



**HAL**  
open science

# Évolution des populations de Goélands bruns, argentés et marins *Larus fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus* dans l'archipel de Molène (Bretagne, France) : bilan de 50 ans de suivi des colonies

Bernard Cadiou, Pierre Yesou

## ► To cite this version:

Bernard Cadiou, Pierre Yesou. Évolution des populations de Goélands bruns, argentés et marins *Larus fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus* dans l'archipel de Molène (Bretagne, France) : bilan de 50 ans de suivi des colonies. *Revue d'Écologie*, 2006, 61 (2), pp.159-173. hal-03529953

**HAL Id: hal-03529953**

**<https://hal.science/hal-03529953>**

Submitted on 17 Jan 2022

**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.

# ÉVOLUTION DES POPULATIONS DE GOÉLANDS BRUNS, ARGENTÉS ET MARINS *LARUS FUSCUS*, *L. ARGENTATUS*, *L. MARINUS* DANS L'ARCHIPEL DE MOLÈNE (BRETAGNE, FRANCE) : BILAN DE 50 ANS DE SUIVI DES COLONIES

Bernard CADIOU<sup>1</sup> & Pierre YÉSOU<sup>2</sup>

**SUMMARY.** — *Population trends of Lesser Black-backed, Herring and Great Black-backed Gulls* *Larus fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus* in the Molène archipelago (Brittany, France): a check-up after 50 years of colony monitoring. — A fifty-year survey of breeding populations of Lesser Black-backed, Herring and Great Black-backed Gulls *Larus fuscus*, *L. argentatus*, *L. marinus* in the Molène archipelago (Brittany, France) points out radical changes and divergent demographic trends between these species. Gulls were absent from the study area in the beginning of the 20th century, the first proof of breeding being recorded in the early 1950s. From the 1960s to the 1980s, numbers increased rapidly but their multiplication rates progressively slowed. The Herring Gull initially was the more abundant species, with about 5 800 pairs in 1988, but a severe decline occurred leading to only 975 pairs in 2004 (– 83% in 16 years). For the Lesser Black-backed Gull, the highest level was recorded in 1992 with about 8 580 pairs but a decline also occurred and 4 735 pairs bred in 2004 (– 45% in 12 years). Only the Great Black-backed Gull showed a positive trend over the whole study period but stabilization seems to have occurred recently and the 466 breeding pairs in 2004 constituted the highest number recorded. The demographic changes observed at the scale of the study area are a good illustration of the changes recorded at the regional and national scale for the three species. The main factors responsible for these evolutions seem to be variability in the accessibility and abundance of anthropogenic food resources (refuse dumps and fisheries) as well as inter- and intra-specific competition (spatial competition, competition for food and predation). The actual state of knowledge does not allow to prioritize these different factors or to apprehend their interactions. The present results underline the necessity to develop ecological studies on these three gull species in the Molène archipelago. Moreover, at a fundamental level, mixed colonies of gulls constitute an interesting model to study predation and both intra- and inter-specific competition acting on community dynamics in an insular environment.

**RÉSUMÉ.** — L'analyse de l'évolution numérique des populations de Goélands bruns, argentés et marins *Larus fuscus*, *argentatus*, *marinus* durant une cinquantaine d'années dans l'archipel de Molène en Bretagne met en évidence de profonds changements et des divergences de tendance démographique selon les espèces. Au début du XX<sup>e</sup> siècle, ces espèces n'étaient pas présentes et les premières preuves de reproduction sont apportées au début des années 1950. Des années 1960 aux années 1980, les effectifs augmentent rapidement mais les rythmes d'accroissement se sont progressivement ralentis. Si le Goéland argenté a été le plus abondant, avec environ 5 800 couples en 1988, un déclin majeur survient par la suite et il ne reste que 975 couples en 2004 (– 83 %). Pour le Goéland brun, le niveau maximum est atteint en 1992 avec environ 8 580 couples, mais un déclin se produit également et 4 735 couples nichent en 2004 (– 45 %). Seul le Goéland marin affiche une tendance positive sur l'ensemble de la période d'étude, mais une stabilisation des effectifs semble se produire et les 466 couples dénombrés en 2004 représentent le niveau maximum actuellement connu. Ces évolutions enregistrées à l'échelle locale illustrent de façon plus marquée celles qui s'observent également à l'échelle nationale pour ces trois espèces de goélands. Les facteurs déterminants responsables de ces évolutions apparaissent être à la fois des variations de la disponibilité et l'abondance des ressources alimentaires d'origine humaine

---

<sup>1</sup> Bretagne Vivante — SEPNEB, 186, rue Anatole France, BP 63121, F-29231 Brest cedex 3.  
E-mail : conservation@bretagne-vivante.asso.fr

<sup>2</sup> Office National de la Chasse et de la Faune Sauvage, 53, rue Russeil, F-44000 Nantes.

(décharges et pêcheries) et des phénomènes de compétition interspécifique et intraspécifique (compétition spatiale, compétition pour la nourriture et prédation). L'état actuel des connaissances ne permet pas de hiérarchiser ces différents facteurs ni d'appréhender leurs interactions. Le présent bilan souligne donc la nécessité de développer des études sur l'écologie de ces trois espèces dans l'archipel de Molène. Par ailleurs, au plan fondamental, les colonies plurispécifiques de goélands constituent un intéressant modèle d'étude de la prédation et de la compétition intra- et interspécifique agissant sur la dynamique des communautés en milieu insulaire.

---

En France, comme dans d'autres pays d'Europe ou sur d'autres continents, les populations de plusieurs espèces de Laridés ont enregistré un formidable accroissement numérique au cours du XX<sup>e</sup> siècle, associé à une expansion géographique (voir par exemple Cramp & Simmons, 1983 ; Blokpoel & Spaans, 1991 ; Spaans *et al.*, 1991 ; Beaubrun, 1994 ; Morais *et al.*, 1998 ; Spaans, 1998a, 1998b ; Bosch *et al.*, 2000 ; Garthe *et al.*, 2000 ; Calladine, 2004 ; Madden & Newton, 2004 ; Reid, 2004 ; Yésou *et al.*, 2005). En France, les quatre espèces de grands goélands concernées sont le Goéland brun (*Larus fuscus*), le Goéland argenté (*L. argentatus*), le Goéland leucophée (*L. michahellis*) et le Goéland marin (*L. marinus*), dont les effectifs au début du XX<sup>e</sup> siècle étaient très limités et localisés (Cadiou, 2004 ; Monnat *et al.*, 2004 ; Pons, 2004 ; Vidal *et al.*, 2004).

Les principaux facteurs identifiés comme étant à l'origine de ce phénomène sont liés aux activités humaines. Outre l'arrêt des prélèvements par l'homme (alimentation, plumerie, chasse « sportive ») et les mesures de protection réglementaire prises dans différents pays durant les premières décennies du XX<sup>e</sup> siècle au bénéfice de ces espèces et de leur lieux de reproduction, le principal facteur est la mise à disposition de ressources alimentaires très abondantes, régulières et facilement accessibles (Henry & Monnat, 1980 ; Blokpoel & Spaans, 1991 ; Spaans *et al.*, 1991 ; Spaans, 1998b), provenant notamment des grandes décharges d'ordures ménagères à ciel ouvert et des pêcheries industrielles (Furness *et al.*, 1992 ; Beaubrun, 1994 ; Morais *et al.*, 1998 ; Spaans, 1998b).

Mais, depuis quelques décennies, cette évolution démographique montre une inversion de tendance, notamment pour le Goéland argenté (Spaans, 1998b ; Garthe *et al.*, 2000 ; Robertson *et al.*, 2001 ; Madden & Newton, 2004 ; Pons, 2004). Le présent article illustre les évolutions des effectifs de trois espèces de goélands (Goélands bruns, argentés et marins) à l'échelle d'un demi-siècle à travers le cas de l'archipel de Molène en Bretagne, secteur où des recensements réguliers ont été réalisés depuis les années 1950. Les connaissances acquises durant les dernières décennies sur la biologie de ces espèces permettent également de rechercher les causes probables ou possibles des évolutions observées.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### SITE D'ÉTUDE

L'archipel de Molène, situé à la pointe de la Bretagne (Fig. 1), est un ensemble d'îles et d'îlots de superficie variable, allant d'une centaine de mètres carrés pour les îlots les plus exigus à 60 hectares pour Béniguet et 75 hectares pour Molène, et présentant des milieux très diversifiés sur le plan physique et végétal (Ferry, 1956 ; Bioret & Fichaut, 1990).

Seule l'île de Molène est aujourd'hui habitée en permanence, mais d'autres grandes îles l'ont été par le passé. Des fermes ont été exploitées, pour la culture et l'élevage, jusqu'aux années 1950 sur Kemenez, Trielen et Balaneg, et jusqu'aux années 1980 sur Béniguet (Ferry, 1956 ; Prieur, 1976 ; Yésou *et al.*, 1993 ; Brigand, 2002). Jusqu'aux années 1940, une activité saisonnière de récolte des algues avait également cours sur ces îles, tout comme sur Banneg, et des goémoniers s'y installaient d'avril-mai à septembre-octobre.

