



## Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen périurbain (Iles du Frioul, Marseille)

Véronique Bonnet, Eric Vidal, Frédéric Medail, Thierry Tatoni

### ► To cite this version:

Véronique Bonnet, Eric Vidal, Frédéric Medail, Thierry Tatoni. Analyse diachronique des changements floristiques sur un archipel méditerranéen périurbain (Iles du Frioul, Marseille). *Revue d'Écologie*, 1999, 54 (1), pp.3-18. hal-03529144

**HAL Id: hal-03529144**

**<https://hal.science/hal-03529144>**

Submitted on 17 Jan 2022

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

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

# ANALYSE DIACHRONIQUE DES CHANGEMENTS FLORISTIQUES SUR UN ARCHIPEL MÉDITERRANÉEN PÉRIURBAIN (ILES DU FRIOUL, MARSEILLE)

Véronique BONNET\*, Eric VIDAL, Frédéric MÉDAIL et Thierry TATONI

## SUMMARY

The insular systems are very vulnerable to various disturbances which can induce some important floristical changes. The aim of this study is to analyse the flora changes which occurred within a 60 years period (between 1938 and 1997) on the two main islands, Pomègues and Ratonneau of the Frioul archipelago (Marseille, south-east France).

We performed both a taxonomic and a functional analysis of the plant data. The functional approach was made by the study of growth form, dispersal, Grime strategy, and biogeographical type of each plant species. We focused particularly on the plant species newly established on the archipelago. The main results were: i) a prevalence of therophytic plant species within the newly established plants, ii) a constancy in the part made by each dispersal mode, with a prevalence of taxa dispersed by wind, iii) an increase in the part made by ruderal species, notably on Ratonneau island, iv) a slight decrease of mediterranean plant species on Ratonneau island. Changes which have occurred in the plant species seem to be due to several recent anthropogenic factors. These disturbances are particularly acute on Ratonneau island and are mainly the result of the building of 'Port Frioul' residential area.

## RÉSUMÉ

Les systèmes insulaires constituent des systèmes très sensibles aux perturbations. Celles-ci peuvent, en effet, y provoquer des modifications floristiques plus ou moins importantes. La présente étude vise à analyser les changements subis par la flore de l'archipel méditerranéen du Frioul (Marseille) en l'espace de 60 ans. Pour cela a été réalisée une comparaison des cortèges floristiques, entre 1938 et 1997, sur les deux principales îles de l'archipel : Ratonneau et Pomègues. Les données ont été traitées au niveau fonctionnel, en attribuant, à chaque espèce végétale, son type biologique, son mode de dissémination, sa stratégie démographique et son type biogéographique. Les espèces nouvellement implantées sur l'archipel ont servi de descripteur privilégié. Ainsi, nous avons constaté : i) une prépondérance des thérophytes dans les taxons nouvellement implantés, ii) une relative constance dans les pourcentages des différents types de dissémination, avec une prédominance des taxons anémochores, iii) une tendance à l'augmentation des taxons rudéraux, plus marquée sur Ratonneau que sur Pomègues, iv) une légère diminution des taxons de type méditerranéen sur Ratonneau.

Ces changements des caractéristiques fonctionnelles des cortèges floristiques sont dus à un faisceau de perturbations, affectant surtout Ratonneau, et principalement lié à l'activité humaine importante autour de la zone d'habitations de Port-Frioul.

---

\* Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie, CNRS, Faculté des Sciences et Techniques de St Jérôme, case 461, 13397 Marseille cedex 20, France.

## INTRODUCTION

Les systèmes insulaires isolés depuis longtemps du continent se révèlent particulièrement vulnérables face aux perturbations (Williamson, 1989 ; Whittaker, 1995 ; Quammen, 1997). La sensibilité de la flore et de la végétation insulaires aux perturbations d'origine anthropique a fait l'objet de nombreux travaux (p. ex. : Moore, 1983), en particulier sur les îles océaniques (Adersen, 1991 ; Bramwell, 1990). La fragilité des écosystèmes insulaires s'avère également importante dans le bassin méditerranéen, notamment du fait d'une implantation humaine très ancienne et d'une fréquentation actuelle intense (Morey *et al.*, 1992 ; Olivier *et al.*, 1995). Les îles de la côte provençale ont été pour la plupart sous influence humaine dès la préhistoire : îles de Marseille (Knoerr, 1960), îles d'Hyères (Borréani *et al.*, 1992), île Ste Marguerite (Augier, 1978).

Selon leur origine et leur intensité, les perturbations sont susceptibles, en l'espace de quelques décennies, de provoquer des changements de diversité et de composition floristiques plus ou moins importants. Les changements de diversité floristique ainsi engendrés ont été mis en évidence tant en milieu continental (Pickett & White, 1985) qu'en milieu insulaire (Williamson, 1989). Dans le bassin méditerranéen, les changements de cortège floristique en milieu insulaire ont été très peu abordés, si ce n'est en Méditerranée orientale (Höner & Greuter, 1988 ; Snogerup & Snogerup, 1987) et, plus récemment, sur l'archipel de Riou (Marseille-France) (Vidal *et al.*, 1998a et b).

La flore de l'archipel du Frioul est soumise à un faisceau de perturbations, notamment d'origine anthropique (constructions, décharges, introductions d'espèces, piétinement, etc.), s'accroissant depuis quelques décennies, en raison du développement touristique de ces îles. Localisées en zone périurbaine de Marseille, elles constituent un site-atelier privilégié pour l'étude de la dynamique de la flore et de la végétation méditerranéennes en situation de perturbations d'intensité moyenne liées aux activités humaines.

Dans le cadre d'une étude diachronique sur les réponses des écosystèmes insulaires méditerranéens aux perturbations, le Frioul constitue un site d'étude pertinent, offrant des possibilités de comparaison avec les inventaires floristiques menés sur l'archipel soixante ans auparavant par Molinier (1936, 1939) et par Laurent & Deleuil (1938). L'objectif de ce travail consiste donc à analyser les changements floristiques au cours des soixante dernières années, en intégrant les principales caractéristiques biologiques (types biologiques, modes de dispersion, stratégies démographiques et types biogéographiques) des espèces, et en mettant l'accent sur les taxons nouvellement implantés.

## SITE ET MÉTHODES

### SITE

Le Frioul (43° 17' N, 5° 18' E) est un petit archipel méditerranéen calcaire situé à 2 km à l'ouest de Marseille (sud-est de la France) et constitué de quatre îles principales : Pomègues (89 ha) et Ratonneau (95 ha) (reliées par une digue construite au siècle dernier), If (3,5 ha) et le Tiboulen de Ratonneau (1,1 ha) (Fig. 1). Notre étude porte uniquement, pour des raisons d'accessibilité, sur les îles de Pomègues et de Ratonneau.

