

# Intérêt des petites îles de Méditerranée dans la compréhension des processus écologiques et évolutifs ; leur place dans la conservation de la flore littorale

Frédéric MÉDAIL

*Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie marine et continentale (IMBE), Aix Marseille Université / CNRS / IRD / AU. Campus Aix, Technopôle de l'Environnement Arbois-Méditerranée, 13545 Aix-en-Provence cedex 4 France.*

*Contact : frederic.medail@imbe.fr*

**Résumé.** L'originalité biologique des îles méditerranéennes s'explique par des interactions complexes liées aux histoires biogéographiques hétérogènes de ces systèmes et aux processus écologiques particuliers engendrés par les conditions d'insularité. Si les petites îles et îlots d'origine continentale de la Méditerranée ont été longtemps négligés, les recherches en cours soulignent leur rôle déterminant dans la préservation de la biodiversité littorale de cette région. Ainsi, les connaissances sur la biodiversité, les actions de conservation et de suivis écologiques doivent être renforcées car ces îles forment des refuges actuels importants avec la présence d'espèces relictuelles et rares, souvent menacées sur le proche continent.

**Mots-clés :** biogéographie insulaire, endémisme, évolution, îlots, îles de Méditerranée, interactions mutualistes, perturbations.

**Abstract.** Role of small Mediterranean islands for the understanding of ecological and evolutionary processes; their place in the conservation of the coastal flora. The biotic originality of Mediterranean islands can be explained by complex interactions between a highly heterogeneous historical biogeography and unique ecological processes linked to various insular conditions. Continental small islands and islets of the Mediterranean sea have been neglected for a long period but current researches point out the disproportionate role of this large archipelago to preserve coastal biodiversity. Therefore, biodiversity knowledge, conservation framework and ecological monitoring must be reinforced, since small islands constitute current important refugia areas with the presence of relictual and rare species, often threatened on the close continent.

**Keywords:** insular biogeography, endemism, evolution, islets, Mediterranean islands, mutualistic interactions, disturbances.

## Introduction

Que peuvent bien représenter, sur le plan biologique, les multiples petits lambeaux de terre ou les rochers qui parsèment les côtes de la Méditerranée ? Sans doute perçus comme peu attractifs et d'accès souvent malaisé, ces territoires insulaires exigus, situés en général à quelques encablures des côtes, ont été de fait négligés par la plupart des

naturalistes et écologues du XX<sup>e</sup> siècle, hormis de rares biogéographes, comme l'italien Augusto Béguinot. Pourtant, dès la fin du XIX<sup>e</sup> siècle, les premiers naturalistes-explorateurs de ces îlots, comme Esprit Requier en Corse ou Alfred Reynier en Provence, avaient déjà souligné leur intérêt biologique, bien plus important que ne le laissent supposer leurs flore et végétation en apparence peu diversifiées. Mais ces travaux exploratoires n'ont guère été développés par la suite en Méditerranée.

Il faut en fait attendre les années 1960s et la fameuse théorie de biogéographie insulaire proposée par Robert H. MacArthur et Edgar O. Wilson pour que soit formalisé l'intérêt des petites îles dans une théorie écologique générale (MacArthur et Wilson, 1967). Les recherches ultérieures ont bien montré que ces petites terres isolées formaient des écosystèmes pertinents pour étudier les structures biogéographiques, l'évolution et le fonctionnement de la biodiversité (Whittaker et Fernández-Palacios, 2007 ; Losos et Ricklefs, 2010).

Îles et îlots constituent aussi souvent des territoires refuges actuels où persistent des espèces rares et menacées par ailleurs sur les littoraux continentaux, du fait des forts impacts humains. Cette situation est particulièrement exacerbée le long des côtes méditerranéennes, de plus en plus artificialisées par l'homme ces dernières décennies (Benoit et Comeau, 2005 ; Blondel et Médail, 2009). Avec environ 10 000 îles et îlots dont 250 habités par l'homme, les petites îles de Méditerranée abritent une constellation unique d'écosystèmes et des assemblages d'espèces souvent rares, menacées ou en voie d'extinction sur le proche continent, et de haut intérêt biogéographique (Médail, 2018). Dès lors, ces territoires isolés sont aussi amenés à jouer un rôle de pivot dans la conservation de la biodiversité du littoral méditerranéen (Médail, 2013 ; Fois *et al.*, 2016).

Cette brève synthèse vise à mettre en exergue l'originalité biotique, souvent méconnue, de ces territoires micro-insulaires de Méditerranée et leur rôle dans la préservation de la biodiversité, considérée dans toutes ses composantes (ex. Boudouresque, 2014).

## La diversité des petites îles de Méditerranée

Si l'organisation et la structure de la biodiversité et des paysages des grandes îles méditerranéennes sont plutôt bien connues (ex. Vogiatzakis *et al.*, 2008), il n'en est pas de même pour les plus petites îles (voir la synthèse de Médail, 2017a). Mais qu'entend-on par "petite île de Méditerranée" ? Il n'existe pas de définition universelle d'une île, et toute tentative de catégorisation formelle se heurte à bien des exceptions. Dans le cadre de l'Initiative pour les petites îles de Méditerranée (Initiative PIM, [www.initiative-pim.org](http://www.initiative-pim.org)), sont considérées les entités insulaires

de superficie inférieure à mille hectares, constamment isolées par une hauteur d'eau égale au moins à 50 cm, éloignées d'au moins 5 m d'une autre zone émergée plus vaste (continentale ou insulaire) et accueillant au minimum une plante vasculaire. La limite de 1 000 ha est clairement arbitraire, mais elle permet de fixer un certain seuil au-dessus duquel les îles abritent fréquemment des infrastructures humaines permanentes (villages, routes goudronnées, etc).

