HAL
open science

Résilience de la flore indigène après éradication des griffes de sorcière (Carpobrotus sp.) sur une île méditerranéenne

Elise Krebs, Laurence Affre, Annie Aboucaya, Aurélie Allègre, Julie Chenot, Camille Montegu, Aurélie Passetti, Daniel Pavon, Elise Buisson

To cite this version:

Elise Krebs, Laurence Affre, Annie Aboucaya, Aurélie Allègre, Julie Chenot, et al.. Résilience de la flore indigène après éradication des griffes de sorcière (Carpobrotus sp.) sur une île méditerranéenne. Revue d'Écologie, 2015, Espèces invasives, 70 (Sup. 12), pp.80-90. hal-01452459

HAL Id: hal-01452459

https://hal.science/hal-01452459v1

Submitted on 9 May 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Revue d'Ecologie (Terre et Vie), Vol. 70 (suppt 12 « *Espèces invasives* »), 2015 : 80-90

RÉSILIENCE DE LA FLORE INDIGÈNE APRÈS ÉRADICATION DES GRIFFES DE SORCIÈRE (*CARPOBROTUS* SP.) SUR UNE ÎLE MÉDITERRANÉENNE

Elise KREBS[1], Laurence AFFRE[1], Annie ABOUCAYA[2], Aurélie ALLÈGRE[1], Julie CHENOT[1], Camille MONTEGU[1], Aurélie PASSETTI[3], Daniel PAVON[1] & Elise BUISSON[1]

[1] Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie (IMBE), Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, CNRS, IRD, Aix Marseille Université, France. E-mails: e.krebs@cbnmed.fr; laurence.affre@imbe.fr; allegreaurelie7@gmail.com; chenot.julie@gmail.com; montegu.camille@gmail.com; daniel.pavon@imbe.fr; elise.buisson@imbe.fr

[2] Parc national de Port-Cros, allée du Castel Ste-Claire, BP 70220. F-83406 Hyères cedex. E-mail: annie.aboucaya@portcros-parcnational.fr

[3] Biotope Languedoc-Roussillon, 22 bd Maréchal Foch, BP58. F-34140 Mèze. E-mail: aurelie.passetti@gmail.com

SUMMARY.— *Resilience of the native flora on a Mediterranean island after eradication of ice plant (*Carpobrotus *sp.).*—Species invasions are considered as a major threat relative to native species, especially for island systems. Eradication programs of invasive species are an alternative for the preservation of island's native biodiversity. In this context, the managers of the Port-Cros national Park have implemented in 2010 a 2 ha manual control program of ice plant (*Carpobrotus* sp., Aizoaceae), invasive in the Mediterranean basin and, particularly, on the island of Bagaud (Var, France). Temporal changes of plant communities (i.e. species richness and plant cover) were analysed in permanent plots (100 m² and 16 m²) before (2010-2011) and after (2013-2014) *Carpobrotus* sp. eradication. These plant communities were also compared with native reference plant communities of this island. Species richness and plant cover of native flora significantly increased in 2013 due to the germination of native plants seed bank. On coastal sites, the recovery of native flora is faster and matches with the halo-resistant reference plant community. On inland sites, the recovery of native flora includes low matorral and halonitrophilous species. Invasive species control must include monitoring through time of native plant species to find out whether recovery is transient or long lasting in the context of degraded ecosystems restoration or threatened species conservation.

Résumé.— Les invasions d'espèces étant considérées comme une menace majeure vis-à-vis des espèces indigènes, particulièrement pour les systèmes insulaires, les programmes d'éradication des espèces invasives constituent une des alternatives pour la préservation de la biodiversité. Dans ce contexte, les gestionnaires du Parc national de Port-Cros (PNPC) ont lancé en 2010, un programme de contrôle manuel sur 2 ha des Griffes de sorcière (*Carpobrotus* sp. Aizoaceae), plantes invasives dans le bassin méditerranéen et, particulièrement, sur l'île de Bagaud (Var, France). Les changements temporels des communautés végétales (i.e., richesse spécifique et recouvrement végétal) ont été analysés au sein de placettes permanentes (100 m² et 16 m²) avant (2010-2011) et après éradication (2013-2014) de *Carpobrotus* sp. Ces communautés en cours de restauration sont également comparées à des communautés végétales indigènes de l'île, qualifiées de référence. La richesse spécifique et le recouvrement végétal de la flore indigène augmentent considérablement à partir de 2013 du fait de la germination de la banque de graines des plantes indigènes. En zone littorale, la reprise de la flore indigène, comprenant des communautés halo-résistantes, semble plus rapide que dans l'intérieur de l'île, comprenant à la fois des espèces de matorral bas et halonitrophiles. Les opérations de contrôle doivent inclure un suivi temporel des réponses des plantes indigènes pour savoir si la reprise est transitoire ou durable dans le cadre de la restauration d'écosystèmes dégradés ou de la conservation d'espèces menacées.

Les invasions biologiques (Richardson *et al*., 2000) sont toujours au centre des débats écologiques, sociaux, économiques et politiques (Sala *et al*., 2000) car elles représentent un changement global, au même titre que les changements d'utilisation des terres et/ou les changements climatiques, qui menace la biodiversité indigène (Vitousek *et al*., 1997 ; Mack *et al*. 2000 ; Vilà *et al*., 2011) ainsi que les activités économiques et la santé humaine (Pimentel *et al*., 2000). Les espèces invasives (nommées aussi espèces exotiques envahissantes) sont reconnues plus nombreuses dans les écosystèmes méditerranéens (Sala *et al*., 2000) et engendrent des

menaces plus sévères au sein des écosystèmes insulaires caractérisés par des réseaux trophiques simplifiés et de forts taux d'espèces endémiques (Berglund *et al*., 2009).

