

‘ ‘ B I O L O G I E ’ ’

publiée sous la direction de M. Albert OBRÉ

BIOLOGIE VÉGÉTALE

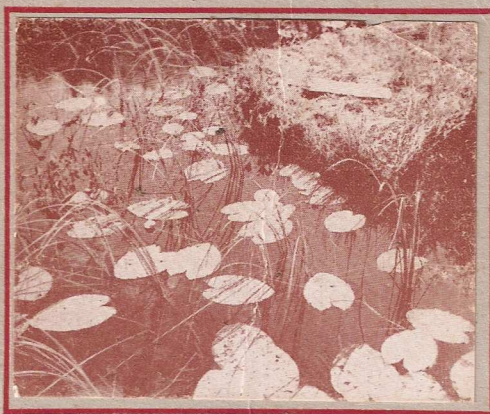
BIOGÉOGRAPHIE VÉGÉTALE

PAR

P. OZENDA

A L'USAGE DES CANDIDATS aux GRANDES ÉCOLES BIOLOGIQUES
(INSTITUT NAT. AGRONOMIQUE, ÉCOLES NAT. SUP. AGRONOMIQUES,
ÉCOLES NAT. D'AGRICULTURE, ÉCOLES NAT. VÉTÉRINAIRES), aux ÉCOLES NORMALES SUP.
(RUE D'ULM, SÈVRES, ST-CLOUD, FONTENAY-aux-ROSES, E. N. S. E. T.),
et aux CONCOURS DE RECRUTEMENT (C. A. P. E. S., AGRÉGATION).

PRÉFACE DE M. Albert OBRÉ



ÉDITIONS DOIN

" **B I O L O G I E** "

publiée sous la direction de M. Albert OBRÉ
Docteur ès Sciences, Inspecteur général de l'Instruction publique

BIOLOGIE VÉGÉTALE

BIOGÉOGRAPHIE VÉGÉTALE

PAR

P. OZENDA

Professeur à la Faculté des Sciences de Grenoble

A L'USAGE DES CANDIDATS aux GRANDES ÉCOLES BIOLOGIQUES
(INSTITUT NAT. AGRONOMIQUE, ÉCOLES NAT. SUPÉRIEURES AGRONOMIQUES
ÉCOLES NAT. D'AGRICULTURE, ÉCOLES NAT. VÉTÉRINAIRES), aux ÉCOLES NORMALES SUP.
(RUE D'ULM, SÈVRES, SAINT-CLOUD, FONTENAY-AUX-ROSES, E.N.S.E.T.), à la LICENCE
et aux CONCOURS DE RECRUTEMENT (C.A.P.E.S., Agrégation).

PRÉFACE DE M. Albert OBRÉ

AVEC 130 FIGURES DANS LE TEXTE
16 PLANCHES EN NOIR
ET 2 CARTES EN COULEURS HORS TEXTE

ÉDITIONS DOIN

— DEREN & C^{ie} —

8, Place de l'Odéon, Paris (VI^e)

— 1964 —

PRÉFACE

La Biogéographie végétale n'a été traitée jusqu'ici dans la littérature française d'enseignement scientifique que fragmentairement, dans les limites restreintes des données fondamentales de la Floristique et de l'Écologie, exposées sous la forme de notions botaniques complémentaires incluses dans les ouvrages de Botanique systématique, comme l'est encore la Biogéographie animale dans les ouvrages de Zoologie.

Son domaine a pris aujourd'hui sur le terrain scientifique une extension plus vaste car, à la Floristique et à l'Écologie elles-mêmes approfondies, s'est adjointe, en prolongement de l'Écologie, la Sociologie végétale, tandis que d'autre part les phytogéographes contemporains ont mis au point des techniques très poussées de Cartographie végétale. De sorte que la Biogéographie végétale se présente actuellement comme une science autonome, à la fois spéculative par les problèmes biologiques complexes qu'elle aborde et utilitaire par les applications pratiques qu'elle fournit dans différents domaines, ceux notamment de l'Agronomie et de la Sylviculture.

Par le présent ouvrage, qui complète de la façon la plus heureuse la série « Biologie végétale » de notre collection, M. OZENDA offre à la littérature botanique française d'enseignement son premier livre purement phytogéographique où sont traités, à l'usage des étudiants, les trois aspects floristique, écologique et sociologique de la Biogéographie végétale, donc embrassant toute l'étendue de cette science et ajoutant, en quatrième partie, la Cartographie de la végétation, exposé qui figure pour la première fois dans un ouvrage d'enseignement et qui s'imposait d'autant plus que la cartographie végétale prend actuellement un plein essor, auquel participent activement les phytogéographes français.

Dans cet ouvrage ne figurent pas seulement les connaissances classiques, mais aussi les notions modernes, auxquelles M. OZENDA fait une large part et dont il contribue à faire la mise au point pour l'enseignement. C'est le cas notamment des notions de biocénoses : les chapitres traitant les groupements végétaux sont un essai de synthèse entre les points de vue, parfois peu conciliables en apparence, des différentes écoles de chercheurs.

