

# La consommation des fruits de palmier nain *Chamaerops humilis* L par les mammifères et oiseaux au cap Taillat (Ramatuelle, Var, France)

Gilles CHEYLAN<sup>1</sup>, Frédéric MÉDAIL<sup>2</sup>

<sup>1</sup>511 chemin de Saute-lièvre, 13490 Jouques, France.

<sup>2</sup>Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie Marine et Continentale (IMBE), Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, Campus Aix, Technopôle de l'Environnement Arbois-Méditerranée, 13545 Aix-en-Provence CEDEX 4, France.

Contact : cheylan.gilles@orange.fr

**Résumé.** L'étude de la consommation des fruits de palmiers nains par l'utilisation de pièges photographiques a permis d'observer, au cap Taillat, sept espèces de mammifères et oiseaux ; deux espèces rassemblent 90 % des observations : le rat noir (56,7 %) et le sanglier (33,3 %), la fouine, le renard, le blaireau et le geai représentant 6,2 % des contacts. La zoochorie du rat noir a sans doute un faible impact sur la dispersion des diaspores de palmier nain, la plupart des fruits étant consommés sur place, attachés à l'inflorescence. En revanche, les fruits consommés par le sanglier, le renard, la fouine, le blaireau et le geai sont ingérés et transportés à des distances plus ou moins élevées d'un pied de palmier fertile via le tractus digestif de ces vertébrés. Le sanglier est sans doute le principal agent de dispersion des graines de palmiers nains, hypothèse qui requiert néanmoins une confirmation par une étude des fèces. L'expansion du sanglier en Provence depuis les années 1970 pourrait par conséquent contribuer significativement à l'expansion du palmier nain en France méditerranéenne, parallèlement à l'élévation moyenne des températures.

**Mots-clés :** blaireau, endozoochorie, fouine, frugivorie, fruits, palmier nain, rat noir, renard, sanglier.

**Abstract.** Mammal and bird frugivory in a dwarf palm grove (Provence, South-East France). Mammal and bird frugivory was studied using photographic traps in an isolated dwarf palm grove growing in cape Taillat, a protected seashore area located on the French Mediterranean coast. Seven species of mammals and birds were observed eating palm fruits; two species account for 90% of occurrences: the black rat (56.7%) and the wild boar (33.3%), the stone marten, the fox, the badger and Eurasian jay represent 6.2% of the contacts. Black rat zoochory likely has little impact on the dispersal of dwarf palm diaspores, as most fruit is consumed *in situ*, attached to the infructescence. On the contrary, fruits consumed by wild boar, foxes, stone martens, badgers and jays are ingested and transported varying distances from a fertile palm stem via the digestive tract of these vertebrates. The wild boar is undoubtedly the main agent of dispersal of dwarf palm seeds, a hypothesis that nevertheless requires confirmation by a study of faeces. The expansion of wild boar in Provence since the 1970s could therefore contribute to the expansion of dwarf palms in Mediterranean France, together with the average rise in mean annual temperature.

**Keywords:** badger, black rat, dwarf palm fruits, endozoochory, frugivory, red fox, stone marten, wild boar.

## Introduction

Le palmier nain (*Chamaerops humilis* L.) est une espèce endémique ouest-méditerranéenne présente au Maghreb, dans la péninsule ibérique, en Italie et en France (Médail et Quézel, 1996 ; Médail, 2012). Dans ce dernier pays, il est absent de Corse, très rare dans l'Aude, rare dans l'est des Bouches-du-Rhône et l'ouest du Var, mais plus fréquent et en expansion sur la frange littorale du Var centro-oriental et sur la Riviera des Alpes-Maritimes (Tison *et al.*, 2014). Connu en France dès la fin du XVIII<sup>ème</sup> siècle dans quelques stations des Alpes-Maritimes, il était considéré éteint vers 1870 avant la découverte de quelques pieds isolés sur le littoral du Var dans les années 1950-1990 (Médail et Quézel, 1996).

A partir de ces années-là, les mentions de l'espèce se multiplient au point qu'en 1996 Médail et Quézel notent sa présence sur un linéaire côtier d'environ 100 km s'étirant de La Ciotat (Bouches-du-Rhône) à Sainte-Maxime (Var) avec comme principale station celle des caps Taillat et Lardier (communes de La Croix Valmer et Ramatuelle, Var) comptant moins d'une centaine de pieds, certains atteignant 1,6 m de haut. Ces auteurs attribuent au réchauffement climatique l'expansion rapide de l'espèce au cours de la deuxième moitié du XX<sup>ème</sup> siècle sans exclure toutefois la possibilité d'un transport des graines par ornithochorie à partir de spécimens cultivés ayant accéléré l'expansion des spécimens ensauvagés. L'expansion de cette espèce s'est poursuivie depuis les années 2000, et sa répartition provençale s'étend désormais sur une bande littorale longue d'environ 250 km, s'étirant de Marseille à Menton (Base de données Silene : [www.silene.eu](http://www.silene.eu)).

Les palmiers (Arecaceae, 2 200-2 600 espèces) sont distribués essentiellement dans les régions tropicales et subtropicales et assez peu de travaux ont été consacrés à la dispersion des graines (Orozco-Segovia *et al.*, 2003). Hydrochorie, barochorie et zoochorie sont fréquentes tandis que l'anémochorie est extrêmement rare compte tenu de la masse élevée des diaspores chez la plupart des espèces (Orozco-Segovia *et al.*, 2003). Étant donné leur masse et le fait que les diaspores de certaines espèces restent longtemps attachées à l'inflorescence, des vents violents sont nécessaires pour que les plus grosses diaspores tombent au sol par gravité (phénomène de barochorie) et soient dispersées secondairement par zoochorie, principalement des mammifères ou de gros oiseaux terrestres dans ce dernier cas (Brown, 1976). Les animaux (surtout oiseaux et mammifères et dans une moindre mesure insectes, poissons et reptiles) sont les principaux agents de la dispersion primaire de la plupart des espèces de palmiers (révision *in* Zona et Henderson, 1989). Au sein de la sous-famille des Coryphoideae, auquel appartient le genre *Chamaerops*, 26 espèces d'oiseaux, 11 de mammifères

terrestres non-volants, 9 de Chiroptères et 1 de reptile dispersent les fruits des 14 espèces de palmiers étudiés (Zona et Henderson, 1989).

Néanmoins, peu de travaux ont été consacrés au processus de zoochorie chez le palmier nain, à l'exception des travaux de Fedriani et Delibes (2011) dans le Parc national de Doñana (Andalousie) et de Muñoz-Gallego *et al.* (2019) dans l'île de Majorque (Baléares). Fedriani et Delibes (2011) considèrent que le blaireau (*Meles meles*) est le principal disperseur des graines de palmiers nains dans le Parc national de Doñana, mais citent également le lapin (*Oryctolagus cuniculus*), le cerf élaphe (*Cervus elaphus*), le renard (*Vulpes vulpes*) et les rongeurs (Rodentia) parmi les consommateurs de fruits. Sur l'île de Majorque, les chèvres férales (*Capra hircus*) et la martre (*Martes martes*) contribuent à la dispersion des graines ; néanmoins, l'index d'efficacité de dispersion des graines (*Seed Dispersal Effectiveness*) montre que la chèvre est plus efficace quantitativement (nombre de graines dispersées) tandis que la martre est plus efficace qualitativement (nombre de graines germées et vitesse de croissance des plantules), compte tenu des processus de consommation différents de la pulpe des fruits : les graines sont recrachées par les chèvres lors de la mastication, soit avant soit après la rumination, tandis que les graines sont expulsées lors de la défécation par les martes.