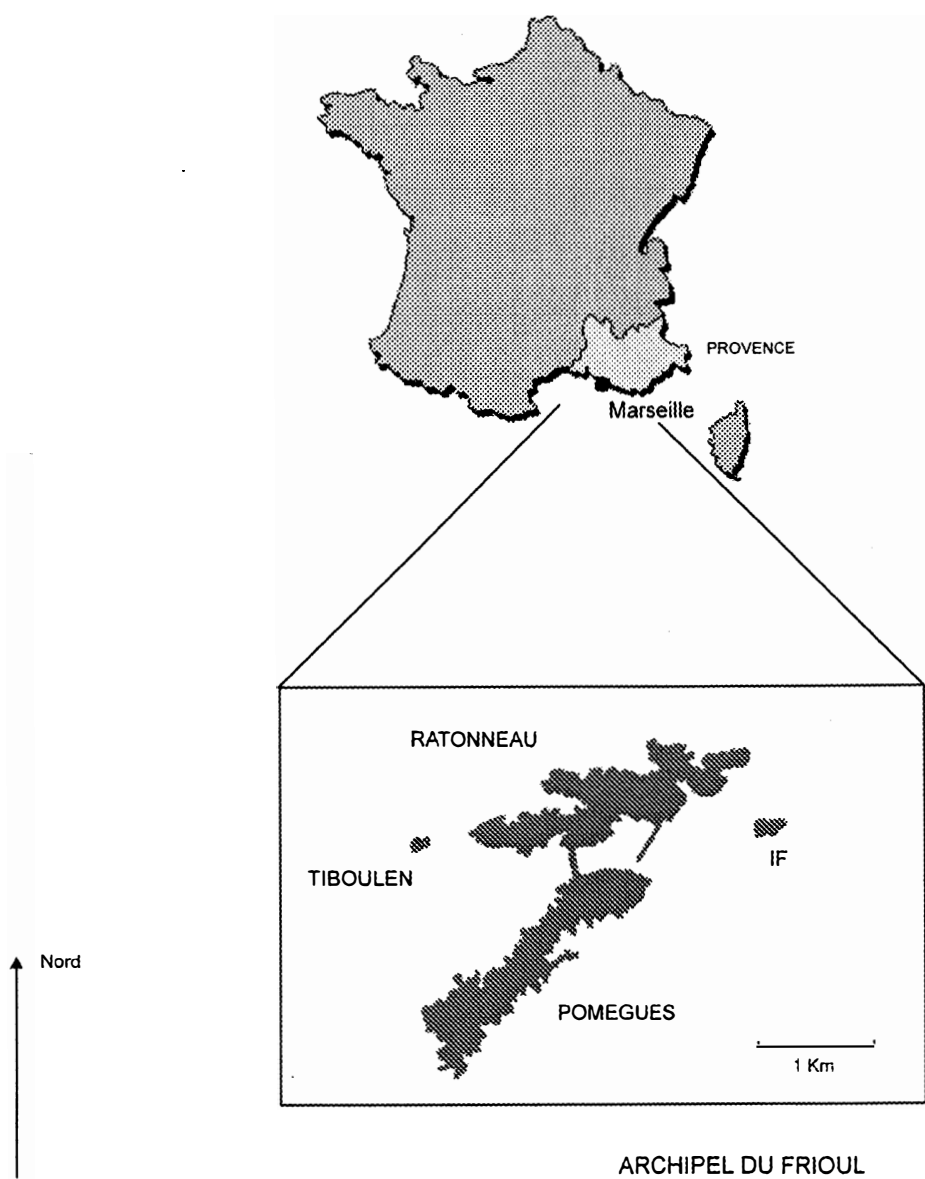


Figure 1. — Situation géographique de l'archipel du Frioul.

Ces îles ont été isolées du continent lors de la transgression versilienne aux alentours de 8 000-9 000 B.P. (Sartoretto *et al.*, 1996) et sont donc issues d'un phénomène géologique relativement récent.

Les contraintes climatiques régnant sur l'archipel sont essentiellement liées aux fréquents vents violents du nord-ouest et à la sécheresse estivale intense. Le sémaphore de Pomègues fournit des valeurs de précipitations annuelles de 327 mm tandis que sur le continent les précipitations annuelles (fournies par la station météorologique Marseille-observatoire) sont de 572 mm, ce qui révèle un déficit hydrique prononcé de l'archipel par rapport au continent. Le Frioul se situe néanmoins dans un bioclimat de type méditerranéen. La température moyenne annuelle est de 15,2 °C ; les températures moyennes minimales et maximales sont respectivement de 10,9 et 19,5 °C sur l'année. Il y a en moyenne 1 jour de gelée et 53 jours de vent fort (> 60 km/h) par an.

La végétation du Frioul est essentiellement halophyte ; Molinier (1936) distinguait au sein de cette végétation, la végétation littorale, principalement caractérisée par *Critimum maritimum*, *Limonium pseudominutum* et *Lotus cytoides*, et la végétation de l'intérieur des îles, elle-même subdivisée en bosquets de Pins d'Alep *Pinus halepensis*, garrigues basses à romarin *Rosmarinus officinalis*, maquis à lentisque *Pistacia lentiscus*, pelouses à brachypode *Brachypodium* sp. et groupements nitrophiles.

De nombreuses ruines et constructions témoignent de l'occupation passée du Frioul par l'homme (telles que l'hôpital Caroline). Au cours de la seconde guerre mondiale, l'armée a bâti sur Ratonneau et Pomègues de nombreux blockhaus, batteries et casemates. Elle conserve encore aujourd'hui 6,5 ha répartis sur ces deux îles. La Ville de Marseille possède et gère la majorité de l'archipel (151 ha). Elle fit bâtir sur Ratonneau, au début des années 70, la Zone d'Aménagement Concerté du Port Frioul, qui symbolise aujourd'hui la manifestation touristique de l'occupation du Frioul par l'homme (Aillaud & Bayle, 1996).

Cette occupation humaine de l'archipel depuis plusieurs siècles a engendré des modifications paysagères profondes. Elle entraîne actuellement, sur Ratonneau et sur Pomègues, d'importantes perturbations « paysagères » (constructions, ruines et gravats, remblais, etc.), « environnementales » (détritus, décharges sauvages, ...), et « écosystémiques » : introductions d'espèces animales comme le Lapin de garenne *Oryctolagus cuniculus* et végétales comme la Luzerne arborescente *Medicago arborea* ou la Griffes de sorcière *Carpobrotus edulis*, mais également prolifération de certaines espèces animales, telles que le Goéland leucophaée *Larus cachinnans*, favorisées par des modifications du milieu continental proche (notamment le développement des décharges).

## MÉTHODES

### *Inventaires*

Les premiers inventaires exhaustifs des îles de Ratonneau et de Pomègues ont été réalisés par Molinier (1936, 1939) et par Laurent & Deleuil (1938). Pour assurer la validité des comparaisons que nous effectuons avec ces inventaires, il nous est apparu nécessaire de conserver la même méthode d'inventaire que celle employée par ces auteurs, c'est-à-dire que les inventaires ont été réalisés sur plusieurs années consécutives (1996 et 1997), sur l'intégralité des deux îles, en considérant Ratonneau et Pomègues comme deux îles distinctes. Les fréquentes prospections ont été réparties sur l'ensemble du cycle annuel, afin d'inventorier l'ensemble des espèces, même celles à durée de vie limitée (thérophytes,

géophytes hémiparasites). L'effort de prospection correspond à environ 600 heures de travail de terrain. Dans certains cas, nous avons même recherché, spécifiquement, certaines espèces présentes en 1938, et apparemment absentes en 1997 (*Aphyllantes monspeliensis* sur Pomègues, par exemple). La nomenclature adoptée est celle de Kerguelen (1993).