Les îles du bassin méditerranéen hébergent de nombreuses plantes rares et endémiques, avec des taux d'endémisme variant de 7 à 13 % (Médail & Quézel, 1997). Parallèlement, 400 espèces de plantes introduites ont été recensées sur seulement huit îles de la Méditerranée (Lloret *et al*., 2004), et le pourcentage d'espèces de plantes naturalisées ou invasives peut varier de 3 % à Karpathos à 19 % en Corse (Hulme, 2004). Parmi celles-ci, *Carpobrotus edulis* et *C. acinaciformis* (Aizoaceae) originaires d'Afrique du sud, sont incluses dans la liste noire des douze plantes les plus invasives du bassin méditerranéen, îles comprises (Hulme, 2004). En Provence (sud de la France), les deux *Carpobrotus*, introduites dès 1900 pour leurs valeurs décoratives et la stabilisation des dunes, ont été reconnues particulièrement invasives sur les îles, et tout particulièrement sur Bagaud (59 ha). Leur capacité d'invasion repose sur divers paramètres ('profil type') des plantes exotiques envahissantes, plus particulièrement :

(i) une importante pression de propagule provoquant un mélange génétique (« genetic admixture ») et une sélection horticole (*e.g*., Simberloff, 2009), mis en évidence par une différenciation morphologique et caryologique entre les populations indigènes sud-africaines et les populations exotiques provençales (Verlaque *et al*., 2011) ;

(ii) des modalités de reproduction flexibles sur la base d'une croissance clonale des rameaux ligneux engendrant des « patchs » très denses (jusqu'à 50 cm de profondeur et 10 m de diamètre) et des capacités de geitonogamie, d'autogamie spontanée, d'autogamie facilitée et d'allogamie (Suehs *et al*., 2004b, 2005) ;

(iii) des diversités génétiques et clonales élevées et des fréquences élevées d'hybridation interspécifique et d'introgression engendrant de fortes potentialités adaptatives (Suehs *et al*., 2004a, 2006) ;

(iv) la participation à une invasion multiple (« invasional meltdown » ; Simberloff, 2006) pour la dispersion des fruits par endozoochorie du fait de l'invasion de *Rattus rattus* (Bourgeois *et al*., 2005).

Les deux *Carpobrotus* ont ainsi engendré des modifications profondes au sein des habitats littoraux envahis sur Bagaud (Affre, 2011) :

(i) une diminution très nette de l'abondance et de la richesse des plantes indigènes (*Atriplex prostrata*, *Limonium pseudominutum*, *Lotus cytisoides*, *Orobanche sanguinea*, *Romulea florentii*, *Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius*) jusqu'à la disparition de certains groupes fonctionnels et / ou formes de vie (thérophytes, hémicryptophytes et chaméphytes) du fait de leur forte capacité d'exclusion compétitive (Levine *et al*., 2003) ;

(ii) une modification des propriétés du sol (*e.g*. Vilà *et al.*, 2006 ; Conser & Connor, 2009 ; Santoro *et al*., 2011) telles que la diminution du pH et l'augmentation du rapport C/N pouvant produire une litière lentement dégradable qui séquestre l'azote et perturbe les activités microbiennes du sol ;

(iii) une restructuration des réseaux de pollinisateurs indigènes (Morales & Traveset, 2009) se traduisant par une diminution des visites pollinisatrices (Hyménoptères) pour les plantes indigènes telles que *Lotus cytisoides* et *Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius*.

Compte tenu de l'ensemble de ces processus écologiques et évolutifs liés à l'invasion des deux *Carpobrotus*, le Parc national de Port-Cros (PNPC) a mis en place, en 2010, et pour 10 ans, un programme de restauration de l'île de Bagaud, réserve intégrale depuis 2007 (Passetti *et al.*, 2012). Ce programme comprend l'éradication locale des *Carpobrotus* sp. ainsi qu'un suivi sur le long terme des reptiles (Krebs *et al*., dans ce numéro spécial), des insectes (Braschi *et al*., dans ce numéro spécial), des oiseaux et, dans la présente étude, des communautés végétales. L'éradication d'espèces invasives (*i.e*. l'élimination complète de tous les individus d'une population distincte, non contigüe à d'autres populations) est devenue un outil de conservation efficace pour restaurer

les écosystèmes indigènes (Simberloff *et al*., 2013) par la reprise de la flore indigène (Andreu *et al.*, 2010 ; Jäger & Kowarick, 2010), la récupération des propriétés du sol (Vilà *et al*., 2006 ; Marchante *et al*., 2008) et/ou la restructuration des réseaux trophiques (Gratton & Denno, 2006). Même si le succès d'éradication des plantes invasives est faible, ces opérations de gestion sont d'autant plus fructueuses sur les îles de petite taille et lorsque les plantes invasives sont restreintes à des « patchs » de petite ou moyenne taille (Cacho *et al*., 2006). L'éradication locale des deux *Carpobrotus* sur Bagaud, par arrachages manuels, a été définie sur la base d'études préalables de la composition végétale indigène, des interactions avec *Rattus rattus*, de la phénologie de leurs populations, de la prévention de l'érosion des sols, de la caractérisation de la banque de graines et des potentialités de réponse de la végétation indigène (Chenot *et al*., 2014 ; Ruffino *et al*., 2015).

Ainsi, dans la présente étude, nous examinons les changements temporels des communautés végétales (*i.e*. composition, richesse spécifique et recouvrement végétal) au sein de placettes permanentes (100 m² et 16 m²) avant (2010-2011) et après éradication (2013-2014) de *Carpobrotus* sp. ce qui nous permettra de vérifier l'efficacité de leur éradication locale et si la reprise de la flore indigène est possible, transitoire ou durable.

MATÉRIELS ET MÉTHODES

SITE D'ÉTUDE

L'île de Bagaud (43°00'42 N ; 6°21'45 E) est une réserve intégrale de 59 hectares, située au cœur du Parc national de Port-Cros. Son relief, peu marqué, culmine à 57 m avec des falaises maritimes ne dépassant pas les 30 m. L'insularité et la situation méridionale lui confèrent un climat à la limite entre les étages thermo et méso-méditerranéens, ce qui donne à ce lieu un hiver tempéré avec une forte humidité relative de l'air (80 % par an). La température moyenne annuelle est de 15°C environ avec des maxima journaliers estivaux dépassant souvent les 30°C. La température moyenne des mois les plus froids est supérieure à 9°C (station météorologique de l'île de Porquerolles). Le vent d'est est plus fréquent que le mistral (nord-ouest) sur l'archipel (Gérardin & Poncin, 2005).

L'opération d'éradication des *Carpobrotus* sp., par arrachage manuel des rameaux lignifiés et retrait de la litière, a été réalisée en deux phases, 1 ha en zones accessibles en 2011 puis 1 ha en falaises en 2012.