Dans les sites où la consommation de fruits de palmiers nains par des mammifères a été notée (Algérie, Maroc, Andalousie, îles Baléares, Catalogne et Sardaigne), Muñoz-Gallego *et al.* (2019) recensent la présence de graines dans les fèces ou estomacs de 11 espèces : renard (*Vulpes vulpes*), loup africain (*Canis anthus*), mangouste (*Herpestes ichneumon*), genette (*Genetta genetta*), martre (*Martes martes*), blaireau (*Meles meles*), chat domestique (*Felis catus*), magot (*Macaca sylvanus*), sanglier (*Sus scrofa*), cerf élaphe (*Cervus elaphus*) et chèvre (*Capra hircus*). Le loup (Tlemcen, Algérie), le renard (Barcelone, Catalogne) et le blaireau (Almería, Andalousie) sont, en pourcentage du nombre de fèces contenant des graines, les principaux consommateurs de fruits dans les zones étudiées, soit 30 à 35 % des fèces analysées (Eddine *et al.*, 2017, Martín, 2008, Requena-Mullor *et al.*, 2016). Muñoz-Gallego *et al.* (2019) considèrent que les oiseaux contribuent peu à la dispersion des fruits de *Chamaerops humilis*, contrairement aux régions tropicales où les casoars (Casuariidés), aras et perroquets (Psittacidés), pigeons (Columbidés), toucans (Rhamphastidés) et calaos (Bucerotidés) consomment régulièrement des fruits de divers palmiers, qu'ils soient tombés au sol (zoochorie secondaire) ou prélevés sur l'infrutescence dans la canopée (zoochorie primaire) (Orozco-Segovia *et al.*, 2003). Ainsi, dans l'aire de répartition du palmier nain, en l'absence d'espèces de reptiles et de chiroptères frugivores, seuls les mammifères terrestres et les oiseaux sont des disperseurs potentiels des fruits de ce palmier.

En Provence littorale (département du Var), les sites naturels du cap Taillat (commune Ramatuelle) et du cap Lardier (commune de la Croix Valmer) constituent un espace protégé d'environ 450 ha acquis par le Conservatoire du littoral et des rivages lacustres il y a une trentaine d'années et depuis géré par le Parc national de Port-Cros (cap Lardier) et le Conservatoire d'espaces naturels (CEN) de Provence (cap Taillat). Cet espace est entouré à l'est, à l'ouest et au sud par la mer et au nord par une urbanisation diffuse qui l'isole d'espaces naturels plus étendus. Ce territoire est couvert d'un maquis littoral à lentisque (*Pistacia lentiscus*), filaire (*Phillyrea angustifolia*), oléastre (*Olea europaea*) et calicotome (*Cytisus spinosus*) parsemé de chênes verts (*Quercus ilex*) et de chênes lièges (*Q. suber*) ainsi que de pins pignons (*Pinus pinea*) (Fig. 1). Au centre de ce boisement se trouvent des parcelles agricoles couvrant une cinquantaine d'hectares exploitées en vigne ou laissées en friches à inules (*Dittrichia viscosa*) et cistes de Montpellier (*Cistus monspeliensis*). Les 24-26 juillet 2017, un violent incendie a parcouru la totalité de la zone protégée, ce qui a permis par la suite une pénétration aisée dans le maquis et la localisation des pieds de palmiers. Du 30 août au 11 novembre 2017, à l'occasion de six prospections, un inventaire exhaustif de la population de palmiers a été réalisé sur une surface de 50 ha environ, et 3 pièges photographiques ont été posés pour analyser la possible dispersion des fruits par les vertébrés.



**Figure 1.** Vue générale du site. 5 mai 2018. © Gilles Cheylan.

**Figure 1.** Overview of the study site. 5 May 2018. © Gilles Cheylan.

L'objectif de cette étude est d'évaluer la contribution des mammifères non-volants et des oiseaux à la dispersion des diaspores de palmiers nains du cap Taillat, avec au préalable l'estimation de la structure démographique de cette population de palmier nain dans un

espace où l'espèce est en expansion. La communauté de mammifères frugivores est localement peu diversifiée compte tenu de l'isolement relatif et de la surface réduite de ce territoire : deux espèces d'ongulés sauvages [le chevreuil (*Capreolus capreolus*) et le sanglier], une espèce de Lagomorphe [lièvre (*Lepus europaeus*)], quatre espèces de rongeurs [rat noir (*Rattus rattus*), mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), lérot (*Eliomys quercinus*) et muscardin (*Muscardinus avellanarius*)] et trois espèces de carnivores [renard, blaireau et fouine (*Martes foina*)]. La guildes locale d'oiseaux frugivores susceptibles d'ingérer (endozoochorie) des fruits de la taille des dattes de palmiers (poids sec = 1,7 g, Ø 15 mm, Perea *et al.*, 2013) est peu diversifiée : quatre espèces de Corvidés [corneille noire (*Corvus corone*), pie bavarde (*Pica pica*), geai des chênes (*Garrulus glandarius*), grand corbeau (*Corvus corax*)] et une de Columbides [pigeon ramier (*Columba palumbus*)].

Différentes stratégies de dispersion des diaspores par les vertébrés sont donc potentielles dans la zone d'étude : (i) endozoochorie par le chevreuil qui pourrait contribuer à la dispersion des graines en les recrachant après rumination et par le sanglier, ongulé non ruminant, qui pourrait disperser les graines après transit intestinal comme les trois espèces de mammifères carnivores et les oiseaux ; (ii) synzoochorie par les rongeurs (Muridés et Gliridés) et les lagomorphes qui consomment la pulpe sans ingérer la graine, soit qu'elle soit encore attachée à l'infrutescence soit qu'elle soit tombée ; ces mammifères peuvent constituer des caches et contribuer ainsi à la dispersion des graines de palmier.

## Matériel et méthodes

La population de palmier nain du cap Taillat a été recensée sur une surface de 50 ha environ correspondant au cap Taillat lui-même, au vallon de la Douane, au sommet de la Tourraque et à la partie est de la plage de la Briande. Chaque spécimen de *Chamaerops* a été géolocalisé, la hauteur du stipe mesurée, le nombre de stipes secondaires comptés. Tous les individus trouvés ont été inventoriés, y compris les plantules. Enfin, la hauteur moyenne du stipe des pieds fertiles (présence d'inflorescences ou d'infrutescences y compris de l'année précédente) a été mesurée du 09/01 au 20/09/2018, soit 5-14 mois après l'incendie.

Trois pièges-photographiques ont été fixés sur des troncs (pin, chêne-liège) situés à quelques mètres de trois pieds de palmiers en fructification en 2019-2021. Les mêmes pieds ont été suivis au cours des trois années, mais la chute de l'un des supports a entraîné l'abandon du piège-photo 1 en 2020-2021. En fonction de l'abondance de la fructification, les suivis se sont poursuivis durant 1 à 2 mois, de mi-octobre à mi-décembre ; l'ensemble représente 222 jours cumulés

de suivi (Tabl. I). Les fruits des deux pieds les plus petits (hauteurs des stipes : 33 et 38 cm) étaient accessibles à tous les animaux. Les fruits du pied le plus grand (hauteur du stipe : 124 cm) n'étaient pas accessibles aux sangliers sauf dans un cas lorsque l'animal s'est dressé sur ses pattes arrière pour atteindre les fruits. Suite à la forte mortalité engendrée par le passage de l'incendie et les attaques de *Paysandisia archon* (un lépidoptère introduit parasite des palmiers), la fructification a chuté en 2021 et l'étude a été interrompue.