Conformément aux tendances biologiques actuelles, ainsi qu'aux faits eux-mêmes, cette étude sociologique est essentiellement dynamique, elle met en évidence dans la distribution géographique des végétaux, une évolution continue dont les lois se dégagent avec une précision sans cesse accrue, éclairées dans certains cas par la paléobotanique.

L'auteur évite en toute occasion les notions purement abstraites en appuyant ses exposés sur des exemples, qui ne sont pas seulement des cas concrets, mais tous aussi, malgré leur nombre, des cas réels, décrits avec précision et clarté. M. OZENDA a attaché beaucoup d'importance à ce point.

Dans le même but de pratiquer un enseignement concret essentiellement basé sur l'observation objective des faits, l'illustration a fait l'objet d'un effort particulier, tant en quantité par la richesse de documentation, qu'en qualité par le soin apporté à la présentation des figures et des planches.

Le souci de mise au point que manifeste M. OZENDA dans son travail s'étend également au vocabulaire : parmi les termes synonymes utilisés par les divers auteurs, pour désigner notamment les conceptions nouvelles, il s'efforce de choisir les mieux appropriés et d'en préconiser l'usage, susceptible ainsi de contribuer à généraliser l'emploi de ceux des termes phytogéographiques qui sont plus précis. Cette attention portée au langage est d'un intérêt scientifique et pédagogique évident.

Ce livre correspond à un cours enseigné depuis des années par M. OZENDA. Il est, en principe, destiné à la nouvelle licence, dont le programme a fait une large place à la Biogéographie en en faisant une des parties essentielles du Certificat de Botanique. Mais il est toutefois d'un niveau un peu plus élevé, de manière à être utilisé par de jeunes chercheurs, auxquels il permettra de s'orienter ensuite dans la lecture des ouvrages spécialisés, lesquels sont presque tous écrits en langues étrangères. Il est également utilisable par les candidats aux concours de recrutement, C.A.P.E.S., Agrégation et par ceux des Naturalistes qui, sans être des spécialistes en Botanique, s'intéressent aux lois générales de la Biogéographie, ainsi que par les géographes. Il pourra être consulté par les professeurs enseignant dans les classes de seconde M^l.

L'influence que le présent ouvrage est susceptible d'exercer dans l'enseignement de la Phytogéographie sera d'autant mieux justifiée que sa rédaction a bénéficié de voyages effectués par l'auteur dans les pays les plus divers, du Sahara à la Scandinavie et de l'Autriche au Canada, aussi de contacts personnels avec des phytogéographes de tous pays et de toutes tendances, ainsi que de la direction de l'équipe de chercheurs de Grenoble spécialisée dans l'étude phytogéographique des Alpes, région la plus riche d'Europe sous ce rapport.

Le fait que la publication d'un Précis de Biogéographie végétale s'imposait comme une nécessité dans la série d'une Collection moderne d'ouvrages biologiques d'enseignement, le fait que cette publication a été confiée à un spécialiste hautement qualifié en la personne de M. le Professeur OZENDA, nous permettent de prévoir que cet ouvrage recevra le meilleur accueil de tous ceux auxquels il est destiné et remportera tout le succès qu'il nous paraît mériter.

A. OBRÉ,

Inspecteur Général de l'Instruction publique.

INTRODUCTION

La biogéographie est l'étude de la répartition des êtres vivants dans la nature, des causes qui déterminent cette répartition et des conclusions que l'on peut en déduire. Ses lois générales, comme ses méthodes d'étude, sont sensiblement les mêmes, qu'il s'agisse de la répartition des végétaux ou de celle des animaux. Certes la plante, en raison de sa fixité, subit davantage l'empreinte du milieu et en reflète mieux les caractères par sa localisation, ses adaptations, ses modes de groupement; il ne faut pas oublier cependant que cette fixité s'applique à l'*individu* tandis que l'*espèce* végétale reste mobile par ses dispositifs de dissémination et qu'elle est donc apte à suivre, bien qu'avec une certaine inertie par rapport à l'espèce animale, les modifications qui peuvent se produire dans le milieu. De plus, la répartition des végétaux influe largement sur celle des animaux, et la réciproque est vraie dans une certaine mesure. Une biogéographie idéale devrait donc considérer l'ensemble vivant ou *biocénose* dans sa totalité, ce qui n'est pas encore possible car la géographie zoologique, plus difficile, est moins avancée que la géographie des plantes; mais celle-ci ouvre la voie, représentant de toute façon une base nécessaire et il est permis d'espérer que ce livre, qui cherche à mettre l'accent sur les lois les plus générales plutôt que sur les faits du monde végétal, pourra jouer le rôle d'une introduction à la biogéographie générale.

* * *

La biogéographie végétale, encore appelée *phytogéographie* ou *géographie botanique*, peut se diviser en trois parties :

— une étude descriptive de la répartition des différents végétaux : on appelle *flore* d'un territoire l'ensemble des plantes qui s'y rencontrent, en prenant pour bases les unités que distingue la systématique : espèces, variétés, genres, familles. L'étude de la répartition de ces unités constitue la **floristique**;

— une analyse des causes de cette répartition, c'est-à-dire des facteurs du milieu ambiant qui agissent sur le végétal et des réactions de celui-ci.