PROTOCOLE EXPÉRIMENTAL

L'état T-zéro des zones envahies par *Carpobrotu*s sp. a été effectué deux années consécutives avant éradication, en 2010 et 2011. Les suivis post-éradication ont été conduits en 2013 et 2014 selon le protocole suivant. Deux zones de *Carpobrotu*s sp. ont été sélectionnées en fonction de leur localisation : une sur le littoral et l'autre à l'intérieur de l'île. Ces deux zones ont été analysées séparément puisqu'elles ont des caractéristiques environnementales qui leur sont propres. Trois communautés végétales indigènes ont également été sélectionnées et qualifiées comme références servant de modèle pour la planification du projet de restauration et pour son évaluation (SER, 2004). Pour la zone littorale, la communauté végétale de référence correspond à une végétation littorale halo-résistante. Pour la zone à l'intérieur de l'île, les communautés végétales de référence correspondent à un matorral bas (espèces arbustives ne dépassant pas deux mètres) ouvert (strate herbacée développée) et à une communauté végétale herbacée halonitrophile car fréquentée par le Goéland leucophée (*Larus michahellis*). Au sein de chacune des communautés végétales de référence, quatre placettes permanentes circulaires de 100 m² ont été disposées (Passetti *et al*., 2012). Au sein des zones envahies par *Carpobrotus* sp., neuf placettes permanentes circulaires de 100 m² (six littorales et trois à l'intérieur de l'île) ont été disposées et complétées par 22 placettes permanentes carrées de 16 m² (10 littorales et 12 à l'intérieur de l'île) afin d'étudier plus finement les successions végétales dans les zones envahies. Un inventaire floristique a été réalisé en avril de chaque année dans chacune des placettes permanentes. De plus, le recouvrement de chaque espèce a été estimé sous forme de classes de pourcentages, i : < 1 % ; 1 : 1-10 % ; 2 : 10-25 % ; 3 : 25-50 % ; 4 : 50-75 % ; 5 : 75-100 % (Passetti *et al*., 2012).

Les données des placettes de 100 m² ont permis d'évaluer les changements de composition de la végétation entre 2010 et 2014 en utilisant les données des placettes dans les zones envahies et des communautés de référence de 2010, 2011, 2013 et 2014. Les données des placettes de 16 m² ont été utilisées pour étudier la dynamique temporelle du recouvrement de la végétation et de la richesse spécifique au sein des zones envahies de 2010 à 2014. Pour obtenir des variables en pourcentage, le centre des classes a été utilisé (i = 0,1 % ; 1 = 5,5 % ; 2 = 17,5 % ; 3 = 37,5 % ; 4 = 62,5 % ; 5 = 87,5 %).

ANALYSES DES DONNÉES

Afin d'évaluer la dynamique temporelle de chacune des variables, richesse spécifique et recouvrements de végétation (*Carpobrotus* sp., végétation indigène et végétation totale) dans les placettes de 16 m² entre 2010 et 2014 et de la similarité de Bray-Curtis dans les placettes de 100 m² entre 2010 et 2014, deux modèles linéaires mixtes (GLMM, distribution de

Poisson) ont été comparés. Dans le premier modèle, l'année a été incluse en facteur fixe et les placettes en facteur aléatoire, alors que dans le deuxième modèle, seules les placettes ont été incluses en facteur aléatoire. Les modèles ont été validés comme proposé par Zuur *et al*. (2013). Si le premier modèle obtenait un AIC (Akaike Information Criterion) plus faible, l'année était considérée comme ayant un effet significatif (Burnham & Anderson, 2004) et les différences entre années ont été évaluées grâce à un test de comparaison multiple de Tukey.

Afin d'évaluer les changements de composition de la végétation, deux AFC (Analyses Factorielles des Correspondances) ont été réalisées sur les données des placettes de 100 m², en classes de recouvrement. Une AFC a été réalisée sur (i) sur le littoral : dans la communauté végétale de référence ainsi que sur les zones envahies par *Carpobrotus* sp. en 2010 et 2011 et après éradication en 2013 et 2014 (66 espèces × 40 échantillons) et (ii) à l'intérieur de l'île : dans les communautés végétales de référence ainsi que sur les zones envahies par *Carpobrotus* sp. en 2010 et 2011 et après éradication en 2013 et 2014 (98 espèces × 44 échantillons). Toutes les analyses ont été effectuées avec le logiciel R 3.1.1 (R Development Core Team, 2014), en utilisant les packages « lme4 », « multcomp » et « ade4 ».

Afin d'évaluer les changements dans les communautés, les spectres biologiques des deux communautés ont été calculés sur les données des placettes de 100 m². Les pourcentages des types biologiques ont été pondérés par l'indice des classes de recouvrement de chaque espèce (0,1 : < 1 % ; 1 : 1-10 % ; 2 : 10-25 % ; 3 : 25-50 % ; 4 : 50-75 % ; 5 : 75-100 %). Les valeurs ainsi obtenues pour chaque placette ont ensuite été moyennées par année pour les zones restaurées (n = 3 pour la zone littorale, n = 6 pour la zone de l'intérieur de l'île) et pour l'ensemble des années dans les communautés de référence (n = 16).

RÉSULTATS

DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA RICHESSE SPÉCIFIQUE ET DU RECOUVREMENT DE LA VÉGÉTATION (PLACETTES DE 16 M²) DE 2010 À 2014

La richesse en espèces et le recouvrement d'espèces indigènes ont fortement et significativement augmenté entre 2010-2011 et 2013, que ce soit (i) sur le littoral (6,5 ± 0,6 espèces en 2010-11 contre 13,4 ± 0,8 espèces en 2013) et (ii) à l'intérieur de l'île (8,0 ± 0,9 espèces en 2010-11 contre 16,5 ± 1,5 espèces en 2013) (Tab. I, Fig. 1).

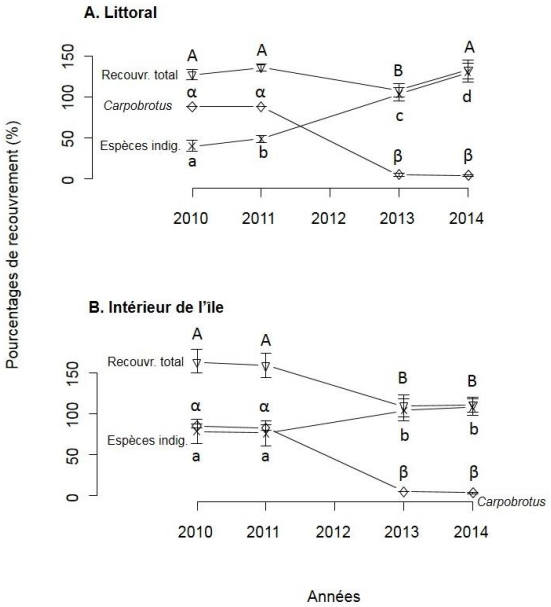

Figure 1.— Dynamique temporelle entre 2010 et 2014 des différents recouvrements de végétation en zone littorale (A) et à l'intérieur de l'île (B): recouvrement total de la végétation (triangles), végétation indigène (croix) et *Carpobrotus* sp. (losanges). Les lettres différentes correspondent à des différences significatives entre les moyennes ± l'erreur standard après un test post-hoc de Tukey. Les lettres majuscules ont été utilisées pour le recouvrement total, les lettres grecques pour le recouvrement de *Carpobrotus* sp. et les lettres minuscules pour le recouvrement de végétation indigène.