**Tableau I.** Périodes d'étude.

**Table I.** Study periods.

Piège-photo n°	Dates de suivi	Dates de suivi	Dates de suivi	Nbre jours suivis
1	11/10-10/11/2019	Pas de suivi	Pas de suivi	30
2	08/10-06/11/2019	13/10-16/12/2020	23/10-29/10/2021	100
3	03/10-12/11/2019	14/10-17/12/2020	23/10-10/11/2021	92

## Résultats

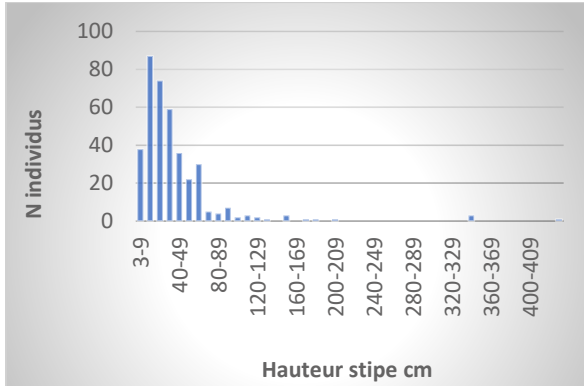
### Estimation démographique de la population de palmier nain du cap Taillat

L'inventaire quasiment exhaustif sur une superficie de ca. 50 ha a permis de géolocaliser 482 pieds dont 380 ont été mesurés (hauteur du stipe du niveau du sol à l'insertion du pétiole des feuilles (extrêmes = 3-430 cm).

La valeur médiane des classes de hauteur des stipes est 10-19 cm (N = 87, 22,9 % de la population) (Fig. 2). La hauteur moyenne des individus fertiles est de 46 cm (N = 39, extrêmes : 13-185 cm). La population du cap Taillat est donc mature mais les grands individus sont peu nombreux, suggérant un dynamisme démographique récent de cette population.

Au sein de cette population, le stipe de 18 individus dépasse 100 cm [100-430 cm] (Fig. 3) ; la croissance d'un individu (n°50) poussant contre la maison de la douane, absent en 1991, a été mesurée à partir de 2011. Sur la base d'un âge maximum de 28 ans en 2019, la croissance moyenne serait d'environ 3,5 cm/an (hauteur du stipe 94 cm le 19/10/2019, mort en 2021). Les plus grands individus mesurés (hauteur 340-430 cm, N = 4) pourraient donc être âgés d'un siècle environ. Localisés à proximité de la villa située sur la plage de la Briande, construite dans les années 1930, ils pourraient constituer les individus fondateurs de cette population, sans exclure l'origine sauvage

de spécimens morts avant l'inventaire ou non localisés, ni un brassage de populations à partir de spécimens horticoles plantés autour des villas les plus récentes des quartiers de Gigaro et de l'Escalet.



**Figure 2.** Nombre de pieds de palmiers nains selon les classes de hauteurs des stipes.  $\Sigma = 380$  stipes mesurés.

**Figure 2.** Stem size classes distribution.  $\Sigma = 380$  measured stems.



**Figure 3.** Spécimen remarquable de palmier nain avec une hauteur du stipe de 340 cm, 21 avril 2018. © Gilles Cheylan.

**Figure 3.** One of the tallest specimens (stem height 340 cm, 21 April 2018). © Gilles Cheylan.

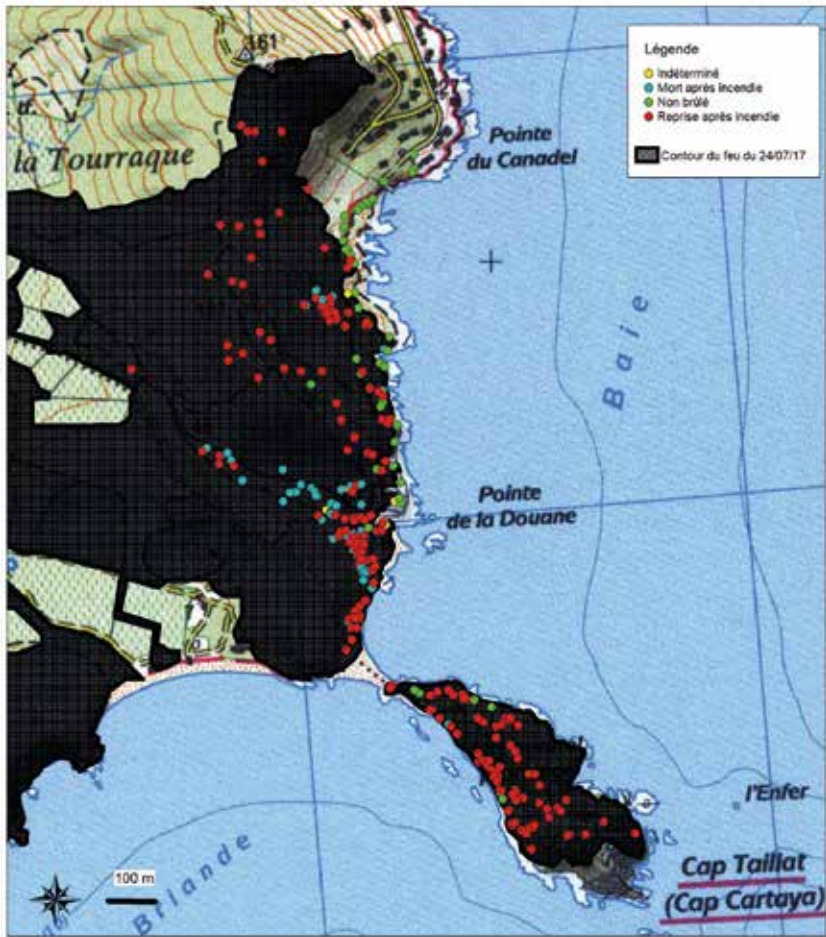
Sept prospections pré-incendie du 8 novembre 2015 au 26 mai 2017 avaient permis de localiser sur le même périmètre 137 pieds et de noter leur état reproducteur durant la floraison (avril-mai) et la maturation des fruits (octobre-novembre). Compte tenu de la

densité du maquis, cet inventaire pré-incendie n'était pas exhaustif, les individus juvéniles étant masqués par la hauteur et la densité de la végétation.

L'impact de l'incendie de fin juillet 2017 sur la population de palmiers nains a été variable selon les secteurs (Fig. 4) :