### *Analyse des données floristiques*

Chaque taxon a été caractérisé par divers attributs vitaux (type biologique, mode de dissémination et stratégie démographique) et par son type biogéographique :

— les types biologiques sont regroupés en 7 catégories, adaptées de la classification de Raunkiaer (1934) : phanérophytes (végétaux ligneux dont les bourgeons de rénovation se situent à plus de 1 m de haut), nanophanérophytes (végétaux ligneux dont la hauteur moyenne des bourgeons de rénovation est comprise entre 0,50 m et 1 m), chaméphytes (végétaux ligneux dont les bourgeons de rénovation sont situés en dessous de 0,50 m), hémicryptophytes (végétaux herbacés vivaces dont les bourgeons de rénovation se situent à la surface du sol ou n'excèdent pas 10 cm), géophytes (végétaux herbacés vivaces dont les bourgeons de rénovation se situent dans le sol, à l'apex des organes souterrains de réserve), thérophytes (végétaux herbacés annuels), et parasites ;

— les modes de dissémination sont répartis en 10 groupes. Ils ont été établis d'après Molinier & Muller (1938) et complétés par des observations de terrain : anémochores lourds (Alou), anémochores légers (Alég), anémochores projetants (Apro), barochores (Baro), hydrochores (Hydr), ombrohydrochores (Hombr), endozoochores (Zend), épizoochores (Zépi), dyszoochores (Zdys), autochores mécaniques (AuM). Bien que de nombreux taxons végétaux présentent plusieurs types de dispersion séquentiels (Westoby *et al.*, 1990), seul le type principal supposé de dissémination a été retenu ici ;

— les stratégies démographiques correspondent aux stratégies de Grime (1977, 1985). En effet, la notion de stratégie démographique, introduite par Mac Arthur & Wilson (1967) et développée par Pianka (1970) avec le concept de sélection *r-K*, a permis pour chaque espèce d'intégrer des paramètres écologiques, démographiques et génétiques. Cependant, cette théorie présente certains inconvénients conceptuels car elle privilégie l'aspect démographique et lui subordonne des composantes tout aussi importantes, telles que les composantes physiologiques et éthologiques (Blondel, 1995). Pour ces raisons, Grime introduisit le modèle C-S-R de stratégie démographique (Grime, 1977, 1985) : chaque espèce végétale peut ainsi être associée à une stratégie résultant d'une combinaison entre trois contraintes (compétition interspécifique, perturbations et stress). Ainsi se dégagent 3 pôles, correspondant aux espèces compétitrices C, rudérales R, stress-tolérantes S, associés à des situations intermédiaires : CR, RC, RS, SR, SC, CS, et CSR. Nous avons regroupé sous l'appellation R *s.l.* les stratégies R, RC et RS, sous l'appellation C *s.l.* les stratégies C, CS et CR et enfin sous l'appellation S *s.l.* les stratégies S, SR et SC ;

— les types biogéographiques ont été synthétisés en 7 groupes, déterminés d'après Gamisans & Jeanmonod (1993) et Pignatti (1982) : taxons endémiques et subendémiques (End. *s.l.*) ; taxons à aire limitée aux côtes méditerranéennes ou taxons sténoméditerranéens (Sténoméd.) ; taxons à aire centrée sur les côtes

méditerranéennes mais se prolongeant vers le nord et vers l'est ou taxons euryméditerranéens (Euryméd.); taxons méditerranéens-touraniens, méditerranéens-atlantiques, subatlantiques ou du sud de l'Europe (Médit. *s.l.*); taxons eurasiatiques, boréaux, subtropicaux, européens *s.l.* ou taxons cosmopolites (Cosmop.); taxons montagnards et alpins des reliefs du sud de l'Europe ou taxons orophytes du sud (Oroph. S.); taxons étrangers installés avec intervention directe ou indirecte de l'homme ou taxons xénophytes (Xénoph.). Pour une meilleure clarté d'analyse, les 7 catégories biogéographiques ont été rassemblées en 2 groupes principaux (Endémiques *s.l.*, Sténoméditerranéens, Euryméditerranéens, Méditerranéens *s.l.* pour les espèces méditerranéennes, et Orophytes du sud, Cosmopolites, Xénophytes pour les espèces non méditerranéennes).

Ces caractéristiques ont systématiquement été utilisées pour la comparaison des cortèges des espèces nouvellement implantées, et des cortèges floristiques totaux de 1938 et de 1997.

## RÉSULTATS

### CHANGEMENTS DANS LA RICHESSE FLORISTIQUE

Le tableau I montre que le nombre de taxons recensés en 1996 et 1997 est, sur Pomègues, de 28 % inférieur à celui recensé en 1938, et il est de 17 % inférieur à celui de 1938 pour Ratonneau. La richesse spécifique a donc, dans l'ensemble, nettement diminué. Le pourcentage de taxons nouveaux s'élève à environ 20 % sur les deux îles (18 % pour Pomègues et 20 % pour Ratonneau) tandis que le pourcentage de taxons non revus est important, notamment sur Pomègues où il atteint 41 %. Puisque les deux îles ont été prospectées avec la même pression d'échantillonnage, il semblerait que le nombre d'espèces ait diminué de façon légèrement plus sensible sur Pomègues que sur Ratonneau. Cependant, la comparaison du nombre de taxons nouveaux, de taxons disparus et de taxons stables sur les îles de Pomègues et de Ratonneau ne montre pas de différence significative entre les deux îles ( $\chi^2 = 3,88$ ; ddl : 2;  $p = 0,14$ ; N.S.).

TABLEAU I

*Nombre de taxons recensés sur Pomègues et Ratonneau en 1938 et 1997.*

|                  | 1938 (nombre de taxons) | 1997 (nombre de taxons) | Nombre de taxons nouveaux | Nombre de taxons non revus |
|------------------|-------------------------|-------------------------|---------------------------|----------------------------|
| <b>Pomègues</b>  | 231                     | 167                     | 30<br>(18,0 % de 1997)    | 94<br>(41,1 % de 1938)     |
| <b>Ratonneau</b> | 255                     | 213                     | 43<br>(20,2 % de 1997)    | 85<br>(33,3 % de 1938)     |

## CHANGEMENTS DANS LES ATTRIBUTS VITAUX

### *Types biologiques*

Les spectres biologiques de Pomègues en 1938 et 1997 montrent que le cortège floristique de l'île a peu évolué, en l'espace de 60 ans, du point de vue des types biologiques (Tab. II). Le principal changement observé consiste en une légère diminution des Hémicryptophytes (de 29 à 24 %), tandis que le pourcentage de Thérophytes (qui est le type biologique dominant) est pratiquement inchangé (environ 34 % dans les deux cas). Sur Ratonneau, les spectres biologiques de 1938 et 1997 (Tab. II) montrent une diminution des Thérophytes (de 39 à 35 %), qui restent néanmoins largement dominants ; les autres types biologiques n'ont que très peu varié. Enfin, les spectres biologiques des espèces nouvellement implantées sur Pomègues et sur Ratonneau (Tab. III) mettent tous deux en évidence une très forte implantation de taxons thérophytes (50 % pour Pomègues et 44 % pour Ratonneau), suivis par les espèces hémicryptophytes (20 % pour Pomègues et 21 % pour Ratonneau), et de très faibles taux de taxons phanérophytes ou parasites.

