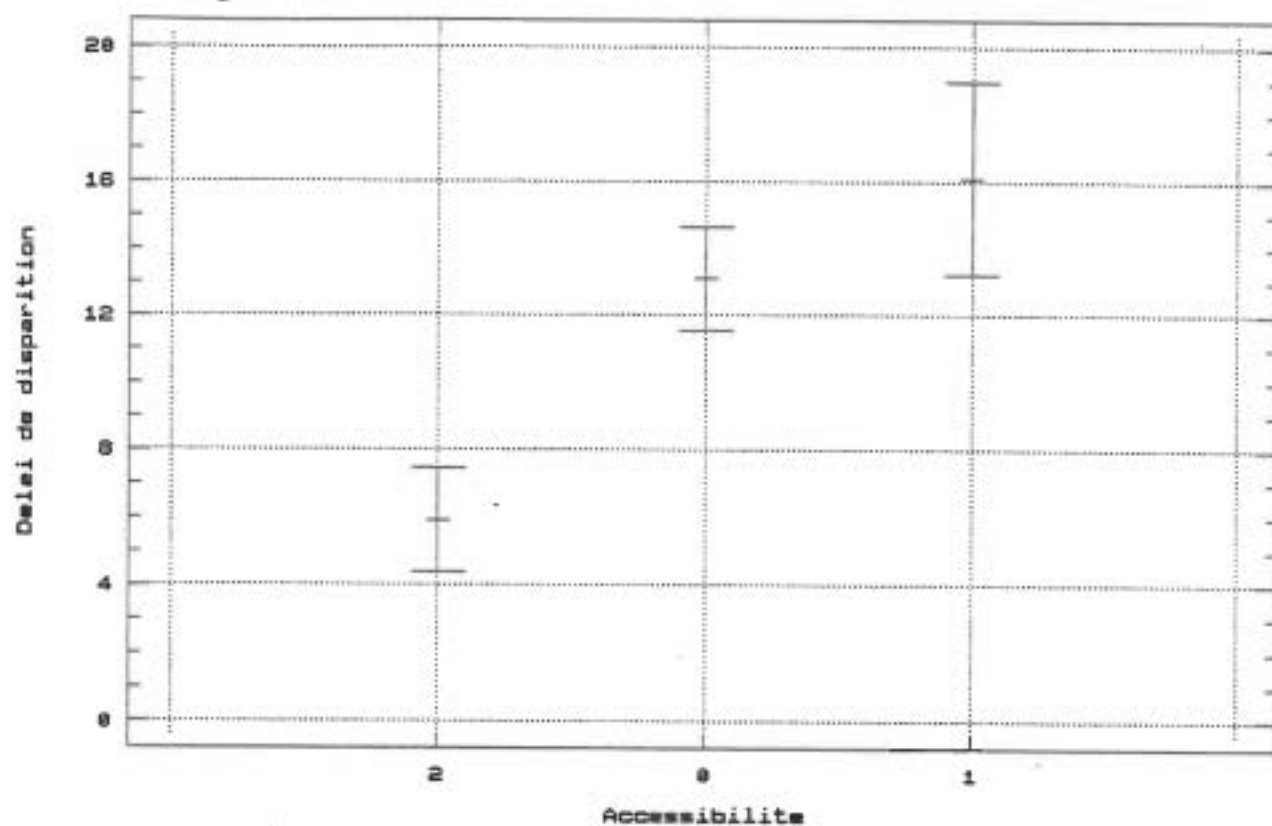


Figure 9. Délai de disparition des oeufs en fonction de l'accessibilité

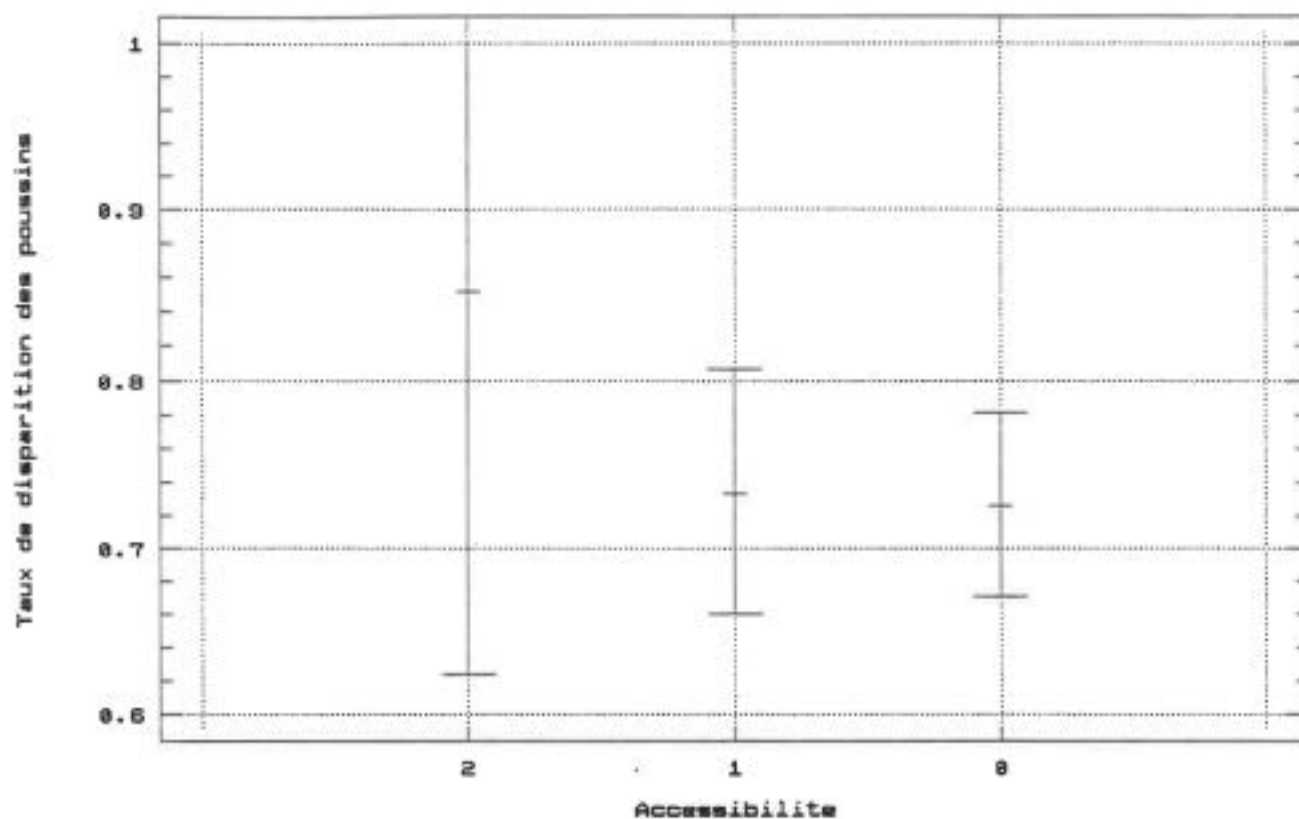


Figure 10. Taux moyen de disparition des poussins en fonction de l'accessibilité

Les nids continentaux les plus accessibles se distinguent une fois encore très nettement de tous les autres. Etant déjà soumis à une forte prédation dès le tout début de la ponte, ils connaissent un échec total en moyenne moins d'une semaine plus tard. Dans ce cas, les disparitions en cours d'incubation ne font que prolonger les disparitions en cours de ponte. Le délai nettement plus long observé pour les îlots (niveau 0) appuie l'hypothèse d'un type de prédation différent. Le goéland marin ne s'intéresserait que progressivement aux oeufs de ses voisins. Quoique non significative au risque de 5% (sans doute pour des raisons d'effectifs), la différence entre les niveaux 1 et 0 pourrait elle aussi indiquer l'intervention de causes de disparition d'une nature différente.

Les poussins

Taux de disparition des poussins

Etant donné le fort taux d'échec au stade des oeufs pour les couples établis en situation de niveau 2, les effectifs de cette catégorie sont extrêmement réduits pour les comparaisons suivantes. Le taux de disparition des poussins est très fort quel que soit le niveau d'accessibilité, atteignant en moyenne presque les trois quarts des nids (tableau 5). Il n'y a aucune différence à cet égard entre les niveaux 0 et 1, et la tendance pour les nids les plus accessibles à connaître un taux de disparition plus élevé n'est pas significative (figure 10).

accessibilité	effectif	% disparition
0	154	72.6
1	88	73.3
2	9	85.2
total	251	73.3

Tableau 5. Taux de disparition des poussins en fonction de l'accessibilité.