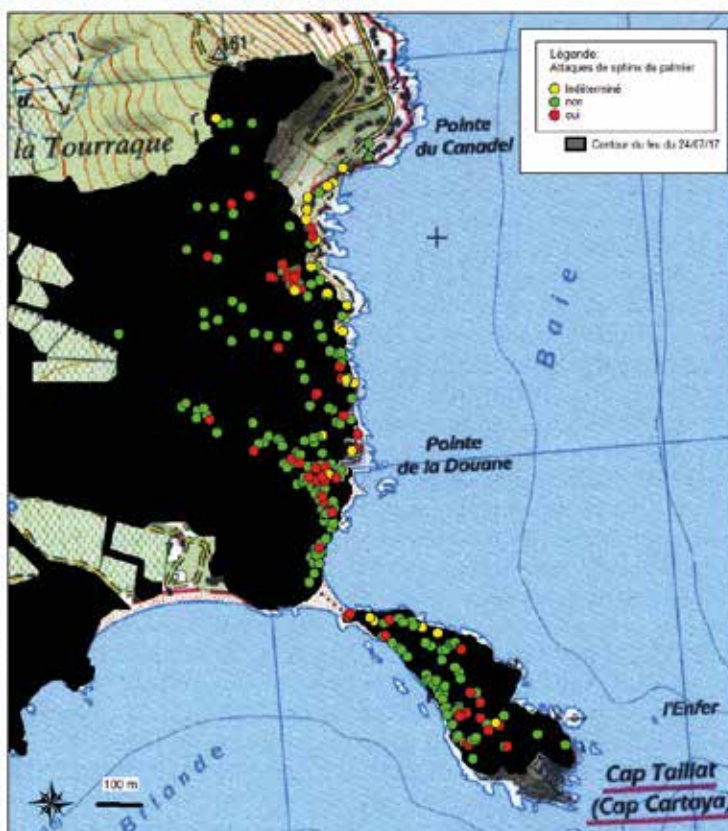
- la frange littorale soumise aux embruns n'a pas été atteinte par les flammes, entre la pointe de la Douane et la pointe du Canadel, et les pieds poussant sur cette portion littorale ont été épargnés ;
- les pieds poussant dans le vallon de la Douane ont subi une forte mortalité, avec absence de régénération post-incendie pour la plupart d'entre eux ;
- sur le cap et la colline située entre la Douane et le Canadel, la quasi-totalité des pieds ont rapidement repoussé après le passage du feu ;
- un mois après l'incendie (30 août 2017), 54,7 % des pieds contrôlés (N=64) avaient des feuilles vertes ayant poussé de 18 cm en moyenne (2-52 cm, n=35) ;
- au total, sur 251 pieds contrôlés deux ans après l'incendie (05/09/2019-07/10/2019), 29,9 % (N=75) sont morts ;
- antérieurement à l'incendie, le bombyx du palmier (*Paysandisia archon*, Castniidae) a été observé en 2016, avec la présence de chrysalides dans 4 pieds et la mortalité de l'un d'entre eux ;
- par la suite, l'infestation des chenilles de *P. archon* dans les stipes s'est rapidement répandue : le 30 août 2017, 18 % des pieds (N=72 contrôlés) étaient attaqués et 42 % un an plus tard (20 septembre 2018, N=57 contrôlés) (Fig. 5). La présence des chenilles a entraîné une mortalité rapide de la plupart des pieds infestés, notamment les plus gros d'entre eux, car des stipes de 5 cm de haut seulement peuvent être parasités. Cette population a donc subi en l'espace de deux années (2016-2017) deux perturbations majeures se traduisant par une mortalité élevée affectant notamment les individus matures.





**Figure 4.** Répartition post-incendie (30 août-11 novembre 2017) des pieds de palmiers nains dans le secteur du cap Taillat (commune de Ramatuelle, Var). En bleu : pied mort après incendie ; en vert : non brûlé ; en rouge : reprise après incendie. Parcours du feu du 24 juillet 2017 en noir.

**Figure 4.** Post-fire distribution (August 30-November 11, 2017) of dwarf palm stems in the Cap Taillat area (commune of Ramatuelle, Var). Fire path of July 24, 2017 in black. Blue dots : dead stems ; green dots : unburned ; red dots : post-fire sprouting.



**Figure 5.** Infestation des stipes de palmiers nains par les chenilles de *Paysandisia archon* au Cap Taillat (Ramatuelle, Var) entre le 30 août 2017 et le 20 septembre 2018. Pieds avec présence de chenilles en rouge, avec absence de chenille en vert. En jaune, présence indéterminée.

**Figure 5.** Dwarf palm stem infestation by *Paysandisia archon* caterpillars at Cap Taillat (Ramatuelle, Var) between august 30, 2017 and September, 2018. Red dots : stems with caterpillars ; green dots : absence of caterpillars ; yellow dots : undetermined presence.

### Vertébrés dispersant les fruits de palmier nain

Au total, 3 995 photos d'animaux ont été collectées durant les 222 jours cumulés de suivi révélant la présence de neuf espèces de mammifères [le sanglier (*Sus scrofa*), le chevreuil (*Capreolus capreolus*), le lièvre (*Lepus europaeus*), le blaireau (*Meles meles*), la fouine (*Martes foina*), le renard (*Vulpes vulpes*), le mulot sylvestre (*Apodemus sylvaticus*), le rat noir (*Rattus rattus*) et le lérot (*Eliomys quercinus*)] ainsi que de neuf espèces d'oiseaux [la perdrix rouge (*Alectoris rufa*), le geai (*Garrulus glandarius*), la fauvette mélanocéphale (*Sylvia melanocephala*), le pouillot véloce

(*Phylloscopus collybita*), la mésange bleue (*Cyanistes cyanus*), la mésange charbonnière (*Parus major*), le troglodyte (*Troglodytes troglodytes*), le rouge-gorge (*Erithacus rubecula*) et le pipit farlouse (*Anthus pratensis*).

Parmi ces 18 espèces, 7 ont été observées en train de consommer des fruits : rat noir (56,7 % des occurrences), sanglier (33,3%), fouine (4,6 %), mulot sylvestre (3,8 %), renard (0,8 %), blaireau (0,4 %), geai (0,4 %) (Tabl. II). Les observations de consommation par la fauvette mélanocéphale (N=10) sont difficiles à interpréter : compte tenu de la médiocre qualité des images, les observations de l'espèce en train de picorer les fruits peuvent être interprétées comme une consommation de ceux-ci, ou une consommation d'insectes posés sur les fruits, invisibles sur les photos, ou les deux. Néanmoins, l'espèce consomme régulièrement des fruits en hiver (Herrera, 1984, Jordano, 1987, Rey, 2010) et ces observations reflètent sans doute en partie une consommation effective du mésocarpe des fruits de palmiers nains. Enfin, une espèce non observée dans les images analysées a été vue sur une infrutescence par André Martinez (*com. pers.*) sur le site d'étude : le muscardin *Muscardinus avellanarius*.

**Tableau II.** Nombre d'occurrence de consommation des fruits de palmiers nains selon les espèces.

**Table II.** Number of occurrences of dwarf palm fruit consumption according to species.

Espèces/Pièges -Photos	P-P 1				Piège-Photo 2			Piège-Photo 3			Σ	%	
	Années	2019	2019	2020	2021	2019	2020	2021	2019	2020			2021
Rat noir <i>Rattus rattus</i>		6	12	128	2							148	0,567
Sanglier <i>Sus scrofa</i>		8		2		50	13	14				87	0,333
Fouine <i>Martes foina</i>				9	1		1	1				12	0,046
Mulot sylvestre <i>Apodemus sylvaticus</i>			9	1								10	0,038
Renard <i>Vulpes vulpes</i>				1						1		2	0,008
Blaireau <i>Meles meles</i>										1		1	0,004
Geai <i>Garrulus glandarius</i>									1			1	0,004
N=nombre d'occurrences		14	21	141	3	50	15	17				261	
Fauvette mélanocéphale <i>Sylvia melanocephala</i>			1 ?	9 ?								10 ?	

La dispersion des graines de palmiers nains par synzoochorie a été notée chez deux espèces photographiées en train de transporter un fruit : geai (1 occurrence) (Fig. 6) et rat (17/148 occurrences soit 11,4 % des occurrences) (Fig. 7). Néanmoins, la position des individus sur les photographies (fréquemment vus de dos), permet rarement d'attester du transport d'un fruit vs la consommation du mésocarpe *in situ* sans que le fruit soit détaché de l'infrutescence. Le transport des fruits par le rat est donc sans doute sous-estimé.



**Figure 6.** Geai (*Garrulus glandarius*) transportant un fruit de palmier nain, 14 octobre 2020. Piège-photo n° 3. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

**Figure 6.** Eurasian jay (*Garrulus glandarius*) carrying a dwarf palm fruit, 14 October 2020. Camera trap #3. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

Le mulot, et sans doute la fauvette mélanocéphale aussi, consomment toujours le mésocarpe des fruits sans les prélever de l'infrutescence compte tenu de sa petite taille. De façon surprenante, aucune observation de pie (*Pica pica*) ou de corneille (*Corvus corone*) n'a été réalisée alors que ces deux espèces sont régulièrement observées sur le site (*obs. pers.*).