TABLEAU I.

AIC (Akaike Information Criterion) pour les modèles linéaires mixtes (GLMM), un incluant l'année en facteur fixe et les placettes en facteur aléatoire et l'autre incluant uniquement les placettes en facteur aléatoire pour les données récoltées dans les placettes de 16 m². L'astérisque devant le nom de la variable indique que le modèle incluant l'année est meilleur (i.e. ΔAIC > 2 ; Burnham & Anderson, 2004) indiquant que l'année est considérée comme ayant un effet significatif sur la variable. Le F et la valeur de p correspondent aux résultats des GLMM du premier modèle.

Variables	AIC Année et Placettes	AIC Placettes	F	p
*Richesse en espèces en zone littorale	193,9	243,6	16,77	<0,001
*Richesse en espèces à l'intérieur de l'île	268,7	329,8	21,01	<0,001
*Pourcentage de recouvrement total de la végétation en zone littorale	403,8	437,1	12,68	<0,001
*Pourcentage de recouvrement total de la végétation à l'intérieur de l'île	531,8	758,1	76,09	<0,001
*Pourcentage de recouvrement des espèces indigènes en zone littorale	442,6	1150,5	214,32	<0,001
*Pourcentage de recouvrement des espèces indigènes à l'intérieur de l'île	766,5	873,0	37,06	<0,001
*Pourcentage de recouvrement de *Carpobrotus* sp. en zone littorale	257,2	2069,2	256,35	<0,001
*Pourcentage de recouvrement de *Carpobrotus* sp. à l'intérieur de l'île	292,7	2390,7	295,33	<0,001
*Similarité entre la zone initialement envahie et la végétation littorale indigène en zone littorale	200,1	217,7	7,70	0,001
*Similarité entre la zone initialement envahie et la végétation herbacée halonitrophile à l'intérieur de l'île	76,3	97,2	8,8	0,009
Similarité entre la zone initialement envahie et le matorral bas à l'intérieur de l'île	87,9	83,3	0,46	0,719

Entre 2013 et 2014, le recouvrement d'espèces indigènes à l'intérieur de l'île se maintient, alors qu'il continue d'augmenter sur le littoral (Fig. 1). Le recouvrement en *Carpobrotus* sp. et le recouvrement total de la végétation ont significativement diminué entre 2010-2011 et 2013 que ce soit sur le littoral ou à l'intérieur de l'île (Tab. I, Fig. 1). Aucune différence n'est observée pour ces variables entre 2013 et 2014.

Aucune différence de richesse en espèces ou de recouvrement de végétation n'a été observée entre les deux années T-zéro, 2010 et 2011, à part pour le recouvrement en espèces indigènes sur le littoral, de 39.8% à 48.4% entre 2010 et 2011 (Fig. 1).

DYNAMIQUE TEMPORELLE DE LA COMPOSITION EN ESPÈCES (PLACETTES DE 100 M²) DE 2010 À 2014

L'axe 1 (15,9 %) de l'AFC effectuée sur les données de végétation du littoral discrimine la communauté végétale de référence (caractérisée par des espèces propres aux milieux rocheux soumis aux embruns comme *Jacobea maritima* et *Spergularia* sp.) des zones envahies par *Carpobrotus* sp. (Fig. 2A). L'axe 2 (11,9 %) de l'AFC sépare les années avant éradication de 2010 et 2011 (caractérisées, entre autre, par *Carpobrotus* sp.) des années post-éradication de 2013 et 2014 (caractérisées, entre autre, par *Jacobea maritima*, *Lotus hirsutus* et *Polycarpon tetraphyllum*) (Fig. 2A). La composition de ces derniers relevés se rapproche de celle de la communauté végétale de référence, ce qui est confirmé par l'augmentation significative de l'indice de similarité de Bray-Curtis entre les zones éradiquées et la communauté végétale de référence entre 2010 et 2014 (Tab. I ; Fig. 3A).

L'axe 1 (21,8%) de l'AFC effectuée sur les données de végétation à l'intérieur de l'île discrimine les deux communautés végétales de référence : d'une part, le matorral bas caractérisé

par *Cistus monspeliensis*, *Euphorbia characias*, *Myrtus communis* et *Rosmarinus officinalis* et, d'autre part, la végétation herbacée halonitrophile caractérisée par *Catapodium marinum*, *Frankenia* sp., *Hordeum murinum* subsp. *leporinum* et *Parapholis incurva* (Fig. 2B).