Cette recherche des relations entre la plante et son habitat constitue l'**écologie** ;

— une étude de la manière dont les plantes se réunissent par affinités écologiques pour constituer dans chaque type de milieu un *groupement* ou *association végétale*. La mise en évidence, la description et le classement de ces groupements constituent la *sociologie végétale* ou **étude de la végétation**, le terme de *végétation* d'un territoire désignant alors plus précisément l'ensemble des groupements végétaux qui couvrent ce territoire par opposition à la *flore* qui est l'ensemble des unités systématiques qu'il renferme.

Ces trois aspects, floristique, écologique, sociologique, font l'objet des trois premières parties de ce livre. Une quatrième partie a été ajoutée, qui traite de la **cartographie de la végétation** : l'importance prise actuellement par cette branche de la biogéographie moderne impose de l'étendre du domaine de la seule recherche à celui de l'enseignement et de donner à cette occasion un aperçu des possibilités de la biogéographie appliquée.

* * *

La distinction de ces quatre parties ne repose pas seulement sur une base logique, elle correspond aussi à des étapes successives du développement de la biogéographie qui, partie de simples observations, s'est engagée progressivement dans la recherche expérimentale des causes, puis dans les synthèses et enfin dans les applications. Mais aucun de ces domaines ne peut être considéré comme clos ou comme dépassé; dans tous, la recherche se poursuit activement et les liens entre eux restent étroits. C'est pour la commodité de l'exposé que nous les distinguerons; en fait, tout se tient. En déterminant une aire de répartition, on ne peut se défendre de songer déjà à la recherche des facteurs écologiques qui la déterminent; inversement, l'écologie n'est pas faite seulement de mesures, mais aussi de la confrontation et de la critique des observations floristiques. La sociologie végétale ne saurait ignorer une écologie collective des groupements végétaux et quant à la cartographie de ceux-ci, elle suppose celle de leurs espèces caractéristiques qui nous ramène à la floristique. Aussi chaque chapitre de ce livre contient-il des remarques qui annoncent et situent les notions ultérieures, ou inversement de nombreux renvois aux questions précédemment traitées : la plus grande attention a été accordée à ces articulations entre les diverses branches d'une science qui est particulièrement complexe.

Il ne faut pas perdre de vue non plus que la biogéographie se situe à la limite d'autres disciplines dont une certaine connaissance est ici nécessaire : la botanique, la géographie physique, la géologie. Le lecteur, l'étudiant de licence notamment, est supposé avoir quelque culture de base dans ces matières. L'enseignement de la biogéographie faisant normalement suite à celui de la botanique systématique, il a paru inutile de rappeler l'appartenance de chacune des espèces citées et la famille n'a été indiquée que pour les plantes exotiques ou peu connues; la nomenclature est conforme à celle des flores usuelles et n'a pas été alourdie de la citation des noms d'auteurs. Pour être plus claires, les cartes ont été allégées dans toute la mesure du possible des noms géographiques, afin de mieux mettre en évidence la figuration des faits biologiques; un atlas élémentaire ou les cartes d'un simple dictionnaire aideront, le cas échéant, à leur lecture. Enfin l'exposé écologique suppose la connaissance de notions de physiologie végétale et de géologie du niveau de l'enseignement propédeutique.

J'adresse mes remerciements à M. l'Inspecteur Général OBRÉ pour la confiance qu'il m'a témoignée en me demandant de rédiger cet ouvrage, à M. le Professeur WAGNER, de l'Université de Vienne, Professeur-Associé à la Faculté des Sciences de Grenoble, qui a bien voulu relire le manuscrit et me faire profiter de nombreuses observations, enfin au personnel de l'Institut de Botanique de Grenoble qui m'a aidé dans la réalisation matérielle de cet ouvrage, en particulier à Mlle AUBERT qui a sténographié l'ensemble du manuscrit, à Mme ELJARRAT, Mlles FAURE et JUILLET qui ont participé à l'exécution des figures.

PREMIÈRE PARTIE

AIRES DE RÉPARTITION
DES UNITÉS SYSTÉMATIQUES

Dans cette première partie, nous étudierons la distribution géographique des espèces végétales considérées isolément, c'est-à-dire sans mettre l'accent sur leurs relations avec le milieu qui les entoure ou avec les autres espèces qui les accompagnent dans ce milieu. Cette étude descriptive de la répartition est parfois appelée *chorologie*.

Les principales notions relatives aux aires seront exposées à propos d'une espèce particulièrement intéressante et bien connue, l'Olivier; les méthodes de tracé des aires et les différents types d'aires seront vus ensuite à l'aide d'un nombre limité d'exemples.

L'aire de l'espèce n'est pas la seule notion intéressante : la répartition de ses « multiples », genres ou familles, et de ses « sous-multiples », sous-espèces et variétés (1), est souvent très significative et sera étudiée ensuite, p. 42.