TABLEAU II

*Fréquences relatives des types biologiques des espèces présentes sur le Frioul en 1938 et 1997.*

| Types biologiques | Pomègues 38 | Pomègues 97 | Ratonneau 38 | Ratonneau 97 |
|-------------------|-------------|-------------|--------------|--------------|
| Géophytes         | 7,4         | 7,8         | 7,8          | 8,9          |
| Thérophytes       | <b>33,8</b> | <b>34,1</b> | <b>39,2</b>  | <b>35,2</b>  |
| Hémicryptophytes  | 28,9        | 23,9        | 26,7         | 26,4         |
| Chaméphytes       | 18,2        | 21,0        | 14,5         | 15,0         |
| Phanérophytes     | 1,7         | 2,4         | 3,1          | 4,2          |
| Nanophanérophytes | 8,7         | 10,2        | 7,1          | 8,9          |
| Parasites         | 1,3         | 0,6         | 1,6          | 1,4          |

TABLEAU III

*Fréquences relatives des types biologiques des espèces nouvelles sur le Frioul.*

| Types biologiques | Taxons nouveaux sur Pomègues | Taxons nouveaux sur Ratonneau |
|-------------------|------------------------------|-------------------------------|
| Géophytes         | 10,0                         | 11,6                          |
| Thérophytes       | <b>50,0</b>                  | <b>44,2</b>                   |
| Hémicryptophytes  | 20,0                         | 20,9                          |
| Chaméphytes       | 13,4                         | 11,6                          |
| Phanérophytes     | 0,0                          | 4,7                           |
| Nanophanérophytes | 3,3                          | 7,0                           |
| Parasites         | 3,3                          | 0,0                           |



### Modes de dissémination

La répartition des différents types de dissémination au sein des cortèges floristiques n'a que peu varié entre 1938 et 1997, que ce soit sur Pomègues ou sur Ratonneau (Fig. 2 haut). On note toujours, dans le cortège floristique des deux îles, de forts pourcentages d'espèces anémochores (de l'ordre de 60 %), des pourcen-

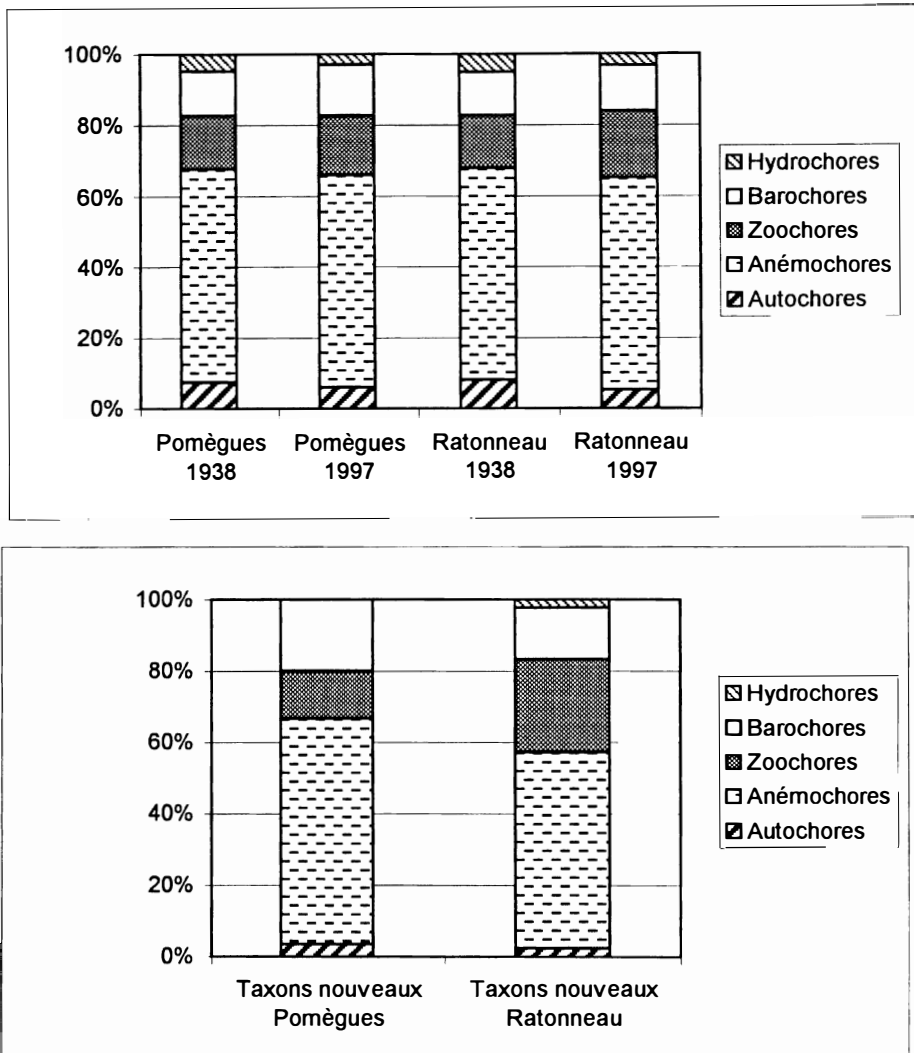


Figure 2. — *Haut* : fréquences relatives des types de dissémination des espèces présentes sur le Frioul en 1938 et 1997.

*Bas* : fréquences relatives des types de dissémination des espèces nouvelles sur le Frioul.

tages moyens d'espèces zoochores (de 15 à 19 %), et d'espèces barochores (de 12 à 14 %), et de faibles pourcentages d'espèces hydrochores et autochores (toujours en deçà des 8 %).

Les cortèges floristiques des espèces nouvellement implantées sur le Frioul (Fig. 2 bas) suivent à peu près le même schéma : les espèces dispersées à longue distance (anémochores et zoochores) représentent sur Pomègues 77 %, et sur Ratonneau 81 % des espèces nouvellement implantées. Les pourcentages d'espèces barochores sont de 20 % pour Pomègues et 14 % pour Ratonneau. Les taux d'espèces autochores et hydrochores sont très faibles.

### *Stratégies démographiques*

L'étude des cortèges floristiques globaux des deux îles, en 1938 et 1997 (Fig. 3), met en évidence certaines caractéristiques de l'évolution de la flore sur les soixante dernières années. Le cortège floristique de Ratonneau s'est orienté, entre 1938 et 1997, vers des espèces rudérales (*R s.l.*) (26 % en 1938 contre 30 % en 1997), et compétitrices (*C s.l.*) (12 % en 1938 contre 17 % en 1997), aux dépens des végétaux stress-tolérants (*S s.l.*). Si le cortège floristique de Pomègues semble avoir peu évolué du point de vue des stratégies démographiques, il a cependant suivi une évolution similaire (augmentation des taxons rudéraux et compétiteurs aux dépens des taxons stress-tolérants), mais de moindre amplitude. En comparant les cortèges de Pomègues et de Ratonneau, il apparaît en effet que les bilans des stratégies démographiques des deux îles sont relativement voisins, que ce soit en 1938 ou en 1997.