La majorité de ces îles est d'origine continentale (îles kersogènes), car elles furent reliées à un moment de leur histoire au continent, et souvent de façon récurrente, lors des épisodes glaciaires du Pleistocène. La trentaine de cycles glaciaires–interglaciaires qu'a subi le bassin méditerranéen souligne bien la dimension dynamique, à la fois récurrente et éphémère, des petites îles. Rappelons qu'un cycle glaciaire–interglaciaire comporte schématiquement un lent refroidissement avec baisse du niveau de la mer pendant environ 80 000 ans, puis un rapide réchauffement qui engendre une remontée du niveau marin durant environ 20 000 ans. Quand le niveau marin baisse, des hauts-fonds émergent et deviennent des îles, avant qu'elles ne soient « absorbées » par le continent et cessent d'être des îles si la baisse se poursuit. Quand le niveau marin monte, des lambeaux de continent deviennent des îles, avant d'être submergés et de redevenir des hauts-fonds. « L'éphémérité » de nombreuses petites îles de Méditerranée induit un paramètre temporel d'isolement très variable (C.-F. Boudouresque, comm. pers.) : quelques siècles, quelques millénaires, plus de 10 000 ans, etc., selon la situation géographique de l'île et la nature des isobathes adjacents. Comme l'on dispose de courbes très précises de montée du niveau de la mer depuis 20 000 ans, l'âge de chaque île pourrait être assez facilement déterminé. Si cette dimension temporelle commence seulement à être considérée dans les études de biogéographie insulaire d'îles océaniques (Weigelt *et al.*, 2016), les implications évolutives et dans la mise en place de ces communautés méritent d'être examinées en détail pour les petites îles méditerranéennes d'origine continentale.

Ces PIMs, petites îles éphémères qui naissent, vivent et meurent, sont finalement assez comparables au « modèle des îles flottantes » (shifting-island model ou habitat shift model) développé par Jollivet *et al.* (1999), à propos du peuplement des sources hydrothermales (C.-F. Boudouresque, comm. pers.). Ces dernières naissent, se peuplent, vivent et disparaissent avec leurs communautés en quelques siècles ou millénaires, tandis que de nouvelles sources naissent un peu plus loin, assez près toutefois pour que la colonisation de proche en proche soit possible via un régime de métapopulation.

Il existe aussi quelques îles méditerranéennes d'origine océanique (îles thalassogènes), en général volcaniques, comme l'archipel des

Éoliennes au nord de la Sicile, la célèbre île grecque de Santorin ou encore l'île d'Alborán et l'archipel des Columbretes en Espagne, qui abritent des flores et végétations hautement spécifiques et assez riches en néo-endémiques (Médail, 2018).

Ces petites îles offrent donc une grande diversité physiographique, tant sur le plan de leur forme, superficie, altitude, substrat que de leur degré d'isolement. La majorité sont des îles rocheuses, mais le long des côtes de Libye et surtout de Tunisie orientale (archipels des Kerkennah, Kneiss et Djerba) existent des îles sableuses, quasiment plates, aux contours parfois incertains et changeants dans le temps car soumises de plein fouet à la puissante remontée du niveau marin ; cette remontée marine, bien étayée depuis deux mille ans par les études géoarchéologiques (ex. Slim *et al.*, 2004), altère profondément leur intégrité physique et biologique (Médail *et al.*, 2015 ; Médail, 2017).

### Intérêts biogéographiques et évolutifs

Le bassin méditerranéen est une région complexe, fruit d'une histoire biogéographique dite réticulée, où se sont produits de multiples événements de vicariance et de dispersion à longues distances de lignées anciennes d'espèces, auxquels s'ajoutent des événements de spéciation *in situ* plus récents. Puissants témoins de ces vicissitudes biogéographiques, les îles méditerranéennes abritent bon nombre de zones refuges comprenant des lignées génétiques particulières pour les populations végétales (Médail et Diadema, 2009).

Un exemple marquant de ces liens anciens concerne la distribution partagée de divers végétaux (ex. *Delphinium pictum*, *Helicodictyon muscivorus*, *Ptilostemon casabonae*, *Teucrium marum*) entre les îles tyrrhéniennes (Minorque, Majorque, Corse, Sardaigne, partie de la Sicile, archipel toscan) incluant aussi les îles d'Hyères (Aboucaya, 1989 ; Médail *et al.*, 2013). Elles forment en effet les vestiges du massif protoligure, une formation hercynienne qui s'est fragmentée au Tertiaire (Oligocène-Miocène), causant notamment la rotation et la migration du bloc corso-sarde entre 23 millions d'années (Ma) et 16 Ma. D'autres événements paléogéographiques clés comme la crise de salinité du Messinien, constituée de deux principales phases évaporitiques entre 5,96 Ma et 5,33 Ma conduisant à un assèchement quasi complet de la Méditerranée (CIESM, 2008), ont modifié les assemblages d'espèces. Enfin, les événements climatiques de la fin du Tertiaire – aridification climatique du Pliocène il y a ca. 3.2 Ma et émergence du climat méditerranéen – et l'occurrence des cycles glaciaires–interglaciaires durant le Pleistocène ont conduit à des modifications physiques (changements du niveau marin et donc du degré d'isolement entre îles et continent) et écologiques que l'on peut retracer grâce à la phylogéographie, comme dans le cas d'un

thym de distribution tyrrhénienne, l'erba baròna (*Thymus herba-barona*) (Molins *et al.*, 2011).

Si les îles méditerranéennes constituent des territoires privilégiés de persistance de lignées évolutives anciennes, elles sont aussi des foyers actifs de différenciation et d'adaptation locale, du fait des puissantes contraintes environnementales (forts stress écologiques) et démographiques (effectifs réduits, flux géniques limités) liées à l'insularité. Assez peu de travaux ont analysé les processus micro-évolutifs sur les petites îles de Méditerranée, mais il existe nombre de taxons très polymorphes et d'endémiques vicariants issus de processus de spéciation récents et les dynamiques évolutives sont donc probablement sous-estimées (Rosselló, 2013). Tel est le cas des genres *Limonium* ou *Centaurea* (Hilpold *et al.*, 2011) en Méditerranée occidentale ou, sur les îles égéennes, des *Erysimum* sect. *Cheiranthus* et du complexe de *Nigella arvensis* chez lequel un événement clé de différenciation s'est déroulé à la fin du Pleistocène (Bittkau et Comes, 2009). Sur les îles d'Hyères, citons le cas de la différenciation de nombres chromosomiques chez un gaillet (*Galium minutulum*) à l'origine d'une claire séparation intra-île de niche écologique (Médail *et al.*, 2000).