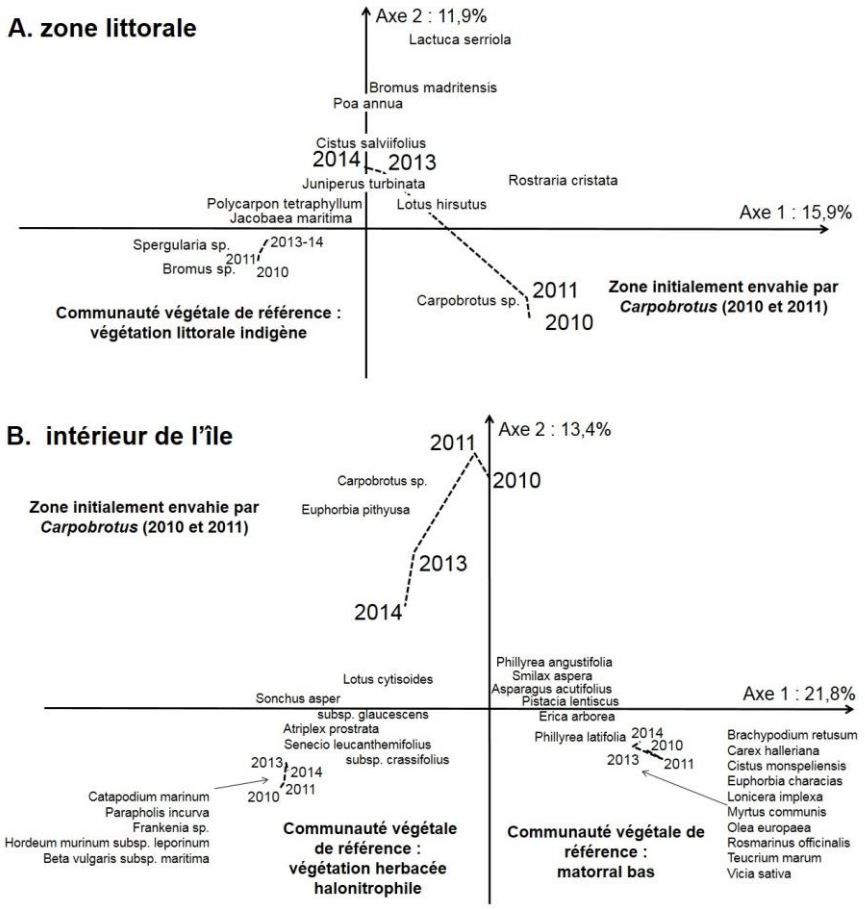

Figure 2.— Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) réalisée sur les recouvrements en espèces dans les placettes de 100 m² : (A) sur le littoral : dans la communauté végétale de référence ainsi que sur les zones envahies par *Carpobrotus* sp. en 2010 et 2011 et après éradication en 2013 et 2014 (66 espèces × 40 échantillons) ; et (B) à l'intérieur de l'île : dans les communautés végétales de référence ainsi que sur les zones envahies par *Carpobrotus* sp. en 2010 et 2011 et après éradication en 2013 et 2014 (98 espèces × 44 échantillons). Il n'y a pas de données pour 2012. Les lignes en pointillées représentent le déplacement du barycentre des stations entre 2010 et 2014. Seules les espèces les plus corrélées sur les axes 1 et 2 sont représentées.

L'axe 2 (13,4%) de l'AFC sépare légèrement les années avant éradication (2010-2011) caractérisées par *Carpobrotus* sp. et *Euphorbia pithyusa*, des années post-éradication (2013-2014), caractérisées par *Lotus cytisoides* et *Sonchus asper* subsp. *glaucescens* et des communautés végétales de référence (Figure 2B). La composition de ces derniers relevés se rapprochent plus de celle de la végétation herbacée halonitrophile, ce qui est confirmé par l'augmentation significative de l'indice de similarité de Bray-Curtis entre les zones éradiquées et la végétation herbacée halonitrophile entre 2010 et 2014 (Tab. I ; Fig. 3B), alors qu'il reste stable pour la similarité entre les zones éradiquées et le mattoral bas.

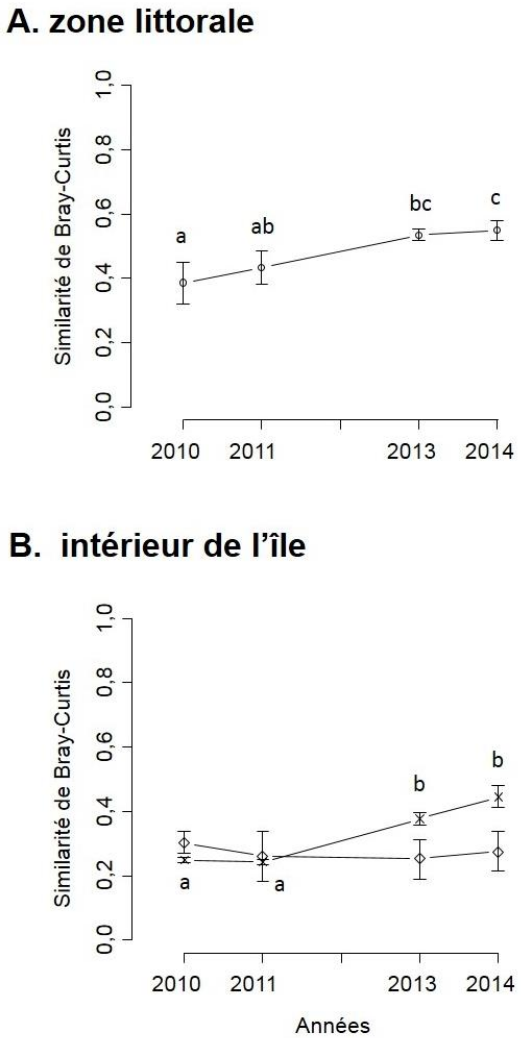

Figure 3.— Dynamique temporelle entre 2010 et 2014 des indices de Bray-Curtis : (A) Similarité entre la zone initialement envahie par *Carpobrotus* sp. et la végétation littorale indigène (rond) ; et (B) Similarité entre la zone initialement envahie par *Carpobrotus* sp. et la végétation herbacée halonitrophile (croix) ou le matorral bas (losange). Les lettres différentes correspondent à des différences significatives entre les moyennes ± l'erreur standard après un test post-hoc de Tukey.7

DYNAMIQUE TEMPORELLE DES SPECTRES BIOLOGIQUES DES COMMUNAUTÉS (PLACETTES DE 100 M²) DE 2010 À 2014

La zone littorale présente, en 2010-2011, un profil dominé par des chaméphytes (39-46 % ; représentés principalement par *Carpobrotus* sp.) et en 2013-2014 par des thérophytes. Le spectre biologique en 2013-2014 est proche de celui de la communauté halo-résistante : dominance des thérophytes (45 % en 2014 pour la communauté restaurée, 43 % pour la communauté halophile ; espèces annuelles nitrophiles et halophiles, dont *Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius* et *Sonchus asper* subsp. *glaucescens*), bonne représentation des hémicryptophytes (28 % en 2014 pour la communauté restaurée, 26 % pour la communauté halophile ; principalement *Lotus*

cytisoides) et des chaméphytes (environ 20 % ; *Limonium pseudominutum* et *Frankenia* sp. pour la communauté halophile, *Carpobrotus* sp. en 2013 et *Frankenia* sp. en 2014 pour la communauté restaurée) et faible proportion de phanérophytes (6 %) et de géophytes (2-4 %) (Tab. II).

TABLEAU II

Spectre biologique des communautés restaurées et des communautés de référence. Les pourcentages sont calculées sur les valeurs moyennées, par année pour les communautés restaurées (3 ou 6 placettes) ayant subit une perturbation, sur l'ensemble des années pour les communautés de référence non perturbées (4 placettes × 4 années).