Ces résultats sont confirmés si l'on considère uniquement les espèces nouvellement implantées sur Pomègues et Ratonneau (Fig. 3). Il apparaît en effet une différence fonctionnelle nette du point de vue des stratégies démographiques entre les cortèges des deux îles : 53 % des taxons nouvellement implantés sont de type *S s.l.* sur Pomègues contre 29 % sur Ratonneau. Par contre, seulement 27 % de ces taxons sont de type *R s.l.* sur Pomègues contre 45 % sur Ratonneau.

### CHANGEMENTS DANS LES TYPES BIOGÉOGRAPHIQUES

La représentation graphique des cortèges floristiques des deux îles en 1938 et en 1997, du point de vue biogéographique (Fig. 4) montre :

— pour Pomègues, une augmentation des taxons sténoméditerranéens (39 à 45 %) et une diminution des taxons méditerranéens *s.l.* (13 à 8 %) ;

— pour Ratonneau, une augmentation nette des taxons xénophytes (4 à 9 %) et une légère augmentation des taxons cosmopolites. Globalement, les espèces méditerranéennes (*End. s.l.* + *Sténoméd.* + *Euryméd.* + *Médit. s.l.*) sont en recul, passant de 77 à 68 % du cortège.

Le pourcentage global d'espèces méditerranéennes nouvelles sur le Frioul (Fig. 4) varie de 33 % sur Ratonneau à 57 % sur Pomègues. Le pourcentage global d'espèces nouvelles non méditerranéennes s'élève donc à 67 % sur Ratonneau et à 43 % sur Pomègues. Il est intéressant de noter l'importance des taxons cosmopolites dans les deux cas (plus du tiers des taxons). En outre, les xénophytes représentent une part importante (26 %) des taxons nouvellement implantés sur Ratonneau, contrairement à la situation rencontrée sur l'île de Pomègues (7 %).

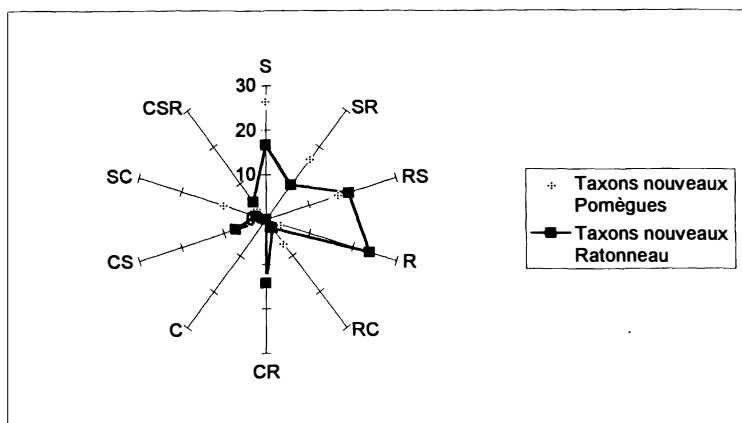
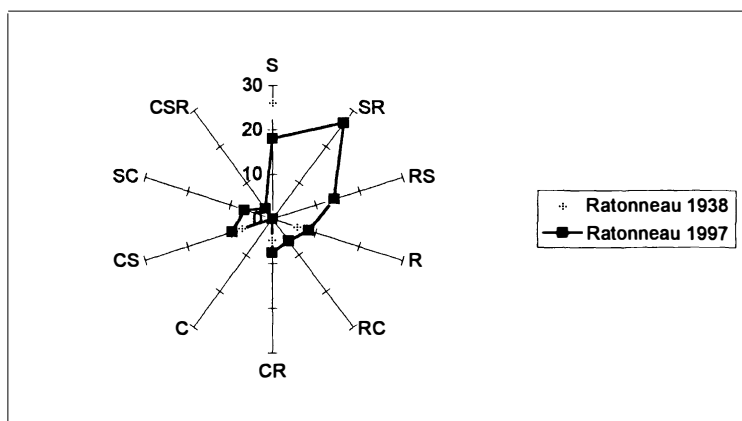
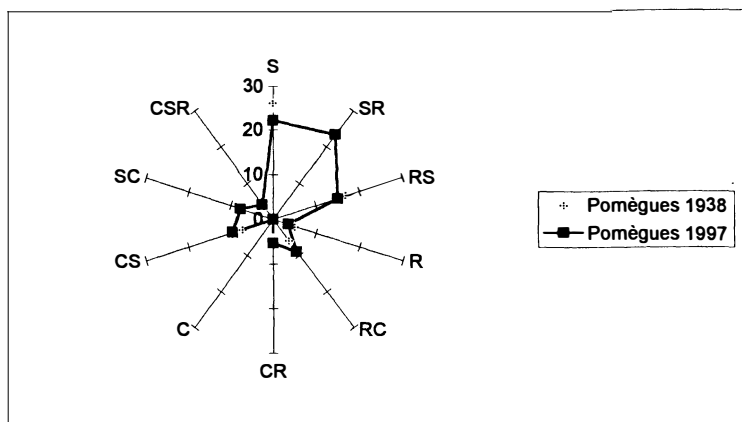


Figure 3. — *Haut et centre* : représentation en « radar » des stratégies de Grime des espèces présentes sur Pomègues et sur Ratonneau en 1938 et 1997

(C : Espèces compétitrices ; R : Espèces rudérales ; S : Espèces stress-tolérantes).

*Bas* : représentation en « radar » des stratégies démographiques des espèces nouvelles sur le Frioul — nombre d'espèces en pourcentages — (C : Espèces compétitrices ; R : Espèces rudérales ; S : Espèces stress-tolérantes).