La combinaison des événements biogéographiques et des processus évolutifs expliquent pour partie les assemblages particuliers d'espèces que l'on rencontre sur les petites îles : (i) abondance de végétaux rares ou absents du continent (cas du *Teucrium polium* subsp. *purpurascens* ou du *Stachys brachyclada* des îles marseillaises, Fig. 1) ; (ii) présence de végétaux spécialistes de conditions micro-insulaires (Höner et Greuter, 1988) : cas de la nananthée *Nananthea perpusilla* ou du silène velouté *Silene velutina* endémiques de quelques îlots satellites de Corse et de Sardaigne, ou de l'aïl des îles *Allium commutatum* surtout rencontré sur les îlots ouest-méditerranéens ; (iii) *a contrario*, raréfaction ou absence d'espèces communes sur le continent ou d'endémiques spécialisés localement fréquents : pourquoi la sabline de Provence (*Arenaria provincialis*), endémique des massifs de basse Provence calcaire, qui montre une forte structure et diversité génétiques et signe la présence de refuges pleistocènes à l'est des Calanques (Pouget *et al.*, 2013), est-elle absente de l'archipel de Riou voisin, alors qu'existent des niches écologiques *a priori* favorables à l'espèce sur ces îles ? Sur les îles d'Hyères, ces lacunes dans les peuplements micro-insulaires se retrouvent tant pour la flore du littoral que pour celle des forêts mais aussi chez d'autres groupes de vertébrés ou d'invertébrés (Médail *et al.*, 2013). La taille réduite de ces îles, la plus faible diversité d'habitats, les obstacles ou hasards à la colonisation sont les hypothèses avancées pour expliquer ces disparités, soit autant de processus qui expliquent ces spécificités micro-insulaires (« *small island effect* »), perceptibles en Provence sur des îlots de surface inférieure à 1–3 ha (Médail et Vidal, 1998).

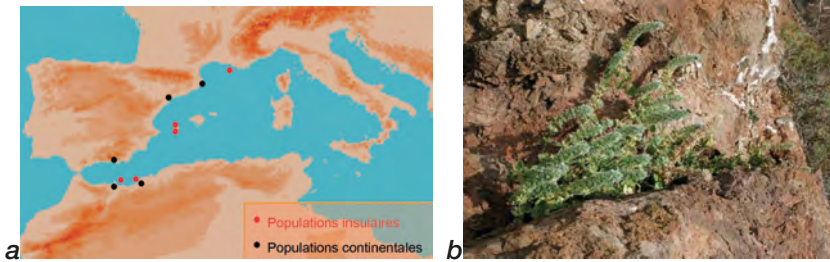


Figure 1. a : distribution de l'épiaire à rameaux courts (*Stachys brachyclada* Noe ex Coss.), plante annuelle de la famille des Lamiaceae à distribution micro-insulaire et péninsulaire limitée à la région ouest-méditerranéenne ; b : individu en fleurs dans une fente de rocher servant de reposoir aux oiseaux marins, îles Habibas, Algérie, mai 2006 (Photo © Errol Vela).

Comme le montre un travail récent portant sur des îles océaniques (Weigelt *et al.*, 2016), une meilleure prise en compte des données paléogéographiques et de l'âge de ces îles – au moins de leur date ultime d'isolement – sera certainement instructive afin de mieux comprendre leurs spécificités évolutives (présence d'endémiques propres ou de lignées génétiques originales). Ces résultats vont dans le sens de l'"*island immaturity – speciation pulse model of island evolution*" proposé par Whittaker *et al.* (2007).

Enfin, il ne faut jamais négliger la part du hasard – aussi bien les stochasticités environnementales et démographiques – dans les processus de colonisation et d'extinction des espèces ou populations sur des terres isolées de superficies réduites. Intégrer la *nécessité du hasard* (Pavé, 2007) dans la compréhension des processus écologiques insulaires constitue donc une importante perspective de recherche.

### **Des laboratoires naturels pour mieux comprendre le fonctionnement des écosystèmes**

Depuis la théorie de biogéographie insulaire de MacArthur et Wilson (1967), les systèmes insulaires ont servi de terrains privilégiés pour tester certaines théories écologiques, liées notamment à la structuration des populations isolées et plus spécifiquement à la théorie de métapopulation ou des cascades trophiques. Si, cinquante ans après sa première formalisation, cette théorie biogéographique reste "vraie mais triviale", les avancées conceptuelles qu'elle a engendrées sont multiples et l'on trouvera de bonnes synthèses dans l'ouvrage édité à l'occasion du quarantième anniversaire de la parution du *textbook* de MacArthur et Wilson (Losos et Ricklefs, 2010). Bien entendu, les paramètres clés de superficie et de magnitude d'isolement n'expliquent pas à eux seuls les patrons de richesse et diversité spécifiques, et cette théorie n'intègre

pas les aspects évolutifs et l'histoire biogéographique (cf. *supra*), ni les interactions entre espèces.

Or, les systèmes isolés à fortes contraintes environnementales influent sur le kaléidoscope du vivant à plusieurs niveaux, et sont à l'origine du syndrome d'insularité (Fig. 2), c'est-à-dire « l'ensemble des modifications d'ordre morphologique, écologique, éthologique et génétique que présentent les êtres vivants en situation d'isolement géographique et de confinement » (Blondel, 1995).