Lors des relevés, trois causes d'échec au stade des poussins ont été distinguées : mort "naturelle" des poussins, prédation avérée et disparition. Le plus souvent, les cas de disparition peuvent probablement être aussi attribués à de la prédation. Il n'existe à cet égard aucune différence significative entre les trois niveaux d'accessibilité (tableau 6).

accessibilité	effectif	% "prédation"
0	84	86
1	49	90
2	6	100
total	139	88

Tableau 6. Taux de "prédation" des poussins en fonction de l'accessibilité.
Entrent ici dans la catégorie "prédation" les cas de prédation avérée et les cas de disparition des poussins.
 $\chi^2 = 1.3$, 2 ddl, différences non significatives.

Performances globales des nids

Succès de reproduction

L'une des manières de mesurer le succès de reproduction à une échelle spatiale donnée est de calculer la proportion de couples parvenant à élever au moins un poussin jusqu'à l'envol. Parmi ceux qui n'y sont pas parvenus, on peut faire le détail des stades d'échec (nid, oeufs ou poussins).

A l'échelle des sites (figure 11), quatre endroits seulement atteignent approximativement 50% de succès de reproduction. Il s'agit de quatre îlots dont trois sont de surcroît très escarpés (2D, 2E et 4D). Inversement, quatre sites ont connu un échec total, trois zones de pelouses continentales (2C et 4A) et un îlot (1D).

La même analyse effectuée en fonction des niveaux d'accessibilité (figure 12) ne permet pas de dégager de différences évidentes entre les niveaux 0 et 1 : leur succès de reproduction final peut être considéré comme identique (37% environ). En revanche le taux de succès des couples nichant en situation 2 est dérisoire (5% en moyenne).

Ces résultats n'apportent guère de nouveautés par rapport aux précédents, ce qui était prévisible dans la mesure où le succès de reproduction fait la somme des échecs aux stades des oeufs et des poussins. La principale anomalie de cette analyse concernerait sans doute le classement de *Karreg ar Gwilliaoued* (1D) parmi les sites ayant connu un échec total. Ce résultat est en fait lié à un unique événement de prédation survenu tardivement au cours de