L'archipel de Molène se situe au sein de la Réserve de la biosphère d'Iroise, label décerné par l'UNESCO en 1988. Une partie des îles et îlots bénéficie d'un statut de réserve où l'accès est aujourd'hui réglementé (réserve naturelle d'Iroise, réserve de chasse et de faune sauvage de Béniguet ou réserve biologique) (Yésou *et al.*, 1993 ; Brigand, 2002). Secteur géographique d'importance majeure pour l'avifaune marine, tant à l'échelle régionale que nationale, l'archipel héberge neuf des 17 espèces d'oiseaux marins à reproduction régulière en Bretagne et en a aussi accueilli quatre autres par le passé (Monnat, 1982 ; Cadiou, 2002).

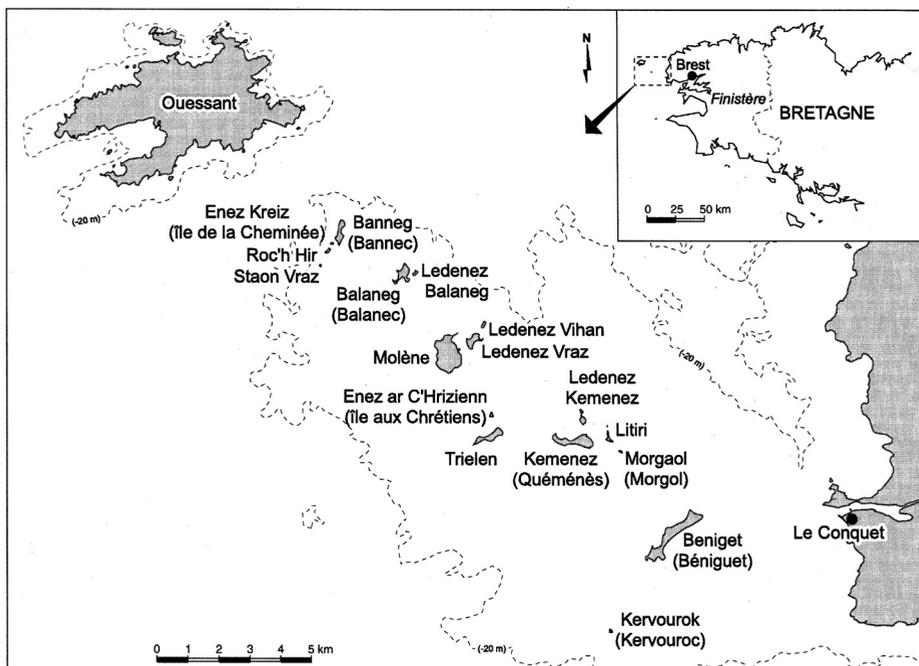


Figure 1. Localisation des différentes îles de l'archipel de Molène. La toponymie utilisée est celle retenue par Monnat (1968) et la toponymie qui figure sur les cartes de l'IGN est indiquée entre parenthèses.

## FRÉQUENCE DES RECENSEMENTS

L'archipel n'a que rarement été visité par les naturalistes de la fin du XIX<sup>e</sup> siècle au début du XX<sup>e</sup> siècle (Monnat, 1968). Les visites de C. Ferry en 1954, 1955 et 1956 ont marqué le début d'un engouement des ornithologues pour ce secteur (Ferry, 1956 ; Monnat, 1968). Des prospections régulières de la quasi-totalité des îlots sont ensuite effectuées sur la période 1965-1971 (Monnat, 1968 ; Brien, 1970 ; données inédites). Peu de données ont été collectées les années suivantes (Prieur, 1976) et il faut attendre 1977-1978 pour qu'un nouveau recensement complet des colonies de goélands soit réalisé, les suivants ayant eu lieu en 1987-1988, 1992, 1997, 2001 et 2004. Certaines colonies ont aussi fait l'objet de décomptes plus réguliers. C'est le cas sur Banneg, Enez Kreiz et Roc'h Hir de 1981 au milieu des années 1990, avec la mise en place d'études sur diverses espèces d'oiseaux marins et d'un programme de recherche sur le Goéland marin (Monnat, 1982 ; Linard & Monnat, 1990). Dans le cadre d'une étude sur l'impact des goélands sur l'évolution de la végétation, des recensements ont également été réalisés en 1990, 1993 et 1996 (Bioret & Fichaut, 1990 ; B. Fichaut, comm. pers.), mais sans distinction des espèces. A l'occasion des quatre enquêtes nationales « oiseaux marins nicheurs » (1968-1970, 1977-1978, 1987-1989 et 1997-1999), le recensement complet effectué dans l'archipel de Molène permet de connaître l'importance des effectifs locaux par rapport aux effectifs bretons ou français de l'époque (Cadiou, 2004 ; Monnat *et al.*, 2004 ; Pons, 2004).

## MÉTHODES DE COMPTAGE

Dans les années 1950-1960, les observateurs indiquent que la marge d'erreur des dénombrements peut atteindre 20 à 30 % selon les méthodes utilisées (Ferry, 1956 ; Monnat, 1968). A partir de la fin des années 1970, les comptages ont été effectués selon une méthodologie standardisée (Nettleship, 1976 ; Migot & Linard, 1984 ; Walsh *et al.*, 1995) mais adaptée au cas par cas à la configuration de l'île et à l'importance des effectifs de goélands. La recherche des nids se fait avec ou sans délimitation de transects, et une marque est généralement déposée dans chaque nid pour éviter les doubles comptages. Dans quelques cas, les effectifs ont été estimés à partir de dénombrements sur des zones témoins ou d'observations à distance (cas notamment de Banneg en 1982, 1989-1991 et 1993).

L'unité de décompte pour les recensements est le nid bien formé ou, notamment dans le cas des suivis dans la saison du Goéland marin, le nid ayant reçu une ponte. Les couples de Goélands bruns pouvant construire plus d'un nid sur leur territoire (O'Connell *et al.*, 1997), il est important de ne considérer que les nids vides avec un indice d'occupation récente (coupe bien nette, apports de végétation fraîche). Cependant, en cas de forte prédation par les Goélands marins, l'identification des nids détruits récemment et ayant probablement contenu des œufs est plus délicate

(cas à Banneg en 1997). Si les nids des Goélands marins sont aisément identifiables par la taille des œufs, et généralement aussi par celle du nid, ceux des Goélands bruns et des Goélands argentés ne sont pas objectivement séparables (grand recouvrement dans la taille et la teinte des œufs). Sur les colonies mixtes, ils sont donc comptés ensemble et la proportion de chacune des deux espèces est estimée.

Sur le littoral français, la période optimale préconisée pour les recensements de ces trois espèces est la seconde quinzaine de mai (Monnat & Cadiou, 2004), quand la grande majorité des pontes a eu lieu et que les éclosions sont encore peu nombreuses. Dans l'archipel de Molène, les dates moyennes de ponte complète se situent vers les 6-10 mai pour les Goélands argentés et marins et vers les 12-21 mai pour les Goélands bruns (Linard, 1984, 1990 ; Migot & Linard, 1984 ; Linard & Monnat, 1990). En 2004, par exemple, les dénombrements se sont étalés du 17 au 27 mai. Lorsque les recensements sont effectués plus tôt en saison, un facteur de correction doit être appliqué pour éviter une sous-estimation des effectifs. La méthode consiste alors à recompter des zones témoins quelques semaines plus tard pour calculer un taux d'augmentation du nombre de nids, séparément pour les Goélands bruns et pour les Goélands argentés, permettant ainsi d'extrapoler les effectifs totaux (cas de Banneg en 1983 et de Béniguet en 1992 ; Migot & Linard, 1984 et données inédites).

Globalement, les décomptes sont plus fiables pour les Goélands marins car, pour les deux autres espèces, la précision des chiffres est fonction de la date de comptage, de l'estimation de leur proportion respective et de la méthode retenue.

## PRODUCTION EN JEUNES

Peu de données ont été collectées sur la production en jeunes chez les Goélands bruns et argentés. Par contre, il existe des données assez précises chez les Goélands marins sur la période 1981-1990, grâce au baguage des poussins (Linard & Monnat, 1990). Puis, à partir de 1998, des données parcellaires permettent dans certains cas d'obtenir un ordre de grandeur de la production. Il s'agit du nombre de grands jeunes, déjà volants ou non, observés sur l'estran ou sur l'eau à proximité immédiate des îlots lors de visites effectuées entre la fin juin et la fin juillet. En l'absence de recherche systématique, quelques jeunes goélands peuvent cependant passer inaperçus.