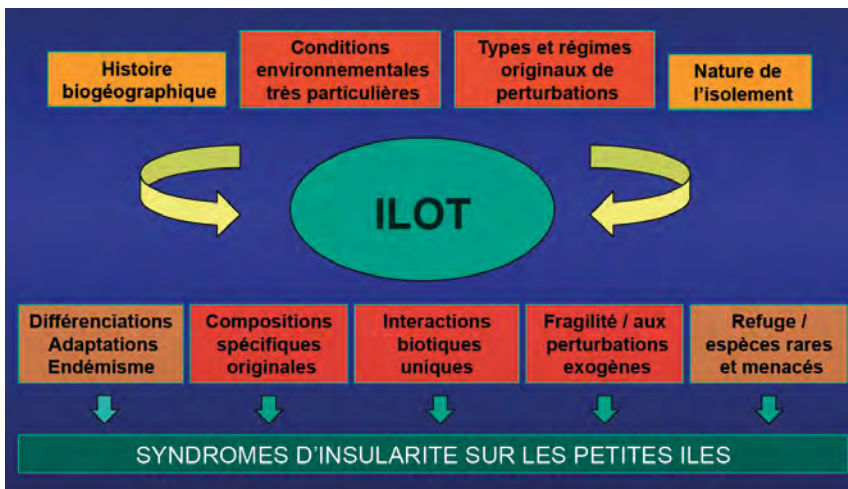


Figure 2. Schéma synthétisant les principaux facteurs écologiques ou biogéographiques et leurs conséquences biotiques, à l'origine du syndrome d'insularité sur les petites îles de Méditerranée (F. Médail, original). Les couleurs jaune-orangé se réfèrent aux processus biogéographiques ; les couleurs orange se réfèrent aux contraintes environnementales actuelles que subissent ces petites îles.

L'intérêt des îles en tant que systèmes simplifiés utiles pour tester *in natura* des hypothèses liées aux liens complexes entre la nature de la biodiversité, la structure des écosystèmes et leur fonctionnement, reste prégnant dans la littérature scientifique (Tabl. I). En effet, comparés au continent, les communautés et écosystèmes insulaires sont bien plus sensibles aux perturbations exogènes et à la stochasticité environnementale, ce qui détermine des dynamiques populationnelles rapides et contrastées.

**Tableau I.** Principales caractéristiques écologiques et évolutives des îles, comparées aux situations continentales, et leurs implications dans le fonctionnement des écosystèmes insulaires.

Structuration par rapport au continent	Implications fonctionnelles
Dimension éphémère et récurrente de l'insularité pour les petites îles d'origine continentale, proches de la côte	Hétérogénéités des assemblages biotiques et des processus fonctionnels
Communautés avec des compositions floristiques originales (endémiques)	Processus fonctionnels particuliers (flux, interactions biotiques)
Communautés souvent moins riches en espèces redondantes	Impacts exacerbés des perturbations (surtout exogènes)
Plus grande abondance d'espèces rares, relictées, en limite d'aire ou endémiques	Inflation de densité : relâchement des processus de compétition ; extension de niches écologiques
Populations isolées et fondées par quelques individus	Processus de différenciation génétique (dérive, effet fondateur) et d'adaptation locale
Communautés soumises à des stress environnementaux très sévères, avec une haute stochasticité	Fortes fluctuations spatio-temporelles des richesses et compositions floristiques

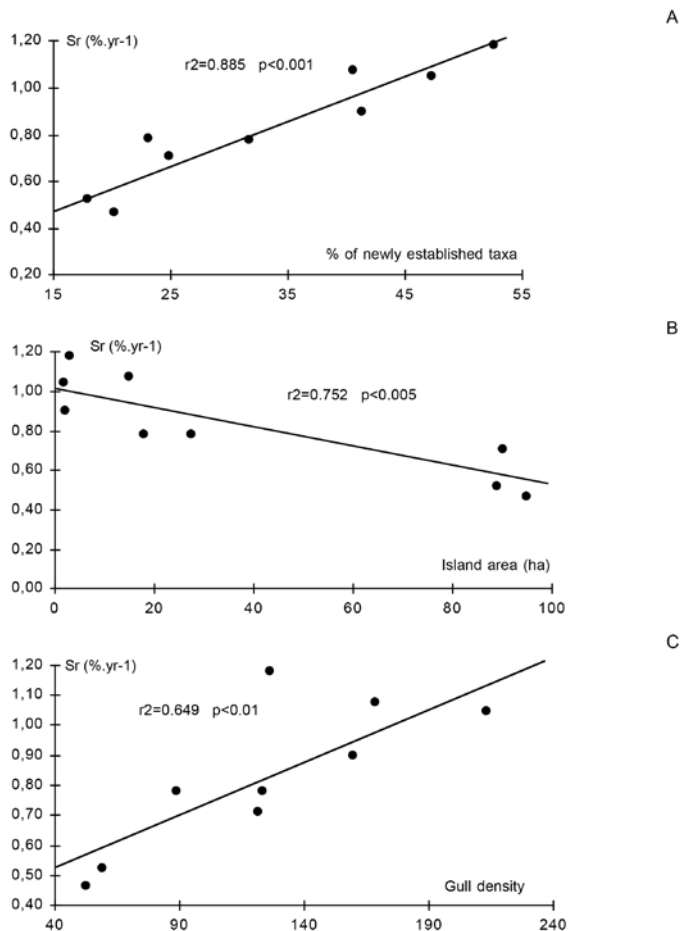
Tel est le cas en particulier des petites îles et îlots abritant de vastes colonies d'oiseaux marins nicheurs qui engendrent de fortes pressions sur les écosystèmes. Ces dérèglements ont été bien étudiés sur les archipels au large de Marseille qui ont connu une augmentation considérable des effectifs nicheurs de goélands leucophée (*Larus michaellis*) : si seulement une centaine de couples était connue en 1920, un pic de plus de 23 000 couples dont près des trois-quarts présents sur l'archipel de Riou a été atteint en l'an 2005 ; depuis, une chute des effectifs de près de 50 % a été constatée (Debize *et al.*, 2012). En raison du piétinement, de déjections riches en azote et phosphore, de l'apport constant de composés organiques exogènes et de l'utilisation de matériaux végétaux pour la confection des nids, cette pression aviaire a profondément modifié la richesse et la composition floristiques, et plus globalement la structure de la végétation et des paysages insulaires. Ces études ont pu mettre en évidence : (i) une relation inverse entre la richesse floristique et la densité des goélands, aussi bien lors des suivis de 1995-97 que ceux de 2008 (Baumberger *et al.*, 2011 ; Vidal *et al.*, 1998, 2000) ; (ii) une augmentation des végétaux rudéraux et des espèces allochtones, nouvellement implantées sur ces petites îles calcaires (Bonnet *et al.*, 1999 ; Vidal *et al.*, 1998, 2002), mais une diminution des taxons stress-tolérants *sensu* Grime (2001) ; (iii) des turnovers floristiques importants entre les inventaires anciens et ceux réalisés en 1996, impliquant des végétaux surtout rudéraux, annuels, anémochores et à vaste distribution géographique, ces turnovers étant corrélés à la densité des goélands et inversement corrélés à la surface de l'île (Baumberger *et al.*, 2011 ;