	Zone restaurée littorale (n=3) en %				Communauté halo-résistante (n=16) en %	Zone restaurée de l'intérieur de l'île (n=6) en %				Communauté halonitrophile (n=16) en %	Matorral bas (n=16) en %
	2010	2011	2013	2014	2010-2014	2010	2011	2013	2014	2010-2014	2010-2014
Thérophytes	18	26	52	45	43	21	10	43	37	59	24
Hémicryptophytes	20	19	19	28	26	32	20	21	22	26	14
Chaméphytes	46	39	20	17	23	47	36	18	17	10	14
Phanérophytes	13	13	6	6	6	30	25	15	16	2	45
Géophytes	3	2	4	4	2	13	10	16	9	3	4

La zone de l'intérieur de l'île est également dominée en 2010-2011 par des chaméphytes (représentées principalement par *Carpobrotus* sp.), et dans une moindre mesure par des hémicryptophytes et des phanérophytes. En 2013-2014, le spectre biologique est dominé par les thérophytes (entre 37 et 43 % ; principalement des espèces annuelles nitrophiles et halophiles, dont *Atriplex prostrata*, quelques espèces de pelouses), avec un pourcentage plus faible que celui de la communauté nitrophile (59 % ; *Atriplex prostrata* et *Sonchus asper* subsp. *glaucescens* sont les plus abondantes), mais plus important que celui du matorral bas (24 % ; nombreuses espèces annuelles de pelouse). Les hémicryptophytes (22 % en 2014) sont principalement représentées par *Lotus cytisoides*, comme dans la communauté nitrophile (26 % d'hémicryptophytes), alors que dans le matorral bas (14 % d'hémicryptophytes) ce sont *Brachypodium retusum* et *Dactylis glomerata* qui dominent. Le matorral bas est dominé par les phanérophytes (45 % ; espèces arbustives et lianescentes de matorral), alors qu'elles sont très peu représentées dans la communauté nitrophile (2 % ; principalement *Lavatera arborea*), la zone restaurée ayant une valeur assez faible (15 %) mais avec des espèces arbustives et lianescentes de matorral (Tab. II).

DISCUSSION

L'impact des *Carpobrotus* sp. sur les écosystèmes littoraux et insulaires est bien connu (Suehs *et al*., 2001 ; Hulme, 2004 ; Vilà *et al*., 2006 ; Affre, 2011). Les suivis temporels des communautés végétales sur l'île de Bagaud montrent que l'éradication locale des *Carpobrotus* sp. a un effet significatif et positif sur la richesse spécifique et le recouvrement en espèces indigènes des communautés végétales des deux zones étudiées. Après l'arrachage réalisé en automne 2011, le sol a été mis à nu et, presque trois ans après éradication (printemps 2014), le recouvrement végétal en espèces indigènes a fortement augmenté et atteint le niveau de recouvrement avant arrachage sur la zone littorale, tandis que le recouvrement en *Carpobrotus* sp. a chuté à moins de 10 %. La richesse spécifique, quant à elle, a doublé. La méthode d'éradication choisie, *i.e.* arrachage manuel des rameaux et retrait de la litière, accompagnée d'arrachages annuels des germinations et repousses, s'avère efficace, même si l'éradication ne pourra être considérée comme un succès que lorsque le recouvrement en *Carpobrotus* sp. atteindra durablement 0 %.

Cependant, ces deux paramètres (*i.e.* richesse spécifique et recouvrement en espèces indigènes) ne suffisent pas à eux seuls pour affirmer la réussite de la restauration des zones traitées. Ainsi, l'analyse de la composition en espèces et du spectre biologique des communautés restaurées et des communautés de référence permettent de mettre en évidence une différence de résilience pour les deux zones restaurées.

La zone à l'intérieur de l'île présente une évolution contrastée. Le spectre biologique après éradication se rapproche de celui de la communauté halonitrophile avec une majorité de thérophytes. Au niveau de la composition spécifique, les phanérophytes présentes dans la communauté restaurée sont des espèces que l'on retrouve dans le matorral bas (*e.g. Pistacia lentiscus, Rubia peregrina, Smilax aspera*), mais en proportion moindre. En effet, ce sont des espèces à croissance lente et la recolonisation après éradication se fait dans un premier temps par des espèces à croissance plus rapide, les thérophytes et, dans une moindre mesure, les hémicryptophytes. Ces dernières (herbacées annuelles et bisannuelles) sont des espèces présentes principalement dans la communauté halonitrophile (*e.g. Atriplex prostrata, Sonchus asper* subsp. *glaucescens, Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius*), même si quelques-unes sont plus typiques de la pelouse du matorral bas (*e.g. Trifolium* sp., *Silene gallica*). Cela pourrait s'expliquer par la présence des Goélands leucophées qui enrichissent le milieu (déjections et apports de matière organique lors de la nidification) et favorisent les espèces nitrophiles (Vidal, 1998).

Concernant la zone littorale, celle-ci tend vers la communauté végétale de référence, comme le montrent à la fois la composition en espèces et le spectre biologique de ces deux communautés. On y retrouve des espèces caractéristiques des communautés littorales soumises aux embruns. Il s'agit surtout d'espèces annuelles, comme *Atriplex prostrata, Catapodium marinum, Parapholis incurva, Polycarpon tetraphyllum,* mais aussi de vivaces : *Lotus cytisoides, Frankenia* sp., *Jacobea maritima*. Même si les espèces les plus caractéristiques de cette communauté, *Limonium pseudominutum* et *Crithmum maritimum,* sont encore peu fréquentes, *Lotus cytisoides* et, dans une moindre mesure, *Atriplex prostrata*, sont présentes en fort recouvrement. Par rapport à la zone à l'intérieur de l'île, les espèces annuelles sont nombreuses et possèdent une importante banque de graines (Chenot *et al.*, 2014).

Presque trois ans après éradication, on observe une divergence dans la résilience des communautés végétales, due au fait que les deux zones présentent des communautés végétales avec une dynamique de réponse bien différente. Le matorral bas est dominé par des espèces à croissance lente, et qui s'établissent plus difficilement. Sur le littoral, en revanche, les espèces sont mieux adaptées aux stress et aux perturbations liées aux embruns et aux tempêtes. L'ensemble de ces traits d'histoire de vie ainsi qu'une banque de graines d'annuelles plus importante que dans la communauté de l'intérieur de l'île (Chenot *et al.*, 2014) permettent aux herbacées de la communauté littorale de coloniser plus rapidement les milieux laissés libres par le retrait des *Carpobrotus* sp., et expliquent l'augmentation continue du recouvrement depuis l'arrachage manuel. L'évolution des communautés est susceptible de se poursuivre et les suivis programmés pour les années à venir restent indispensables pour évaluer durablement cette opération de restauration.