## ANALYSES STATISTIQUES

Pour l'analyse statistique de l'évolution numérique des trois espèces de goélands à l'échelle de l'ensemble de l'archipel de Molène, le modèle testé est une régression polynomiale des effectifs annuels (après transformation logarithmique) en fonction de l'année et du carré de l'année. L'utilisation de cette équation du second degré ( $y = a_1x + a_2x^2 + b$ ) permet de tester l'ajustement d'un modèle parabolique à l'évolution des effectifs (Legendre & Legendre, 1998).

# RÉSULTATS

## DONNÉES ANCIENNES

En 1880, 1914 et 1919, L. Bureau visite Banneg et ses îlots annexes, ainsi que Trielen et Enez ar C'Hzrienn, mais ne mentionne pas la présence de goélands (Ferry, 1956). Les périodes d'implantation ne sont pas connues avec précision mais, en 1952, R.M. Lockley fait état de la reproduction des trois espèces sur Kervourok et de leur absence de Béniguet (respectivement 75, 12 et 2 couples de Goélands bruns, argentés et marins ; R.M. Lockley, manuscrit inédit). Puis C. Ferry effectue des visites en 1954-1956 sur la quasi-totalité des îles et îlots de l'archipel. Le Goéland marin est alors nicheur sur Kervourok et Banneg et les Goélands brun et argenté sur Kervourok, Litiri et Banneg (Ferry, 1956).

## ÉVOLUTION DEPUIS LES ANNÉES 1950

Les différents secteurs de l'archipel de Molène sont progressivement colonisés par les trois espèces de goélands dans les années 1960-1970 (Fig. 2). Tant durant les périodes d'accroissement que durant les périodes de décroissance, les effectifs des trois espèces ont évolué à des rythmes variés à l'échelle de l'ensemble de l'archipel. Des différences d'évolution numérique ont également été constatées entre îlots ou groupes d'îlots, où les effectifs maximum n'ont pas toujours été enregistrés aux mêmes périodes (Fig. 2).

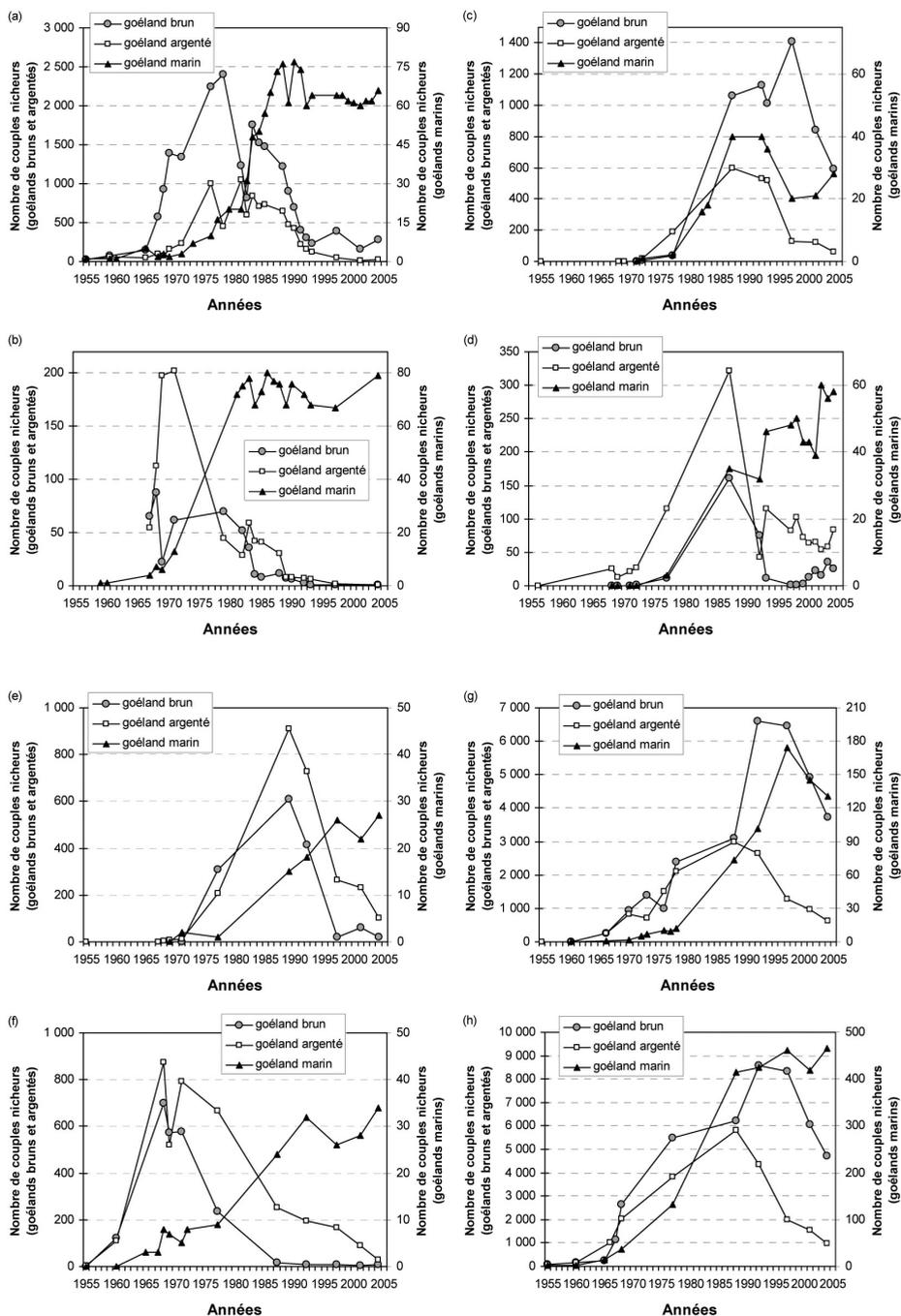


Figure 2. Évolution des effectifs (en nombre de couples nicheurs) pour les Goélands bruns, argentés et marins par îlot ou groupe d'îlots (a) Banneg, (b) Enez Kreiz et Roc'h Hir, (c) Balaneg et Ledenez Balaneg, (d) Enez ar C'Hzrienn et Trielen, (e) Kemenez et Ledenez Kemenez, (f) Litiri et Morgol, (g) Bénéguet et (h) pour l'ensemble de l'archipel de Molène (en considérant un effectif de 60 couples pour Roc'h Hir en 2001).

## Goéland brun

Le Goéland brun a connu un important accroissement des effectifs dans les années 1950-1960 au cours desquelles le taux moyen d'accroissement annuel est de l'ordre de + 40 %. Entre 1968 et 1977, on assiste à un doublement de la population (Tableau I ; Fig. 2h). Le taux moyen d'accroissement annuel est alors de + 8,4 %, valeur légèrement supérieure au taux calculé à l'échelle régionale et nationale, soit respectivement + 7,1 % et + 7,5 % (Cadiou, 2004). Durant la décennie suivante, la croissance ralentit fortement (+ 1,1 % par an) bien qu'elle se poursuive à un rythme assez élevé à l'échelle régionale et nationale (environ + 6,0 % par an). Puis, entre 1988 et 1992, le taux moyen d'accroissement annuel est à nouveau de + 8,4 %. Le niveau maximum des effectifs est dénombré en 1992 avec 8 581 couples. Cette dernière période d'augmentation des Goélands bruns ne se traduit pas de manière homogène à l'échelle des différentes colonies (Fig. 2). Elle résulte d'un doublement des effectifs sur Béniguet (de 3 100 couples en 1988 à 6 610 en 1992) car, dans le même temps, la situation est stable à Balaneg (1 050 couples en 1987, 1 110 en 1992) et les effectifs sont divisés par quatre à Banneg (1 220 couples en 1988, 300 couples en 1992). Le taux annuel passe à - 0,6 % de 1992 à 1997 puis la décroissance s'accélère avec - 7,8 % de 1997 à 2004. Depuis 1992, le nombre de couples nicheurs a été réduit de 45 %. La régression polynomiale est très significative :  $F_{2,8} = 55,38$ ,  $p < 0,001$  pour le modèle avec  $R^2 = 93,26$  %. En 2004, la plus importante colonie est celle de Béniguet avec 3 650-3 780 couples.