La répartition géographique des végétaux n'est pas immuable, mais se modifie au cours des temps, soit parce que l'espèce s'étend ou régresse suivant l'efficacité de ses moyens de dissémination, soit parce que le milieu lui-même se modifie. La répartition ancienne des êtres vivants est du plus haut intérêt et constitue une science spéciale, la *paléobiogéographie*, dont un aperçu sommaire sera donné p. 57.

(1) Les spécialistes utilisent parfois, pour désigner ces entités de divers ordres que distingue la classification, le mot de *taxon*. A ce terme, et surtout à son inesthétique pluriel *taxa*, nous avons préféré la périphrase « unités systématiques ». Signalons que les mots de taxonomie ou taxinomie sont fréquemment employés comme synonymes de « systématique ».

Enfin les différentes aires ne sont pas indépendantes entre elles, mais présentent des corrélations qui font que, dans un territoire donné, coexistent des plantes dont l'aire est souvent très semblable et dont l'ensemble est appelé un *cortège floristique*, caractéristique de ce territoire. De sorte que l'on peut, du point de vue des aires de répartition des végétaux, diviser le globe et chacune de ses régions en territoires floristiques, dont l'étude succincte terminera cette première partie, p. 69.

CHAPITRE PREMIER

ÉTUDE STATIQUE DES AIRES

L'espèce végétale est l'unité systématique la plus usuelle. C'est en effet au niveau de l'espèce linnéenne que se fait habituellement la distinction des êtres vivants entre eux. C'est donc parmi les aires d'espèces que nous prendrons nos premiers exemples.

Quant au terme d'aire lui-même, nous le définirons pour l'instant comme l'ensemble des régions dans lesquelles la présence d'une espèce a été constatée. Nous préciserons plus loin cette notion et nous verrons que l'aire n'est pas toujours aisée à définir ni à délimiter.

1. — UN EXEMPLE D'AIRES D'UNE ESPÈCE : L'OLIVIER

L'Olivier est considéré traditionnellement comme l'espèce caractéristique de la région méditerranéenne; c'est une notion aussi ancienne que la géographie, la botanique et peut-être la littérature. Récemment encore, ayant à définir à des fins économiques la région méditerranéenne, un organisme international a fait établir une carte de répartition de l'Olivier que reproduit, à quelques modifications près, la figure 1. Les surfaces noires représentent l'aire où l'Olivier est cultivé avec succès, où l'Olive mûrit normalement et où cette culture joue un rôle important dans l'économie : cette aire forme une bande étroite et relativement régulière le long des rivages nord et est de la Méditerranée, s'interrompant au niveau de l'Égypte et de la Tripolitaine (sauf le promontoire de Cyrénaïque), couvrant la région septentrionale de la Tunisie et de