**Figure 7.** Consommation d'un fruit de palmier nain par un rat (*Rattus rattus*), 15 octobre 2020. Piège-photo n° 2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

**Figure 7.** Fruit eaten by a rat (*Rattus rattus*), 15 October 2020. Photo-trap #2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.



**Figure 8.** Consommation d'un fruit de palmier nain par une fouine (*Martes foina*), 4 novembre 2020. Piège-photo n° 2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

**Figure 8.** Fruit eaten by a stone marten (*Martes foina*), 4 November 2020. Photo-trap #2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

La dispersion des semences, via le tractus digestif et le dépôt de fèces (endozoochorie), a été notée chez quatre espèces qui ingèrent entièrement le fruit en le détachant de l'infrutescence : le sanglier et

trois mésocarnivores que sont le renard, le blaireau et la fouine. Les observations de fouines sont les plus fréquentes (N=12) (Fig. 8), suivies par celles de renard (N=2) et de blaireau (N=1). On notera l'observation d'un renard monté sur un arbre adjacent pour atteindre les fruits situés à plus d'un mètre de haut ainsi que celle d'un sanglier dressé sur ses pattes arrière pour atteindre les fruits, tandis qu'un blaireau a été observé consommant les fruits tombés à terre. Les observations de sangliers concernent essentiellement des individus isolés et parfois des petits groupes familiaux composés d'une laie accompagnée de quelques marcassins (moyenne 2,1 [1-6] individus) (Fig. 9).



**Figure 9.** Consommation de fruits (y compris tombés à terre) de palmier nain par une famille de sangliers (*Sus scrofa*), 4 octobre 2021. Piège-photo n°2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

**Figure 9.** Fruit (including fallen fruit) eaten by a wild boar family (*Sus scrofa*), 4 October 2021. Photo-trap #2. © Gilles Cheylan/Raymond Viala.

## Discussion

### Dispersion des graines par les vertébrés au cap Taillat

La dispersion des graines via l'ingestion du fruit (drupe) de palmier nain concerne principalement le sanglier sur le territoire littoral du cap Taillat. En Europe, le régime alimentaire de cette espèce a été bien étudié en automne-hiver : les ressources agricoles, notamment maïs et autres céréales, représentent 63,7 % de l'occurrence des restes et les fruits de Fagacées 15,4 % (Genov *et al.*, 1981; Herrero *et al.*, 2006 ; Cellina, 2008 ; Włazelko *et al.*, 2009). Sur l'ensemble du cycle annuel dans une garrigue des environs de Montpellier (Hérault), les glands (*Quercus ilex*, *Q. coccifera* et *Q. pubescens*) représentent 90 % (occurrence) du régime alimentaire (Fournier-Chambrillon *et al.*, (1996). Dans l'aire de répartition du palmier nain, les fruits de *C. humilis* sont présents dans 3 % des estomacs analysés pendant l'hiver (novembre à janvier) en Sardaigne (Pinna *et al.*, 2007), et  $\pm 2$  graines/fèces sont notées de septembre à février dans le Parc national de Doñana (Perea *et al.*, 2013). Dans ces deux sites, neuf espèces de plantes (*Quercus ilex*, *Rhamnus alaternus*, *Juniperus*



*oxycedrus* et *J. phoenicea*, *Olea europaea*, *Pistacia lentiscus*, *Pyrus bourgaeana*, *Corema album* et *Rubus ulmifolius*) constituent les principales ressources consommées (Pinna *et al.*, 2007 ; Perea *et al.*, 2013).

Dans la plupart des pays d'Europe, le sanglier connaît une forte croissance démographique depuis les années 1950-1960 (Mellelli et Meijaard, 2018). Dans six régions européennes où les tableaux de chasse sont pour certains enregistrés depuis 1900, les prélèvements proches de 0 au début du 20<sup>ème</sup> siècle dépassent désormais 1 individu tué/km<sup>2</sup> (sauf Carinthie, Autriche). En France, la même augmentation des prélèvements est observée : les tableaux de chasse annuels sont passés de 35 893 individus tués durant l'année 1973 à 842 802 individus tués durant l'année 2021, malgré une diminution de la moitié du nombre de chasseurs durant la même période tandis que, dans le département du Var, les prélèvements sont passés de 985 sangliers en 1973 à 20 594 individus en 2021 soit un accroissement d'un facteur égal à 21 (Office Français de la Biodiversité, 2023).

La surface des domaines vitaux d'une harde de sangliers est de ca. 800 ha [100-7 000 ha] avec un diamètre moyen de 4-5 km (Maillard et Fournier, 1995 ; Keuling *et al.*, 2008; Podgórski *et al.*, 2013) et des déplacements moyens de 2 à 16 km par jour (Spitz et Janeau, 1990).

Les domaines vitaux des espèces de mésocarnivores sont de grande taille. Chez le blaireau, Fedriani et Delibes (2011) estiment la taille des domaines d'un clan à plusieurs centaines d'hectares dans le Parc national de Doñana (Andalousie). Chez la fouine, la taille moyenne des domaines vitaux en Toscane (Italie) est de 361 ha [63-800 ha, 100 % *Minimum Convex Polygon*] avec des déplacements maximaux compris entre 623 et 843 m (Genovesi *et al.*, 1997), tandis que dans une zone rurale de Bresse (France), le domaine des mâles est de seulement 4,3 ha et celui des femelles de 0,53 ha compte tenu de la présence de plusieurs élevages de volailles dans le domaine vital (Larroque *et al.*, 2018). Chez le renard, la taille des domaines varie en Europe entre 50 et 1 600 ha (Artois, 1989) : en Italie centrale (Marche), le domaine varie selon les saisons de 29 à 269 ha (100 % MCP) (Pandolfi *et al.*, 1997), tandis que dans une autre région sur la côte ouest d'Italie centrale (Maremma, Toscane), la surface des domaines vitaux varie de 86 à 485 ha (100 % MCP) (Cavallini et Lovari, 1994). Enfin, dans le Parc national de Doñana, la surface des domaines vitaux des femelles durant la saison de reproduction est de 218 ha (Travaini *et al.*, 1993). Les déplacements journaliers des petits carnivores étudiés (blaireau, fouine, renard) sont inférieurs à 1 km, hors dispersion des juvéniles.

Avec le sanglier, le rat noir apparaît être le principal consommateur des fruits de palmiers nains dans le secteur étudié, avec néanmoins deux stratégies différentes : synzoochorie chez le rat noir et endozoochorie chez le sanglier.

La distance à laquelle les fruits sont dispersés par le rat noir n'a pas été mesurée mais des accumulations de noyaux et de fruits dont le mésocarpe est partiellement consommé sont fréquentes à la base du stipe des individus fertiles. Compte tenu des résultats des pièges-photographiques, ces accumulations sont attribuables principalement au rat noir. Toutefois, une dispersion des graines au-delà du pied de palmier fertile n'est pas à exclure, des caches de nourriture étant régulièrement observées à une certaine distance de la ressource, par exemple lorsque la ressource est collectée dans un espace qui n'offre pas de protection contre les prédateurs. Rufino et Vidal (2012) estiment la surface moyenne des domaines vitaux de 9 individus suivis au mois d'août sur l'île de Bagaud (archipel des îles d'Hyères, Var) à 0,99 ha [0,33-1,91 ha, kernel 95 %], résultats comparables aux estimations données en Nouvelle-Zélande (0,54 ha : Hickson *et al.*, 1986 ; 1,07 ha : Hooker et Innes, 1995 ; 0,86 ha : Dowding et Murphy, 1996) et de Californie (0,61 ha : Whisson *et al.*, 2007). Les déplacements maximaux des rats noirs sont supérieurs à 200 m (Rufino et Vidal, 2012), atteignant parfois 1,5 km (île de Port-Cros, Cheylan *obs. pers.*). Néanmoins, il est peu probable que les fruits puissent être transportés sur de telles distances.