TABLEAU I

Récapitulatif des dénombrements exhaustifs des Goélands bruns, argentés et marins de 1968 à 2004 dans l'archipel de Molène (effectif minimum et maximum et moyenne par espèce) et importance régionale et nationale des effectifs nicheurs (en %)

Année	Goéland brun ( <i>L. fuscus</i> )	Goéland argenté ( <i>L. argentatus</i> )	Goéland marin ( <i>L. marinus</i> )
1968*	2 633-2 688 (2 661)	1 991-2 052 (2 022)	35-38 (37)
% Molène / Bretagne	37,6	7,3	13,2
% Molène / France	35,8	5,4	11,4
1977*	5 389-5 595 (5 492)	3 713-3 915 (3 814)	128-136 (132)
% Molène / Bretagne	44,9	8,3	16,1
% Molène / France	41,5	6,0	13,4
1988*	6 053-6 368 (6 211)	5 736-5 866 (5 801)	413-414 (414)
% Molène / Bretagne	28,2	9,6	23,2
% Molène / France	26,9	6,6	18,6
1992	8 173-8 988 (8 581)	4 145-4 557 (4 351)	409-440 (425)
1997*	8 293-8 381 (8 337)	1 997-2 027 (2 012)	460-462 (461)
% Molène / Bretagne	38,9	4,5	15,1
% Molène / France	36,8	2,6	11,2
2001**	5 916-6 230 (6 073)	1 516-1 537 (1 527)	351-364** (358)
2004	4 658-4 810 (4 734)	938-1 012 (975)	463-468 (466)

\* Décomptes réalisés durant les recensements nationaux des oiseaux marins nicheurs (cf. Cadiou, 2004 ; Monnat *et al.*, 2004 ; Pons, 2004).

\*\* Effectifs 2001 sous-estimés pour les Goélands marins en l'absence de recensement de l'îlot de Roc'h Hir (très probablement de l'ordre d'une soixantaine de couples).

## *Goéland argenté*

Le Goéland argenté a lui aussi connu un important accroissement des effectifs dans les années 1950-1960 et le taux moyen d'accroissement annuel est alors, comme pour le Goéland brun, de l'ordre de + 40 %. Dans les années 1970-1980, l'augmentation est moins rapide que celle du Goéland brun (Tableau I ; Fig. 2h). Le taux moyen d'accroissement annuel est de + 7,3 % entre 1968 et 1977 et de + 3,9 % entre 1977 et 1988. Durant ces mêmes périodes, les taux calculés à l'échelle régionale et nationale sont respectivement de + 6,5 % et + 7,0 % puis de + 2,8 % et + 3,2 % (Pons, 2004). C'est en 1988 que le maximum a été atteint avec 5 801 couples. Depuis lors, le nombre de nicheurs a été réduit de 83 %, soit un taux moyen d'évolution annuelle de - 10,5 %. Sur la période 1988-1997, ce taux est de - 11,1 % par an, à comparer au taux de - 2,9 % et - 1,1 % observé en Bretagne et en France. Le taux annuel passe à - 6,7 % de 1997 à 2001 puis à - 13,9 % de 2001 à 2004. Le déclin est donc très rapide et l'espèce compte maintenant moins d'un millier de couples dans l'archipel. C'est le plus bas niveau jamais enregistré depuis une quarantaine d'années. La régression polynomiale est hautement significative :  $F_{2,7} = 126,34$ ,  $p < 0,001$  pour le modèle avec  $R^2 = 97,30$  %. En 2004, la plus importante colonie est celle de Béniguet avec 601-660 couples.

## *Goéland marin*

Pour le Goéland marin, le taux moyen d'accroissement annuel dans les années 1950-1960 est de l'ordre de + 40 %, comme pour les deux autres espèces. Par contre, l'accroissement des effectifs durant les années 1970-1980 s'est effectué à un rythme bien plus élevé. Le taux moyen d'accroissement annuel est en effet de + 15,2 % entre 1968 et 1977, valeur approximativement deux fois plus élevée que pour les deux autres espèces, et de + 11,0 % entre 1977 et 1988, la différence avec les deux autres espèces étant alors encore plus marquée (Tableau I). Durant ces deux périodes, les taux calculés à l'échelle régionale et nationale sont respectivement de + 14,4 % et + 14,9 % puis de + 8,1 % et + 8,5 % (Monnat *et al.*, 2004). La croissance s'est considérablement ralentie depuis, avec + 1,2 % par an de 1988 à 1997, valeur inférieure au taux d'évolution en Bretagne et en France (+ 5,5 % et + 6,3 % ; Monnat *et al.*, 2004) et + 0,2 % de 1997 à 2004. Le nombre de nicheurs montre donc une relative stabilité avec environ 465 couples ces dernières années, mis à part le recul temporaire enregistré en 2001. La régression polynomiale est hautement significative :  $F_{2,7} = 157,25$ ,  $p < 0,001$  pour le modèle avec  $R^2 = 97,82$  %. En 2004, la plus importante colonie est, comme pour les deux autres espèces, celle de Béniguet avec 131 couples. Curieusement, après celle de Kervourok, la colonie de Béniguet est la seule qui ait connu un net recul ces dernières années, avec une réduction des effectifs de 25 % entre 1997 et 2001.

## PRODUCTION EN JEUNES

### *Goéland brun et Goéland argenté*

Sur Banneg, des estimations en 1983 et 1984 sur un secteur de l'île donnent respectivement 0,5-0,8 et 0,2-0,4 jeune par couple pour les Goélands argentés (Migot, 1987). Toujours sur Banneg, la production a été quasi nulle certaines années pour les Goélands bruns et argentés (1989, 1991, 1993 et 1998 par exemple), la prédation intra- et interspécifique étant responsable des échecs. En 2003, par contre, la situation était nettement meilleure pour les Goélands bruns (plusieurs dizaines de jeunes, sans décompte plus précis). Sur Béniguet, des estimations donnent un ordre de grandeur de 0,3 et 0,4-0,5 jeune par couple respectivement pour les Goélands bruns et les Goélands argentés en 2004, mais la production y a aussi été beaucoup plus réduite certaines années.

## Goéland marin

Les données disponibles sur la production chez les Goélands marins proviennent de trois îlots voisins (Tableau II), et les résultats obtenus ne traduisent pas nécessairement la situation dans les autres secteurs de l'archipel. Il apparaît, à quelques exceptions près, que la production était généralement comprise entre 0,5 et 1 jeune par couple dans les années 1980, mais inférieure à 0,5 jeune par couple depuis la fin des années 1990. Sur le petit îlot d'Enez Kreiz, la production n'a jamais dépassé 0,2 jeune par couple depuis 1998, sauf en 2004 (Tableau II). Une comparaison n'est cependant pas possible avec les années 1980, les données sur la production étant fournies globalement pour les trois îlots (Linard & Monnat, 1990 ; Tableau II). La seule autre estimation disponible provient de Béniguet, où la production était inférieure à 0,4 jeune par couple en 2004. Pour les années directement antérieures, bien que non quantifiée, la production y apparaît nettement inférieure à cette valeur.

TABLEAU II

*Données sur la production des Goélands marins de l'archipel de Molène entre 1981 et 2004  
(nombre moyen de jeunes par couple ; N = nombre de couples considérés)*

Année	Banneg + Enez Kreiz + Roc'h Hir	Banneg	Enez Kreiz
1981	0,89 (N = 64)	–	–
1982	1,28 (N = 102)	–	–
1983	0,96 (N = 126)	–	–
1985	0,67 (N = 132)	–	–
1987	0,58 (N = 151)	–	–
1988	0,34 (N = 157)	–	–
1989	1,12 (N = 130)	–	–
1990	0,47 (N = 154)	–	–
1998	–	0,25-0,50 (N = 63-64)	0,14 (N = 7)
1999	–	–	≥ 0,17 (N = 6)
2000	–	≤ 0,16 (N = 61)	0 (N = 8)
2001	–	≥ 0,26 (N = 46-48)	0,13 (N = 8)
2002	–	–	0,00-0,17 (N = 6-7)
2003	–	≥ 0,49 (N = 61-62)	≤ 0,14 (N = 7)
2004	–	≥ 0,53 (N = 63-68)	0,57 (N = 7)

1981-1990 = d'après Linard & Monnat, 1990 ; 1998-2004 = B. Cadiou obs. pers. (en 2001, les données ne sont disponibles que pour la partie nord de Banneg).