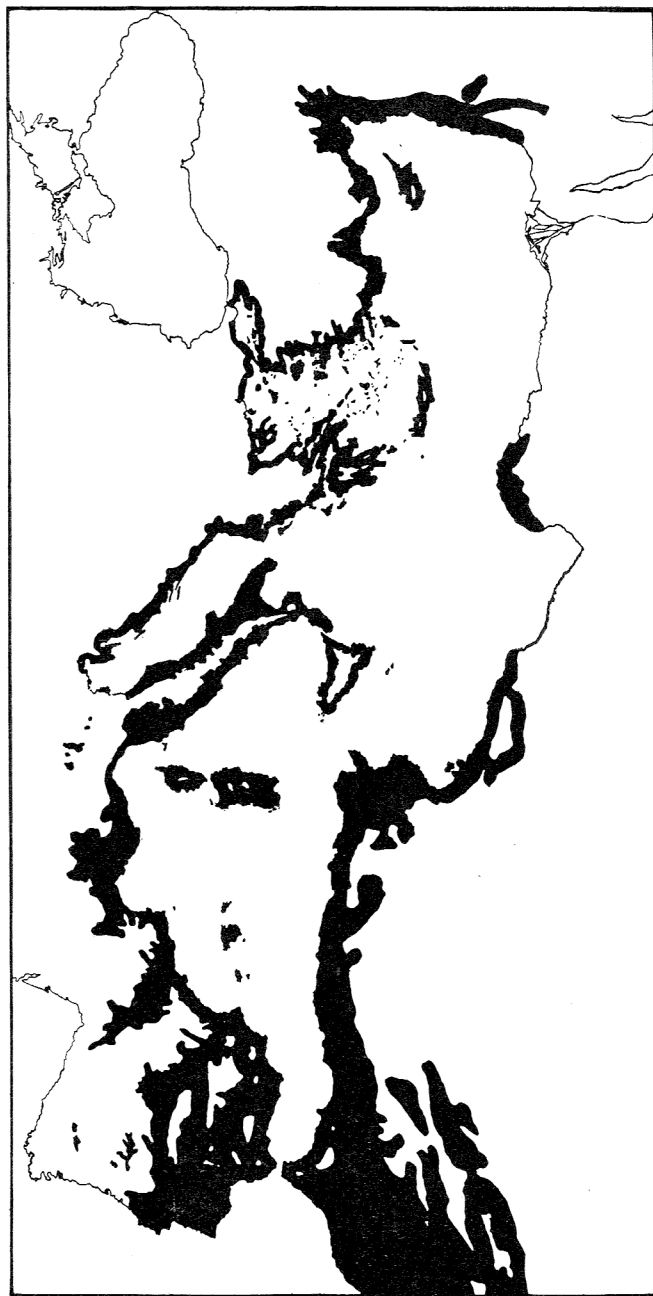


Fig. 1. — Aire générale de l'Olivier dans le bassin méditerranéen. Adapté d'après une carte établie par GAUSSEN et DE PHILIPPIS sous l'égide de l'Organisation internationale F.A.O. (*Food and Agriculture Organization*).

La partie la plus occidentale de l'aire, située sur la côte atlantique du Maroc et atteignant l'archipel des Canaries, n'a pas été représentée.

l'Algérie, s'étalant enfin plus largement dans le Maroc et la Péninsule Ibérique en débordant sur une partie de leur façade atlantique et en atteignant l'archipel des îles Canaries.

On peut s'étonner que nous ayons choisi l'exemple d'une espèce cultivée, dont l'extension n'a certes pas manqué d'être modifiée par l'Homme. Et de fait, il est considéré comme probable que la culture de l'Olivier a été, à partir de la Méditerranée orientale, propagée vers l'ouest à l'époque historique, peut-être avec les migrations phocéennes, et son introduction en Italie et en Espagne remonterait à quelques siècles avant Jésus-Christ, l'extension en Afrique du Nord étant plus récente encore.

Mais cela ne retire rien à son intérêt biogéographique. D'abord parce qu'il existe, dans tous les pays méditerranéens, une forme sauvage appelée l'Oléastre, très abondante par exemple en Afrique du Nord, et dont il est difficile d'admettre qu'elle ait été elle aussi propagée par l'Homme ou qu'elle résulte partout d'un retour de l'Olivier à l'état sauvage; il est plus vraisemblable que l'Olivier sauvage était spontané dans tout le bassin méditerranéen. Ensuite parce que l'Olivier, culture rémunératrice dans une économie méditerranéenne qui a toujours été pauvre, a été planté partout où il pouvait réussir : ses millions d'arbres ont été comme autant d'appareils enregistreurs témoignant, là où ils ont réussi, de certaines conditions de climat et, réciproquement, on peut être assuré que, partout où existent ces conditions favorables à sa croissance, l'Olivier se trouve réellement présent.

Quelles sont ces conditions, et quels sont les facteurs qui arrêtent l'extension de l'Olivier aux limites de son aire?

Du côté du nord, l'espèce est limitée par le froid. Ce sont les massifs montagneux s'élevant presque partout à peu de distance des côtes qui cantonnent l'Olivier dans une bande littorale : l'Apennin l'élimine de toute la partie axiale de la péninsule Italienne, les Alpes réduisent son aire provençale à une profondeur de quelques dizaines de kilomètres qu'il ne dépasse qu'à la faveur des vallées du Rhône et de la Durance dans lesquelles il remonte jusqu'aux abords de Montélimar et de Sisteron. Dans les montagnes, il peut réussir jusqu'à 600 mètres, parfois même 800 mètres d'altitude, dans des sites abrités, au pied des falaises exposées au sud par exemple.

Dans la partie méridionale de son aire, l'Olivier est encore limité par le froid en Afrique du Nord où il est arrêté par la barrière de l'Atlas, mais la sécheresse joue aussi un rôle déterminant et c'est elle seule qui l'élimine de l'Égypte; dans la Libye et le Sud tunisien même, l'irrigation lui est

presque partout nécessaire. Il en est de même de la limite orientale, où l'aire de l'Olivier bute contre les déserts syro-palestiniens.

Il existe, dans différentes parties du monde, des régions parfois vastes dans lesquelles règne un climat rappelant celui des pays méditerranéens : une partie de la Californie, de l'Afrique du Sud, de l'Australie sont dans ce cas (voir p. 313). L'Olivier a pu y être introduit avec succès, en Californie notamment où sa culture couvre maintenant de vastes espaces. On peut appeler *aire possible* l'ensemble des régions dans lesquelles l'Olivier est susceptible de croître, de mûrir ses fruits et de se reproduire comme il le fait dans le bassin méditerranéen. Nous verrons que nombreuses sont les espèces dont l'aire possible est beaucoup plus grande que l'aire réelle effectivement occupée.

Parmi les notions que nous a permis de dégager l'étude de l'aire de l'Olivier, nous retiendrons notamment les suivantes :

— les **relations entre la répartition d'une espèce et les facteurs de milieu** : facteurs climatiques (température, sécheresse), topographiques (reliefs et abris), humains (irrigation) parmi d'autres dont l'étude méthodique sera faite dans la deuxième partie de ce livre;

— les différences entre **aire naturelle** et **aire artificielle**, entre **aire réelle** et **aire possible**;

— **l'intérêt de la cartographie** dans l'analyse des faits biogéographiques, qui ne cessera de s'affirmer dans la suite de ce cours et sur lequel nous allons revenir immédiatement.