La comparaison des cortèges d'espèces de mammifères frugivores, dans trois sites où la zoochorie a été étudiée, montre peu de variations dans le nombre d'espèces chez qui la consommation des fruits de palmiers est attestée, y compris en situation insulaire : 1-3 espèces d'ongulés sauvages ou domestiques et 2-3 espèces de carnivores (Tabl. III). En revanche, aucune espèce n'est commune aux trois sites, mais plusieurs se retrouvent dans deux sites : sanglier, renard et blaireau en Provence et Andalousie, genette aux Baléares et en Andalousie. Ces données montrent, dans tous les sites étudiés, un processus d'endozoochorie reposant sur 3-6 espèces d'ongulés et de carnivores. En l'absence d'études concernant la synzoochorie chez les Rodentia et Léporidés, représentés par 3-6 espèces selon les sites, il n'est pas possible de mesurer l'impact de ces espèces sur la dispersion des diaspores par une comparaison inter-sites.



**Tableau III.** Mammifères frugivores présents dans 3 sites avec consommation attestée (**gras**) ou potentielle (maigre entre parenthèses) de fruits de palmier nain.

**Table III.** Dwarf palm mammalian frugivory observed (**X bold**) or assumed (x light) on three study sites.

\*Palomares et Delibes (1991), Perea *et al.* (2013).

\*\* Clevenger (1995), Muñoz-Gallego *et al.* (2019).

Espèces/sites d'étude	Cap Taillat (France)	P.N. Doñana (Andalousie)*	Île de Majorque (Baléares)**
<b> Cerf élaphe </b> ( <i>Cervus elaphus</i> )	absent	<b>X</b>	absent
<b> Chevreuil </b> ( <i>Capreolus capreolus</i> )	(x)	absent	absent
<b> Daim </b> ( <i>Dama dama</i> )	absent	<b>X</b>	absent
<b> Sanglier </b> ( <i>Sus scrofa</i> )	<b>X</b>	<b>X</b>	absent
<b> Chèvre </b> ( <i>Capra hircus</i> )	absent	absent	<b>X</b>
<b> Renard </b> ( <i>Vulpes vulpes</i> )	<b>X</b>	<b>X</b>	absent
<b> Blaireau </b> ( <i>Meles meles</i> )	<b>X</b>	<b>X</b>	absent
<b> Fouine </b> ( <i>Martes foina</i> )	<b>X</b>	absent	absent
<b> Martre </b> ( <i>Martes martes</i> )	absent	absent	<b>X</b>
<b> Genette </b> ( <i>Genetta genetta</i> )	absent	(x)	<b>X</b>
<b> Mangouste </b> ( <i>Herpestes ichneumon</i> )	absent	<b>X</b>	absent
Nbre d'espèces avec endozoochorie attestée	4	6	3
<b> Lièvre d'Europe </b> ( <i>Lepus europaeus</i> )	(x)	absent	absent
<b> Lièvre ibérique </b> ( <i>Lepus granatensis</i> )	absent	(x)	(x)
<b> Lapin de garenne </b> ( <i>Oryctolagus cuniculus</i> )	absent	<b>X</b>	(x)
<b> Rat noir </b> ( <i>Rattus rattus</i> )	<b>X</b>	(x)	(x)
<b> Mulot </b> ( <i>Apodemus sylvaticus</i> )	<b>X</b>	(x)	(x)
<b> Souris domestique à queue courte </b> ( <i>Mus musculus/spretus</i> )	(x)	(x)	(x)
<b> Ecureuil roux </b> ( <i>Sciurus vulgaris</i> )	(x)	absent	absent
<b> Lérot </b> ( <i>Eliomys quercinus</i> )	<b>X</b>	(x)	(x)
<b> Muscardin </b> ( <i>Muscardinus avellanarius</i> )	<b>X</b>	absent	absent
Nbre d'espèces avec synzoochorie attestée	4	1	0

L'absence d'oiseaux endozoochores observés sur les infrutescences de palmiers nains du cap Taillat (hormis 1 observation de geai) est surprenante à première vue. Blondel (1992) a montré que dans sept stades de successions écologiques depuis les friches jusqu'aux forêts matures européennes, les guildes d'oiseaux frugivores étaient absentes dans les stades initiaux de la succession ; elles apparaissaient dans les stades arbustifs pour finalement représenter environ 80 % des espèces d'oiseaux dans les stades ultimes des cinq sites étudiés. Une paupérisation de la communauté d'oiseaux frugivores est donc attendue dans le maquis littoral où se développe le

peuplement de palmiers nains du cap Taillat : elle n'est constituée, pour les consommateurs des grosses diaspores du palmier, que par cinq espèces de Corvidés et Columbides. De plus, ces espèces sont, à l'exception du geai, plus ou moins grégaires en hiver, ce qui implique la recherche de ressources abondantes capables de nourrir une dizaine à plusieurs dizaines d'individus de taille moyenne à grande. Ainsi, la dispersion ponctuelle des pieds de palmiers imposant la recherche aléatoire d'une ressource peu abondante rend sans doute celle-ci peu attractive pour l'avifaune en comparaison avec l'abondante fructification des oponces, chênes et vignes bien représentées dans le secteur d'étude.

### **Rapport coût/bénéfice de la dispersion des graines de palmier nain par les vertébrés**

La dispersion des diaspores de palmiers nains par endozoochorie présente un rapport coût/bénéfice variable selon les espèces animales concernées (Fedriani et Delibes, 2011, Muñoz-Gallego *et al.* 2019). En effet, les graines peuvent être recrachées lors de la mastication, ou recrachées lors de la mastication après transit dans la panse, ou expulsées via les fèces après le transit intestinal. Débarrassées de leur mésocarpe par la mastication et la digestion, les graines ont une germination plus précoce et un développement plus rapide des premières feuilles de la plantule grâce à l'action des sucs digestifs (Muñoz-Gallego *et al.*, 2019). Néanmoins, si elles sont recrachées par les ongulés ruminants (Bovidés et/ou Cervidés dans l'aire de répartition du palmier nain), elles subissent une forte infestation par les larves des Coléoptères Scolytinae réduisant le bénéfice de cette ingestion (Muñoz-Gallego *et al.*, 2019). En revanche, si elles sont expulsées via les fèces (sanglier et carnivores), la protection offerte par la matière fécale contre les larves de Coléoptères entraîne un gain de survie des graines associé à une meilleure croissance : le bénéfice est dans ce cas supérieur à celui engendré par une ingestion du mésocarpe et suivi d'une expulsion de la graine par la bouche du ruminant.