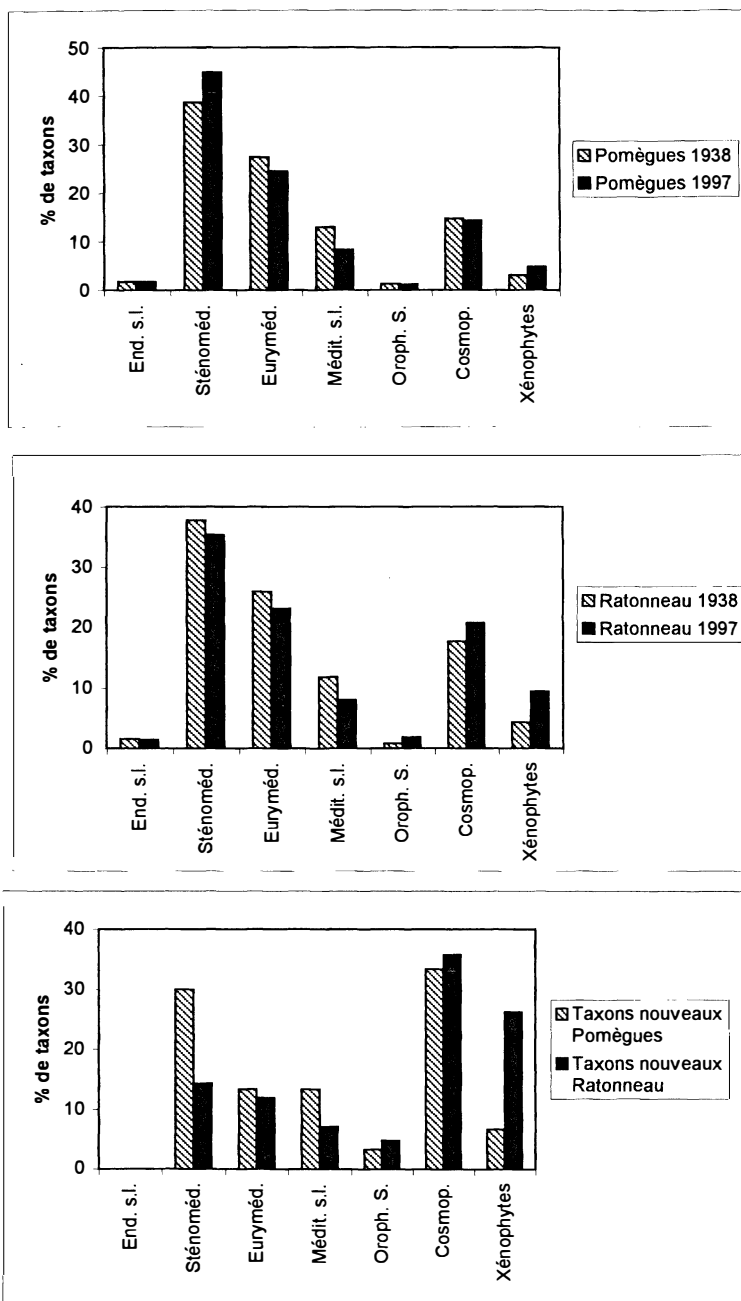


Figure 4. — *Haut et centre* : fréquences relatives des types biogéographiques des espèces présentes sur le Frioul en 1938 et 1997.

*Bas* : types biogéographiques des espèces nouvelles sur Pomègues et Ratonneau.

## DISCUSSION

### CHANGEMENTS DANS LA RICHESSE FLORISTIQUE

La richesse spécifique a diminué sur les deux îles entre 1938 et 1997. Il apparaît que la chute du nombre de taxons est légèrement plus sensible sur Pomègues que sur Ratonneau, avec des pourcentages élevés de taxons non revus (41 % sur Pomègues et 35 % sur Ratonneau), non compensés par les pourcentages de taxons nouveaux, sensiblement équivalents sur les deux îles. Au delà de cette constatation, on remarque que le pourcentage de taxons nouveaux est important et indique un renouvellement intense de la flore. Un tel phénomène a récemment été mis en évidence sur l'archipel de Riou (Vidal *et al.*, 1998 a et b), soumis à l'explosion démographique des populations nicheuses de Goélands leucophées *Larus cachinnans*. En effet, les perturbations occasionnées par ces oiseaux marins (nitratation des sols, piétinement de la végétation, création de zones de terre nue, etc.) favorisent l'établissement des espèces végétales allochtones dont les diaspores atteignent l'archipel, transportées par le vent ou collées aux pattes et au plumage des oiseaux.

Il semble donc que la végétation du Frioul ait évolué de façon importante depuis 60 ans. Un processus, similaire sur les deux îles, aurait provoqué un changement dans la nature du milieu, induisant la disparition d'une partie du cortège floristique et l'apparition de nouveaux taxons, favorisés par le changement de milieu et par la disparition de certaines espèces végétales initialement présentes. Pomègues correspondrait alors à un stade moins avancé que Ratonneau, du point de vue des changements constatés.

### CHANGEMENTS DANS LES ATTRIBUTS VITAUX ET BIOGÉOGRAPHIQUES

Les taxons thérophytes, largement dominants dans le cortège des espèces nouvellement implantées sur les îles du Frioul, correspondent à des stratégies communément reliées aux contraintes climatiques méditerranéennes (Danin & Orshan, 1990 ; Hobbs & Mooney, 1995) et aux conditions de perturbations intenses (Grime, 1977, 1985). De plus, les thérophytes représentent le type biologique dominant parmi les plantes invasives du bassin méditerranéen (Quézel *et al.*, 1990). Il est donc logique de constater que ces espèces stress-tolérantes et/ou rudérales (Madon & Médail, 1997) prédominent dans de telles situations écologiques drastiques et imprévisibles. Cependant, les pourcentages de thérophytes présents sur Ratonneau et Pomègues sont plus faibles que ceux mesurés sur les îles de l'archipel de Riou (Vidal *et al.*, 1998a) et semblent donc indiquer que l'intensité des perturbations est moindre que dans l'archipel voisin, soumis aux mêmes conditions climatiques drastiques.

Les cortèges floristiques totaux et les cortèges de taxons nouvellement implantés sont marqués, que ce soit en 1938 ou en 1997, par une nette dominance des taxons de type anémochore et des pourcentages moyennement importants de barochores et de zoochores. La prépondérance des taxons anémochores dans les cortèges floristiques des taxons nouvellement implantés correspond à ce qui a déjà été constaté sur l'archipel de Riou (Vidal *et al.*, 1998a), situé quelques km plus à l'est et soumis au même régime de fort mistral en provenance du continent. Les faibles pourcentages de taxons hydrochores peuvent s'expliquer par la sécheresse édaphique et climatique du Frioul.

Le renouvellement des espèces végétales des îles de Marseille (archipels de Riou et du Frioul) sort du schéma classique des îles très proches du continent où l'effet de masse (*sensu* Shmida & Wilson, 1985) est généralement important. Pour l'ensemble des îles de la côte provençale, Médail & Vidal (1998) ont ainsi récemment indiqué que les distances îles-continent étaient sans doute trop réduites pour que se manifeste une sélection nettement différenciée des végétaux selon leur mode de dispersion. La différence constatée ici est peut-être à mettre au compte de l'intensité et de l'ancienneté des perturbations. En outre, de nombreux taxons, classés ici comme zoochores ou barochores, doivent être en fait localement anthropochores, car l'homme joue un rôle notable dans la dispersion des végétaux en situation d'insularité (Morton & Hogg, 1989 ; Hodkinson & Thompson, 1997).

L'analyse des cortèges floristiques totaux et des taxons nouvellement implantés de Pomègues et de Ratonneau en 1938 et 1997 permet une première approche fonctionnelle (Lavorel *et al.*, 1997) de l'évolution floristique de ces îles. Il se dégage globalement une progression vers des espèces à stratégies démographiques de type rudéral et compétiteur aux dépens des stratégies stress-tolérantes, cette tendance étant plus marquée sur Ratonneau que sur Pomègues.