Ainsi, le programme de restauration écologique de l'île de Bagaud, qui comprend différents suivis scientifiques sur le long terme (voir Braschi *et al*. et Krebs *et al*. dans ce numéro spécial), représente une expérience de taille réelle sur les capacités de résilience de l'écosystème suite à l'éradication simultanée de deux taxa invasifs. Cette expérience confirme l'utilité de l'éradication d'espèces invasives comme outil de conservation (Vilà *et al*., 2006 ; Simberloff *et al*., 2013). De plus, nous avons montré que l'application de protocoles simples et efficaces sur le long terme donne des résultats marquants sur la restauration des communautés après éradication (voir aussi Braschi *et al*. et Krebs *et al*. dans ce numéro spécial). De tels protocoles, affinés et adaptés, pourraient être appliqués sur d'autres îles et îlots dans le but de développer les connaissances sur la restauration des écosystèmes insulaires méditerranéens (Hulme, 2004 ; Berlung *et al.*, 2009).

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier le Parc national de Port-Cros pour avoir permis la réalisation de cette étude, le secteur de Port-Cros pour la logistique, ainsi que Hélène De Méringo et Lenka Brousset pour les missions de terrain et Renaud

Jaunatre pour ses R-tricks. Nous remercions également les partenaires financiers, la fondation Total et le Parc national de Port-Cros.

RÉFÉRENCES

AFFRE, L. (2011).— Ecological and evolutionary insights from plant invasions: The case of *Carpobrotus* spp. (Aizoaceae) in the Mediterranean Basin. Pp 1-40 *in*: L.V. Berhardt (ed.). *Advances in medicine and biology*. Volume 16. Nova Science Publishers, Hauppauge, NY, USA.

ANDREU, J., MANZANO-PIEDRAS, E., BARTOMEUS, I., DANA, E.D. & VILA M. (2010).— Vegetation response after removal of the invasive *Carpobrotus* hybrid complex in Andalucía, Spain. *Ecol. Restor.*, 28: 440-448.

BERGLUND, H, JAREMO, J. & BENGTSSON, G. (2009).— Endemism predicts intrinsic vulnerability to nonindigenous species on islands. *Am. Nat.*, 174: 94-101.

BOURGEOIS, K., SUEHS, C.M., VIDAL, E. & MÉDAIL, F. (2005).— Invasional meltdown potential: facilitation between introduced plants and mammals on French Mediterranean islands. *Ecoscience*, 12: 248-256.

BRASCHI, J., PONEL, P., KREBS, E., JOURDAN, H., PASSETTI, A., BARCELO, A., BERVILL,E L., LE QUILLIEC, P., LORVELEC, O., MATOCQ, A., MEUNIER, J.-Y., OGER, P., SÉCHET, E. & VIDAL, E. (dans ce numéro spécial).— Eradications simultanées du Rat noir (*Rattus rattus*) et des Griffes de sorcière (*Carpobrotus* spp.) sur l'île de Bagaud (Parc national de Port-Cros, France) : résultats préliminaires des conséquences sur les communautés d'arthropodes. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*.

BURNHAM, K.P. & ANDERSON, D.R. (2004).— Multimodel inference understanding AIC and BIC in model selection. *Sociol. Methods Res.*, 33: 261-304.

CACHO, J.O., SPRING, D., PHELOUNG, P. & HESTER, S. (2006).— Evaluating the feasibility of eradicating an invasion. *Biol. Invasions*, 8: 903-917.

CHENOT, J., BUISSON, E., PASSETTI, A. & AFFRE, L. (2014).— Consequences of iceplant (*Carpobrotus*) invasion on the vegetation and seed bank structure on a Mediterranean island: response elements for their local eradication. *Acta Bot. Gall.*, 161: 301-308.

EHRENFELD, J.G., KOURTEV, P. & HUANG, W. (2001).— Changes in soil functions following invasions of exotic understory plants in deciduous forests. *Ecol. Appl.*, 11: 1287-1300.

GÉRARDIN, N. & PONCIN, D. (2005).— *Atlas du Parc National de Port-Cros*. Collection des Atlas des Parcs nationaux, GIP-ATEN : 72.

GRATTON, C. & DENNO, R.F. (2006).— Arthropod food web restoration following removal of an invasive wetland plant. *Ecol. Appl.*, 16: 622-631.

HOLLING, C.S. (1973).— Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 1-23.

HULME, P.E. (2004).— Islands, invasions and impacts: a Mediterranean perspective. Pp 359-383 *in*: J.M. Fernandez-Palacios & C. Morici (eds). *Ecologia insular / Island ecology*. Cabildo Insular de la Palma, Asociación Española de Ecologia Terrestre (AEET).

JAGER, H. & KOWARICK, I. (2010).— Resilience of native plant community following manual control of invasive *Cinchona pubescens* in Galápagos. *Rest. Ecol.* 18 (S1): 103-112.

KREBS, E., ABBA, A., GILLET, P., EUDELINE, R., GAUTHIER, J., LE QUILLIEC, P., LORVELEC, O., MARTINERIE, G., VIDAL E. & BUISSON, E. (dans ce numéro spécial).— Réponses des populations de reptiles à l'éradication du Rat noir (*Rattus rattus*) sur l'île de Bagaud (Parc national de Port-Cros, Var, France). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*.

LEVINE, J.M., VILA, M., D'ANTONIO, C.M., DUKES, J.S., GRIGULIS, K. & LAVOREL, S. (2003).— Mechanisms underlying the impacts of exotic plant invasions. *Proc. R. Soc. Lond.*, 270: 775-781.

LLORET, F., MÉDAIL, F., BRUNDU, G. & HULME, P.E. (2004).— Local and regional abundance of exotic plant species on Mediterranean islands: are species traits important? *Glob. Ecol. Biogeogr.*, 13: 37-45.

MACK, R.N., SIMBERLOFF, D., LONSDALE, W.M., EVANS, H., CLOUT, M. & BAZZAZ, F.A. (2000).— Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecol. Appl.*, 10: 689-710.

MARCHANTE, E., KJØLLER, A., STRUWE, S. & FREITAS, H. (2008).— Soil recovery after removal of the N2-fixing invasive *Acacia longifolia*: consequences for ecosystem restoration. *Biol. Invasions*, 11: 813-823.