Toutefois, dans le secteur d'étude couvert de maquis littoral, les Bovidés domestiques (chèvres et moutons) étant absents et les Cervidés (chevreuil) rares, le sanglier et les petits carnivores paraissent être les principaux acteurs de l'endozoochorie du palmier nain. Or, si la mastication par les petits carnivores ne brise pas l'endocarpe, trop résistant pour les molaires spécialisées de ces prédateurs, l'endocarpe des fruits consommés par les sangliers peut être brisé par les puissantes molaires broyeuses de cette espèce et le bénéfice du transport ainsi perdu. Perea *et al.* (2013) ont montré que, dans une guildes de cinq mammifères frugivores consommateurs des diaspores de huit espèces de buissons du Parc national de Doñana, le sanglier

se situait en position médiane, entre les espèces détruisant totalement les graines de certaines espèces lors de la mastication (relation antagoniste avec la plante : cerf et lapin) et celles expulsant les graines intactes via les fèces (relation mutualiste : renard et blaireau). Dans le site étudié par Perea *et al.* (2013), la totalité des graines de palmier nain sont déféquées sans destruction de l'endocarpe. La proportion de graines non détruites par la mastication reste toutefois à évaluer au cap Taillat, car lorsque les fruits de palmiers nains sont mûrs dans la zone d'étude (octobre-novembre), les fèces de sangliers contiennent essentiellement des graines d'oponce (*Opuntia stricta*), une espèce exotique envahissante très commune dans ce site et en pleine fructification à cette période. Une fèces collectée le 7 octobre 2019 contenait 235 graines d'*O. stricta*, 1 noyau + fragment d'olive (*Olea europaea*), 5 pépins de raisin (*Vitis vinifera*) et 1 datte entière de palmier nain plus 3 fragments. Cette observation isolée confirme qu'un certain nombre de graines ne sont pas broyées par la mastication et peuvent être transportées sur des distances atteignant peut-être plusieurs kilomètres.

## Conclusion

La dispersion des graines de palmier nain par le rat noir (synzoochorie) est majoritaire mais elle a sans doute une faible influence sur l'expansion géographique du palmier : la plupart des fruits paraissent consommés sur place, encore attachés à l'inflorescence, tandis que les fruits détachés de leur pédoncule et transportés par le rat sont soit consommés à la base du stipe, soit transportés à proximité et à faible distance, la surface des domaines vitaux dépassant rarement 1 ha. En revanche, les fruits consommés par le sanglier et les mésocarnivores (renard, fouine, blaireau) et les oiseaux (geai) sont ingérés (endozoochorie) et la graine peut être déposée à des distances supérieures à plusieurs centaines, voire milliers, de mètres d'un pied de palmier fertile (*obs. pers.* de fèces de renard). Ainsi, le sanglier représente sans doute le principal agent de dispersion des graines de palmier nain, compte tenu du volume de fruits potentiellement ingérés (volume de l'estomac : 5-7 litres selon Melletti et Meijaard, 2018), de son abondance et des distances parcourues. Toutefois, cette hypothèse requiert une confirmation par l'étude détaillée des fèces de sangliers avec évaluation de la quantité de graines intactes et non broyées par la mastication ainsi que l'analyse de la capacité de germination suite au transit dans le tractus digestif.

Sous réserve d'études complémentaires, l'expansion du sanglier pourrait par conséquent favoriser la progression du palmier nain en France méditerranéenne. De même, le contrôle du piégeage des mésocarnivores et l'interdiction de l'usage de poisons depuis plusieurs décennies ont contribué à l'accroissement des populations des trois espèces (renard, blaireau et fouine) qui dispersent localement le

palmier, accroissement non quantifié mais observable de manière empirique, du moins pour le renard (*obs. pers.*). Ces vertébrés pourraient ainsi jouer un rôle accru dans la dispersion future du palmier nain dans le Sud de la France, parallèlement à l'élévation moyenne des températures qui favorise cette espèce thermo-méditerranéenne (Médail et Quézel, 1996).

Néanmoins, dans le cas particulier de la population pionnière des caps Taillat et Lardier, où la présence du palmier nain est ancienne et remonte vraisemblablement à environ un siècle, l'âge et le nombre d'individus reproducteurs produit sans doute un nombre élevé de diaspores chaque année. En effet, Herrera (1989) observe dans le Parc national de Doñana, où l'espèce est bien représentée, que seuls 0,14 % des carpelles donnent des fruits mûrs. La présence d'un nombre élevé d'individus matures est donc nécessaire pour que la production de fruits soit suffisamment attractive d'un point de vue coût/bénéfice (énergie dépensée pour la recherche des fruits vs calories ingérées suite à l'ingestion des fruits). Dans le Parc national de Doñana, Fedriani et Delibes (2011) observent aussi que la plupart des individus fertiles mesurent 10 à 30 cm à la base des inflorescences ou des infrutescences, taille assez proche de la hauteur moyenne des individus fertiles de notre zone d'étude (46 cm). On peut donc supposer, bien que les conditions environnementales soient assez éloignées entre le Sud de l'Espagne et notre zone d'étude, que la population de palmiers nains des caps Taillat et Lardier est mature avec une bonne fertilité.

On observerait donc un « cocktail » de trois facteurs favorables à l'expansion de cette population provençale qui pourraient agir en synergie : élévation des températures moyennes du fait du réchauffement climatique en cours, accroissement de l'abondance des mammifères endozoochores et bonne fertilité d'une population ayant atteint le seuil de maturité. Un tel processus explique sans doute l'accroissement rapide de l'aire de répartition du palmier nain depuis la deuxième moitié du XX<sup>ème</sup> siècle en France méditerranéenne continentale, sans oublier le rôle des individus plantés fréquemment dans les parcs et jardins qui augmentent encore le nombre de graines disponibles à la dispersion par zoochorie.

**Remerciements.** Cette étude a pu être réalisée grâce à l'appui de l'équipe du Conservatoire d'Espaces Naturels Provence-Alpes-Côte d'Azur, gestionnaire du site du cap Taillat, et notamment Raymond Viala pour l'appui sur le terrain lors de l'installation et du contrôle des appareils. Les Figures 3 et 4 ont été réalisées par Antoine Catard, que nous remercions ici. Alice Cheylan a traduit le résumé et les légendes des figures en anglais. Enfin, les auteurs remercient John Thompson et Guilhan Paradis pour leur relecture du manuscrit et leurs suggestions.