II. — MÉTHODES DE DÉLIMITATION DES AIRES

Suivant le nombre et la précision des observations dont on dispose, une aire de répartition peut être déterminée avec plus ou moins de précision.

A. — Dans les cas les plus favorables, on peut représenter *exactement*, au degré de précision permis par l'échelle de la carte, les surfaces où croît l'espèce étudiée. La figure 2 représente des fragments d'une carte de répartition de l'Olivier dans le sud-est de la France. Cette carte a pu être établie grâce au fait que, dans la plupart des feuilles provençales de la récente carte de France au 1/50 000, les parcelles complantées en

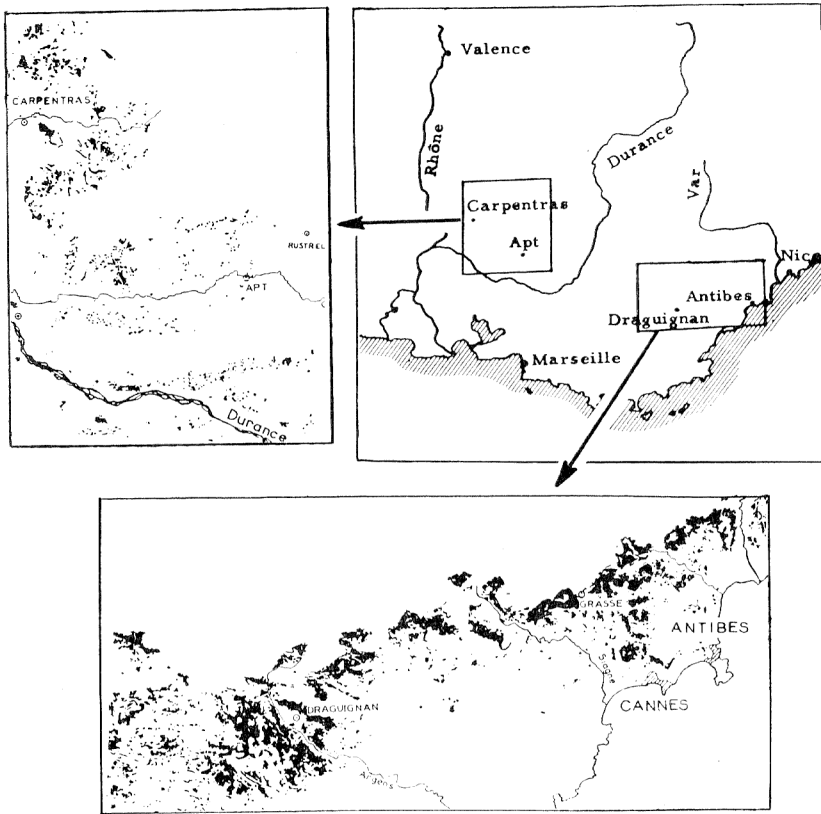


FIG. 2. — Deux secteurs de la limite de l'Olivier en Provence.

Les deux régions représentées correspondent à des degrés de précision différents de la netteté de la limite de l'aire. En bas, la partie située entre Antibes et Draguignan : l'Olivier occupe ici les dernières pentes d'une plaine littorale, sur des sols peu propices à d'autres cultures de sorte qu'il forme de vastes placages au pied des falaises formant la limite sud des Préalpes et qui l'abritent des vents du nord; par suite de l'existence de brusques dénivellations, l'aire de l'Olivier est délimitée d'une manière franche. A gauche, la région Vaucluse-Drôme entre Cavaillon et Nyons : l'Olivier est moins abondant du fait que les sols plus riches servent ici à d'autres cultures et il est moins nettement délimité du côté alpin (c'est-à-dire ici vers l'est) du fait que les Préalpes se résolvent dans ce secteur en basses collines de topographie confuse au lieu d'être limitées par une ligne de falaises. Dans l'un et l'autre cas, l'Olivier est limité à peu près par la courbe de niveau 600 mètres.

Olivier ont été distinguées des autres cultures; dans les zones où ces renseignements faisaient défaut, ils ont été levés sur le terrain et com-