MÉDAIL F. & QUÉZEL, P. (1997).— Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Biol. Cons.*, 13: 1510-1513.

MORALES, C.L. & TRAVESET, A. (2009).— A meta-analysis of impacts of alien vs. native plants on pollinator visitation and reproductive success of co-flowering native plants. *Ecol. Lett.*, 12: 716-728.

PASSETTI, A., ABOUCAYA, A., BUISSON, E., GAUTHIER, J., MÉDAIL, F., PASCAL, M., PONEL, P. & VIDAL, E. (2012).— Restauration écologique de la Réserve intégrale de l'île de Bagaud (Parc national de Port-Cros, Var, France) et "état zéro" des suivis scientifiques : synthèse méthodologique. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 26: 149-171

PIMENTEL, D., LACH, L., ZUNIGA, R. & MORRISON, D. (2000).— Environmental and economic costs of nonindigenous species in the United States. *BioScience*, 50: 53-65.

R CORE TEAM. (2014).— *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL http://www.R-project.org/

RICHARDSON, D.M., PYSEK, P., REJMANEK, M., BARBOUR, M.G., PANETTA, F.D. & WEST, C.J. (2000).— Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Divers. Distrib.*, 6: 93-107.

RUFFINO, L., KREBS, E., PASSETTI, A., ABOUCAYA, A., AFFRE, L., FOURCY, D., LORVELEC, O., BARCELO, A., BERVILLE, L., BIGEARD, N., BROUSSET, L., DE MERINGO, H., GILLET, P., LE QUILLIEC, P., LIMOUSIN, Y., MÉDAIL, F., MEUNIER, J-Y., PASCAL, M., PONEL, P., RIFFLET, F., SANTELLI, C., BUISSON, E. & VIDAL, E. (2015).— Eradications as scientific experiments: progress in simultaneous eradications of two major invasive taxa from a Mediterranean island. *Pest Manag. Sci.*, 71: 189-198.

SALA, O.E., CHAPIN, F.S. III, AEMESTO, J.J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., HUBER-SANWALD, E., HUENNEKE, L.F., JACKSON, R.B., KINZIG, A., LEEMANS, R., LODGE, D.M., MOONEY, H.A., OESTERHELD, M., POFF, N., LEROY, N., SYKES, M.T., WALKER, B., WALKER, M. & WALL, D.H. (2000).— Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*, 287: 1770-1774.

S.E.R. (2004).— *The SER international primer on ecological restoration*. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group. URL http://www.ser.org/resources/resources-detail-view/ser-international-primer-on-ecological-restoration

SIMBERLOFF, D. (2006).— Invasional meltdown 6 years later: important phenomenon, unfortunate metaphor, or both? *Ecol. Lett.*, 9: 912-919.

SIMBERLOFF, D. (2009).— The role of propagule pressure in biological invasions. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 40: 81-102.

SIMBERLOFF, D., MARTIN, J.L., GENOVESI, P., MARIS, V., WARDLE, D.A., ARONSON J., COURCHAMP, F., GALIL, B., GARCIA-BERTHOU, E., PASCAL, M., PYSEK, P., SOUSA, R., TABACCHI, E. & VILA, M. (2013).— Impacts of biological invasions: what's what and the way forward. *TREE.*, 28: 58-66.

SUEHS, C.M., AFFRE, L. & MÉDAIL, F. (2004a).— Invasion dynamics of two alien *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean Island: I. Genetic diversity and introgression. *Heredity*, 92: 31-40.

SUEHS, C.M., AFFRE, L. & MÉDAIL, F. (2004b).— Invasion dynamics of two alien (Aizoaceae) taxa on a Mediterranean Island: II. Reproductive strategies. *Heredity*, 93: 1-7.

SUEHS, C.M., AFFRE, L. & MÉDAIL, F. (2005).— Unexpected insularity effects in invasive plant mating systems: the case of *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa in the Mediterranean Basin. *Biol. J. Linn. Soc.*, 85: 65-79.

SUEHS, C.M., CHARPENTIER, S., AFFRE, L. & MÉDAIL, F. (2006).— The evolutionary potential of invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) taxa: are pollen-mediated gene flow potential and hybrid vigor levels connected? *Evol. Ecol.*, 20: 447-463.

SUEHS, C.M., MÉDAIL, F. & AFFRE, L. (2001).— Ecological and genetic features of the invasion by the alien *Carpobrotus* plants in Mediterranean island habitats. Pp 145-158 *in*: G. Brundu, J. Brock, I. Camarda, L. Child & M. Wade (eds). *Plant invasions: Species ecology and ecosystem management*. Backhuys Publishers, Leiden.

VERLAQUE, R., AFFRE, L., DIADEMA, K., SUEHS, C.M. & MÉDAIL, F. (2011).— Unexpected morphological and karyological changes in invasive *Carpobrotus* (Aizoaceae) in Provence (S-E France) compared to native South African species. *C.R. Biologies*, 334: 311-319.

VIDAL, E. (1998).— *Organisation des phytocoenoses en milieu méditerranéen perturbé. Analyses des inter-relations entre les colonies de goélands leucophées et la végétation des îles de Marseille.* Thèse de Doctorat, Université de droit, d'économie et de sciences d'Aix Marseille.

VILA, M., TESSIER, M., SUEHS, C.M., BRUNDU, G., CARTA, L., GALANIDIS, A., LAMBDON, P., MANCA, M., MÉDAIL, F., MORAGUES, E., TRAVESET, A., TROUMBIS, A.Y. & HULME, P. (2006).— Local and regional assessments of the impacts of plant invaders on vegetation structure and soil properties of Mediterranean islands. *J. Biogeogr.*, 33: 853-861.

VILA, M., ESPINAR, J.L., HEDJA, M., HULME, P.E., JAROSIK, V., MARON, J.L., PERGL, J., SCHAFFNER, U., SUN, Y. & PYSEK, P. (2011).— Ecological impacts of invasive alien plants: a meta-analysis of their effects on species, communities and ecosystems. *Ecol. Lett.*, 14: 702-708.

VITOUSEK, P.M., D'ANTONIO, C.M., LOOPE, L.L., REJMANEK, M. & WESTBROOKS, R. (1997).— Introduced species: a significant component of human-caused global change. *N. Z. J. Ecol.*, 21: 1-16.

ZUUR, A.F., HILBE, J.M. & IENO, E.N. (2013).— *A beginner's guide to GLM and GLMM with R*. Highland Statistics Ltd.