Vidal *et al.*, 1998, 2000) (Fig. 3) ; (iv) l'extinction locale ou la nette raréfaction de taxons spécialisés comme les passerines (*Thymelaea tarton-raira* et *T. hirsuta*) (Parc national des Calanques, inédit). D'autres travaux sur des îles du sud de la Méditerranée ont mis en évidence de nets changements dans la dynamique des nutriments du sol et dans l'allocation des nutriments chez les végétaux dominants (García *et al.*, 2002), mais aussi des modifications de processus interactifs entre espèces au sein d'écosystèmes micro-insulaires très impactés par les oiseaux marins nicheurs surabondants.

Les caractéristiques propres aux écosystèmes insulaires ont parfois conduit à de singulières interactions biotiques nouées entre végétal et animal. Sur une grande île de Méditerranée (Minorque, îles Baléares), un exemple remarquable concerne l'association quasi mutualiste impliquant un lézard endémique rarissime (*Podarcis lilfordi*), l'agent disperseur des fruits et graines d'un buisson également endémique, le *Daphne rodriguezii* (Traveset et Riera, 2005). Mais l'introduction ancienne par l'Homme d'une faune de vertébrés allochtones a causé la rupture de ce mutualisme après l'extinction du lézard sur l'île principale de Minorque. Ceci a eu pour conséquence la quasi absence du recrutement en juvéniles chez le daphné (Rodríguez-Pérez et Traveset, 2010) et une érosion de sa diversité génétique (Calviño-Cancela *et al.*, 2012), hormis sur le petit îlot satellite de Colom où arrive à persister une population de lézards qui garantit la dispersion des graines par saurochorie.

Les études d'écologie de la reproduction chez des populations végétales insulaires sont également fort instructives pour mieux comprendre les syndrômes fonctionnels que subissent les populations en situation de fort isolement spatial et quand les insectes pollinisateurs sont occasionnels (Pérez-Bañón *et al.*, 2007), voire absents, comme dans le cas de l'endémique *Medicago citrina* de l'archipel espagnol des Columbretes (Pérez-Bañón *et al.*, 2003). Ce sont autant de pistes pour mieux comprendre les stratégies de persistance de la biodiversité dans des environnements fragmentés par les activités humaines sur le continent.



**Figure 3.** Turnovers floristiques (Sr : taux relatifs d’extinction-colonisation des plantes vasculaires) de 9 îles et îlots de Marseille, estimés grâce à des inventaires floristiques complets de chaque île, espacés de 59 ans (archipel du Frioul : Ratonneau, Pomègues) ou de 36 ans (archipel de Riou : Riou, Maire, Jarre, Plane, Jarron, Tiboulen de Maire, Grand Congloué) ; A : relation entre turnovers et % de végétaux nouvellement implantés lors du dernier inventaire ; B : relation entre turnovers et surface de l’île (ha) ; C : relation entre turnovers et densité de goélands leucophée nicheurs (nombre de couples /ha), d’après Vidal *et al.* (2000).

### Des refuges pour une flore littorale en péril sur le continent

Plusieurs analyses récentes montrent que les petites îles de Méditerranée occidentales abritent souvent une forte richesse floristique, comparativement à leur surface réduite. Les confrontations entre richesse et superficie cumulée des îlots sont à cet égard très éloquentes (Tabl. II).

Diverses études, que ce soit en Grèce (ex. Kallimanis *et al.*, 2010), en Afrique du Nord (Véla et Pavon, 2012) ou en Sardaigne (Fois *et al.*, 2016), confirment l'intérêt disproportionné de ces petites îles ou îlots pour la conservation biogéographique du riche héritage floristique méditerranéen.

**Tableau II.** Richesses floristiques et superficies de divers ensembles micro-insulaires ouest-méditerranéens comparés aux territoires adjacents de plus grande taille (île principale ou région).

Petites îles ou îlots (nombres étudiés)	Richesse floristique (taxons indigènes)	% de flore micro-insulaire par rapport à la flore totale de la grande île ou du continent	% de superficie micro-insulaire par rapport à la grande île ou au continent	Références
Sardaigne (71)	≈ 1 200	≈ 50 %	1,1 %	Arrigoni et Bocchieri (1996)
Baléares (n = 91)	654	40 %	-	Rita et Bibiloni (2013)
Corse (n = 39)	534	21,6 %	0,025 %	Serrano (2008)
Provence (n = 85)	≈ 1 100	≈ 32 % (région PACA)	0,001 %	F. Médail et M. Fouchard (inédit)
Golfe de Marseille (n = 28)	≈ 300	≈ 16 % (Bouches-du-Rhône)	0,06 %	F. Médail et D. Pavon (inédit)

Les 85 îles ou îlots de Provence et Côte d'Azur comportent, sur une surface totale de 3 961 ha (Fouchard, 2013), 22 plantes vasculaires incluses dans le *Livre rouge national de la flore menacée* (Olivier *et al.*, 1995), soit 35 % des végétaux menacés présents sur l'ensemble du littoral de la région, et 14 % des végétaux protégés au niveau national ou régional. Les seules îles du golfe de Marseille abritent pas moins de 20 végétaux protégés par la loi, et l'île de Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse-du-Sud) 23 végétaux protégés sur un territoire seulement égal à 120 ha (Médail *et al.*, 2017).