## Références

- ARTOIS M., 1989. Le renard roux (*Vulpes vulpes* Linnaeus 1758). *Encyclopédie des carnivores sauvages de France*. Vol. III, *Soc. Fr. Et. Prot. Mammifères*, Nort-sur-Erdre : 1-90.
- BLONDEL J., 1992. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson éd., Paris, 1-298.
- BROWN K.E., 1976. Ecological studies of the cabbage palm *Sabal palmetto*. II. Dispersal, predation, and escape of seeds. *Principes*, 20: 49-56.
- CAVALLINI P., LOVARI S., 1994. Home range, habitat selection and activity of the red fox in a Mediterranean coastal ecotone. *Acta Theriologica*, 39: 279-287.
- CELLINA S., 2008. *Effects of supplemental feeding on the body condition and reproductive state of wild boar Sus scrofa in Luxembourg*. PhD thesis, University of Sussex, UK., 1-141.
- Chamaerops humilis*. <https://silene.eu>. Consulté le 03/01/2023.
- CLEVENGER A., P., 1995. Seasonality and relationships of food resource use of *Martes martes*, *Genetta genetta* and *Felis catus* in the Balearic Islands. *Rev. Ecol. Terre Vie*, 50: 109-131.
- DOWDING J.E., MURPHY E.C., 1996. Ecology of ship rats (*Rattus rattus*) in a Kauri forest (*Agathis australis*) in Northland, New Zealand. *New Zeal. J. Ecol.*, 18: 19-28.
- EDDINE A., MOSTEFAI N., SMET K., De KLEES D., ANSORGE H., KARSSENE Y., 2017. Diet composition of a newly recognized canid species, the African Golden Wolf (*Canis anthus*), in Northern Algeria. *Ann. Zool. Fenn.*, 54: 347-356.
- FREDIANI J.M., DELIBES M., 2011. Dangerous liaisons disperse the Mediterranean dwarf palm: fleshy-pulp defensive role against seed predators. *Ecology*, 92: 304-3015.
- FOURNIER-CHAMBRILLON C., MAILLARD D., FOURNIER P., 1996. Variabilité du régime alimentaire du sanglier (*Sus scrofa* L.) dans les garrigues de Montpellier (Hérault). *Gibier Faune Sauv.* 13 : 1457-1476.
- GENOV P., V., 1981. Significance of natural biocenoses and agrocenoses as the source of food for wild boar (*Sus scrofa* L.). *Ekologia Polska* 29: 117-136.
- GENOVESI P., SINIBALDI I., BOITANI L., 1997. Spacing patterns and territoriality of the stone marten. *Can. J. Zool.* 75: 1966-1971.
- HERRERA C.M., 1984. A study of avian frugivores, bird-dispersed plants, and their interaction in Mediterranean scrublands. *Ecological Monographs*, 54: 1-23.
- HERRERA J., 1989. On the reproductive biology of the Dwarf Palm, *Chamaerops humilis*, in Southern Spain. *Principes*, 33: 27-32.
- HERRERO J., GARCÍA-SERRANO A., COUTO S., ORTUÑO V. M., GARCÍA-GIMÉNEZ R., 2006. Diet of wild boar *Sus scrofa* L. and crop damage in an intensive agroecosystem. *Eur. J. Wildlife Res.* 52: 245-250.
- JORDANO P., 1987. Frugivory, external morphology and digestive system in Mediterranean sylviid warblers *Sylvia spp.* *Ibis*, 129: 195-189.
- HICKSON R.E., MOLLER H., GARRICK A.S., 1986. Poisoning rats on Stewart Island. *New Zeal. J. Ecol.*, 9: 111-121.
- HOKER S., INNES J., 1995. Ranging behaviour of forest-dwelling ship rats, *Rattus rattus*, and effects of poisoning with brodifacoum. *New Zeal. J. Ecol.*, 22: 291-304.
- KEULING O., STIER, N., ROTH, M., 2008. Annual and seasonal space use of different age classes of female wild boar *Sus scrofa* L. *Eur. J. Wildlife Res.* 54: 403-412.
- LARROQUE J., RUETTE S., VANDEL J.M., DEVILLARD S., 2018. Home-range size and fidelity of two sympatric *Martes* species. *Can. J. Zool.* 96: 1-6.
- MAILLARD D., FOURNIER P., 1995. Effect of shooting with hounds on home range size of Wild Boar (*Sus scrofa* L.) groups in Mediterranean habitat. *Ibex J. Mount. Ecol.*, 3: 102-107.
- MARTÍN M., 2008. Caracterització de la dieta de la guineu (*Vulpes vulpes*) al Parc del Garraf. In *V Trobada d'Estudiosos del Garraf*, J. Hernández, J. Grau, and J. Melero (eds.) (Barcelona: Diputació de Barcelona): 81-88.
- MÉDAIL F., 2012. Biogéographie et écologie du Palmier nain (*Chamaerops humilis* L.) en région méditerranéenne. *Le Palmier*, hors-série 1 : *Chamaerops humilis* : 10-18.
- MÉDAIL F., QUÉZEL P., 1996. Signification climatique et phyto-écologique de la re-découverte en France méditerranéenne du palmier nain *Chamaerops humilis* L. (Palmae). *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie*, 319 : 139-145.
- MELLETTI M., MEIJAARD E., (Eds.) 2018. *Ecology, Conservation and Management of Wild Pigs and Peccaries*. Cambridge Univ. Press: 1-448.
- MUÑOZ-GALLEGO R., FEDRIANI J.M., TRAVESET A., 2019. Non-native Mammals are the main seed dispersers of the ancient Mediterranean palm *Chamaerops humilis* L. in the Balearic Islands. *Front. Ecol. Evol.*, 7: 161.
- OFFICE FRANÇAIS POUR LA BIODIVERSITÉ. Les programmes et actions - les espèces chassables - Ongulés sauvages : tableaux de chasse et bilan des prélèvements - Tableaux de chasse départementaux 1973-2021. <https://Ofb.gouv.fr/les-especes-chassables>. Consulté le 07/02/2023.
- OROZCO-SEGOVIA A., BATIS A.I., ROJAS-ARÉCHIGA M., MENDOZA A. 2003. Seed biology of palms: a review. *Palms*, 47: 79-94.

- PALOMARES F., DELIBES M., 1991. Dieta del Meloncillo, *Herpestes ichneumon*, en el Coto del Rey (Norte del Parque Nacional de Doñana, S.O. de España). *Acta Vertebr.*, 18: 187-194
- PANDOLFI M., FORCONI P., MONTECCHIARI L., 1997. Spatial behaviour of the red fox (*Vulpes vulpes*) in a rural area of central Italy. *Ital. J. Zool.*, 64: 351-358.
- PEREA R., DELIBES M., POLKO M., SUÁREZ-ESTEBAN A., FEDRIANI J. M., 2013. Context-dependent fruit-frugivore interactions: partner identities and spatio-temporal variations. *Oikos* 122: 943-951.
- PINNA W., NIEDDU G., MONIELLO G., CAPPAI M.G., 2007. Vegetable and animal food sorts found in the gastric content of Sardinian Wild Boar (*Sus scrofa meridionalis*). *J.Anim. Physiol.Anim. Nutr.*, 91: 252-255.
- PODGÓRSKI T., BAŚ G., JEĐRZEJEWSKA B., 2013. Spatiotemporal behavioral plasticity of wild boar (*Sus scrofa*) under contrasting conditions of human pressure: primeval forest and metropolitan area. *J.Mammal.*, 94: 109-119.
- REQUENA-MULLOR J. M., LÓPEZ E., CASTRO A. J., VIRGÓS E., CASTRO H., 2016. Landscape influence on the feeding habits of European badger (*Meles meles*) in arid Spain. *Mammal Res.*, 61: 197-207.
- REY P.J., 2010. Preserving frugivorous birds in agro ecosystems: lessons from Spanish olive orchards. *J. Appl. Ecol.*, 48: 228-237.
- RUFINO L., VIDAL E., 2012. Importance de la griffe de sorcière *Carpobrotus* spp. comme ressource pour les rats noirs *Rattus rattus* de l'île de Bagaud, (Parc national de Port-Cros, Var, France). *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, 26: 173-193.
- SPITZ F., JANEAU G., 1990. Spatial strategies: an attempt to classify daily movements of wild boar. *Acta Theriol.* 35: 129-149
- TISON J. M., JAUZEIN P., MICHAUD H., 2014. *Flore de la France Méditerranéenne continentale*. Transf aire Ed., Turriers: 1-2078.
- TRAVAINI A., ALDAMA J.J., LAFITTE R., DELIBES M., 1993. Home range and activity patterns of red fox *Vulpes vulpes* breeding females. *Acta Theriol.*, 38: 427-434.
- WHISSON D.A., QUINN J.H, COLLINS K.C., 2007. Home range and movements of roof rats (*Rattus rattus*) in an old-growth riparian forest, Calif. *J. Mamm.*, 88: 589-594.
- WLAZELKO M., ŁABUDZKI L., GÓRECKI G., SKUBIS J., 2009. The seasonal pattern of wild boars diet in western Poland - research carried out at the Zielonka Game Research Centre. *Acta Sci. Polon. Silv. Colend. Ratio Industr. Lign.* 8: 55-70.
- ZONA S., HENDERSON A., 1989. A review of animal-mediated seed dispersal of palms. *Selbyana*, 11: 6-20.