## DISCUSSION

### ÉVOLUTION DES EFFECTIFS

À l'échelle d'un demi-siècle, les populations de goélands de l'archipel de Molène ont donc enregistré de profonds changements, tant au plan numérique qu'au plan de la répartition spatiale entre les différents groupes d'îles et îlots. Leur implantation et l'augmentation rapide de leurs effectifs coïncident avec l'arrêt des activités humaines sur les plus grandes îles (agriculture et récolte du goémon), mettant alors à leur disposition des espaces vierges et tranquilles, dans le contexte régional d'une phase d'essor bien marqué des populations. L'accroissement initial pour les trois espèces a fait place à des évolutions divergentes ou pour le moins décalées : décroissance pour les Goélands argentés d'abord, puis pour les Goélands bruns quelques années plus tard et stabilisation pour les Goélands marins

(Tableau I ; Fig. 2g). Les évolutions enregistrées durant les dernières décennies dans l'archipel de Molène illustrent généralement bien celles que connaissent ces espèces, tant à l'échelle régionale que nationale ou même parfois internationale. Pour le Goéland brun, les résultats du recensement national de la fin des années 1990 montraient une stabilisation globale des effectifs et des diminutions locales (Cadiou, 2004). Cependant, à l'échelle européenne, l'espèce est toujours en augmentation, même si des diminutions sont aussi enregistrées localement (Calladine, 2004). Pour le Goéland argenté, un net ralentissement du rythme d'accroissement avait été mis en évidence à la fin des années 1980 et le déclin constaté dans les années 1990 concernait principalement la Bretagne et certains secteurs de Normandie (Debout, 1993 ; Cadiou, 2002 ; Pons, 2004). Le taux annuel de décroissance pour l'ensemble des colonies du Finistère était de  $-1,9\%$  sur la période 1988-1998, contre  $-11,1\%$  dans l'archipel de Molène, ce qui n'exclut donc pas la possibilité d'une émigration de l'archipel de Molène vers d'autres colonies. Si l'évolution des effectifs de Goélands argentés se poursuit comme le prédit le modèle de régression polynomiale, cela signifie qu'il resterait dans l'archipel de Molène environ 200 couples en 2010, une cinquantaine en 2015 et une dizaine seulement en 2020. L'espèce a aussi enregistré de nettes réductions d'effectifs dans d'autres pays. En Irlande par exemple, c'est un déclin majeur avec une réduction globale de  $83\%$  entre 1985-1988 et 1998-2002 (Madden & Newton, 2004), valeur similaire à celle enregistrée sur la période 1988-2004 dans l'archipel de Molène. Pour le Goéland marin, la population française continue de s'accroître à un rythme assez soutenu, même s'il s'est un peu ralenti ( $+6\%$  par an ; Monnat *et al.*, 2004), ce qui contraste avec la phase de stabilisation des effectifs dans l'archipel de Molène, qui pourrait être le signe avant-coureur d'un déclin ultérieur. Ailleurs en Europe, les effectifs apparaissent plutôt stables, mais avec néanmoins des réductions locales (Reid, 2004).

Tant à l'échelle régionale que nationale, l'archipel de Molène constitue un secteur d'importance majeure pour le Goéland brun et le Goéland marin, avec respectivement plus d'un tiers et plus de  $10\%$  des effectifs correspondants de ces espèces (Tableau I). Pour le Goéland argenté, l'importance est moindre avec  $2$  à  $5\%$  des effectifs à ces mêmes échelles géographiques (Tableau I). A l'échelle européenne, l'archipel abrite environ  $1,6\%$  de la population du Goéland brun (dont  $1,2\%$  sur Béniguet ; Cadiou, 2004 ; Calladine, 2004) et moins de  $0,5\%$  pour les deux autres espèces (Madden & Newton, 2004 ; Monnat *et al.*, 2004 ; Pons, 2004 ; Reid, 2004).

## MÉCANISMES DÉMOGRAPHIQUES

Compte tenu des informations disponibles et des connaissances acquises sur le fonctionnement des populations d'oiseaux marins (Croxall & Rothery, 1991 ; Cairns, 1992 ; Migot, 1992), il est possible de proposer le scénario suivant pour résumer l'histoire des populations de goélands sur le littoral breton. Durant les années 1960-1980, l'accroissement considérable des effectifs (Goéland argenté et à une moindre échelle Goéland brun) serait imputable à la fois à une forte production en jeunes, à une survie élevée et très probablement à une immigration en provenance de colonies plus nordiques (mer Celtique notamment). Cet accroissement a engendré une saturation des colonies naturelles et, par un effet densité-dépendant, un accroissement de la fraction non reproductrice (Migot, 1992 ; Pons & Migot, 1995). Les goélands ont alors étendu leur aire de reproduction et colonisé de nouveaux milieux, notamment les milieux urbains (Cadiou, 1997). Mais, dès les années 1980 (et localement plus tôt), la situation a commencé à changer, avec un ralentissement de la croissance qui conduira à une stabilisation globale pour le Goéland brun et à une décroissance pour le Goéland argenté (Pons, 1992a, 2004 ; Debout, 1993 ; Pons & Migot, 1995 ; Siorat & Bredin, 1996 ; Cadiou, 2004). Depuis lors, à quelques exceptions près, les effectifs du Goéland argenté déclinent dans les colonies naturelles et s'accroissent dans les colonies urbaines. Il n'est pas non plus à exclure que, dans les années 1980-1990, un « exode littoral » se soit produit, les oiseaux (premiers reproducteurs ou reproducteurs expérimentés) délaissant leur milieu naturel d'origine (principalement insulaire) pour s'implanter en milieu urbain, où le bon succès de la reproduction rend les colonies très attractives (Cadiou, 1997 ; Rock, 2005).

La plus importante colonie urbaine proche de l'archipel de Molène est située à Brest, à une trentaine de kilomètres (Fig. 1). Les premiers cas de reproduction y remontent à la fin des années 1970 et la ville héberge environ un millier de couples en 2004, dont approximativement 90 % de Goélands argentés (Camberlein & Floté, 1980 ; Cadiou, 1997 ; Cadiou *et al.*, 2005).

## FACTEURS LIMITANTS

A l'échelle de l'ensemble de l'archipel de Molène, l'action directe de l'homme n'apparaît pas susceptible d'avoir eu une influence significative sur l'évolution démographique des populations de goélands durant les dernières décennies (destructions de pontes ou d'adultes, tourisme nautique et dérangement ; Prieur, 1976 ; Camberlein & Floté, 1979 ; Yésou *et al.*, 1993 ; Brigand, 2002 ; J.-Y. Monnat, comm. pers.). Ce qui n'exclut pas la possibilité d'un effet négatif sur quelques îlots.

Un impact des maladies, comme le botulisme, a été avancé comme étant un facteur responsable du déclin des effectifs de Goélands argentés dans certaines régions, d'Irlande ou de Grande-Bretagne par exemple (Perrins & Smith, 2000 ; Madden & Newton, 2004). Mais cette hypothèse reste très controversée (Coulson, 2005) et, en Bretagne, aucun cas de mortalité massive de goélands n'a jamais été constaté.

Il n'existe aucun prédateur terrestre dans l'archipel, à l'exception des Rats surmulots (*Rattus norvegicus*) sur Trielen (où ils ont été éradiqués en 1996 : Kerbiriou *et al.*, 2004) et sur les Ledenez de Molène, que fréquentent également des Chats domestiques (*Felis domesticus*). En revanche, un impact direct des Goélands marins est indéniable sur les îlots les plus petits ou sur certains secteurs des îles plus étendues (Migot & Linard, 1984 ; Migot, 1987 ; Linard & Monnat, 1990). Il est d'autant plus marqué que leur densité relative est élevée, au-delà d'un seuil de 2 couples par hectare, et cette pression peut engendrer des déplacements de reproducteurs de plus ou moins grande ampleur chez les deux autres espèces (Linard & Monnat, 1990). Ainsi, dès le début des années 1970, les Goélands bruns et argentés quittent Roc'h Hir et Enez Kreiz pour Banneg (Fig. 2a & 2b). Ensuite, au début des années 1980, une nouvelle phase d'émigration massive conduit au déclin des Goélands bruns et argentés sur Banneg et à leur accroissement sur Balaneg, phénomène confirmé par des contrôles d'individus bagués (Fig. 2a & 2c). Le déclin des Goélands bruns et argentés sur d'autres secteurs de l'archipel peut s'expliquer de la même manière.

Les ressources alimentaires constituent aussi un facteur limitant potentiel. A la fois prédateurs et charognards, les goélands exploitent les milieux marins, littoraux et continentaux, et se nourrissent aussi bien de vertébrés que d'invertébrés ou de rejets de pêche. Même si la situation peut varier selon les régions et les colonies, le Goéland brun s'alimente plus loin en mer tandis que le Goéland argenté fréquente plus les décharges et que le Goéland marin est un plus redoutable prédateur (Cramp & Simmons, 1983 ; Götmark, 1984 ; Kubetzki & Garthe, 2003).

Les Goélands argentés de l'archipel de Molène, et d'autres colonies du Finistère, fréquentaient assidûment la décharge d'ordures ménagères du Spennot, mise en service à Brest à la fin des années 1960 et fermée durant l'hiver 1988-1989 (Camberlein & Floté, 1978, 1979, 1980 ; Monnat, 1988 ; Pons, 1992a, 1992b). Leur régime alimentaire dans l'archipel n'a cependant fait l'objet que d'une étude ponctuelle en 1983 sur Banneg, montrant que 48 % des régurgitats des poussins étaient constitués de déchets d'origine anthropique (Migot, 1987). La fermeture des décharges, Spennot et autres, a donc obligé les Goélands argentés à rechercher de nouvelles sources de nourriture. Si ces sources alternatives s'avèrent insuffisantes, une compétition accrue pour la nourriture peut se développer au niveau intraspécifique, voire interspécifique (Noordhuis & Spaans, 1992 ; Bukacinski *et al.*, 1996 ; Garthe *et al.*, 1999 ; Rodway & Regher, 1999 ; Rome & Ellis, 2004). Une baisse des performances reproductrices a été enregistrée après la fermeture de la décharge du Spennot sur une colonie de la rade de Brest (Pons, 1992a, 1992b ; Pons & Migot, 1995), comme ailleurs dans des situations similaires (Kilpi & Öst, 1998 ; Rodway & Regher, 1999), mais aucune donnée comparable n'est disponible pour cette période dans l'archipel de Molène.