Ces premières estimations soulignent bien la place cruciale que jouent actuellement les petites îles et îlots pour la préservation de la flore et de la végétation du littoral, de plus en plus altérées le long des rivages continentaux de la Méditerranée. En effet, hormis quelques îles de taille moyenne très touristiques (Capri, Corfou, Djerba), la plupart des petites îles méditerranéennes restent encore globalement épargnées par les forts impacts anthropiques, mais il convient d'être sans cesse vigilant : des projets touristiques ou des achats d'îles entières par des sociétés privées

peuvent très vite détruire ou altérer, de façon irrémédiable, ce fragile patrimoine biologique. De plus, les petites îles ne sont pas épargnées par les conséquences des changements globaux (Médail, 2017b), notamment : (i) les invasions biologiques par les espèces exotiques à caractère envahissant qui modifient la structure, la composition et le fonctionnement d'écosystèmes micro-insulaires particulièrement vulnérables (Pretto *et al.*, 2012) ; (ii) la remontée du niveau marin qui menace actuellement les îles sableuses comme celles des archipels Kerkennah, Kneiss et Djerba en Tunisie orientale, ou les petites plages des îles de Provence (Brunel et Sabatier, 2007) ; (iii) les changements climatiques *per se*, qui peuvent modifier la physiologie, la phénologie et la nature des interactions biotiques, même si des études spécifiques aux petites îles de Méditerranée font encore défaut.

## Conclusion

En raison de leur nombre élevé, les îles et îlots du bassin méditerranéen abritent une vaste gamme de situations environnementales et d'histoires biogéographiques, soit autant de laboratoires *in natura* très utiles pour tester diverses hypothèses liées à l'évolution et au fonctionnement de la biodiversité en situation d'isolement. Mais, malgré un effort significatif de recherche depuis une vingtaine d'années afin de mieux connaître et estimer leur dimension taxonomique, les petites îles de Méditerranée restent des entités encore trop peu étudiées en ce qui concerne les dimensions évolutives et fonctionnelles.

Les petites îles de Méditerranée constituent aussi des refuges actuels pour tout un cortège d'espèces littorales, par ailleurs très menacées ou éteintes localement sur les côtes continentales proches. De fait, ces territoires méritent d'être mieux intégrés aux réseaux internationaux et nationaux de conservation de la biodiversité. C'est l'une des principales tâches de l'Initiative PIM (*Petites îles de Méditerranée*), programme international développé depuis 2005 par le Conservatoire du littoral (Renou, 2012 ; [www.initiative-pim.org](http://www.initiative-pim.org)). Les petites îles de Méditerranée forment, sans nul doute, la "dernière frontière" possible pour préserver les ultimes lambeaux encore peu altérés de la biodiversité littorale méditerranéenne. Leur place est donc cruciale dans la politique de préservation du patrimoine naturel, mais aussi culturel, des littoraux de la Méditerranée.

**Remerciements.** Cette synthèse, actualisée en 2017, est issue d'une communication orale présentée au Colloque "1992 - 2012 : 20 ans d'études et de gestion des espaces naturels des îles de Marseille", organisé par le Conservatoire des espaces naturels de Provence, Alpes, Côte d'Azur (CEN-PACA), les 13 et 14 décembre 2012 à Marseille. Elle repose sur des données, analyses et réflexions élaborées dans le cadre de diverses missions et réunions réalisées sur diverses petites îles et îlots de Méditerranée occidentale (Provence, Corse, Tunisie orientale, Baléares), notamment dans le cadre

de l'Initiative PIM (Petites îles de Méditerranée) du Conservatoire du littoral que nous remercions. Merci à Charles-François Boudouresque, notamment pour ses suggestions pertinentes sur la dimension éphémère des petites îles continentales, et à John D. Thompson et Alain Barcelo pour leurs remarques qui ont permis d'améliorer une première version de ce manuscrit.

## Références

- ABOU CAYA A., 1989. - *La flore des îles d'Hyères : étude des rapports phytogéographiques et biosystématiques avec les Maures et la Corse*. Thèse Doct. Sci. Nat., Univ. Aix-Marseille III : 1-361 + 1 vol. annexe.
- ARRIGONI P.V., BOCCHIERI E., 1996 (« 1995 »). - Caratteri fitogeografici della flora delle piccole isole circumsarde. *Biogeographia*, 17: 63-90.
- BAUMBERGER T., AFFRE L., TORRE F., VIDAL E., DUMAS P.-J., TATONI T., 2011. - Plant community changes as ecological indicator of seabird colonies' impact on Mediterranean islands. *Ecol. Indic.*, 15: 76-84.
- BENOIT G., COMEAU A., 2005. - *Méditerranée. Les perspectives du Plan Bleu sur l'environnement et le développement*. Editions de l'Aube et Plan Bleu, La Tour d'Aigues, 1-432.
- BITTKAU C., COMES H.P., 2009. - Molecular inference of a Late Pleistocene diversification shift in *Nigella* s. lat. (Ranunculaceae) resulting from increased speciation in the Aegean archipelago. *J. Biogeogr.*, 36: 1346-1360.
- BLONDEL, J., 1995. - *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris, 1-298.
- BLONDEL, J., MÉDAIL, F. 2009. - Biodiversity and conservation. *The physical geography of the Mediterranean*, Woodward J.C. (ed.). Oxford University Press, Oxford, 615-650.
- BONNET V., VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., 1999. - Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen périurbain (îles du Frioul, Marseille). *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 54: 3-18.
- BOUDOURESQUE C.-F., 2014. - Insights into the diversity of the biodiversity concept. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 28: 65-86.
- BRUNEL C., SABATIER F., 2007. - Pocket beach vulnerability to sea-level rise. *J. Coast. Res.* SI 50 (Proceedings of the 9th International Coastal Symposium): 604-609.
- CALVIÑO-CANCELA M., ESCUDERO M., RODRÍGUEZ-PÉREZ J., CANO E., VARGAS P., VELO-ANTÓN G., TRAVESET A., 2012. - The role of seed dispersal, pollination and historical effects on genetic patterns of an insular plant that has lost its only seed disperser. *J. Biogeogr.*, 39: 1996-2006.
- CIESM, 2008. - *The Messinian salinity crisis from mega-deposits to microbiology. A consensus report*. CIESM workshop monograph, n°33, Monaco, 1-168.
- DEBIZE E., DURAND J.-P., PASTORELLI C., BAZIN N., CUCHET T., MANTE A., 2012. - *Réserve naturelle de l'archipel de Riou, rapport d'activité 2012*. Conservatoire d'Espaces Naturels de Provence-Alpes-Côte d'Azur, Marseille, 1-152.
- FOIS M., FENU G., BACCETTA G., 2016. - Global analyses underestimate part of the story: finding applicable results for the conservation planning of small Sardinian islets' flora. *Biodiv. Conserv.*, 25: 1091-1106.
- FOUCHARD M., 2013. - *La biodiversité des petites îles de Provence-Côte d'Azur : éléments de synthèse en vue d'une stratégie régionale de conservation*. Rapport de

