

Organisation de la richesse et de la composition floristiques d'îles de la Méditerranée occidentale (sud-est de la France)

Frédéric Médail et Éric Vidal

Résumé : Cette étude examine le rôle des variables physiographiques (superficie, isolement, altitude, substrat) et de la diversité des habitats sur la richesse et la composition floristiques d'îles de la Méditerranée (sud-est de la France). La relation aire – nombre d'espèces s'avère significative, mais il existe, pour les plus petites îles (superficie inférieure 3,5 ha et, à fortiori, 0,2 ha), une plus grande hétérogénéité de réponse dans l'organisation de la flore. L'effet de l'isolement est plus ténu en raison de la position peu éloignée des côtes de ces îles continentales, bien que la composition floristique soit positivement corrélée à la distance du continent. Des îles proches présentent une composition floristique différente, suggérant une dissémination non sélective des végétaux, à travers les bras de mer réduits. La diversité des habitats constitue aussi une variable explicative importante de la richesse spécifique, mais il n'est pas possible de trancher entre les hypothèses invoquant la diversité des habitats ou la superficie comme tel puisque les deux variables sont corrélées.

Mots clés : îles méditerranéennes, biogéographie insulaire, relation aire – nombre d'espèces, isolement, diversité des habitats, îlots.

Abstract: The effects of physiographic variables (area, isolation, elevation, and substrate) and habitat diversity on plant species richness and composition have been investigated on some Mediterranean islands (southeastern France). The number of species – area relationship is significant but there are more diverse vegetation patterns on smallest islands (area smaller than 3.5 ha and, ultimately, 0.2 ha). Although the species composition is positively correlated to the distance from the continent, the effect of isolation is not so obvious because of the small distance of these continental islands from the continent. Some islands nearest to shore show very different plant species composition, suggesting a nonselective plant dispersal through some narrow stretches of sea. Habitat diversity represents one of the major explanatory factors of the species richness; nevertheless, it is not possible to settle between the two hypotheses effect of habitat diversity versus effect of area per se because of the correlation between the two factors.

Key words: Mediterranean islands, insular biogeography, number of species – area relationship, isolation, habitat diversity, islets.

Introduction

Les systèmes insulaires apparaissent classiquement comme des laboratoires naturels d'évolution au sein desquels les patrons et les processus écosystémiques, en général simplifiés dans ces communautés spatialement réduites, peuvent être abordés de manière optimale, surtout sur les îles de faible superficie (Whitehead et Jones 1969; Höner et Greuter 1988). L'étude des patrons explicatifs de la richesse et de la diversité des organismes vivants au sein des îles continentales, reliées au continent au cours des temps géologiques, ou des îles océaniques, le plus souvent d'origine volcanique, demeure un

des thèmes majeurs en écologie et en biogéographie des populations ou des peuplements (Blondel 1995; Adersen 1995). De multiples travaux ont d'ailleurs abordé les phénomènes de dissémination, de renouvellement d'espèces, de saturation ou d'extension des niches, et la dynamique des populations en relation avec le « syndrome d'insularité » (Blondel 1986, 1995).

Les études actuelles de biogéographie insulaire reposent encore le plus souvent sur la théorie de l'équilibre dynamique développée par MacArthur et Wilson (1963, 1967). Cette théorie aborde plus particulièrement les relations superficie – richesse spécifique, et la dualité entre les taux d'immigration qui contrebalancent les processus d'extinction des espèces dans le cadre de la colonisation de systèmes isolés. Peu après son énoncé, la théorie de MacArthur et Wilson fut ardemment discutée et des cas de non-équilibre dynamique ont été mis en évidence, par exemple sur des îlots de superficie inférieure à 1 ha où Whitehead et Jones (1969) montrent l'inadéquation du patron aire – richesse floristique. Mais, comme le soulignent Martin et al. (1995), les controverses proviennent aussi du fait que de nombreux biogéographes ignorent les précisions fondamentales contenues au début de l'ouvrage de MacArthur et Wilson (1967) :

Reçu le 26 février 1997.

F. Médail¹ et É. Vidal. Institut méditerranéen d'écologie et de paléocologie (IMEP), Centre national de la recherche scientifique, Unité mixte de recherche, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, case 461, F-13397 Marseille Cédex 20, France.

1. Auteur correspondant (tél. : (33) 4 91 28 89 29; téléc. : (33) 4 91 28 80 51; courrier électronique : f.médail@botmed.u-3mrs.fr).

« area alone cannot be assumed in any particular case to be a precise predictor of species diversity »

et

« area does not exert a direct role on numbers of species; rather it is related to other factors, such as habitat diversity, which in turn controls species diversity ».

La prise en compte de la superficie d'une île ne devrait donc être qu'un point de départ dans la compréhension des processus régulant la richesse et la diversité spécifiques. En outre, la plupart des travaux se sont attachés à expliquer les variations de richesse spécifique des îles. Or, deux îles dotées de la même richesse spécifique peuvent sensiblement différer en regard de leur composition spécifique, mais ce dernier aspect n'a été examiné que depuis peu (Kadmon et Pulliam 1993; Kadmon 1995).

Ainsi, la compréhension de l'organisation des communautés végétales insulaires est loin d'être acquise, d'autant, comme l'indique Abbott (1977), que la plupart des recherches à ce jour ont concerné l'avifaune où la distinction des espèces immigrantes ou en voie d'extinction paraît plus difficile, alors que la sédentarité des végétaux facilite à priori leur étude. De plus, quand les végétaux sont pris en compte, le choix se porte souvent, pour des raisons pratiques, sur quelques groupes particuliers (ligneux, dicotylédones, espèces les plus fréquentes) (ex. : Tobler et al. 1970; Nilsson et al. 1988; Rydin et Borgegard 1988, 1991; Kelly et al. 1989; Kadmon et Pulliam 1993, 1995; Kohn et Walsh 1994), et les travaux intégrant l'ensemble du cortège floristique demeurent finalement assez peu fréquents (ex. : Abbott 1977; Abbott et Black 1980; Buckley 1985; Quinn et al. 1987; Wilson 1988; Heatwole 1991; Herwitz et al. 1996).

Toutefois, les résultats de nombreux travaux de biogéographie insulaire tendent à montrer le fort déterminisme existant dans l'agencement des communautés isolées (Whittaker 1992), lesquelles présentent souvent un degré d'emboîtement (nestedness) élevé (Patterson 1990). Il importe donc de définir la nature des patrons et processus qui interviennent dans les règles d'assemblage des espèces (Diamond 1975) afin d'examiner si les taxons peuvent se structurer de façon non stochastique en condition d'insularité similaire. De plus, la compréhension des facteurs qui organisent la richesse et la composition floristiques au sein de systèmes insulaires méditerranéens, à priori plus simples, revêt une importance de premier plan en biologie de la conservation (Diamond et May 1976; Shafer 1990). En effet, du fait de la grande diversité alpha et bêta des communautés végétales du bassin méditerranéen (Médail et Quézel 1997), il paraît plus aisé de raisonner sur des ensembles moins complexes pour asseoir les bases théoriques d'une gestion durable des milieux et des espèces.

Dans le bassin méditerranéen nord-occidental, la côte provençale (sud-est de la France) constitue un secteur privilégié pour l'étude des effets de l'isolement sur la biodiversité, en raison du nombre assez élevé de territoires insulaires. Les objectifs principaux de l'étude sont : (i) d'examiner la relation entre la richesse en végétaux vasculaires et la superficie de systèmes insulaires méditerranéens, (ii) d'identifier si d'autres variables (distance du continent, altitude, nature du substrat) influent sur la richesse spécifique des îles et (iii) d'analyser l'apport de la composition floristique dans la compréhension des patrons structurant la flore insulaire.