Pour les Goélands bruns, les causes de réduction des effectifs sont moins évidentes. Sa moindre dépendance vis-à-vis des décharges pourrait être un des éléments d'explication du plus faible taux de diminution des effectifs que pour le Goéland argenté. Si la disponibilité des rejets de pêche a été avancée comme hypothèse pour expliquer le déclin de l'espèce au Pays de Galles (Grande-Bretagne) (Perrins & Smith, 2000 ; Calladine, 2004), l'absence d'informations sur l'écologie alimentaire des Goélands bruns à la pointe de la Bretagne ne permet cependant pas de juger de la validité d'une telle hypothèse localement.

Les Goélands marins se retrouvent quant à eux dans une situation où une importante source de nourriture locale, en l'occurrence les deux autres espèces de goélands, est en forte diminution. En outre, sur certaines îles, les Lapins (*Oryctolagus cuniculus*), autre source de nourriture locale, ont disparu. Même si la part des poissons et des invertébrés marins dans leur alimentation n'est pas connue, il est possible d'envisager que cela a entraîné une augmentation de la prédation intraspécifique et de la prédation sur d'autres espèces locales, comme l'Océanite tempête (*Hydrobates pelagicus*) (Linard & Monnat, 1990 ; Cadiou, 2002 ; Monnat *et al.*, 2004). Il faut cependant noter que les effectifs de Goélands marins diminuent sur Béniguet où, pourtant, l'espèce ne manque *a priori* pas de proies, les Lapins et les goélands y constituant toujours une part importante du régime alimentaire.

La production en jeunes est un paramètre important car une répétition annuelle d'échecs plus ou moins massifs de la reproduction entraîne une nette réduction du nombre de recrues potentielles d'origine locale et, à terme, une stabilisation ou une réduction des effectifs reproducteurs (Camberlein & Floté, 1980 ; Croxall & Rothery, 1991 ; Wanless *et al.*, 1996). Cela peut aussi engendrer une émigration de certains adultes vers d'autres colonies plus productives et donc plus attractives (Kilpi & Öst, 1998 ; Oro *et al.*, 2004). Une forte densité des nicheurs est susceptible d'induire une prédation intraspécifique accrue sur les œufs et les poussins (Butler & Janes-Butler, 1982 ; Linard & Monnat, 1990 ; Bukacinski *et al.*, 1996). La domination territoriale et la prédation par les Goélands marins peut d'ailleurs contribuer à la densification des colonies des deux autres espèces et aggraver la situation (Linard & Monnat, 1990). Une réduction des ressources alimentaires peut aussi entraîner une baisse de l'assiduité parentale et une exposition accrue des poussins aux aléas météorologiques ou à la prédation (Pons, 1992b ; Bukacinski *et al.*, 1996, 1998 ; Kilpi & Öst, 1998 ; Spaans, 1998b ; Garthe *et al.*, 1999 ; Rodway & Regher, 1999 ; Perrins & Smith, 2000 ; Duhem *et al.*, 2002). Cette mortalité peut être plus intense chez les Goélands argentés que chez les Goélands bruns car les premiers s'installent sur des zones plus dégagées, offrant moins d'abris aux poussins (Calladine, 1997 ; Garthe *et al.*, 1999). Dans l'archipel de Molène, les données sur la production sont cependant trop fragmentaires pour juger d'une éventuelle différence entre ces deux espèces. Il n'en demeure pas moins que la production apparaît globalement plus faible que dans d'autres colonies (moins de 0,5 contre plus de 1 jeune par couple ; Camberlein & Floté, 1978 ; Cramp & Simmons, 1983 ; Migot, 1987 ; Kilpi & Öst, 1998). Les Goélands marins dans le nord de l'archipel connaissent eux aussi un médiocre succès de la reproduction durant les dernières années d'étude, en comparaison des valeurs observées antérieurement dans les mêmes colonies ou dans d'autres pays (de l'ordre de 0,7 à 1,7 jeune par couple ; Butler & Janes-Butler, 1982 ; Linard & Monnat, 1990 ; Perrins & Smith, 2000 ; Mavor *et al.*, 2004). L'influence respective de la prédation et des ressources alimentaires n'est cependant pas connue.

## CONCLUSION

Faute d'études spécifiques menées localement, et comme il n'est pas toujours possible d'établir un lien direct indiscutable entre des variations numériques et tel ou tel facteur (Morris *et al.*, 2003), une part de spéculation demeure dans l'explication des changements constatés depuis la fin des années 1980 dans l'évolution des populations des trois espèces de goélands dans l'archipel de Molène. Il est néanmoins possible de suggérer que ces changements s'expliquent probablement par les effets conjugués de différents facteurs et par leur enchaînement. En particulier, l'accroissement de la densité des colonies et la réduction des

ressources alimentaires (notamment d'origine anthropique) ont vraisemblablement entraîné une intensification de la compétition (intra- et interspécifique) et de la prédation. L'influence respective des différents éléments de ce cocktail de facteurs a probablement varié selon les années et selon les colonies, ne serait-ce que parce que leurs répercussions sur chacune des espèces, en termes de production (mortalité directe des poussins par famine ou indirecte par prédation), de survie (premier hiver et survie ultérieure), de non-reproduction ou d'émigration, divergent notamment en fonction de leur écologie alimentaire et de leur habitat de reproduction. Un tel scénario est évidemment complexe et ne peut se résumer à un facteur principal ou prépondérant.

Les hypothèses présentées pourraient être validées ou infirmées en démontrant les effets, ou l'absence d'effet, des différents facteurs évoqués. Pour ce faire, plusieurs axes prioritaires de recherche peuvent être dégagés pour permettre de mieux comprendre l'évolution récente et future des populations de goélands, tant à l'échelle locale (archipel de Molène) que régionale ou même nationale. De telles recherches impliquent l'étude approfondie des trois espèces considérées et de leurs interactions. En particulier il est nécessaire de :

- poursuivre les recensements réguliers selon une périodicité de 3 ou 4 ans (mais de tels inventaires ne permettent que de dresser des constats sans fournir d'explications aux évolutions observées) ;

- mettre en place des études pour mesurer les variations (dans l'espace et dans le temps) des paramètres de reproduction des trois espèces (volume de ponte, taux d'échec, production en jeunes) ;

- mettre en place des études portant sur les relations interspécifiques et intraspécifiques chez les trois espèces (compétition spatiale à terre, compétition pour les ressources alimentaires à terre ou en mer, prédation) ;

- mettre en place des études portant sur le régime alimentaire des trois espèces durant la période de reproduction (adultes et poussins) et dans la mesure du possible en période internuptiale ;

- envisager de remettre en œuvre des programmes de baguage, arrêtés depuis les années 1980 pour les Goélands bruns et argentés et depuis le milieu des années 1990 pour les Goélands marins, pour étudier en particulier les phénomènes d'échanges entre colonies, la survie des individus et le taux de non-reproduction des adultes.

Les résultats ainsi obtenus pourraient être comparés à ceux des études menées sur les colonies bretonnes de goélands dans les années 1970-1980, durant la phase d'expansion des trois espèces (Camberlein & Floté, 1978, 1979, 1980 ; Linard, 1984, 1990 ; Migot, 1987, 1992 ; Linard & Monnat, 1990 ; Pons, 1992a, 1992b ; Pons & Migot, 1995). Dans un contexte plus large, de telles études permettraient également de poursuivre l'évaluation de l'impact des colonies de goélands sur les écosystèmes insulaires, que ce soit sur la flore ou sur diverses espèces d'oiseaux nicheurs (Bioret & Fichaut, 1990 ; Bioret *et al.*, 1991 ; Vidal *et al.*, 1998 ; Gourmelon *et al.*, 2003 ; Cadiou, 2002 ; Monnat *et al.*, 2004 ; Pons, 2004). Le modèle biologique que forment les goélands et leur environnement est particulièrement propice à l'étude de problèmes relevant de l'écologie fondamentale, notamment sur les questions de compétition et de prédation. Il montre aussi combien ces écosystèmes insulaires présentent un intérêt privilégié en constituant de véritables laboratoires d'étude.