- stage, Master 2 Sciences de la biodiversité et écologie, Parcours professionnel Expertise écologique et gestion de la biodiversité (EEGB). Aix-Marseille Université, Aix-en-Provence, 1-35, 1 vol. d'annexes : 1-22, 1 CD-Rom.
- GARCÍA L.V., MARAÑÓN T., OJEDA F., CLEMENTE L., REDONDO R., 2002. - Seagull influence on soil properties, chenopod shrub distribution, and leaf nutrient status in semi-arid Mediterranean islands. *Oikos*, 98: 75-86.
- GRIME J.P., 2001. - *Plant strategies, vegetation processes and ecosystem properties*, 2nd edn. John Wiley & Sons Ltd, Chichester, 1-417.
- HILPOLD A., SCHÖNSWETTER P., SUSANNA A., GARCIA-JACAS N., VILATERSANA R., 2011. - Evolution of the central Mediterranean *Centaurea cineraria* group (Asteraceae): Evidence for relatively recent, allopatric diversification following transoceanic seed dispersal. *Taxon*, 60 : 528-538.
- HÖNER D., GREUTER W., 1988. - Plant population dynamics and species turnover on small islands near Karpathos (South Aegean, Greece). *Vegetatio*, 77: 129-137.
- JOLLIVET D., CHEVALDONNÉ P., PLANQUE B., 1999. Hydrothermal-vent alvinellid polychaete dispersal in the Eastern Pacific. 2. A metapopulation model based on habitat shifts. *Evolution*, 53: 1128-1142.
- KALLIMANIS A.S., BERGMEIER E., PANITSA M., GEORGHIOU K., DELIPETROU P., DIMOPOULOS P., 2010. - Biogeographical determinants for total and endemic species richness in a continental archipelago. *Biodiv. Conserv.*, 19: 1225-1235.
- LOSOS J.B., RICKLEFS R.E., 2010. - *The theory of island biogeography revisited*. Princeton University Press, Princeton, xvi, 1-476.
- MAC ARTHUR R.H., WILSON E.O., 1967. - *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton, 1-203.
- MÉDAIL F., 2013. - The unique nature of Mediterranean island floras and the future of plant conservation. *Islands and plants : preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd Botanical Conference in Minorca*, Fraga i Arguimbau P., Cardona Pons E., Estaún Clarisó I. (eds.). Recerca 20. Consell Insular de Menorca. Institut Menorquí d'Estudis. Maó, Minorca: 129-154.
- MÉDAIL F., 2018. - Plant biogeography and vegetation patterns of the Mediterranean islands. *Herpetofaunas of the islands of the Mediterranean*, CORTI C. et al. (eds.). California Academy of Science, San Francisco, sous presse.
- MÉDAIL F., 2017. - The specific vulnerability of plant biodiversity and vegetation on Mediterranean islands in the face of global change. *Reg. Environ. Change*, 17: 1775-1790.
- MÉDAIL F., DIADEMA K., 2009. - Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeogr.*, 36: 1333-1345.
- MÉDAIL F., VIDAL E., 1998. - Organisation de la richesse et de la composition floristique d'îles de la Méditerranée occidentale (sud-est de la France). *Canad. J. Bot.*, 76 : 321-331.
- MÉDAIL F., LOISEL R., ROLANDO C., VERLAQUE R., 2000. - Biologie et écologie du gaillet nain (*Galium minutulum* Jordan, Rubiaceae) sur les îles d'Hyères (Var, France) ; implications pour la conservation de l'espèce. *Acta Bot. Gallica*, 147 : 267-285.
- MÉDAIL F., CHEYLAN G., PONEL P., 2013. - Dynamique des paysages et de la biodiversité terrestres du Parc national de Port-Cros (Var, France) : enseignements de cinquante années de gestion conservatoire. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 27: 171-262.