Cadre physiographique et biologique

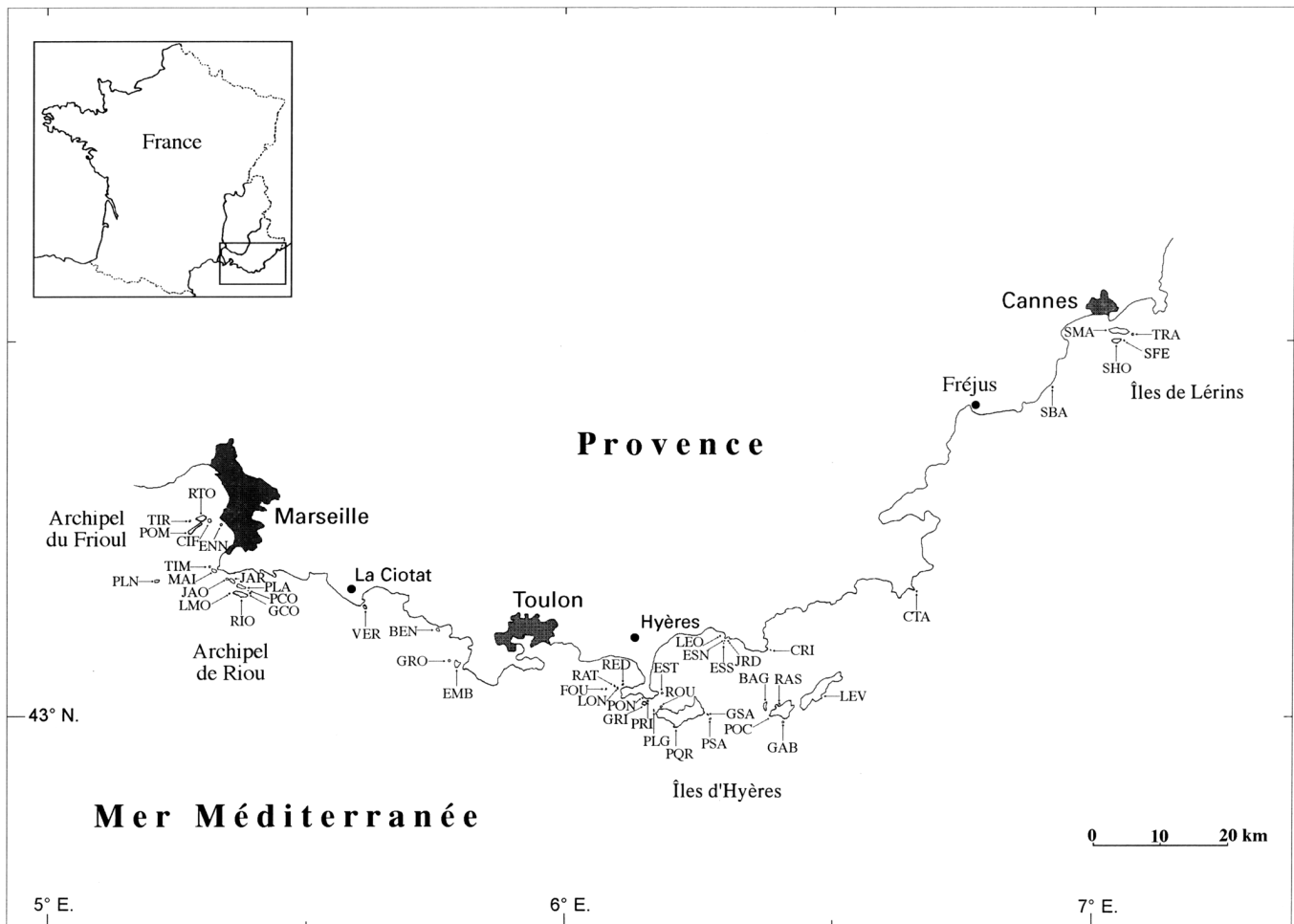
Le long de la côte de Provence, depuis Marseille jusqu'à Menton (sud-est de la France), 80 îles de superficie supérieure à 1000 m² ont été recensées (Cheylan 1985) (fig. 1). Trois archipels principaux existent, le plus vaste étant celui des îles d'Hyères (superficie totale : 2961 ha), puis l'ensemble des îles de Marseille (archipels du Frioul et de Riou : 383 ha) et les îles de Lérins (250 ha), mais 54% des îles ont une superficie inférieure à 1 ha. Les altitudes demeurent modestes et ne dépassent 100 m que pour les îles suivantes : Port-Cros (196 m), Riou (191 m), Porquerolles (142 m), Maître (141 m) et l'île du Levant (140 m). Les roches sédimentaires calcaires du Crétacé ou du Jurassique prédominent sur les archipels de Marseille et de Lérins, tandis que les îles de la côte varoise ont un substrat de nature siliceuse (micaschistes, gneiss, phyllades, rhyolites) (tableau 1). D'origine continentale, l'ensemble des îles de Provence était lié au continent lors du Würm, puisque des paléorivages immergés ont été décelés à -100 m au Dryas ancien (environ 14 000 B.P.) selon Collina-Girard et al. (1996). Malgré la transgression marine holocène versilienne, les îles actuellement séparées de la côte par une profondeur de -40 à -50 m devaient être, comme l'archipel de Riou (Sartoretto et al. 1996), encore reliées au continent lors du Boréal (8500-9000 B.P.).

Les données climatiques s'avèrent peu nombreuses; elles sont disponibles seulement pour quelques grandes îles où la moyenne des températures annuelles est comprise entre 15 et 16°C et la moyenne des minima du mois le plus froid de l'année (*m*) supérieure à 5°C (étage bioclimatique thermo-méditerranéen). En Provence, la pluviométrie augmente d'ouest en est. Avec 327 mm de précipitations annuelles, la station de Pomègues (Frioul, Marseille) est classiquement considérée comme le pôle absolu de xéricité en France, mais les îles plus orientales ont une pluviométrie annuelle bien supérieure : Porquerolles (659 mm), île du Levant (742 mm) et Sainte-Marguerite (849 mm). L'étude climatologique des îles de Provence reste cependant à réaliser et des variables comme le régime et la force des vents, mais aussi l'abondance des précipitations occultes (Hébrard et Roux (1991) citent une moyenne annuelle d'humidité atmosphérique de 81% à Porquerolles), doivent jouer un rôle de tout premier plan dans la structuration biotique.

Le gradient pluvio-thermique croissant d'ouest en est et la nature du substrat géologique sont pour partie responsables de l'organisation variée du couvert végétal des îles de Provence. Les communautés de la frange littorale rocheuse diffèrent toutefois peu selon les îles et, parmi les halophiles les plus communs, on rencontre les espèces suivantes : *Limonium pseudominutum*, *Crithmum maritimum*, *Atriplex prostrata*, *Halimione portulacoides*, *Lotus cytisoides* subsp. *cytisoides*, *Sonchus asper* subsp. *glaucescens*, *Daucus carota* subsp. *hispanicus*, *Dactylis glomerata* subsp. *hackelii*, *Reichardia picroides*. En outre, les secteurs côtiers où stationnent les goélands (*Larus cachinnans*) connaissent l'extension d'espèces rudérales halorésistantes (Vidal et al. 1998) : *Lavatera arborea*, *Lobularia maritima*, *Camphorosma monspeliaca*, *Senecio leucanthemifolius*, *Frankenia hirsuta*, *Lagurus ovatus* et *Erodium chium*.

Les formations arbustives et forestières se structurent différemment selon les îles. Les archipels de Marseille, très

Fig. 1. Localisation des îles inventoriées le long de la côte provençale (sud-est de la France). Le code des îles est indiqué au tableau 1.



dégradés, sont couverts d'une formation arbustive basse (garrigue à *Rosmarinus officinalis*, *Pistacia lentiscus*, *Lonicera implexa*, *Erica multiflora*, *Coronilla juncea*, *Rhamnus alaternus*, *Cistus albidus*), dépassant rarement 1 m de haut, en mosaïque avec des pelouses xériques à *Brachypodium retusum* et thérophytes; la couverture arborée se réduit à quelques *Pinus halepensis*, *Tamarix gallica*, *Ficus carica* (Riou et Frioul) et *Quercus ilex* (Riou) souvent anémomorphosés. Les îles siliceuses de la côte varoise (Bendor, île des Embiez, îles d'Hyères) montrent un couvert forestier beaucoup plus imposant, où le *Pinus halepensis* et le *Quercus ilex* dominent en taillis, voire en futaies; les maquis hauts à essences sclérophylles (*Arbutus unedo*, *Erica arborea*, *Pistacia lentiscus*, *Myrtus communis*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Phillyrea angustifolia*, *Rhamnus alaternus*, *Juniperus phoenicea*...), associés localement à des taxons thermophiles en limite d'aire (*Genista linifolia*, *Euphorbia dendroides*, *Teucrium marum* subsp. *marum*), couvrent de grandes étendues. Les îles de Lérins (Sainte-Marguerite, Saint-Honorat) présentent aussi des portions forestières de belle venue, dominées par le *Pinus halepensis*, *P. pinea*, *Quercus ilex* et *Q. pubescens*.