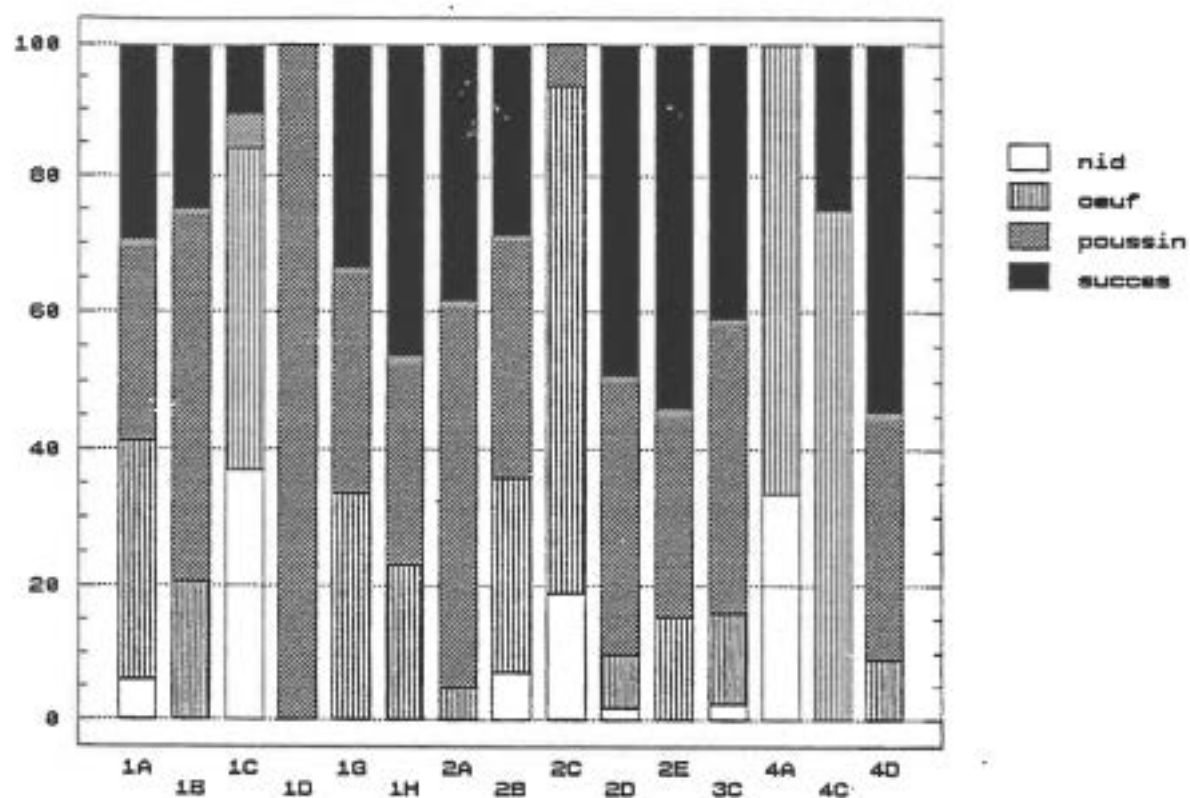


Figure 11. Performances des nids par site

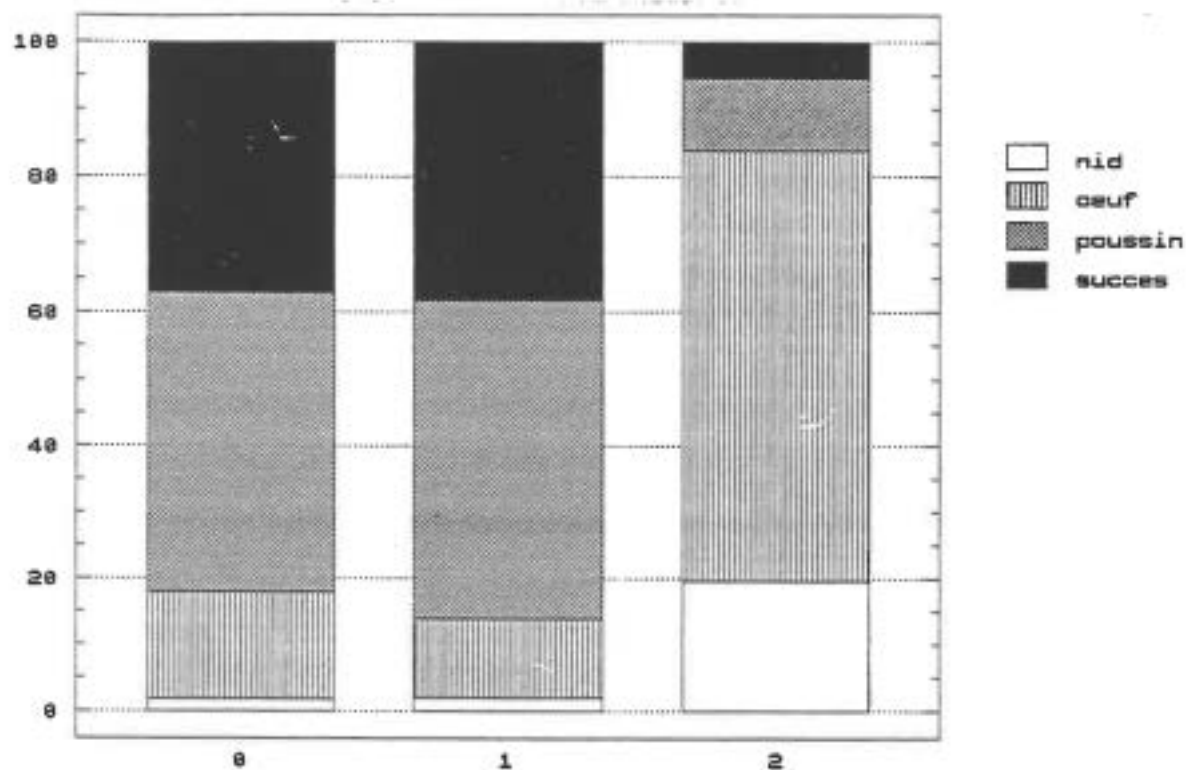


Figure 12. Performances des nids en fonction de l'accessibilité

l'élevage des poussins : cet îlot n'est accessible de terre qu'à basse mer par fort coefficient, et les indices recueillis sur place après la mort de tous les poussins désignaient sans ambiguïté la fouine.

Production

La seconde manière de mesurer le succès de reproduction consiste à calculer le nombre moyen de poussins produits par couple reproducteur. Cette analyse n'a été conduite qu'en fonction du niveau d'accessibilité (tableau 7, figures 13 et 14). Globalement, la production peut être considérée comme très médiocre. Elle est quasi nulle dans les secteurs continentaux (niveau 2), et la tendance des couples nichant en situation 1 à élever un nombre de poussins légèrement plus élevé n'est pas significative.

accessibilité	effectif	production
0	190	0.55
1	102	0.61
2	61	0.05
total	353	0.48

Tableau 7. Nombre moyen de poussins produits par couple, en fonction de l'accessibilité.

Dates moyennes d'échec

Analysé à l'échelle des sites, ce paramètre montre une relative variabilité. Un premier ensemble concerne les échecs précoces, entre le jour 135 (15 mai) et le jour 146 (26 mai) : il regroupe la plupart des pelouses continentales (1A, 2C, 3B, 4A et 4C), un îlot accessible à basse mer (1A) et un îlot dont cas a été évoqué au paragraphe sur la disparition des oeufs en cours d'incubation (3A). La plupart des autres sites échouent en moyenne entre les jours 157 (6 juin) et 168 (17 juin). Le site 1D (évoqué au paragraphe précédent) se caractérise par un échec très tardif, au jour 176 (25 juin).

La reprise de ces calculs en fonction du niveau d'accessibilité (tableau 8, figures 15 & 16) montre des différences très significatives entre les trois niveaux : le niveau 2 précède de 17 jours le niveau 0, et le niveau 1 est le plus tardif.