- MÉDAIL F., CHARRIER L., CHARRIER M., DOXA A., PASTA S., CHAÏEB M., 2015. - Vulnérabilité de la biodiversité végétale face à l'élévation du niveau marin : le cas des petites îles et îlots de Tunisie orientale. *Vulnérabilité des littoraux méditerranéens face aux changements environnementaux contemporains*, Beltrando G., Dahech S., Daoud A., Etienne L. (eds.). Actes du symposium international, Kerkennah (Tunisie) du 20 au 24 octobre 2015, Sfax: pp. 227-236.
- MÉDAIL F., PETIT Y., DELAGE A., PARADIS G., HUGOT L., 2017. - La flore vasculaire de l'île Cavallo (archipel des Lavezzi, Corse du Sud) : diversité, intérêt biogéographique et conservation. *Ecol. Medit.*, sous presse.
- MOLINS A., BACCHETTA G., ROSATO M., ROSSELLÓ J.A., MAYOL M., 2011. - Molecular phylogeography of *Thymus herba-barona* (Lamiaceae): Insight into the evolutionary history of the flora of the western Mediterranean islands. *Taxon*, 60: 1295-1305.
- OLIVIER L., GALLAND J.-P., MAURIN H., ROUX J.-P. (eds.), 1995. - *Livre rouge de la flore menacée de France. Tome 1. Espèces prioritaires*. Collection "Patrimoines naturels", vol. 20., S.F.F. / Muséum nation. Hist. nat., Conserv. bot. nation. Porquerolles, Ministère Environnement, Paris, 1-486 + annexes.
- PAVÉ A., 2007. - *La nécessité du hasard. Vers une théorie synthétique de la biodiversité*. EDP Sciences, Paris, 1-186.
- PÉREZ-BAÑÓN C., JUAN A., PETANIDOU T., MARCOS-GARCÍA A., CRESPO M.B., 2003. - The reproductive ecology of *Medicago citrina* (Font-Quer) Greuter (Leguminosae): a bee-pollinated plant in Mediterranean islands where bees are absent. *Plant Syst. Evol.*, 241: 29-46.
- PÉREZ-BAÑÓN C., PETANIDOU T., MARCOS-GARCÍA A., 2007. Pollination in small islands by occasional visitors: the case of *Daucus carota* subsp. *commutatus* (Apiaceae) in the Columbretes archipelago, Spain. *Plant Ecol.*, 192: 133-151.
- POUGET M., YOUSSEF S., MIGLIORE J., JUIN M., MÉDAIL F., BAUMEL A., 2013. - Phylogeography sheds light on the central-marginal hypothesis in a Mediterranean narrow endemic plant. *Ann. Bot.*, 112: 1409-1420.
- PRETTO F., CELESTI-GRAPPO L., CARLI E., BRUNDU G., BLASI C., 2012. - Determinants of non-native plant species richness and composition across small Mediterranean islands. *Biol. Inv.*, 14: 2559-2572.
- RENOU S., 2012. - *Petites îles de Méditerranée. Les sentinelles de la biodiversité*. Gallimard, Paris, 1-173.
- RITA J., BIBILONI G., 2013. - The flora of the islets of the Balearic islands. *Islands and plants: preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd Botanical Conference in Minorca*, Fraga i Arguimbau P., Cardona Pons E., Estaún Clarisó I. (eds.). Recerca 20. Consell Insular de Menorca. Institut Menorquí d'Estudis. Maó, Minorca: 309-322.
- RODRÍGUEZ-PÉREZ J., Traveset A., 2010. - Seed dispersal effectiveness in a plant-lizard interaction and its consequences for plant regeneration after disperser loss. *Plant Ecol.*, 207: 269-280.
- ROSSELLÓ J., 2013. - A perspective of plant microevolution in the Western Mediterranean islands as assessed by molecular markers. *Islands and plants: preservation and understanding of flora on Mediterranean islands. 2nd Botanical Conference in Minorca*, Fraga i Arguimbau P., Cardona Pons E., Estaún Clarisó I. (eds.). Recerca 20. Consell Insular de Menorca. Institut Menorquí d'Estudis. Maó, Minorca: 21-34.
- SERRANO M., 2008. - *Les petites îles de Méditerranée (Initiative PIM) : élaboration d'une base de données et premiers éléments de gestion*. Mémoire de Master 2

- Professionnel “Expertise écologique et gestion de la biodiversité”, Université Paul Cézanne Aix-Marseille III, Marseille, 1-58.
- SLIM H., TROUSSET P., PASKOFF R., OUESLATI A., 2004. - *Le littoral de la Tunisie. Etude géoarchéologique et historique*. Etudes d’antiquités africaines, CNRS Editions, Paris, 1-308.
- SNOGERUP S., 1967. - Studies in the Aegean flora. IX. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. B. Variation and evolution in the small-population system. *Opera Bot.*, 14: 1-86.
- TRAVESSET A., RIERA N., 2005. - Disruption of a plant–lizard seed dispersal system and its ecological effects on a threatened endemic plant in the Balearic Islands. *Conserv. Biol.*, 19: 421-431.
- VÉLA E., PAVON D., 2012. - The vascular flora of Algerian and Tunisian small islands: if not biodiversity hotspots, at least biodiversity hotspots? *Biodiv. J.*, 3: 343-362.
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., ROCHE P., VIDAL P., 1998. - Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of S.E. France). *Biol. Conserv.*, 84: 235-243.
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., BONNET V. 2000. - Seabirds drive plant species turnover on small Mediterranean islands at the expense of native taxa. *Oecologia*, 122: 427-434.
- VIDAL E., MÉDAIL F., TATONI T., BONNET V., MANTE A., 2002. - Les îles de Marseille ou quand les goélands contrôlent la flore. *Pen ar Bed*, 184/185: 53-62.
- VOGIATZAKIS I.N., PUNGETTI G., MANNION A.M. (eds.), 2008. - *Mediterranean island landscapes. Natural and cultural approaches*. Landscape series, volume 9. Springer, New York, 1-369.
- WEIGELT P., STEINBAUER M.J., CABRAL J.S., KREFT H., 2016. - Late Quaternary climate change shapes island biodiversity. *Nature*, 532: 99-102.
- WHITTAKER R.J., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M., 2007. - *Island biogeography: ecology, evolution, and conservation*. 2nd edn. Oxford University Press, Oxford, 1-401.
- WHITTAKER R.J., LADLE R.J., ARAÚJO M.B., FERNÁNDEZ-PALACIOS J.M., DELGADO J.D., ARÉVALO J.R., 2007. - The island immaturity – speciation pulse model of island evolution: an alternative to the “diversity begets diversity” model. *Ecography*, 30: 321-327.