Néanmoins, les espèces de type stress-tolérant *sensu lato* sont encore largement dominantes dans tous les cas de figure (sauf pour les taxons nouvellement implantés sur Ratonneau où l'on observe une nette dominance des taxons rudéraux). Ceci est en accord avec ce qu'observe Médail (1996) sur l'archipel hyérois (situé à 80 km à l'est de Marseille) et correspond à des patrons caractéristiques de ce type de systèmes insulaires, c'est à dire soumis à des contraintes climatiques méditerranéennes drastiques associées à des perturbations d'origines variées (Gillham, 1961). Par contre, sur l'archipel de Riou, l'intensité des perturbations est telle qu'elle entraîne une prolifération des taxons de type rudéral (Vidal *et al.*, 1998b). L'actuel développement de taxons rudéraux sur Ratonneau est donc lié à l'apparition récente d'un faisceau de perturbations d'intensité inhabituelle pour ce type de système insulaire, et les impacts anthropiques jouent certainement un rôle de tout premier plan sur l'archipel. Ainsi, le changement qui se produit dans la nature du milieu favorise l'implantation d'espèces rudérales sur Ratonneau, et, à un degré moindre, sur Pomègues.

La répartition des différents types biogéographiques dans le cortège floristique de Pomègues a peu évolué entre 1938 et 1997, tandis que le cortège floristique de Ratonneau s'est orienté vers des taxons de type non méditerranéen. Les cortèges de 1938 sur Pomègues et Ratonneau sont relativement semblables (environ trois quarts de taxons méditerranéens pour un quart de taxons non méditerranéens). En 1997, par contre, le pourcentage d'espèces méditerranéennes est plus faible sur Ratonneau que sur Pomègues, ce qui est confirmé par l'analyse des cortèges floristiques des taxons nouveaux.

Cette très nette tendance à l'implantation d'espèces non méditerranéennes s'explique par le fait que Ratonneau est l'île de l'archipel la plus marquée par la présence humaine (habitations, remblaiements, ...). Effectivement, ces taxons non méditerranéens correspondent en partie aux espèces ornementales introduites et naturalisées, telles que *Mirabilis jalapa* ou *Pittosporum tobira* ou aux espèces s'étant implantées sans intervention directe de l'homme (*Aster squamatus*, *Conyza* sp., *Portulaca oleracea*, etc.).

Les caractères rudéral et xénophyte de la végétation actuelle du Frioul sont donc apparus récemment et semblent liés à un facteur nouvellement développé sur le Frioul et plus particulièrement sur Ratonneau. L'implantation de la Z.A.C. de

Port Frioul sur Ratonneau dans les années 1970 constitue un changement sensible du facteur humain, qui est sans doute en partie responsable de ce phénomène.

## CONCLUSION

Les diverses perturbations anthropiques s'exerçant sur l'archipel du Frioul induisent des modifications dans la richesse floristique et une sélection de certaines stratégies de vie : les végétaux rudéraux, le plus souvent herbacés et d'origine allochtone, et à dispersion anémochore sont ainsi favorisés. Ces perturbations, dont les régimes sont directement ou indirectement modifiés par l'homme, engendrent de larges zones où les paramètres édaphiques (structure, texture, balance chimique des sols) s'avèrent modifiés. Ceci facilite l'implantation de xénophytes (Kotanen, 1997a), qui présentent également une adaptation plus fréquente à la dispersion anthropozoochore (Morton & Hogg, 1989 ; Hodkinson & Thompson, 1997). Le caractère récurrent des perturbations favorise principalement les herbacées annuelles ou bisannuelles qui occupent rapidement l'espace, même si la banque de diaspores du sol de ces espèces est relativement éphémère. De tels patrons sont classiquement observés en situation insulaire (ex. Carcaillet, 1993 ; Dean *et al.*, 1994) ou continentales (Kotanen, 1997a, b), où les taches de végétation dégradée sont colonisées par un contingent semblable de végétaux thérophytes cosmopolites à stratégie *r* (*Conyza*, *Poa*, *Sagina*, *Cerastium*, *Rumex*, *Veronica*,...).

Par rapport aux zones péri-urbaines continentales, l'invasion des xénophytes, bien que nettement perceptible, demeure, sur le Frioul, encore localisée aux abords des habitations et des pistes principales. Mais, il existe en général un temps de latence assez élevé avant l'extension à grande échelle des plantes naturalisées envahissantes (Williamson, 1996), en liaison avec la constitution d'une banque de graines suffisamment importante dans le sol (Kotanen, 1996). Ainsi, un développement d'annuelles anémochores déjà présentes, comme *Aster squamatus*, *Carduus tenuiflorus*, *Conyza* sp., *Crepis sancta*, *Dittrichia viscosa*, espèces rudérales et opportunistes des friches méditerranéennes péri-urbaines, paraît possible. Mentionnons déjà l'extension notable de *Ecballium elaterium*, *Heliotropium europaeum*, *Portulaca oleracea*. Certains végétaux ornementaux et naturalisés (*Carpobrotus edulis*, *Medicago arborea*, *Pittosporum tobira*), peuvent aussi faire peser, à terme, une menace sur les communautés végétales indigènes du Frioul.

La disparition sur le Frioul de certains végétaux oligotrophes et xérophiles (*Aphyllantes monspeliensis*, *Avenula bromoides*, *Campanula rotundifolia*, *Convolvulus cantabricus*, *Filago pyramidata*, *Melica minuta*, *Teucrium chamaedrys*...) pourrait aussi s'expliquer par ces modifications de substrat ou par la destruction directe des populations végétales, suite aux diverses constructions et aménagements effectués depuis une soixantaine d'années.

En sus de cette action anthropique directe, ces îles commencent à connaître une colonisation croissante des populations d'oiseaux marins nicheurs, en provenance de l'importante colonie implantée sur l'archipel de Riou, voisin. Ainsi, à l'instar de ce qui s'est produit sur ce site, on peut craindre que l'archipel du Frioul connaisse dans le futur une extension et une amplification des changements floristiques, sous l'effet conjugué d'une pression anthropique persistante et d'une influence croissante des colonies de Goélands leucopnée.

## REMERCIEMENTS

Le programme a été soutenu financièrement par le Conseil Régional Provence-Alpes-Côte d'Azur, la Ville de Marseille (Division de l'Ecologie et des Espaces verts, Direction de l'Environnement et des Déchets), la Fédération des Chasseurs des Bouches-du-Rhône et la Fondation Procter et Gamble pour la Protection du Littoral. Merci à Patrick Bayle pour son appui et son soutien.