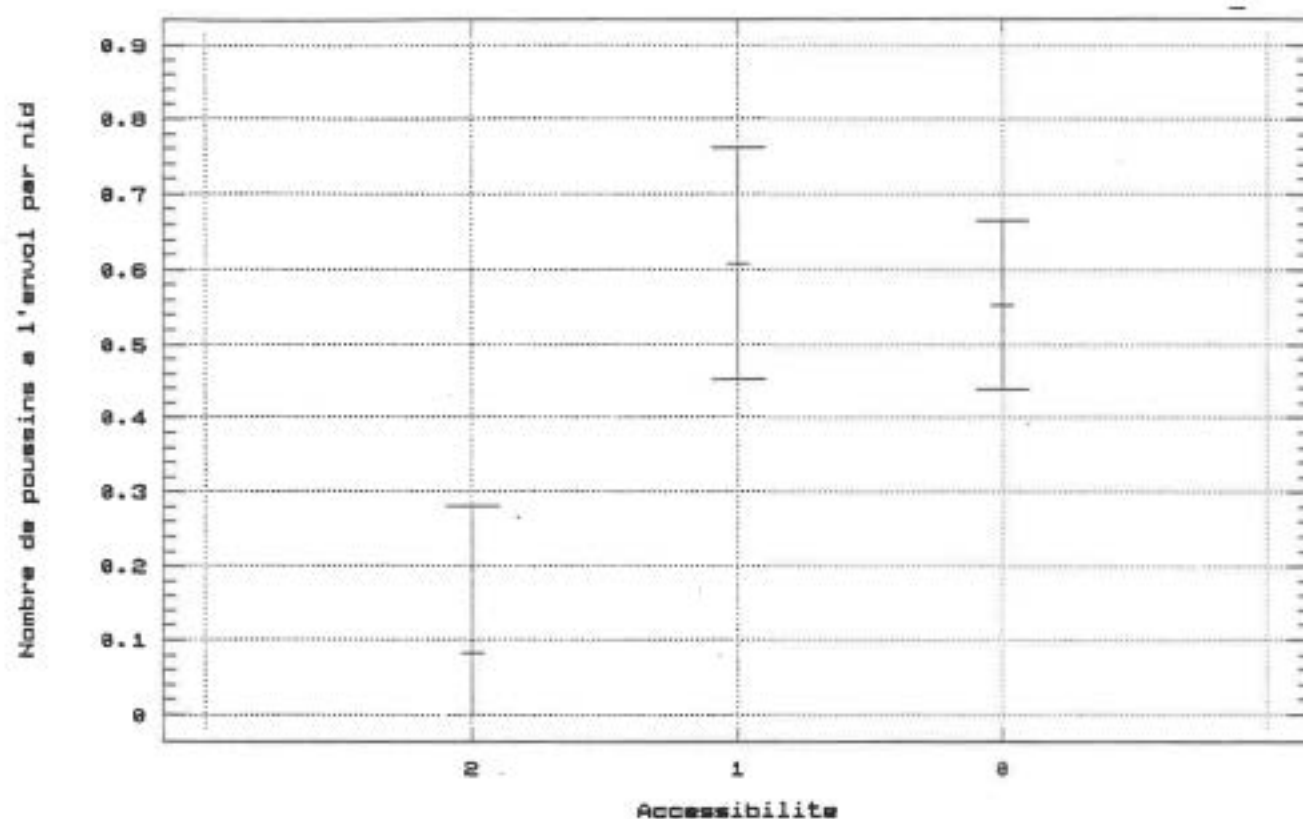


Figure 13. Production moyenne par nid en fonction de l'accessibilité

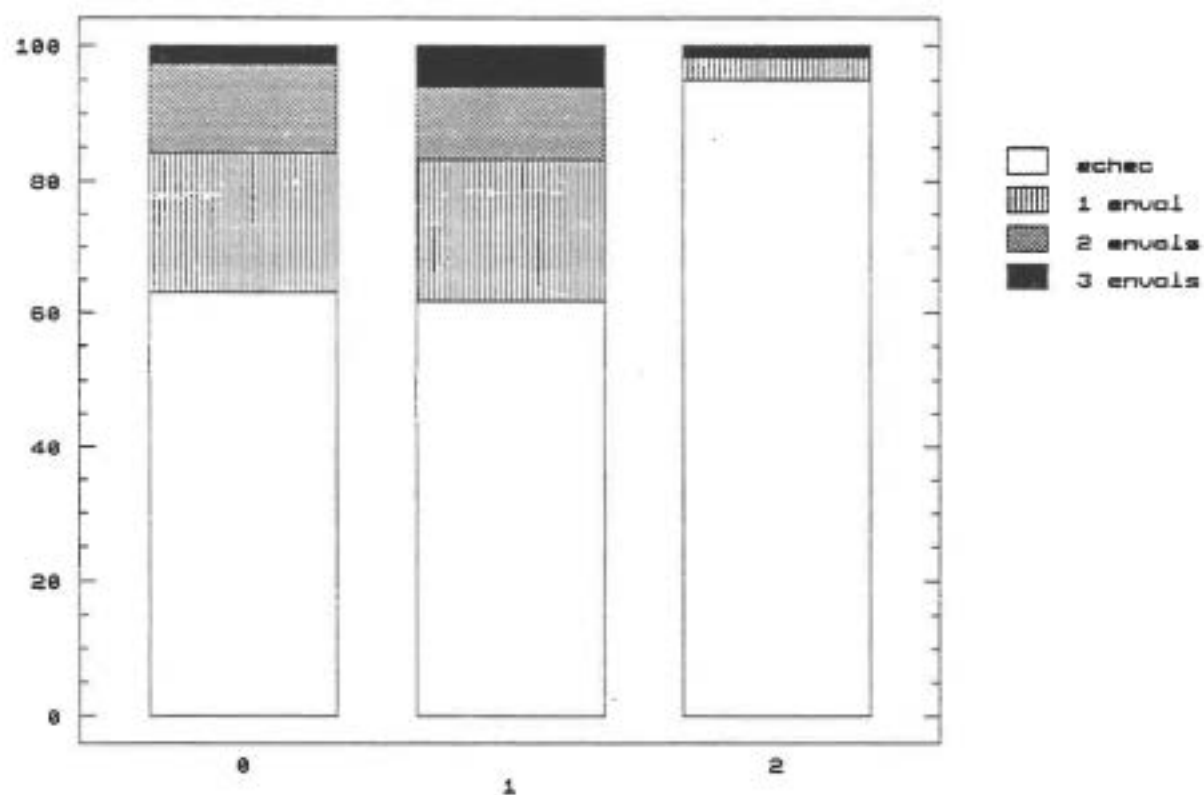


Figure 14. Nombre de poussins produits par nid en fonction de l'accessibilité

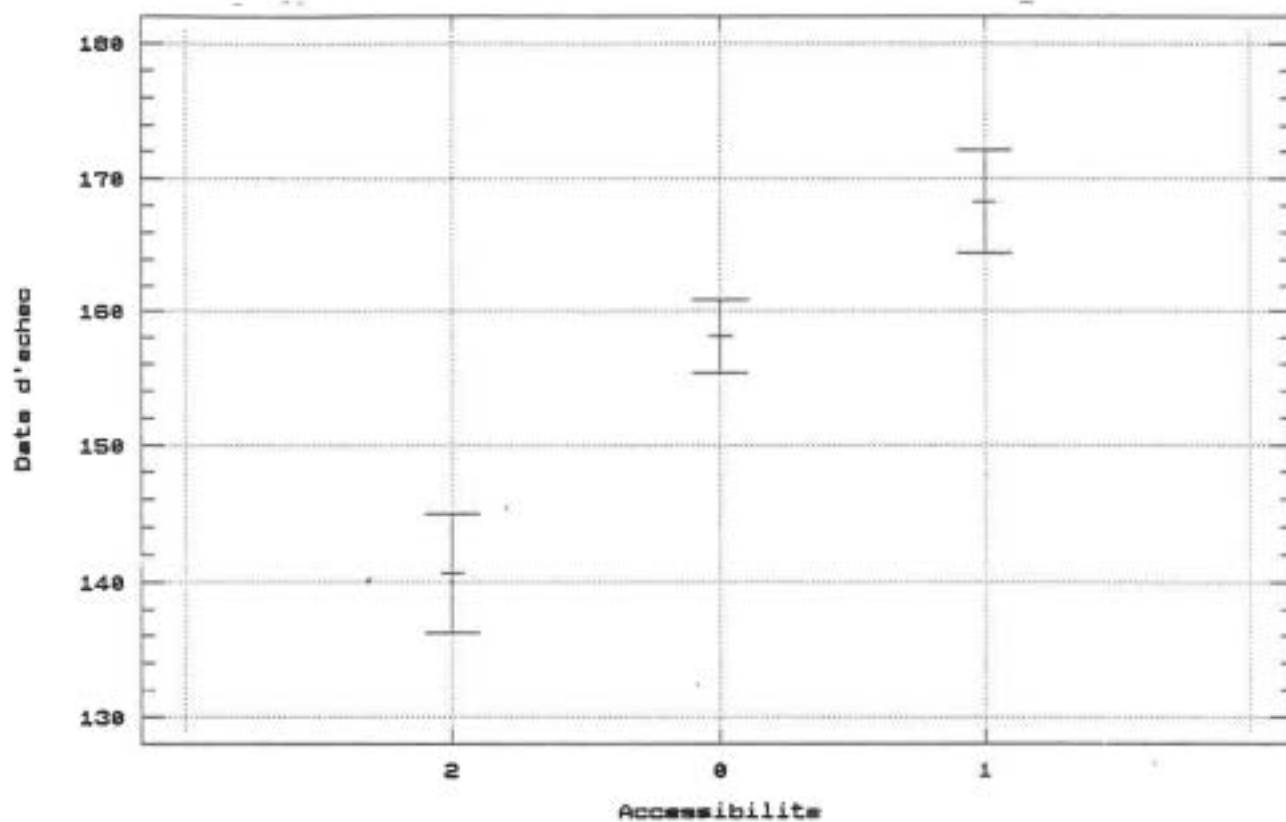