Les principales îles de la côte provençale (Ratonneau, Pomègues, Maïre, Riou, île des Embiez, Porquerolles, Port-Cros, île du Levant, Sainte-Marguerite et Saint-Honorat) ont subi un impact anthropique ancien qui a le plus souvent

profondément affecté la structure et la dynamique de ces écosystèmes isolés. L'occupation humaine est attestée dès la préhistoire, sur l'archipel de Riou où ont été signalés des gisements du Néolithique et de l'âge du bronze, sur l'île des Embiez (site de l'âge du fer), sur les îles d'Hyères où neuf gisements du Chalcolithique et de l'âge du bronze existent (Borréani et al. 1992) et sur l'île Sainte-Marguerite où se trouve un habitat antérieur au IV^e siècle avant notre ère (Augier 1978). À l'origine simples lieux de passage et de campement de pêcheurs, les îles provençales abritèrent rapidement des installations permanentes (fortins, tours de guet), en raison de leur emplacement stratégique pour la surveillance des mouvements des navires. L'exploitation intense du milieu naturel a été mise en évidence dès la période gallo-romaine sur les îles d'Hyères (colluvions de 60 à 80 cm d'épaisseur à Porquerolles selon Borréani et al. (1992)) et la déforestation a touché l'ensemble des grandes îles (Cheylan 1985), jusque dans les années 1950. Actuellement, le déclin des usages agro-sylvo-pastoraux et la protection de certaines îles (parc national de Port-Cros, propriétés de l'État à Porquerolles et Sainte-Marguerite) conduisent au développement des matorrals et des ensembles forestiers dominés par les espèces sclérophylles. Toutefois, sur les îles calcaires de Marseille, la déforestation et l'érosion consécutive furent si intenses que les capacités de résilience des communautés végétales paraissent de nos jours très limitées.

Tableau 1. Richesse floristique et données physiographiques (d'après Cheylan (1985) modifié) des 48 îles échantillonnées le long de la côte provençale.

Île	Code de l'île	Superficie (ha)	Isolement (m)	Altitude (m)	Richesse totale	Substrat	Auteurs
Porquerolles	PQR	1254	2300	142	729	Silice	Aboucaya (1989) complété
Levant	LEV	996	9150	140	472	Silice	Aboucaya (1989) complété
Port-Cros	POC	640	8200	196	562	Silice	Aboucaya (1989) complété
Sainte-Marguerite	SMA	210	1300	28	304	Calcaire	Augier (1978); Salanon et al. (1994)
Riou	RIO	100	3000	191	178	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Ratonneau	RTO	95	1800	74	254	Calcaire	Laurent et Deleuil (1938)
Embiez	EMB	90	150	57	172	Silice	Molinier (1953); Moutte (1989)
Pomègues	POM	89	1800	86	237	Calcaire	Laurent et Deleuil (1938)
Bagaud	BAG	45	7500	59	170	Silice	Médail (1998)
Saint-Honorat	SHO	41	2900	6	140	Calcaire	Augier (1978); Salanon et al. (1994)
Maïre	MAI	28	50	141	131	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Jarre	JAR	18,5	800	57	125	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Plane	PLA	18	2150	22	80	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Grand Ribaud	GRI	16	600	45	145	Silice	Médail inédit (1995)
Verte	VER	15	600	49	155	Silice	Jahandiez et al. (1935); Molinier (1935)
Bendor	BEN	8	150	17	70	Calcaire	Jahandiez et al. (1933); Jahandiez (1935)
Grand Rouveau	GRO	6,5	620	31	59	Silice	Jahandiez (1935), Molinier (1953)
Château d'If	CIF	3,5	1450	22	72	Calcaire	Médail inédit (1994)
Tradelière	TRA	3,2	150	3	25	Calcaire	Augier (1978); Salanon et al. (1994)
Gabinière	GAB	3	400	62	19	Silice	Médail (1998)
Jarron	JAO	3	800	33	61	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Tiboulen de Maïre	TIM	2,5	600	47	47	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Petit Langoustier	PLG	2,5	100	12	58	Silice	Médail inédit (1995)
Gros Sarranié	GSA	2,3	100	26	40	Silice	Médail inédit (1995)
Grand Congloué	GCO	2,3	200	50	39	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Planier	PLN	2	8650	5	1	Calcaire	Knoerr (1960)
Longue	LON	2	75	27	58	Silice	Médail inédit (1995)
Rousset	ROU	1,2	10	16	48	Silice	Médail inédit (1995)
Tiboulen de Ratonneau	TIR	1,1	325	30	12	Calcaire	Cheylan (1988)
Saint-Féréol	SFE	1	250	3	31	Calcaire	Augier (1978); Salanon et al. (1994)
Petit Ribaud	PRI	0,8	175	15	73	Silice	Médail inédit (1995)
Petit Sarranié	PSA	0,8	400	25	5	Silice	Médail inédit (1995)
Endoume Nord	ENN	0,7	200	7	9	Calcaire	Cheylan (1988)
Léoube	LEO	0,6	100	13	62	Silice	Médail inédit (1994)
Redonne	RED	0,6	125	11	39	Silice	Médail inédit (1995)
Ratonnière	RAT	0,5	375	15	9	Silice	Médail inédit (1995)
Petit Congloué	PCO	0,5	270	30	28	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Rascas	RAS	0,5	150	15	31	Silice	Médail (1998)
L'Estagnol Sud	ESS	0,3	25	8	30	Silice	Médail inédit (1995)
L'Estagnol Nord	ESN	0,3	25	8	28	Silice	Médail inédit (1993, 1995)
Saint-Barthélémy	SBA	0,3	15	10	49	Silice	Médail inédit (1994)
Jardin	JRD	0,2	250	5	20	Silice	Médail inédit (1994)
Cristaux	CRI	0,2	100	10	0	Silice	Médail inédit (1995)
Portugais Nord	PON	0,2	20	8	25	Silice	Médail inédit (1994, 1996)
Fourmiges	FOU	0,2	1775	14	1	Silice	Médail inédit (1995)
La Moyade	LMO	0,2	150	10	0	Calcaire	Médail et Vidal inédit
Cap de l'Estérel	EST	0,1	10	5	14	Silice	Médail inédit (1995)
Cap Taillat	CTA	0,1	50	10	6	Silice	Médail inédit (1992)

Méthodes

Inventaires des taxons et variables physiographiques

Parmi les 80 îles recensées par Cheylan (1985), 48 (soit 60%) ont fait à ce jour l'objet d'inventaires floristiques, soit à partir de prospections initiées en 1992 et réalisées sur 32 îles, soit à partir de données déjà

publiées (Jahandiez et al. 1933; Jahandiez 1935; Jahandiez et al. 1935; Laurent et Deleuil 1938; Molinier 1935, 1953; Knoerr 1960; Augier 1978; Moutte 1989; Aboucaya 1989) dans le cas de 16 îles restantes. Pour l'ensemble des 48 îles, seules les données floristiques en présence-absence ont été prises en compte car ce sont souvent les seules indications figurant dans les travaux publiés. Les taxons natu-

Tableau 2. Types d'habitats retenus pour les 14 îles de l'archipel hyérois.