## RÉFÉRENCES

- ADSERSEN, H. (1991). — Evolution, extinction and conservation : examples from the Galapagos flora. *Evol. Trends Pl.*, 5 : 9-18.
- AILLAUD, G.J. & BAYLE, P. (1996). — Un milieu fragile à protéger : l'archipel du Frioul (Marseille). *Forêt médit.*, 17 (1) : 19-24.
- 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. (1995). — *Biogéographie. Approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- BORREANI, M., CHABAL, L., MATHIEU, L., MICHEL, J.M., PAQUALINI, M., PROVANSAL-LIPPMANN, M. (1992). — Peuplement et histoire de l'environnement sur les îles d'Hyères (Var). *Doc. Archéol. méridion.*, 15 : 391-416.
- BRAMWELL, D. (1990). — Conserving biodiversity in the Canary Islands. *Ann. Mo. Bot. Gard.*, 77 : 28-37.
- CARCAILLET, C. (1993). — Les plantes allochtones envahissantes de l'archipel Crozet, océan austral. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 48 : 3-20.
- DANIN, A. & ORSHAN, G. (1990). — The distribution of Raunkiaer life forms in Israel in relation to the environment. *J. Veg. Sci.*, 1 : 41-48.
- DEAN, W.R.J., MILTON, S.J., RYAN, P.G. & MOLONEY, C.L. (1994). — The role of disturbance in the establishment of indigenous and alien plants at Inaccessible and Nightingale Islands in South Atlantic Ocean. *Vegetatio*, 113 : 13-23.
- GAMISANS, J. & JEANMONOD, D. (1993). — Catalogue des plantes vasculaires de la Corse. In D. Jeanmonod & H.M. Burdet (eds). *Compléments au prodrome de la flore corse*. Conserv. Jard. bot., Genève.
- GILLHAM, M.E. (1961). — Alteration of the breeding habitat by sea-birds and seals in Western Australia. *J. Ecol.*, 49 : 289-300 + 4 pl. h.-t.
- GRIME, J.P. (1977). — Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Amer. Nat.*, 111 : 1169-1194.
- GRIME, J.P. (1985). — The C-S-R model of primary plant strategies-origins, implications and tests p. 371-393. In L.D. Gottlieb & S.K. Jain (eds). *Plant Evolutionary Biology*. Chapman and Hall, London and New-York.
- HOBBS, R.J. & MOONEY, H.A. (1995). — Effects of episodic rain events on mediterranean climate ecosystems p. 71-85. In J. Roy, J. Aronson & F. Di Castri (eds). *Times scales of biological responses to water constraints*. SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- HODKINSON, D.J. & THOMPSON, K. (1997). — Plant dispersal : the role of man. *J. Appl. Ecol.*, 34 : 1484-1496.
- HÖNER, D. & GREUTER, W. (1988). — Plant population dynamics and species turnover on small islands near Karpathos (South Aegean, Greece). *Vegetatio*, 77 : 129-137.
- KERGUÉLEN, M. (1993). — *Index synonymique de la flore de France*. Collection Patrimoines Naturels, vol. 8, Muséum National Histoire naturelle, Paris.
- 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.
- KOTANEN, P.M. (1996). — Revegetation following soil disturbance in a California meadow : the role of propagule supply. *Oecologia*, 108 : 652-662.
- KOTANEN, P.M. (1997a). — Effects of experimental soil disturbance on revegetation by natives and exotics in coastal Californian meadows. *J. Appl. Ecol.*, 34 : 631-644.
- KOTANEN, P.M. (1997b). — Effects of gap area and shape on recolonization by grassland plants with differing reproductive strategies. *Can. J. Bot.*, 75 : 352-361.



- LAURENT, L. & 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.
- LAVOREL, S., MCINTYRE, S., LANDSBERG, J. & FORBES T.D.A. (1997). — Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends Ecol. Evol.*, 12 : 474-478.
- MAC ARTHUR, R.H. & WILSON, E.O. (1967). — *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press., Princeton.
- MADON, O. & MÉDAIL, F. (1997). — The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mont Ventoux, France). *Plant Ecol.*, 129 : 189-199.
- MÉDAIL, F. (1996). — *Structuration de la biodiversité de peuplements végétaux méditerranéens en situation d'isolement*. Thèse Doctorat en Sciences, Université d'Aix-Marseille III.
- MÉDAIL, F. & VIDAL, E. (1998). — Organisation de la richesse et de la composition floristique d'îles de Méditerranée occidentale (S.E. France). *Can. J.Bot.*, 76 : 321-331.
- MOLINIER, R. (1936). — Le reboisement des îles du Frioul. Les conditions de milieu. Les essais. *Bull. le Chêne*, 42 : 1-30.
- MOLINIER, R. & MULLER, P. (1938). — La dissémination des espèces végétales. *Rev. Gén. Bot.*, 50 : 1-178.
- MOLINIER, R. (1939). — A propos des îles du Frioul. *Bull. le Chêne*, 46 : 4-23.
- MOORE, D.M. (1983). — Human impact on island vegetation p. 237-246. In W. Holzner, M.J.A. Werger, & I. Kusina (eds). *Man's impact on vegetation*. Dr W. Junk Publish., The Hague, Boston & London.
- MOREY, M., BOVER, M.J. & CASAS, J.A. (1992). — Change in Environmental Stability and the Use of resources on Small Islands : The Case of Formentera, Balearic Islands, Spain. *Envir. Manag.*, 16 (5) : 575-583.
- MORTON, J.K. & HOGG, E.H. (1989). — Biogeography of island floras in the Great Lakes. II. Plant dispersal. *Can. J. Bot.*, 67 : 1803-1820.
- OLIVIER, M., MURACCIOLE, M. & REDURON, J.P. (1995). — Premiers bilans sur la flore des îles de la Méditerranée. Etat des connaissances et conservation. *Ecologia Mediterranea*, 21 : 355-372.
- PIANKA, E.R. (1983). — On r- and K-selection. *Am. Nat.*, 104 : 592-597.
- PICKETT, S.T.A. & WHITE, P.S. (1985). — *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New-York.
- PIGNATTI, S. (1982). — *Flora d'Italia*. Edagricole, Bologna, 3 vol.
- QUAMMEN, D. (1997). — *The song of the Dodo. Island biogeography in an age of extinctions*. Pimlico, London.
- QUEZEL, P., BARBERO, M., BONIN, G. & LOISEL, R. (1990). — Recent plant invasions in the circum-mediterranean region p. 51-60. In Di Castri F., Hansen A.J. & Debussche M. (eds). *Biological invasions in Europe and the mediterranean basin*. Kluwer Acad. Publ., Dordrech.
- RAUNKIAER, C. (1934). — *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Clarendon Press, Oxford.
- SARTORETTO, S., VERLAQUE, M. & LABOREL, J. (1996). — Age of settlement and accumulation rate of submarine coralligene (- 10 to - 60 m) of the northwestern Mediterranean sea ; relation to Holocene rise in sea level. *Mar. Geol.*, 130 : 317-331.
- SHMIDA, A. & WILSON, M.V. (1985). — Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12 : 1-20.
- SNOGERUP, S. & SNOGERUP, B. (1987). — Repeated floristical observations on islets in the Aegean. *Pl. Syst. Evol.*, 155 : 143-164.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T., VIDAL, P. & ROCHE, P. (1998a). — Functional analysis of the newly established plants induced by nesting gulls on Riou archipelago (Marseille, France). *Acta Oecol.*, 19 : 241-250.
- VIDAL, E., MÉDAIL, F., TATONI, T., ROCHE, P. & VIDAL, P. (1998b). — Impact of gull colonies on the flora of the Riou archipelago (Mediterranean islands of S.E. France). *Biol. Conserv.*, 84 : 235-243.
- WESTOBY, M., RICE, B., HOWELL, J. (1990). — Seed size and plant growth form as factors in dispersal spectra. *Ecology*, 71 : 1307-1315.
- WHITTAKER, J. (1995). — Disturbed island ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 10 : 421-425.
- WILLIAMSON, M. (1989). — Natural extinction on islands. *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, B 325 : 457-468.
- WILLIAMSON, M. (1996). — *Biological invasions*. Chapman & Hall, London.