Figure 15. Date moyenne d'échec en fonction de l'accessibilité

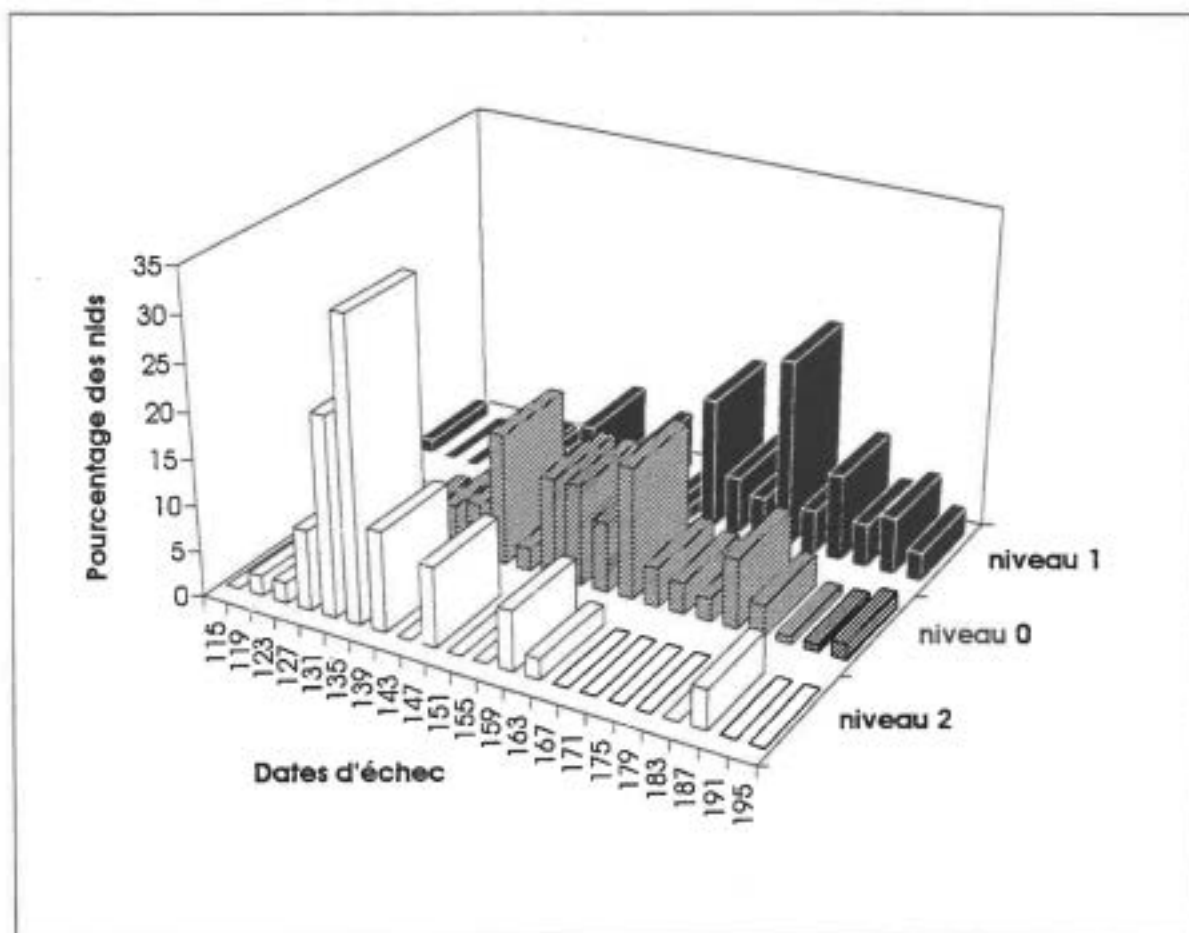


Figure 16. Dates d'échec en fonction de l'accessibilité

accessibilité	effectif	date d'échec
0	117	158
1	61	168
2	46	141
total	224	157

Tableau 8. Date d'échec définitif en fonction de l'accessibilité.