Type d'habitat	EST	FOU	RAS	RAT	RED	PSA	PRI	ROU	LON	GAS	PLA	GAB	GRI	BAG
Terre nue	1	1	1	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Plages					1						1		1	
Dunes														
Rochers maritimes	5	5	4	4	4	4		3	3	4	3	4	4	2
Rochers continentaux														1
Falaises maritimes			1	3		2	2		2	1		3	1	1
Éboulis							1		1		1			
Pelouses sèches	1		1	3	3		1	2	1	2	2		2	1
Pelouses rocailleuses	1		3	1	2	4	1	1	2	1	1	5	2	1
Pelouses humides														
Mares et ruisseaux temporaires													1	1
Cours d'eau semi-permanent														
Suintements														1
Marais, lagunes														
Prés salés, sansouires										1				1
Prairies														
Cultures, plantations							2							
Matorrals			3	3	4	2	3	4	3	2	4		4	5
Ensembles préforestiers			2										2	3
Forêts													2	3

Nota : Les chiffres correspondent aux classes de recouvrement de chaque habitat : 1, $R < 5\%$; 2, $5\% < R < 10\%$; 3, $10\% < R < 25\%$; 4, $25\% < R < 50\%$; 5, $50\% < R < 75\%$. Le code des îlots est celui indiqué au tableau 1.

ralisés ont été comptabilisés car ces espèces occupent des niches écologiques particulières souvent indicatrices de situations de perturbations; de plus, l'immigration sur les îles provençales, proches de la côte, de bon nombre de xénophytes se réalise par des vecteurs naturels (ex., vent : *Conyza*, *Amaranthus*; oiseaux : *Carpobrotus*, *Aptenia*, *Solanum*), et ces phénomènes de colonisation-extinction entrent tout à fait dans le cadre de la théorie de MacArthur et Wilson (1967).

Les caractéristiques physiographiques principales (superficie, altitude, distance île – continent ou île – île principale, nature du substrat) apparaissent au tableau 1, en partie d'après les indications de Cheylan (1985). La détermination rigoureuse de la superficie des îles est un élément important à considérer puisque le postulat de base de la régression aire – nombre d'espèces en dépend étroitement. Les superficies des îles ont été calculées à partir des cartes topographiques à 1 : 25 000; il faut considérer qu'une même marge d'erreur entache les évaluations d'aire, rendant possible les calculs de régressions.

Parmi les 48 îles étudiées, 14 îles de l'archipel hyérois (les trois grandes îles, Porquerolles, Port-Cros et l'île du Levant, exclues) ont été le cadre d'inventaires et d'analyses plus détaillées. Ces 14 îles ont été prospectées une seule fois, à la même période (printemps 1995). L'abondance de chaque taxon a été estimée à partir de cinq classes (RR, très rare; R, rare; AC, assez commun; C, commun; CC, très commun); pour les herbacées, la délimitation des classes repose sur les effectifs des espèces (RR, 1–10; R, 11–100; AC, 101–1000; C, 1001 – 10 000, CC, > 10 000), tandis que pour les ligneux, les pourcentages de recouvrement ont été retenus (RR, rec. < 5%; R, 5% < rec. < 10%; AC, 10% < rec. < 25%; C, 25% < rec. < 50%; CC, rec. > 50%). En plus des variables physiographiques précédentes, la distance minimale inter-îles (mesurée sur les cartes topographiques à 1 : 25 000) a été prise en compte, ainsi que la diversité des biotopes. Comme le soulignent Kohn et Walsh (1994), la notion d'habitats est difficile à cerner, tout particulièrement chez les végétaux vasculaires, car il faut éviter le raisonnement circulaire visant à caractériser l'habitat à partir des plantes dominantes. Ainsi, le nombre et le recouvrement des divers habitats de chacune des 14 îles hyéroises ont été dressés à partir d'une typologie pré-établie, basée sur les caractéristiques physiques, et indépendante des espèces dominant le couvert végétal (tableau 2).

Traitement des données

Les liens entre les données floristiques et physiographiques de l'ensemble des îles ont été testés par des régressions simples. L'analyse des liens éventuels entre la composition spécifique de chacune des 14 îles hyéroises et certaines caractéristiques physiographiques (superficie, altitude, distance île–continent ou île – île principale, distance minimale inter-îles) a été réalisée. L'association des éléments de chaque matrice floristique de similitude avec les éléments correspondant des quatre matrices renfermant les données topographiques a été testée en utilisant le test de randomisation de Mantel. Ce test mesure les associations entre les éléments de deux matrices et détermine la signification de ces comparaisons (Manly 1991; Kadmon et Pulliam 1993). Dans le cas des listes en présence-absence, les matrices floristiques de similitude ont été obtenues par l'application du coefficient de Yule, alors que pour les données en recouvrement, ces matrices ont été calculées par la distance du χ^2 . Les matrices des caractéristiques physiographiques ont été traitées à l'aide de la formule de distance euclidienne usuelle sur données brutes.

Résultats

Organisation de la richesse floristique des îles provençales

La richesse floristique totale des 48 îles de Provence inventoriées montre de grandes variations (tableau 1). L'île de Porquerolles, avec 729 taxons, présente la plus grande richesse, suivie par les îles de Port-Cros, du Levant et de Sainte-Marguerite. Les îles de superficie inférieure ou égale à 0,2 ha offrent une richesse végétale très variable pouvant aller jusqu'à l'absence complète d'espèces pour les rochers de Cristaux (cap Bénat) ou de la Moyade (archipel de Riou); cette superficie semble constituer une limite en deçà de laquelle le nombre d'espèces végétales fluctue très nettement. Au contraire, l'îlot du Planier, situé à 8,6 km au large de Marseille mais d'une superficie de 2 ha, comporte tout de même une halophyte autochtone l'*Atriplex prostrata*, qui est aussi

Fig. 2. Régressions linéaires simples entre la richesse floristique et la superficie (A) des 31 îles provençales de superficie inférieure à 3,5 ha (test $F_{31} : p = 0,02$) et (B) des 17 îles provençales de superficie supérieure à 3,5 ha (test $F_{17} : p = 0,001$).

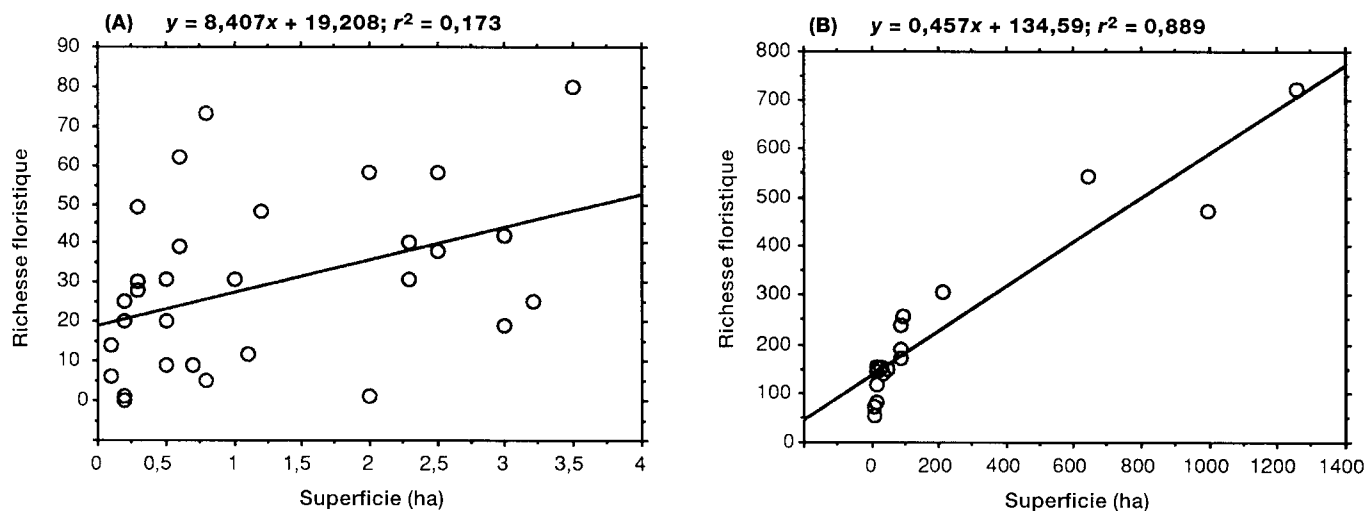


Tableau 3. Corrélations obtenues entre la richesse floristique des 48 îles provençales ou des 14 îles d'Hyères, les données topographiques et le nombre d'habitats.

Îles	Surface		Altitude		Distance du continent		Nombre d'habitats	
	r^2	p	r^2	p	r^2	p	r^2	p
Provençales	0,829	0,0001	0,55	0,0001	0,19	0,022	—	—
D'Hyères	0,645	0,0005	0,285	0,049	0,323	0,034	0,84	0,001

l'unique espèce rencontrée aux Fourmigues de l'Escampobariou, écueil au large de la presqu'île de Giens (fig. 1).