## REMERCIEMENTS

Nous remercions les nombreuses personnes, dont des habitants de l'île Molène, qui ont participé bénévolement aux recensements réalisés dans l'archipel depuis les années 1960. Nous remercions particulièrement Jean-Yves Le Gall et David Bourlès, gardes de la Réserve naturelle d'Iroise, ainsi que les personnels et stagiaires de l'Office national de la chasse et de la faune sauvage en mission sur l'île Béniguet sous la direction de Louis-Gérard d'Escrienne et de Fabrice Bernard. Merci également à Jean-Yves Monnat, Jean-Marc Pons, Christian Erard et un rapporteur anonyme pour la relecture du manuscrit et leurs remarques constructives, à Bernard Fichaut et Louis Brigand pour les informations transmises, et à Jean-Claude Linard qui a coordonné divers suivis de 1981 à 1995. Le travail de Bernard Cadiou a été financé par le Conseil Régional de Bretagne dans le cadre de Contrats nature « oiseaux marins nicheurs de Bretagne » et par le Conseil général du Finistère, propriétaire des îlots de la Réserve naturelle d'Iroise.

## RÉFÉRENCES

- BEAUBRUN, P. (1994). — [Contrôle de la population d'une espèce envahissante : le Goéland leucophée (*Larus cachinans*)]. Pp. 353-379, in : X. Monbailliu & A. Torre (eds), *La gestione degli ambienti costieri e insulari del Mediterraneo*. Edizione del Sole, Alghero. (en italien).
- BIORET, F. & FICHAUT, B. (1990). — *Synthèse et cartographie écologiques intégrées de la partie terrestre de la réserve MAB d'Iroise (Molène, îlots environnants)*. Volumes I (textes) et II (cartes). SEPNB, Conservatoire botanique national de Brest, Conseil général du Finistère.
- BIORET, F., CUILLANDRE, J.-P., FICHAUT, B. (1991). — Degeneration processes of a microinsular ecosystem put through gulls influence: the island of Banneg (Finistère, France). Essay of ecological integrated cartography. Pp. 276-283, in : O. Ravera (ed.), *Terrestrial and aquatic ecosystems: perturbation and recovery*. Ellis Horwood Ltd, New York.
- BLOKPOEL, H. & SPAANS, A.L. (1991). — Introductory remarks: superabundance in gulls: causes, problems and consequences. *Proc. 20<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.*: 2361-2364.
- BOSCH, M., ORO, D., CANTOS, F.J. & ZABALA, M. (2000). — Short-term effects of culling on the ecology and population dynamics of the Yellow-legged Gull. *J. Appl. Ecol.*, 37: 369-385.
- BRIEN, Y. (1970). — Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. VIII. Mise au point en 1970 : visites récentes et état actuel des effectifs par localité. *Ar Vran*, 3 : 167-275.
- BRIGAND, L. (2002). — L'évolution des usages liés au patrimoine naturel des îles et îlots de la mer d'Iroise, vers une requalification des territoires ? *Océanis*, 28 : 253-269.
- BUKACINSKI, D., BUKACINSKA, M. & SPAANS, A.L. (1996). — Attendance and diet in relation to breeding success in Herring Gulls (*Larus argentatus*). *Auk*, 113: 300-309.
- BUKACINSKI, D., BUKACINSKA, M. & SPAANS, A.L. (1998). — Experimental evidence for the relationship between food supply, parental effort and chick survival in the Lesser Black-backed Gull *L. fuscus*. *Ibis*, 140: 422-430.
- BUTLER, R.G. & JANES-BUTLER, S. (1982). — Territoriality and behavioral correlates of reproductive success of Great Black-backed Gulls. *Auk*, 99: 58-66.
- CADIOU, B. (1997). — La reproduction des goélands en milieu urbain : historique et situation actuelle en France. *Alauda*, 65 : 209-227.
- CADIOU, B. (2002). — *Oiseaux marins nicheurs de Bretagne*. Les Cahiers naturalistes de Bretagne N° 4. Conseil Régional de Bretagne, Éditions Biotope, Mèze.
- CADIOU, B. (2004). — Goéland brun. Pp. 116-121, in : B. Cadiou, J.-M. Pons & P. Yésou (éds), *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Éditions Biotope, Mèze.
- CADIOU, B., ARS, P. & SONNECK, M. (2005). — *Bilan des opérations de contrôle des nuisances de la population de goélands de la ville de Brest, Finistère — 2004*. Rapport Bretagne Vivante-SEPNB, Profil Armor, Ville de Brest.
- CAIRNS, D.K. (1992). — Population regulation of seabird colonies. Pp. 37-61, in : D.M. Power (ed.) *Current Ornithology*, Vol. 9. New York, Plenum Press.
- CALLADINE, J. (1997). — A comparison of Herring Gull *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus* nest sites: their characteristics and relationship with breeding success. *Bird Study*, 44: 318-326.
- CALLADINE, J. (2004). — Lesser Black-backed Gull. Pp. 226-241, in : P.I. Mitchell, S. Newton, N. Ratcliffe & T.E. Dunn (eds), *Seabird populations of Britain and Ireland*. T. & A.D. Poyser, London.
- CAMBERLEIN, G. & FLOTÉ, D. (1978). — *Le Goéland argenté en Bretagne*. Rapport SEPNB, Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie.
- CAMBERLEIN, G. & FLOTÉ, D. (1979). — Le Goéland argenté en Bretagne. Étude démographique et gestion de population. *Penn ar Bed*, 98 : 89-115.
- CAMBERLEIN, G. & FLOTÉ, D. (1980). — *Le Goéland argenté en Bretagne*. Rapport SEPNB, Ministère de l'Environnement et du Cadre de Vie.
- COULSON, J.C. (2005). — Book reviews. *Seabird populations of Britain and Ireland. Waterbirds*, 28: 121-123.
- CRAMP, S & SIMMONS, K.E.L. (eds.) (1983). — *The birds of the Western Palearctic*. Vol. III. *Waders to gulls*. Oxford University Press, Oxford, London, New-York.
- CROXALL, J.P. & ROTHERY, P. (1991). — Population regulation of seabirds: implications of their demography for conservation. Pp. 272-296, in : C.M. Perrins, J.-D. Lebreton & G.J.M. Hirons (eds), *Bird population studies. Relevance to conservation and management*. Oxford University Press, Oxford.
- DEBOUT, G. (1993). — Les recensements d'oiseaux marins nicheurs à la réserve de Chausey. *Le Cormoran*, 8 (40) : 271-274.
- DUHEM, C., BOURGEOIS, K., VIDAL, E. & LEGRAND, J. (2002). — Influence de l'accessibilité des ressources anthropiques sur les paramètres reproducteurs de deux colonies de Goélands leucophées *Larus michahellis*. *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 57 : 343-353.
- FERRY, C. (1956). — Observations ornithologiques sur l'archipel de Molène (Finistère). *Alauda*, 24 : 250-265.
- FURNESS, R.W., ENSOR, K., & HUDSON, A.V. (1992). — The use of fishery waste by gull populations around the British Isles. *Ardea*, 80: 105-113.
- GARTHE, S., FREYER, T., HÜPPOP, O. & WÖLKE, D. (1999). — Breeding Lesser Black-backed Gulls *Larus graellsii* and Herring Gulls *Larus argentatus*: coexistence or competition? *Ardea*, 87: 227-236.