Site	Toponyme	GA	ACC	NW	TD	ECH	PR	TS
3B	Beg al Lochou	5	2.0	2.40	1.00	135.8	0.00	0.00
4A	Vein Zu	6	2.0	1.17	1.00	138.3	0.00	0.00
1A	Karreg Hir	17	1.9	2.71	0.46	146.6	0.41	0.29
2C	Kahidou	16	1.9	1.56	0.92	143.8	0.00	0.00
4C	Kornabro	8	1.6	2.30	0.83	137.0	0.25	0.25
1D	Karreg ar Gwilliaoued	14	1.0	3.00	0.12	175.7	0.00	0.00
1H	An Avrelleg	13	1.0	2.77	0.33	162.0	1.00	0.46
2B	Fezerez	14	1.0	2.45	0.40	161.9	0.36	0.29
2E	Piton de Fellerreg	13	1.0	2.83	0.17	167.7	0.77	0.54
3C	Toull ar C'hrabanou	44	1.0	2.67	0.20	163.7	0.64	0.41
1G	Ar C'harn Uhel	12	0.9	2.83	0.39	157.5	0.67	0.33
1C	An Enezenn	19	0.8	1.32	0.81	143.7	0.10	0.11
1B	Milinou Braz	73	0.0	2.89	0.27	159.4	0.38	0.25
1F	Lambret	2	0.0	3.00	0.00	176.0	0.50	0.50
2A	Fellerreg	21	0.0	3.00	0.15	156.8	0.71	0.38
2D	Milinou Kermaden	61	0.0	2.85	0.25	159.0	0.72	0.49
3A	Ar Garreg Velen	4	0.0	2.67	0.78	142.7	0.25	0.25
4D	Karreg ar Skeul	11	0.0	2.90	0.24	162.4	0.73	0.55
	Total	353	0.6	2.62	0.34	157.3	0.49	0.32

Tableau 9. Niveau d'accessibilité et performances des 18 sites étudiés

(acc = niveau moyen d'accessibilité ; nw = taille moyenne de ponte ; td = taux de disparition des oeufs ; ech = date moyenne d'échec ; pr = nombre moyen d'envols par nid ; ts = taux de succès)

Discussion

Position du problème

Pour une personne non avertie, les populations atlantiques françaises du goéland argenté semblent plus florissantes que jamais : de quelques dizaines de couples au maximum vers 1920, elles sont passées à près de 90 000 couples reproducteurs en 1988, date à laquelle l'augmentation se poursuit toujours (Monnat 1993). Un examen plus attentif des chiffres à l'échelle de la Bretagne (qui regroupe 80% des effectifs atlantiques français) montre :

1. un tassement progressif du rythme moyen annuel d'augmentation au cours des 20 dernières années (tableau 10) ;

période	rythme (%)
1925-1955	14.9
1955-1965	10.7
1965-1969	11.7
1969-1978	6.3
1978-1988	3.3

Tableau 10. Taux moyens annuels d'augmentation des populations bretonnes de goélands argentés du début du siècle au dernier recensement global (d'après Monnat 1993)

2. une hétérogénéité très forte des évolutions selon les régions entre les deux derniers recensements globaux (1978 et 1988), avec une stagnation voire un déclin des effectifs dans les secteurs les plus anciennement occupés, c'est-à-dire le nord et l'ouest de la Bretagne. C'est notamment le cas dans la réserve de Goulien où les effectifs de l'espèce ont pratiquement été réduits de moitié depuis 1986 (figure 2).

Cette situation n'est pas particulière à la Bretagne puisque des infléchissements voire des renversements des tendances démographiques ont été constatés en de nombreuses localités depuis 1970, notamment aux Etats Unis (Nisbet 1978), dans les pays scandinaves et dans les îles britanniques. Le cas le plus spectaculaire est précisément celui des îles britanniques où la

population est passée de 335 000 couples en 1969-1970 à 181 000 en 1985-1987 (Lloyd & al. 1991). Il n'est donc manifestement plus possible d'affirmer que le goéland argenté est une espèce envahissante et sans problèmes. En Ecosse, des mesures de protection ont même dû être prises à son égard.

Parmi les causes possibles de cette situation nouvelle, les plus fréquemment invoquées sont les maladies, la compétition intraspécifique liée à la densité, la compétition interspécifique et la prédation. Les effets de la compétition inter et intraspécifique ont été étudiés sur un îlot de l'archipel de Molène par Linard & Monnat (1991). Le but principal de ce stage était donc de mesurer l'impact éventuel de la prédation sur la reproduction.

Prédation au stade des oeufs

La taille moyenne des pontes des goélands argentés de la réserve est tout à fait du même ordre de grandeur que celles d'autres populations étudiées antérieurement (Henry & Monnat 1981), du moins dans les situations les moins accessibles. La valeur considérablement plus faible de ce paramètre pour les couples nichant sur les pelouses continentales est certainement à mettre sur le compte d'une prédation immédiate de la part des mammifères terrestres, dès le tout début de la ponte, expliquant la forte fréquence des pontes nulles (20%) ou de moins de trois oeufs (35%) dans cette situation (figure 6). Au total, ce sont près de 85% des nids installés dans ce type de milieu qui échouent au stade du nid ou des oeufs, et ceux-ci disparaissent en moyenne 6 jours après constatation de la ponte complète. Tout se passe donc comme si les prédateurs terrestres écumaient systématiquement les secteurs accessibles du littoral, croquant régulièrement les oeufs au fur et à mesure qu'ils sont pondus. Les différences dans la taille des pontes complètes, le taux et la chronologie de disparition des oeufs dans les secteurs inaccessibles à ces prédateurs, les incrimine clairement dans l'échec des goélands argentés continentaux. Trois espèces au moins de mammifères carnivores sont régulièrement observées sur le territoire de la réserve, n'hésitant pas à descendre jusque dans les pentes et dans les criques. La belette est fréquemment observée, y compris de jour, mais nous ne disposons d'aucun indice d'une interférence, au demeurant peu probable, avec les populations d'oiseaux

de mer. Le renard est lui aussi fréquemment observé, installant son terrier jusqu'au fond des criques. Sa responsabilité dans la consommation d'oeufs de goélands ne fait aucun doute, diverses traces et indices en témoignent. La fouine, enfin, est beaucoup plus difficile à observer, mais les traces de ses dents sont régulièrement visibles sur des coquilles d'oeufs retrouvées dans les pentes, et ses crottes témoignent de ses visites régulières à l'ensemble du territoire de la réserve.