Pour l'ensemble des îles, les résultats des régressions entre la richesse spécifique et les variables topographiques (superficie, altitude, distance île–continent ou île – île principale) s'avèrent tous significatifs (tableau 3). La régression entre la superficie et la richesse floristique montre que les résidus (écart entre la valeur réelle et celle obtenue à partir de la droite) ne sont pas gaussiens, d'où la nécessité de procéder à des régressions par segments (M. Roux, communication orale). Deux régressions ont donc été réalisées, l'une portant sur les 31 îles de superficie inférieure à 3,5 ha (fig. 2A) et l'autre appliquée aux 17 îles de taille supérieure à 3,5 ha (fig. 2B). Dans les deux cas, les régressions sont significatives, mais pour les îles inférieures à 3,5 ha, le caractère significatif de la relation est plus ténu ($r^2 = 0,173$, $p = 0,02$), ce qui illustre la plus grande variabilité des patrons liant la richesse spécifique à la superficie sur les îles de faible superficie. Pour les 17 îles supérieures à 3,5 ha, la bonne relation existante ($r^2 = 0,889$, $p = 0,001$) reste significative même si les trois plus grandes îles (Porquerolles, Port-Cros, du Levant) ne sont pas intégrées dans l'analyse. Si l'on réalise une régression entre le logarithme népérien de la superficie et celui de la richesse floristique pour les 48 îles de Provence, la répartition totale des

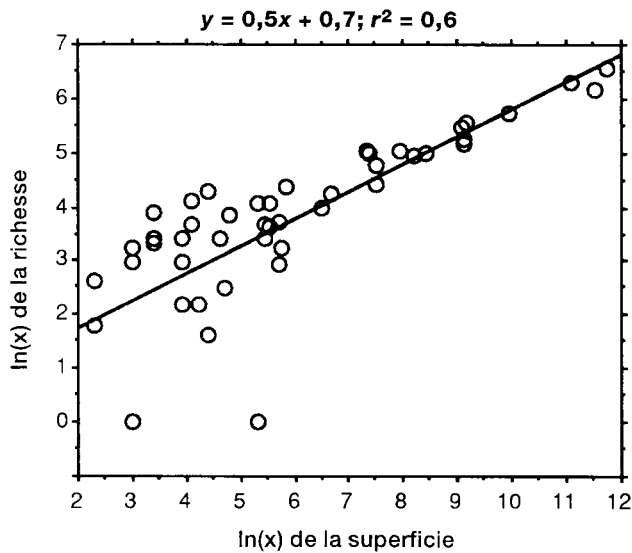
points est globalement mieux structurée ($r^2 = 0,6$, $p = 0,001$) (fig. 3).

Le type de substrat (calcaire ou silice) a été distingué pour les 48 îles : 29 sont à dominante siliceuse et 19 formées de calcaire. Les régressions entre la richesse floristique et la superficie des îles calcaires ou siliceuses s'avèrent hautement significatives dans les deux cas (respectivement $r^2 = 0,823$ et $0,905$, $p = 0,001$). La nature du substrat ne semble donc pas engendrer de différence marquée dans le lien existant entre la richesse et la superficie des îles.

Organisation des patrons floristiques des îles d'Hyères

Au sein des 14 îles de l'archipel hyérois, 250 taxons (espèces et sous-espèces) ont été inventoriés. Les régressions richesse floristique – variables physiographiques sont toutes significatives, même si le pouvoir explicatif de la distance île–continent ou île – île principale s'avère un peu plus réduit (tableau 3). La prise en compte de la superficie et du nombre d'habitats conduit à l'obtention d'une relation hautement significative, l'altitude étant aussi une variable explicative notable de la richesse (soulignons d'ailleurs que la superficie et l'altitude d'une île sont liées de façon significative : $r^2 = 0,829$ et $p = 0,0001$ pour l'ensemble des 48 îles, $r^2 = 0,457$ et $p = 0,008$ pour les 14 îles hyéroises). En outre, la régression effectuée

Fig. 3. Régression ln–ln entre la richesse floristique (S) et la superficie (A) des 48 îles de Provence (test F_{48} : $p = 0,001$).



entre la superficie et le nombre d'habitats des îles d'Hyères indique le caractère significatif de la relation ($r^2 = 0,469$, $p = 0,0069$), ce qui explique le lien puissant entre le nombre d'habitats et la richesse floristique ($r^2 = 0,84$ et $p = 0,0001$) (fig. 4).

Les résultats des corrélations obtenues par le test de Mantel entre les matrices floristiques et topographiques apparaissent au tableau 4. Les corrélations s'avèrent significatives entre la composition floristique, exprimée en présence-absence, et les variables topographiques relatives à la superficie de l'île, mais aussi à la distance île-continent. Par contre, l'altitude et la distance inter-îles ne semblent pas influencer sur la composition floristique. L'intégration de l'abondance des espèces conduit à l'absence de lien significatif entre les données floristiques et l'ensemble des variables physiographiques.

Discussion

Influence de la superficie et des variables physiographiques dans l'organisation de la flore insulaire

La superficie des ensembles insulaires étudiés constitue la principale variable impliquée dans l'organisation de la richesse et de la composition végétale. Cette conclusion rejoint celles de la plupart des auteurs ayant abordé les patrons de la richesse des communautés végétales insulaires (ex. : Buckley 1985; Heatwole 1991). Aux Galapagos, par exemple, la superficie s'avère le meilleur prédicteur de la richesse floristique d'une île (Johnson et al. 1968; Johnson et Raven 1973). L'allure des courbes aire – nombre d'espèces obtenues en Provence montre toutefois l'existence de variations notables dans le lien entre la richesse spécifique et la superficie. En dessous de 0,2 ha, les îles peuvent n'abriter aucune espèce végétale, superficie seuil moins importante que celle de 0,5 ha définie par Abbott (1977) pour des îlots d'Australie occidentale; notons que Cheylan (1988) n'a trouvé aucun mammifère sur les îlots provençaux ou corses de superficie inférieure ou

Fig. 4. Régression linéaire simple entre la richesse floristique et le nombre d'habitats, des 14 îles d'Hyères (test F_{14} : $p = 0,0001$).

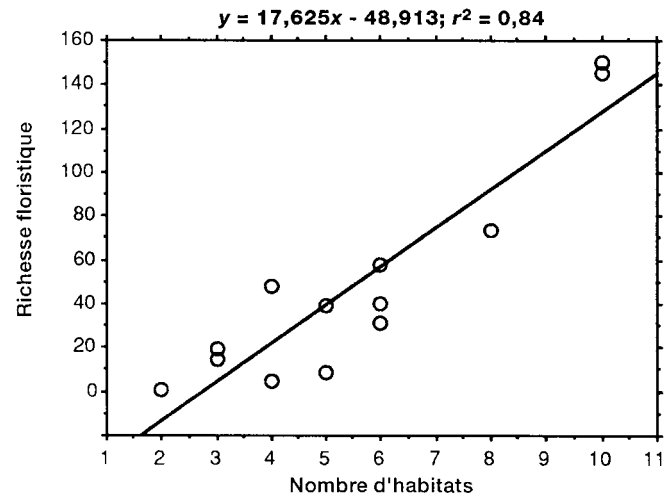


Tableau 4. Corrélations obtenues, par le test de Mantel, entre la matrice de similitude de la composition spécifique (données floristiques en abondance ou en présence-absence) et les matrices des données topographiques des 14 îles d'Hyères.