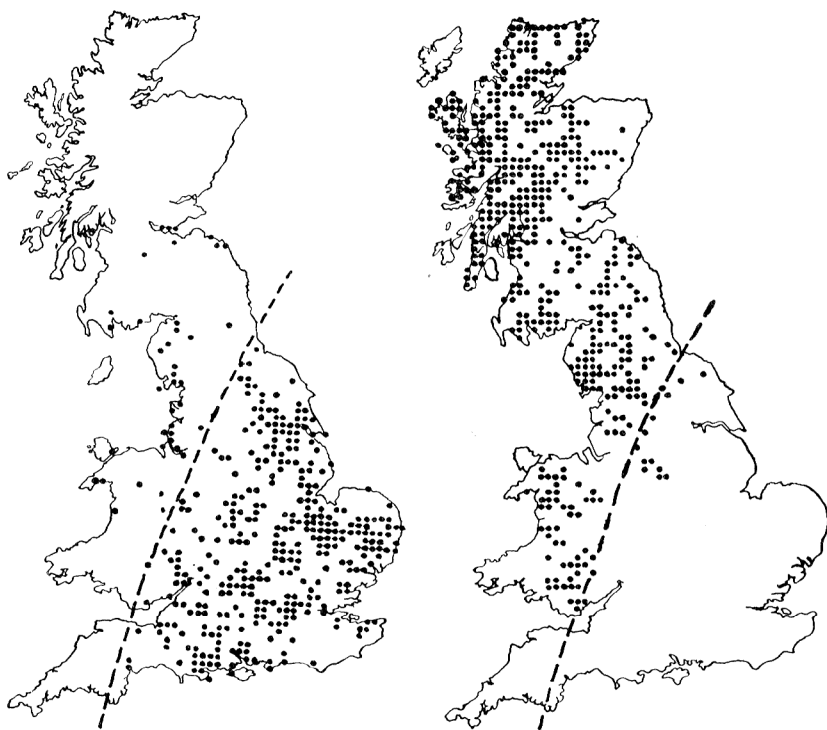


FIG. 3. — Tracé d'une aire de répartition par points.

Les deux cartes formant cette figure ont été choisies dans l'« Atlas of the British Flora » et représentent deux Renonculacées : à gauche, *Thalictrum flavum*, espèce de plaine, commune en France en dehors des montagnes et qui occupe en Grande-Bretagne le sud-est de l'île, abstraction faite de quelques stations situées dans la partie moyenne. À droite, *Trollius europaeus*, espèce de moyenne montagne, qui évite au contraire les plaines du sud-est et se trouve dans les parties montagneuses : Écosse, nord de l'Angleterre, Pays de Galles. Les aires de ces deux espèces sont sensiblement complémentaires et sont, exception faite pour quelques stations, situées respectivement l'une à droite et l'autre à gauche de la ligne représentée en pointillé.

Noter qu'il s'agit ici de l'aire en Grande-Bretagne, c'est-à-dire d'une partie de l'aire des deux espèces considérées, dont l'aire générale couvre une grande partie de l'Europe.

plétés en laboratoire par l'examen des photographies aériennes. On remarque que, dans les deux secteurs présentés ici, l'extension réelle de l'Olivier n'est pas la même; la grandeur, la densité et le groupement des parcelles correspondent à deux régimes différents déterminés par la

topographie, la nature du sol et le mode d'exploitation de la terre. Il en résulte notamment que la précision avec laquelle on peut tracer la limite de l'aire n'est pas la même dans les deux cas.

B. — Quand les renseignements disponibles sont nombreux et bien répartis, mais sans toutefois permettre la représentation des surfaces réellement occupées, on peut encore connaître l'aire avec une bonne précision à l'aide d'un tracé par points. Un très bel exemple est donné par le récent *Atlas of the British Flora*, dû à la collaboration de nombreux botanistes. La surface des îles Britanniques a été divisée en carrés de 10 kilomètres de côté et la liste des plantes observées dans chacun de ces carrés a été dressée en utilisant toutes les données exactement localisées qui pouvaient être relevées dans la bibliographie, dans les herbiers ou dans les observations effectuées spécialement pour ce travail; près de deux millions de pointages ont été ainsi notés, puis triés et classés par des machines à cartes perforées et ont permis d'établir pour chacune des mille sept cents espèces qui composent la flore spontanée de ces îles des cartes analogues à celles que représente la figure 3 pour deux d'entre elles.

Un ouvrage analogue, quoique réalisé avec des moyens matériels beaucoup moins importants, a été publié antérieurement pour la flore scandinave (HULTEN). Mais ces méthodes ne sont applicables elles-mêmes que dans des cas favorables; elles ne seraient pas possibles dans un pays trop accidenté, présentant des dénivellations importantes sur des surfaces réduites, ou insuffisamment connu du point de vue botanique.

C. — Dans le cas général, on tire parti au mieux des renseignements utilisables en les reportant sur une carte. On peut alors prendre pour limites de l'aire, jusqu'à plus ample informé, l'enveloppe du nuage de points ainsi figurés et que l'on peut tracer avec une probabilité plus grande en prenant en considération les caractères du milieu : latitude, courbes de niveau, isothermes par exemple.

Il existe donc tous les degrés de précision dans la connaissance des aires, depuis des limites que l'on peut déterminer sur la carte à quelques millimètres près (fig. 2), jusqu'à des pointillés traversant des continents entiers (fig. 15).

III. — DIFFÉRENTS TYPES D'AIRES

A. — CONTINUITÉ ET DISJONCTION

L'aire d'une espèce peut être d'un seul tenant, ou au contraire disjointe, c'est-à-dire séparée en plusieurs tronçons plus ou moins éloignés.