Dans les sites moins accessibles (falaises et îlots), les pontes disparaissent selon des modalités nettement différentes. Les disparitions ne semblent se produire qu'une quinzaine de jours en moyenne après la ponte, et n'affectent que de 10 à 15% des nids. La quasi-inaccessibilité des sites de ces catégories aux mammifères carnivores permet d'avancer que l'essentiel de ces disparitions est dû à des prédateurs ailés. Dans ce domaine, les possibilités sont multiples : grand corbeau, corneille noire, choucas, goéland marin, goéland brun et goéland argenté sont autant de candidats potentiels. Les observations montrent toutefois que le goéland marin, devenu relativement commun sur le territoire de la réserve, est certainement de très loin le prédateur le plus régulier dans ce type de situation. L'explication du plus long délai de disparition des oeufs dans les secteurs moins accessibles n'est pas évidente. Cela pourrait tenir au fait qu'à ce moment les goélands marins sont eux-mêmes impliqués dans leur activité de reproduction, ou à un certain délai de prise en compte par le prédateur de cette nouvelle ressource alimentaire. Il n'est également pas sans intérêt de constater les différences ou les tendances existant au sujet des échecs au stade des oeufs, entre les couples installés en falaise (niveau 1) ou sur des îlots (niveau 0). Le taux de disparition est significativement plus faible, et le délai légèrement plus long dans la première situation. Il ne faut pas perdre de vue que la prédation est une cause d'échec qui ne fait que s'ajouter à d'autres : les intempéries, l'exposition du site de reproduction, et des causes plus internes comme l'expérience des parents, leur assiduité ou même leur survie peuvent tout aussi bien provoquer l'échec à ce stade. Il n'est donc pas impossible que le taux de disparition des oeufs dans les sites en falaise, le plus faible des trois (10%), ne doive que peu de chose à la prédation et soit en fait très proche d'un taux d'échec "normal", sans ce facteur.

Prédation au stade des poussins

Dans les situations les plus accessibles, la quasi-totalité des échecs est intervenue dès le stade des oeufs. Des 61 nids de cette catégorie, 9 seulement ont atteint le stade des poussins. Il est intéressant d'observer que 8 d'entre eux étaient situés sur *Karreg Hir* (1A), un îlot situé au fond d'une crique encaissée, mais régulièrement accessible de là à marée basse. Six de ces neuf couples échoueront, mais l'intervalle de confiance affectant cette proportion est tel qu'il n'est pas possible d'effectuer la moindre comparaison par rapport aux couples nichant dans les situations moins exposées (figure 13).

Le taux de disparition des poussins ne diffère pas significativement entre les falaises et les îlots inaccessibles de terre. En fin de compte, ce sont respectivement 48 et 44% des nids établis dans ces situations qui échouent à ce stade. Comme dans le cas des oeufs, il entre nécessairement dans cette proportion une part de mortalité "normale", c'est-à-dire non liée à la prédation, mais qu'il est très difficile d'évaluer dans le cadre de cette étude. Si l'on compare les productions observées ici à celles calculées au cours d'études antérieures, on constate qu'elles figurent parmi les plus basses valeurs jamais publiées (Henry & Monnat 1981). A titre d'exemple, les observations réalisées par Camberlein & Floté (1978, 1980) en diverses localités du nord et de l'ouest de la Bretagne pratiquement exemptes de prédation aboutissent à des estimations deux à trois fois supérieures aux nôtres : 1.2 à 1.7 poussin à l'envol par couple reproducteur, contre 0.6 au maximum dans le cas présent. Même s'il n'est pas possible d'écarter l'hypothèse selon laquelle 1993 pourrait être une année particulièrement médiocre en termes de succès de reproduction, les observations de prédation directe sur les poussins de goélands argentés sont suffisamment nombreuses pour permettre d'affirmer que ce facteur est déterminant dans le taux d'échec.

Ayant détruit la quasi-totalité des couvées accessibles dès le stade de l'incubation, les carnivores terrestres sont probablement très peu impliqués dans les disparitions de poussins ultérieures. La seule exception notable concerne l'îlot de *Karreg ar Gwilliaoued* (1D) où, profitant d'une basse mer de vives eaux, une fouine (probablement habituée) a exterminé 12

des 13 nichées restantes dans la nuit du 24 juin. Pour le reste, le prédateur principal des poussins est incontestablement le goéland marin. Cela est particulièrement évident dans le secteur 1 où nichent 10 des 14 couples de goélands marins de la réserve, et dont certains sont manifestement spécialisés dans ce type de prédation. Leur activité ne se limite d'ailleurs pas aux poussins non volants de goélands argentés, mais s'étend à la période de l'envol. Dans la deuxième quinzaine de juin et en juillet, les observations d'actions de prédation de la part de ces oiseaux sont pour ainsi dire quotidiennes aux alentours du *Milinou Braz* (1B) ainsi, quoique à un moindre degré, aux abords de *Milinou Kermaden* (2D).

Effet global de la prédation

Qu'elle soit le fait du renard et de la fouine, consommateurs d'oeufs sur les pentes des falaises continentales et sur les îlots accessibles à marée basse, ou du goéland marin prédateur d'oeufs et surtout de poussins dans les sites pas trop escarpés, la prédation est très probablement le principal facteur expliquant les très mauvaises performances reproductrices des goélands argentés dans la réserve de Goulien. Or, la modélisation démographique indique que la production moyenne par couple reproducteur mesurée dans le cadre de cette étude (0.48) est déjà insuffisante pour assurer la stabilité des effectifs de ces colonies (Migot 1987, Pons 1992). Au delà de l'effet direct de la production sur le recrutement, les valeurs très élevées du taux d'échec (toujours supérieures à 60%) contribuent certainement à réduire l'attractivité des colonies et sont donc susceptibles de provoquer l'émigration d'une fraction des reproducteurs locaux en échec. Le déclin des populations reproductrices de la réserve depuis 1986 au moins trouve sans doute pour une bonne partie son origine dans la prédation : c'est au début des années 1980 que les goélands marins ont commencé à exploiter de manière régulière les poussins de goélands argentés, à l'origine dans le secteur du *Milinou Braz*.