	Abondance		Présence-absence	
	r^2	p	r^2	p
Surface	-0,161	0,87	+0,345	0,009
Altitude	-0,152	0,75	+0,149	0,124
Distance île-continent	-0,012	0,25	+0,328	0,013
Distance entre îles	+0,036	0,29	-0,017	0,538

égale à 0,2 ha. MacArthur et Wilson (1967) soulignent aussi la faible augmentation de la richesse spécifique jusqu'à une superficie critique, phénomène dénommé « small-islands effect »; ils suggèrent qu'en dessous d'une certaine taille, les îles connaissent une grande variabilité des conditions environnementales pouvant périodiquement détruire la totalité des biocénoses. De plus, tant que les conditions de stress (salinité élevée, omniprésence du vent, etc.) prédominent sur l'ensemble des îles, seules les espèces tolérantes aux stress, halonitrophiles ou halorésistantes, peuvent survivre (Médail 1996), mais ce contingent est numériquement limité (en Provence, citons le *Crithmum maritimum*, le *Lotus cytisoides*, le *Limonium pseudominutum*, l'*Atriplex prostrata*, le *Lavatera arborea*, le *Catapodium maritimum*). Dès que certains secteurs sont soustraits au stress dominant, d'autres taxons plus ubiquistes peuvent s'installer et s'étendre; la courbe aire – nombre d'espèces connaît alors un point d'inflexion (Whitehead et Jones 1969). D'autres auteurs ont aussi identifié des « superficies seuils », ainsi Niering (1963) indique une faible augmentation de la richesse floristique jusqu'à 1,4 ha pour les atolls des îles Caroline, soumis périodiquement à des proces-

sus d'extinction dus aux ouragans. Au sein d'îles de la mer Égée, Snogerup et Snogerup (1987) montrent aussi que le nombre d'espèces végétales augmente notablement dès que les îles ont une longueur de 500 m et une altitude de 50 m. Comme le suggèrent MacArthur et Wilson (1967), l'anomalie de la relation superficie – richesse spécifique sur les îlots peut être due à des taux d'extinction indépendants de la superficie, en raison de la plus grande stochasticité environnementale; selon Whitehead et Jones (1969), ce patron reflète surtout les conditions d'habitat, les plus petites îles offrant, en général, une seule niche pour les halophytes côtières disséminées par la mer et le vent.

En Provence, en outre, il existe globalement une bonne corrélation entre le nombre total de végétaux d'une île et son altitude maximale, mais cette dernière variable s'avère également corrélée à la superficie. Il est logique qu'une île plus élevée abrite une plus grande richesse d'habitats et de phytocénoses, car les parties les moins exposées aux embruns pourront receler tout un cortège de glycophytes, composantes des pelouses et fruticées côtières.

La situation géographique et la topographie de l'île, avec comme corrolaire l'exposition aux embruns, jouent vraisemblablement un rôle non négligeable dans l'organisation de la richesse végétale (Williamson 1981), mais ces variables ne sont pas considérées dans la théorie de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson. Abbott (1980) a trouvé qu'à superficie et éloignement du continent identiques, les îles protégées des embruns par une digitation du continent ou par une île plus importante possédaient un nombre plus élevé de végétaux; le fait qu'une île satellite de Port-Cros (La Gabinière) ait une richesse floristique moindre qu'une autre (Le Rascas), pourtant six fois plus petite, s'explique vraisemblablement de cette manière (Médail 1998).

La nature du substrat géologique, par contre, ne semble pas influencer sur les patrons liés à la richesse floristique. Cependant, la salinité des profils de sol doit agir localement sur la répartition de la végétation, de même que l'enrichissement en composés azotés ou phosphatés d'origine avienne, en particulier sur l'archipel de Riou (Vidal et al. 1998). Le facteur édaphique principal déterminant la composition des phytocénoses insulaires demeure la teneur en chlorure de sodium du sol, ce dernier taux devant jouer un rôle sélectif beaucoup plus important que la nature du substrat géologique (Buckley 1985). Le fait que l'altitude maximale d'une île soit corrélée au nombre total d'espèces va dans le sens de l'interprétation précédente.

Influence de l'isolement dans l'organisation de la flore insulaire

L'effet de l'isolement a été examiné par le biais des corrélations entre la distance île–continent ou île – île principale et la richesse floristique. Les corrélations ainsi obtenues sont moins significatives que celles relatives à la superficie, à la diversité des habitats ou à l'altitude de l'île (tableau 3). En fait, à la différence des îles océaniques souvent très éloignées du continent, les îles provençales analysées sont généralement proches de la côte (9,1 km au maximum pour l'île du Levant) et les effets de l'isolement sur la richesse floristique semblent assez peu marqués. Cependant, le test de Mantel souligne le caractère significatif du lien entre composition floristique (données en présence-absence) et la distance île–continent ou île – île

principale (tableau 4). Ainsi, sur les îles proches du continent, l'isolement semble surtout affecter la composition spécifique ou l'abondance relative des espèces plutôt que la richesse totale, ce qui rejoint les conclusions de Kadmon et Pulliam (1993).

L'utilisation du test de randomisation de Mantel révèle que la distance inter îles joue un rôle négligeable dans l'explication de la composition floristique des îles d'Hyères, résultat équivalent à ceux présentés par Abbott (1977), Quinn et al. (1987), Kadmon et Pulliam (1993). Patterson (1990) montre que les peuplements insulaires sont souvent dotés d'un fort degré d'emboîtement quand l'isolement augmente; ceci contredit donc l'hypothèse d'un assemblage aléatoire d'espèces continentales pour les peuplements insulaires. Sur des îles lacustres, Kadmon (1995) observe aussi, chez les végétaux ligneux, un degré d'emboîtement significatif avec la distance île–continent et non pas avec la superficie, suggérant que les différences de capacité de dissémination des végétaux jouent, dans ce cas, un rôle majeur. En Provence, les patrons de dissémination des taxons semblent toutefois peu modifiés, car si des végétaux sont absents de certaines îles, principalement à cause des difficultés de dissémination, alors des îles proches devraient partager une flore semblable, par rapport à celle d'îles plus lointaines, ce qui n'est pas le cas. Selon MacArthur et Wilson (1967), l'effet dû à l'éloignement peut être diminué par la présence d'îles relais (stepping stone islands), situées à des distances intermédiaires, qui réduisent ainsi la distance effective île–continent. Une telle configuration peut s'appliquer au cas des grandes îles de Provence (Porquerolles, Port-Cros, Riou, Sainte-Marguerite) entourées d'îles satellites devant recevoir un flux de diaspores plus important que si ces lambeaux de terre étaient strictement isolés. Mais surtout, comme le suggère Heatwole (1991), les distances îles–continent sont sans doute ici trop réduites pour que se manifeste une sélection nettement différenciée des végétaux, lesquels peuvent, en majorité, se disséminer à travers les bras de mer, ce qui indique que l'effet de masse (mass effect) au sens de Shmida et Wilson (1985) demeure élevé.

L'équation liant la superficie et la richesse spécifique correspond classiquement à $S = cA^z$, où S est le nombre d'espèces de l'île, A sa superficie, c une constante et z la pente de la droite obtenue lors de la régression $\ln-\ln$. Dans le cas présent z atteint 0,5, valeur élevée, puisque MacArthur et Wilson (1967) indiquent une variation de z comprise entre 0,2 et 0,35 pour les îles, alors que Connor et MacCoy (1979) trouvent, après analyse de 90 travaux sur ce thème, une valeur moyenne de z égale à 0,31; pour sa part, Abbott (1983) mentionne que 16% des valeurs de z se situent entre 0,4 et 0,5. La valeur de la pente z a souvent été considérée comme un indice du degré d'isolement ou comme une mesure du taux d'enrichissement de la zone étudiée en prenant des superficies croissantes. Selon Diamond et May (1976), des valeurs élevées de z indiquent une forte relation superficie – richesse spécifique et un taux d'immigration réduit, tandis qu'une valeur faible de z traduit la saturation du peuplement insulaire envisagé, ce que contestent Connor et MacCoy (1979) et Abbott (1983). En Provence, la valeur élevée de z est en accord avec le lien étroit aire – nombre d'espèces, mais suggérerait aussi l'existence d'un taux d'immigration réduit selon Diamond et May (1976), fait à priori difficilement compatible avec les faibles distances îles–continent. De façon plus vraisemblable, la valeur élevée

de z provient du fait que les îlots rocheux de Provence, constituant des milieux particulièrement hostiles, sont « sous-saturés », et qu'inversement, les grandes îles proches de la côte sont « sursaturées » car l'immigration est importante.