- GARTHE, S., FLORE, B.-O., HÄLTERLEIN, B., HÜPPOP, O., KUBETZKI, U. & SÜDBECK, P. (2000). — [Breeding population developments of gulls (Laridae) at the German North Sea coast in the second half of the 20th century]. *Vogelwelt*, 121: 1-13. (en allemand).
- GOURMELON, F., BIRET, F., REBOUT, C. & YÉSOU, P. (2003). — Analyse diachronique de la végétation d'un îlot marin protégé. *Photo-Interprétation* 2003/2 : 3-13, 33-34.
- GÖTMARK, F. (1984). — Food and foraging in five European *Larus* gulls in the breeding season: a comparative review. *Ornis Fennica*, 61: 9-18.
- HENRY, J. & MONNAT, J.-Y. (1980). — Les Réserves d'oiseaux de mer en Bretagne. *Penn ar Bed*, 103 : 381-396.
- KERBIRIOU, C., PASCAL, M., LE VIOL, I. & GAROCHE, J. (2004). — Conséquences sur l'avifaune terrestre de l'île de Trielen (réserve naturelle d'Iroise ; Bretagne) de l'éradication du surmulot (*Rattus norvegicus*). *Rev. Écol. (Terre Vie)*, 59 : 319-329.
- KILPI, M. & ÖST, M. (1998). — Reduced availability of refuse and breeding output in a Herring Gull (*Larus argentatus*) colony. *Ann. Zool. Fenn.*, 35: 37-42.
- KUBETZKI, U. & GARTHE, S. (2003). — Distribution, diet and habitat selection by four sympatrically breeding gull species in the south-eastern North Sea. *Mar. Biol.*, 143: 199-207.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. (1998). — *Numerical ecology*. 2<sup>e</sup> édition. Elsevier, Amsterdam.
- LINARD, J.-C. (1984). — Quelques données sur la biologie de reproduction du Goéland argenté — Banneg. *Travaux des Réserves*, 2 : 28-31.
- LINARD, J.-C. (1990). — Notes sur la reproduction des trois espèces de Goélands (*Larus argentatus*, *Larus fuscus*, *Larus marinus*) à Banneg en 1989. *Ar Vran*, 1 : 3-13.
- LINARD, J.-C. & MONNAT, J.-Y. (1990). — *Fonctionnement d'une population de Goélands marins. Relations avec les populations de Goélands argentés et bruns*. Rapport SEPNEB, SRETIE, MER.
- MADDEN, J. & NEWTON, S.F. (2004). — Herring Gull. Pp. 242-261, in: P.I. Mitchell, S. Newton, N. Ratcliffe & T.E. Dunn (eds). *Seabird populations of Britain and Ireland*. T. & A.D. Poyser, London.
- MAVOR, R.A., PARSONS, M., HEUBECK, M. & SCHMITT, S. (2004). — *Seabird numbers and breeding success in Britain and Ireland, 2003*. UK Nature Conservation No. 28, Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- MIGOT, P. (1987). — *Éléments de biologie des populations de Goélands argentés Larus argentatus Pont. en Bretagne. Approche démographique*. Thèse de Doctorat, Université de Paris VI.
- MIGOT, P. (1992). — Demographic changes in French Herring Gull *Larus argentatus* populations: a modelling approach and hypotheses concerning the regulation of numbers. *Ardea*, 80: 161-169.
- MIGOT, P. & LINARD, J.-C. (1984). — Recensement et distribution des nids dans une colonie plurispécifique de Goélands (*Larus argentatus*, *L. fuscus*, *L. marinus*). *Alauda*, 52 : 248-255.
- MONNAT, J.-Y. (1968). — Statut actuel des oiseaux marins nicheurs en Bretagne. I. Iroise. *Ar Vran*, 1 : 1-30.
- MONNAT, J.-Y. (1982). — Intérêt ornithologique de l'archipel de Molène. *Penn ar Bed*, 110 : 134-143.
- MONNAT, J.-Y. (1988). — Les goélands et le Sprenot. La fermeture d'une décharge. *Penn ar Bed*, 128 : 12-18.
- MONNAT, J.-Y. & CADIOU, B. (2004). — Techniques de recensement. Pp. 37-43, in : B. Cadiou, J.-M. Pons & P. Yésou (éds). *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Éditions Biotope, Mèze.
- MONNAT, J.-Y., CADIOU, B. & LINARD, J.-C. (2004). — Goéland marin. Pp. 134-139, in : B. Cadiou, J.-M. Pons & P. Yésou (éds). *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Éditions Biotope, Mèze.
- MORAIS, L., SANTOS, C. & VICENTE, L. (1998). — Population increase of Yellow-legged Gulls *Larus cachinnans* breeding on Berlenga Island (Portugal), 1974-1994. *Sula*, 12: 27-37.
- MORRIS, R.D., WESELOH, D.V. & SHUTT, J.L. (2003). — Distribution and abundance of nesting pairs of Herring Gulls (*Larus argentatus*) on the North American Great Lakes, 1976 to 2000. *J. Great Lakes Res.*, 29: 400-426.
- NETTLESHIP, D.N. (1976). — *Census techniques for seabirds of arctic and eastern Canada*. Occasional Paper No. 25, Canadian Wildlife Service, Ottawa.
- NOORDHUIS, R. & SPAANS, A.L. (1992). — Interspecific competition for food between Herring *Larus argentatus* and Lesser Black-backed Gulls *Larus fuscus* in the Dutch Wadden Sea area. *Ardea*, 80: 115-132.
- O'CONNELL, M.J., COULSON, J.C., RAVEN, S. & JOYCE, S. (1997). — Nonbreeding and nests without eggs in the Lesser Black-backed Gull *Larus fuscus*. *Ibis*, 139: 252-258.
- ORO, D., CAM, E., PRADEL, R. & MARTÍNEZ-ABRAÍN, A. (2004). — Influence of food availability on demography and local population dynamics in a long-lived seabird. *Proc. Royal Soc. Lond., B*, 271: 387-396.
- PERRINS, C.M. & SMITH, S.B. (2000). — The breeding *Larus* gulls on Skomer Island National Nature Reserve. *Atlantic Seabirds*, 2: 195-210.
- PONS, J.-M. (1992a). — *Biologie de population du Goéland argenté Larus argentatus et ressources alimentaires d'origine humaine. Cas de la colonie de Trébéron et de la fermeture de la décharge de Brest*. Thèse de Doctorat, Université de Paris XI.
- PONS, J.-M. (1992b). — Effects of changes in the availability of human refuse on breeding parameters in a Herring Gull *Larus argentatus* population in Brittany, France. *Ardea*, 80: 143-150.
- PONS, J.-M. (2004). — Goéland argenté. Pp. 122-127, in : B. Cadiou, J.-M. Pons & P. Yésou (éds). *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Éditions Biotope, Mèze.
- PONS, J.-M. & MIGOT, P. (1995). — Life-history strategy of the Herring Gull: changes in survival and fecundity in a population subjected to various feeding conditions. *J. Anim. Ecol.*, 64: 592-599.

- PRIEUR, D. (1976). — L'archipel de Molène. *Penn ar Bed*, 87 : 465-478.
- REID, J.B. (2004). — Great Black-backed Gull. Pp. 263-276, in: P.I. Mitchell, S. Newton, N. Ratcliffe & T.E. Dunn (eds). *Seabird populations of Britain and Ireland*. T. & A.D. Poyser, London.
- ROCK, P. (2005). — Urban gulls: problems and solutions. *British Birds*, 98: 338-355.
- ROBERTSON, G.J., FIFIELD, D., MASSARO, M. & CHARDINE, J.W. (2001). — Changes in nesting-habitat use of large gulls breeding in Witless Bay, Newfoundland. *Can. J. Zool.*, 79: 2159-2167.
- RODWAY, M.S. & REGHER, H.M. (1999). — Habitat selection and reproductive performance of food-stressed Herring Gulls. *Condor*, 101: 566-576.
- ROME, M.S. & ELLIS, J.C. (2004). — Foraging ecology and interactions between Herring Gulls and Great Black-backed Gulls in New England. *Waterbirds*, 27: 200-210.
- SIORAT, F. & BREDIN, D. (1996). — Évolution des populations d'oiseaux marins nicheurs de l'archipel des Sept-Îles (Côtes-d'Armor, Bretagne). *Ornithos*, 3 : 49-57.
- SPAANS, A.L. (1998a). — Breeding Lesser Black-backed Gulls *Larus graellsii* in the Netherlands during the 20th century. *Sula*, 12: 175-184.
- SPAANS, A.L. (1998b). — The Herring Gull *Larus argentatus* as a breeding bird in the Netherlands during the 20th century. *Sula*, 12: 185-198.
- SPAANS, A.L., COULSON, J.C., MIGOT, P., MONAGHAN, P., PRÜTER, J. & VAUK, G. (1991). — The Herring Gull in North-West Europe. *Proc. 20<sup>th</sup> Int. Ornithol. Congr.*: 2365-2371.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T. (1998). — Is the Yellow-legged Gull a superabundant species in the Mediterranean? Impact on fauna and flora, conservation measures and research priorities. *Biodiv. Conserv.*, 7: 1013-1026.
- VIDAL, E., DUHEM, C., BEAUBRUN, P.-C. & YÉSOU, P. (2004). — Goéland leucophée. Pp. 128-133, in : B. Cadiou, J.-M. Pons & P. Yésou (éds). *Oiseaux marins nicheurs de France métropolitaine (1960-2000)*. Éditions Biotope, Mèze.
- WALSH, P.M., HALLEY, D.J., HARRIS, M.P., DEL NEVO, A., SIM, I.M.W. & TASKER, M.L. (1995). — *Seabird monitoring handbook for Britain and Ireland*. JNCC/RSPB/ITE/Seabird Group, Peterborough.
- WANLESS, S., HARRIS, M.P., CALLADINE, J. & ROTHERY, P. (1996). — Modelling responses of Herring Gull and Lesser-Black-backed Gull populations to reduction of reproductive output: implications for control measures. *J. Appl. Ecol.*, 33: 1420-1432.
- YÉSOU, P., CADIOU, B. & PONS, J.-M. (2005). — Les grands changements dans l'avifaune marine nicheuse française au cours du XX<sup>e</sup> siècle. *Aves*, 42 : 81-90.
- YÉSOU, P., D'ESCRIBENNE, L.-G. & NISSER, J. (1993). — La Réserve de faune de l'île de Béniguet (Finistère). *Bull. mens. O.N.C.*, 180 : 28-39.