Cette situation est-elle transposable à d'autres secteurs du littoral ? Cela est vraisemblable pour l'ensemble des falaises continentales où de petites colonies de goélands argentés tendent à s'établir dans des situations accessibles aux mammifères terrestres (Fréhel, Plouha, Crozon, reste du Cap Sizun). Il serait d'ailleurs intéressant, à titre de contre-expérience, de mesurer la

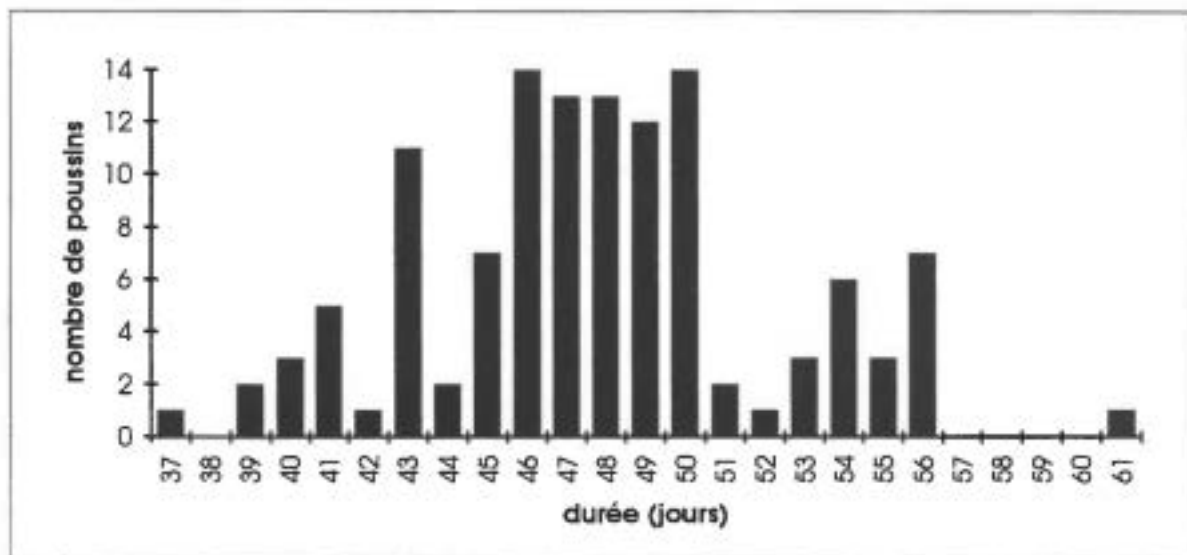
production sur des secteurs de ce type exempts de tels prédateurs : c'est le cas dans les grandes îles bretonnes comme Ouessant, Groix et Belle-Ile où de belles colonies de goélands bruns et argentés sont installées dans les pentes des falaises littorales, et où l'on sait que ni le renard ni la fouine ne sont présents. Pour ce qui concerne les situations moins accessibles, il n'est en revanche pas certain que l'exemple de Goulien soit directement transposable. Il faudrait pour cela que ces redoutables prédateurs que sont les goélands marins soient aussi présents, et que certains d'entre eux se soient spécialisés dans la consommation des oeufs et des poussins des autres espèces de goélands. Dans les archipels où les populations de goélands marins sont en pleine expansion, l'expérience montre que la compétition (mais pas nécessairement la prédation) avec celles-ci suffit à provoquer des déplacements massifs de colonies de goélands bruns et argentés (Linard & Monnat 1991). Il ne semble pas que ce type de situation soit pour l'instant très fréquent sur l'ensemble du littoral, mais le rythme d'augmentation actuel du goéland marin pourrait, dans un avenir prévisible, sérieusement modifier ce schéma.

Si d'autres études de ce type devaient être conduites, ce qui me paraît souhaitable pour des raisons comparatives, il faudrait sans doute veiller à établir dès le départ une échelle de niveaux d'accessibilité plus précise. Dans le cas présent, cet élément a en effet été la source de quelques incertitudes et a probablement limité certaines possibilités d'analyse.

Références

- Camberlein G. & Floté D. 1978. *Rapport de contrat SEPNB/Ministère de l'environnement*, 75 pp.
- Camberlein G. & Floté D. 1980. *Rapport de contrat SEPNB/Ministère de l'environnement*, 80 pp.
- Dorval P. 1968. Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. 2. Baie de Douarnenez et côte sud du Finistère. *Ar Vran* 1, 50-74.
- Henry J. & Monnat J.Y. 1981. Oiseaux marins nicheurs de la façade atlantique française. *Rapport de contrat SEPNB/Ministère de l'environnement*, 338 pp.
- Linard J.C. & Monnat J.Y. 1991. Fonctionnement d'une population de goélands marins. Relations avec les populations de goélands argentés et bruns. *Travaux des réserves, SEPNB, Brest*, 8, 1-106.
- Lloyd C., Tasker M.L. & Partridge K. 1991. The status of seabirds in Britain and Ireland. *Poyser, London*, 355 pp.
- Migot P. 1987. Eléments de biologie des populations de goélands argentés *Larus argentatus* Pont. en Bretagne. Approche démographique. *Thèse d'université, Paris 6*, 214 pp.
- Monnat J.Y. 1993. Les populations de goélands argentés du littoral atlantique français : historique. *Journées scientifiques et techniques, Le Havre*, 41-48.
- Monnat J.Y. & Thomas A. 1985. Evolution réciproque des biocénoses et des activités humaines dans les réserves naturelles jusqu'à nos jours. Cas de la réserve du Cap Sizun. *Travaux des réserves SEPNB, Brest*, 3, 55-93.
- Pons J.M. 1992. Biologie d'une population du goéland argenté *Larus argentatus* et ressources alimentaires d'origine humaine. *Thèse d'université, Paris 11*, 220 pp.

Annexe 2



Durées d'élevage de 121 poussins

Les données enregistrées dans la base informatique ont en outre permis de calculer les durées d'élevage des poussins parvenus au stade de l'envol. Il subsiste probablement un certain nombre d'incertitudes pour quelques poussins qui ont été considérés comme produits au delà d'une durée de 50 jours même s'ils n'étaient pas revus ensuite : l'absence de marquage individuel de ces oiseaux ne permettait pas de savoir si leur disparition du nid correspondait à un envol réel ou à une disparition tardive.

L'échantillon comporte donc 121 poussins envolés. La durée d'élevage moyenne est de 47.8 jours (± 4.4 jours). Cette valeur est nettement plus élevée que celles fournies dans la littérature classique : 35 à 40 jours selon Cramp *et al.* (1983).