Cependant au sein des îles les plus éloignées de la côte provençale, notamment sur les trois grandes îles d'Hyères, certains syndromes liés à l'insularité peuvent être perceptibles (Médail 1996) :

(i) structuration différente des phytocénoses par rapport au continent; par exemple, rareté des chênes comme le *Quercus pubescens* à Porquerolles et Port-Cros et le *Quercus suber* à Port-Cros, car la dyszoochorie n'est plus assurée par les geais (*Garrulus glandarius*) à cette distance du continent; par contre, rareté du *Quercus ilex* à Riou pouvant s'expliquer par le faible nombre d'individus de la population source située sur le littoral proche;

(ii) présence d'endémiques tyrrhéniens, relictuels et absents du continent, comme le *Delphinium pictum* subsp. *requienii*, le *Ptilostemon casabonae*, le *Teucrium marum* subsp. *marum* (Verlaque et al. 1990);

(iii) plus grande abondance d'espèces peu fréquentes sur le continent (*Crepis leontodontoides*, *Genista linifolia* et *Galium minutulum* dans les îles d'Hyères, *Ephedra distachya* au Frioul, *Senecio leucanthemifolius* sur la plupart des îles); cela pourrait correspondre au phénomène « d'inflation de densité » (Blondel 1995), explicable par le relâchement des processus de compétition et l'extension des niches écologiques des espèces;

(iv) différenciation génétique amorcée chez certains végétaux des îles d'Hyères (Aboucaya 1989), du fait de l'effet fondateur et de la dérive génétique très marquée chez les petites populations isolées.

Superficie versus diversité des habitats dans

L'organisation de la flore insulaire

Bien que fréquemment utilisé et vérifié, le déterminisme de la relation aire – nombre d'espèces a fait l'objet de débats passionnés qui demeurent encore d'actualité. Trois hypothèses principales peuvent être invoquées pour expliquer cette relation (Connor et MacCoy 1979; Nilsson et al. 1988) : (i) l'hypothèse de la diversité des habitats, laquelle suggère que la superficie et le nombre d'habitats sont positivement corrélés; (ii) l'hypothèse de la prépondérance de la variable superficie en elle-même; (iii) l'hypothèse de l'échantillonnage passif qui nie le rôle majeur joué par les différences d'habitats ou de superficies. En fait, aucune de ces hypothèses n'offre nécessairement une explication exclusive pour la relation aire – nombre d'espèces (Nilsson et al. 1988). Pour les îles de l'archipel hyérois, il n'est pas possible de trancher entre les hypothèses invoquant la diversité des habitats ou la superficie comme telles, puisque les deux variables sont corrélées, comme c'est souvent le cas (Abbott 1977; Kohn et Walsh 1994). Kohn et Walsh (1994) considèrent d'ailleurs que la relation aire – nombre d'habitats constitue une part essentielle du lien observé entre la richesse floristique et la superficie et, pour cette raison, les effets de l'habitat sur la richesse ne peuvent être dissociés de l'effet global occasionné par la taille de l'île (à moins de comparer spécifiquement des îles de taille semblable mais de diversité en habitats différentes). En effet, les grandes îles présentent des diversités alpha et bêta plus élevées que les îlots, et les végétaux inféodés à des cénoses

particulières (notamment celles liées aux systèmes hydriques) n'apparaîtront qu'au-delà d'une superficie minimale. Ainsi, une grande île n'est sans doute pas fonctionnellement équivalente à un ensemble de petites îles de superficie totale. Selon Boecklen et Gotelli (1984), il faut pondérer l'effet dû à la superficie lors de l'interprétation des régressions aire – nombre d'espèces, car les facteurs déterminant la richesse spécifique sont multiples, complexes et dépendent aussi des attributs vitaux des espèces elles-mêmes (Shmida et Wilson 1985; Diamond 1988). La prise en compte de la superficie paraît toutefois moins ambiguë, moins arbitraire et plus facilement quantifiable que la nature et le nombre des habitats (Williamson 1988; Kohn et Walsh 1994).

L'intégration de l'abondance des espèces conduit à des résultats moins significatifs qu'avec la seule présence-absence, car les patrons et processus mis en jeu se réfèrent sans doute à des niveaux hiérarchiques plus fins, non considérés ici. Mais cette étude souligne l'intérêt, pressenti par Whittaker (1992), de considérer la composition spécifique et non pas seulement la richesse ou la diversité des îles, afin d'affiner la compréhension des patrons qui organisent la flore des communautés insulaires. Toutefois, pour tester sans équivoque si l'isolement influe sur la richesse floristique, il conviendrait d'analyser cette dernière selon une maille fixe d'échantillonnage, quelle que soit la superficie de l'île, comme l'ont fait Kohn et Walsh (1994) aux Shetland, où pour un habitat et une maille donnés, le nombre d'espèces végétales augmente de façon significative quand la superficie de l'île s'accroît.

Remerciements

Les analyses statistiques ont été réalisées grâce à M. Roux et T. Tatoni (IMEP, Université d'Aix-Marseille III). Nous remercions également les réviseurs, D. Gagnon (Université du Québec à Montréal), T. Tatoni, G. Houle et un réviseur anonyme pour leurs remarques ayant permis d'améliorer le manuscrit. Merci également à A. Aboucaya, R. Barety, R. Giraud et P. Vidal et au personnel du parc national de Port-Cros pour leur active collaboration lors de la collecte des données sur le terrain. Les prospections des îles de l'archipel de Riou ont bénéficié de subventions du Conseil régional Provence – Alpes – Côte d'Azur (Agence régionale pour l'environnement) et de la ville de Marseille.

Références

- Abbott, I. 1977. Species richness, turnover and equilibrium in insular floras near Perth, Western Australia. *Aust. J. Bot.* **25** : 193–208.
- Abbott, I. 1980. The transition from mainland to island, illustrated by the flora and landbird fauna of headlands, peninsulas and islands near Albany, Western Australia. *J. R. Soc. West Aust.* **63** : 79–92.
- Abbott, I. 1983. The meaning of z in species/area regressions and the study of species turnover in island biogeography. *Oikos*, **41** : 385–390.
- Abbott, I., et Black, R. 1980. Changes in species composition of floras on islets near Perth, Western Australia. *J. Biogeogr.* **7** : 399–410.
- Aboucaya, A. 1989. La flore des îles d'Hyères : étude des rapports phytogéographiques et biosystématiques avec les Maures et la Corse. Thèse de doctorat en sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- Adersen, H. 1995. Research on islands: classic, recent, and prospective approaches. *Dans* Islands. Biological diversity and ecosystem

- function. *Éditeurs* : P.M. Vitousek, L.L. Loope et H. Adersen. *Ecol. Stud.* **115** : 7–21.
- Augier, H. 1978. Les îles de Lérins (Méditerranée, France). 1. Description générale, historique, bilan des travaux scientifiques, prospective. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **38** : 9–63.
- Blondel, J. 1986. Biogéographie évolutive. Masson, Paris.
- Blondel, J. 1995. Biogéographie. Approche écologique et évolutive. Masson, Paris.
- Boecklen, W.J., et Gotelli, N.J. 1984. Island biogeographic theory and conservation practice: species–area relationships? *Biol. Conserv.* **29** : 63–80.
- Borréani, M., Chabal, L., Mathieu, L., Michel, J.M., Pasqualini, M., et Provansal-Lippmann, M. 1992. Peuplement et histoire de l'environnement sur les îles d'Hyères (Var). *Doc. Archéol. méridion.* **15** : 391–416.
- Buckley, R.C. 1985. Distinguishing the effects of area and habitat type on island plant species richness by separating floristic elements and substrate types and controlling for island isolation. *J. Biogeogr.* **12** : 527–535.
- Cheylan, G. 1985. Présentation des îles provençales. *Dans* Oiseaux marins nicheurs du Midi et de la Corse. Parc national de Port-Cros, Parc naturel régional de Corse et Centre de recherche ornithologiques de Provence, Aix-en-Provence. pp. 5–10.
- Cheylan, G. 1988. Les adaptations écologiques de *Rattus rattus* à la survie dans les îlots méditerranéens (Provence et Corse). *Bull. Écol.* **19** : 417–426.
- Collina-Girard, J., Degiovanni, C., et Lafont, R. 1996. Datation d'un paléorivage submergé (–100 m) à l'ouest de la grotte Cosquer (Marseille, Méditerranée française). *C.R. Acad. Sci. sér. IIa*, **332** : 341–344.
- Connor, E.F., et MacCoy, E.D. 1979. The statistics and biology of the species–area relationship. *Am. Nat.* **113** : 791–833.
- Diamond, J.M. 1975. Assembly of species communities. *Dans* Ecology and evolution of communities. *Éditeurs* : M.L. Cody et J.M. Diamond. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge et London. pp. 342–443.
- Diamond, J.M. 1988. Factors controlling species diversity: overview and synthesis. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **75** : 117–129.
- Diamond, J.M., et May, R.M. 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. *Dans* Theoretical ecology. *Éditeur* : R.M. May. Saunders, Philadelphia. pp. 163–186.
- Heatwole, H. 1991. Factors affecting the number of species of plants on islands of the Great Barrier Reef, Australia. *J. Biogeogr.* **18** : 213–221.
- Hébrard, J.P., et Roux, C. 1991. *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Schiffn. dans la chaîne verte de l'île de Port-Cros (îles d'Hyères, Var, France). *Nova Hedwigia*, **53** : 423–431.
- Herwitz, S.R., Wunderlin, R.P., et Hansen, B.P. 1996. Species turnover on a protected subtropical barrier island: a long-term study. *J. Biogeogr.* **23** : 705–715.
- Höner, D., et Greuter, W. 1988. Plant population dynamics and species turnover on small islands near Karpathos (South Aegean, Greece). *Vegetatio*, **77** : 129–137.
- Jahandiez, E. 1935. Séance du 4 juillet 1935. Liste de plantes à ajouter à la florule de l'île de Bandol. *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, **19** : 21.
- Jahandiez, E., Lantz, L.A., et Parent, H. 1933. Note sur l'histoire naturelle de l'île de Bandol (Var). *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, **17** : 47–52.
- Jahandiez, E., Parent, H., et Veyret, P. 1935. Note sur l'histoire naturelle de l'île Verte, baie de La Ciotat (Bouches-du-Rhône). *Ann. Soc. Hist. Nat. Toulon*, **19** : 26–36.
- Johnson, M.P., et Raven, P.H. 1973. Species number and endemism: the Galapagos archipelago revisited. *Science* (Washington, D.C.), **179** : 893–895.
- Johnson, M.P., Mason, L.G. et Raven, P.H. 1968. Ecological parameters, and plant species diversities. *Am. Nat.* **102** : 297–306.
- Kadmon, R. 1995. Nested species subsets and geographic isolation: a case study. *Ecology*, **76** : 458–465.
- Kadmon, R., et Pulliam, H.R. 1993. Island biogeography: effect of geographical isolation on species composition. *Ecology*, **74** : 977–981.
- Kadmon, R., et Pulliam, H.R. 1995. Effects of isolation, logging and dispersal on woody-species richness of islands. *Vegetatio*, **116** : 63–68.
- Kelly, B.J., Wilson, J.B., et Mark, A.F. 1989. Causes of the species–area relation: a study of islands in lake Manapouri, New Zealand. *J. Ecol.* **77** : 1021–1028.
- Knoerr, A. 1960. Le milieu, la flore, la végétation, la biologie des halophytes dans l'archipel de Riou et sur la côte sud de Marseille. *Bull. Mus. Hist. Nat. Marseille*, **20** : 89–173.
- Kohn, D.D., et Walsh, D.M. 1994. Plant species richness; the effect of island size and habitat diversity. *J. Ecol.* **82** : 367–377.
- Laurent, L., et Deleuil, G. 1938. La répartition des végétaux dans les îles du Frioul : Pomègues et Ratonneau (Rade de Marseille) et la question du reboisement de ces îles. *Bull. Le Chêne*, **45** : 13–77.
- MacArthur, R.H., et Wilson, E.O. 1963. An equilibrium theory of insular zoology. *Evolution*, **17** : 373–387.
- MacArthur, R.H., et Wilson, E.O. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.
- Manly, B.F.G. 1991. Randomization and Monte Carlo methods in biology. Chapman et Hall Ltd., London.
- Martin, J.L., Gaston, A.J., et Hitier, S. 1995. The effect of island size and isolation on old growth forest habitat and bird diversity in Gwaii Haanas (Queen Charlotte Islands, Canada). *Oikos*, **72** : 115–131.
- Médail, F. 1996. Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement. Thèse de doctorat en sciences, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- Médail, F. 1998. Flore et végétation des îles satellites (Bagaud, Gabinière, Rascas) du Parc national de Port-Cros (Var, S.E. France). *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park*, **17**. Sous presse.
- Médail, F., et Quézel, P. 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **84** : 112–127.
- Molinier, R. 1935. Une excursion botanique à l'île Verte (La Ciotat). *Bull. Le Chêne*, **33** : 182–192.
- Molinier, R. 1953. La végétation des îles des Embiez (Var). *Bull. Soc. Linn. Provence*, **19** : 26–32.
- Moutte, P. 1989. Flore et végétation de l'île des Embiez (Var). *Bull. Soc. linn. Provence*, **40** : 57–67.
- Niering, W.A. 1963. Terrestrial ecology of Kapingamarangi Atoll, Caroline Islands. *Ecol. Monogr.* **33** : 131–160.
- Nilsson, S.G., Bengtsson, J., et As, S. 1988. Habitat diversity or area *per se*? Species richness of woody plants, carabid beetles and land snails on islands. *J. Anim. Ecol.* **57** : 685–704.
- Patterson, B.D. 1990. On the temporal development of nested subset patterns of species composition. *Oikos*, **59** : 330–342.
- Quinn, S.L., Wilson, J.B., et Mark, A.F. 1987. The island biogeography of Lake Manapouri, New Zealand. *J. Biogeogr.* **14** : 569–581.
- Rydin, H., et Borggard, S.O. 1988. Plant species richness on islands over a century of primary succession: Lake Hjälmaren. *Ecology*, **69** : 916–927.
- Rydin, H., et Borggard, S.O. 1991. Plant characteristics over a century of primary succession on islands: Lake Hjälmaren. *Ecology*, **72** : 1089–1101.
- Salanon, R., Gandioli, J.F., Kulesza, V., et Pintaud, J.C. 1994. La flore littorale des Alpes-Maritimes : évolution depuis le XIX^e siècle et bilan actuel. *Biocosme mésogéen*, **11** : 53–329.
- Sartoretto, S., Verlaque, M., et Laborel, J. 1996. Age of settlement and accumulation rate of submarine "corraligène" (–10 to –60 m) of the northwestern Mediterranean Sea; relation to Holocene rise in sea level. *Mar. Geol.* **130** : 317–331.

- Shafer, C.L. 1990. Nature reserves. Island theory and conservation practice. Smithsonian Institution Press, Washington et London.
- Shmida, A., et Wilson, M.V. 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.* **12** : 1–20.
- Snogerup, S., et Snogerup, B. 1987. Repeated floristical observations on islets in the Aegean. *Plant Syst. Evol.* **155** : 143–164.
- Tobler, W.R., Mielke, H.W., et Detwyler, T.R. 1970. Geobotanical distance between New Zealand and neighboring islands. *Bio-Science*, **20** : 537–541.
- Verlaque, R., Aboucaya, A., Cardona, M.A., et Contandriopoulos, J. 1990. Quelques exemples de spéciation insulaire en Méditerranée occidentale. *Chron. Bot.* **10** : 137–153.
- Vidal, E., Médail, F., Taton, T., Vidal, P., et Roche, P. 1998. Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls on Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecol.* Sous presse.
- Whitehead, D.R., et Jones, C.E. 1969. Small islands and the equilibrium theory of insular biogeography. *Evolution*, **23** : 171–179.
- Whittaker, R.J. 1992. Stochasticism and determinism in island ecology. *J. Biogeogr.* **19** : 587–591.
- Williamson, M.H. 1981. Island populations. Oxford University Press, Oxford.
- Williamson, M. 1988. Relationship of species number to area, distance and other variables. *Dans* Analytical biogeography. *Éditeurs* : A.A. Myers et P.S. Giller. Chapman et Hall, London. pp. 91–115.
- Wilson, J.B. 1988. Community structure in the flora of islands in Lake Manapouri, New Zealand. *J. Ecol.* **76** : 1030–1042.