La répartition circumméditerranéenne de l'Olivier nous a donné un exemple d'une aire pratiquement continue, ce qui est dû pour une grande part, nous l'avons vu, à son caractère d'arbre cultivé jouant un rôle important dans l'économie locale. Mais une aire continue peut être parfaitement naturelle, et la continuité est souvent l'indice que l'espèce est *actuellement en progression*. On peut citer par exemple le cas d'un autre arbre méditerranéen, le Pin d'Alep, originaire comme l'Olivier du Moyen-Orient, peut-être spontané également dans une partie du bassin de la Méditerranée occidentale mais qui s'est étendu d'une manière considérable à l'époque historique et s'étend encore actuellement. Cet arbre à croissance rapide et s'accommodant de sols pauvres a pris, en de nombreux pays méditerranéens, la place autrefois occupée par la forêt de Chêne vert qui a été très dégradée par l'Homme. Nous verrons plus loin, à propos du dynamisme de la végétation, le détail de ce remplacement (fig. 101). Le Pin d'Alep a été d'ailleurs également favorisé par l'Homme sous forme de reboisements, en Provence et en Algérie notamment. Actuellement son aire coïncide sensiblement avec celle de l'Olivier; elle est toutefois un peu plus réduite, du fait que le Pin d'Alep est plus thermophile et s'avance moins loin que l'Olivier dans l'arrière-pays montagneux.

Une espèce en progression peut, parfois, avoir une aire disjointe : c'est le cas, bien entendu, des espèces qui se trouvent introduites d'un continent à un autre ou bien de celles qui ont présenté une migration dans plusieurs directions à partir d'un centre de formation initial d'où elles ont disparu. Mais la plupart du temps la disjonction est l'indice d'une régression de l'espèce.

C'est le cas notamment pour un important contingent de plantes dites **arctico-alpines** parce qu'elles sont présentes d'une part dans



FIG. 4. — Quatre espèces arctico-alpines : *Arabis alpina* (Crucifère), *Dryas octopetala* (Rosacée), *Linnaea borealis* (Caprifoliacée) et *Betula nana* (Cupulifère).

les régions arctiques ou subarctiques et d'autre part dans les parties élevées des montagnes tempérées; la figure 4 représente quelques-unes de ces arctico-alpines et les figures 5, 6 et 7 les aires correspondantes.

Ainsi l'aire de la Crucifère *Arabis alpina* présente : a) une partie arctique, elle-même continue dans le continent eurasiatique depuis la Scandinavie jusqu'au détroit de Behring, discontinue en Amérique où elle couvre l'Alaska et le Labrador, et dans les îles ou archipels de l'Islande, du Spitzberg et de la Nouvelle-Zemble; b) une aire alpine couvrant les Pyrénées, les Alpes, l'Himalaya et d'autres massifs moins importants tels qu'une partie des Carpates ou de la Sierra-Nevada espagnole (fig. 4 et 5).

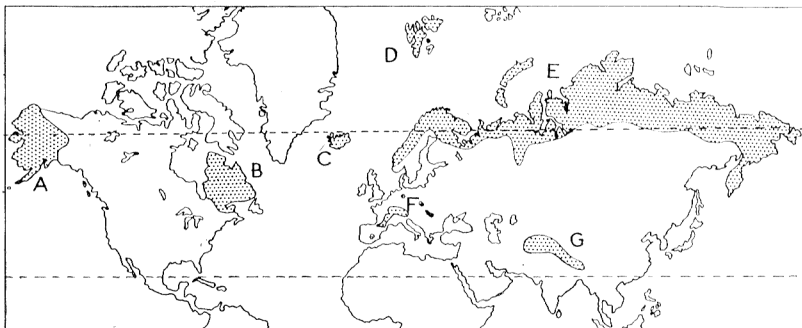


FIG. 5. — Un exemple de distribution arctico-alpine : *Arabis alpina*.

A à E : groupe arctique et subarctique : A : Alaska; B : Labrador; C : Islande; D : Spitzberg; E : nord du Continent eurasiatique; F et G : groupe alpin : F : montagnes d'Europe (Sierra Nevada, Pyrénées, Massif Central, Alpes, quelques autres montagnes d'Europe centrale); G : Himalaya.

On peut supposer qu'une telle disjonction est due au fait que l'espèce occupait autrefois une aire beaucoup plus vaste, qui a été réduite à la suite de changements climatiques. La localisation d'*Arabis alpina* dans les régions très froides permet de penser que, favorisée par les glaciations quaternaires, elle s'est étendue à travers toute l'Europe, l'Asie et l'Amérique du Nord tempérées et que, chassée ensuite des plaines lors de la période xéothermique (c'est-à-dire relativement chaude et sèche) qui a suivi la dernière glaciation, elle a reculé vers le nord mais a pu se maintenir dans les massifs montagneux.

L'exactitude de cette explication est prouvée par l'existence de restes fossiles ou de petites colonies de plantes arctico-alpines qui sont des

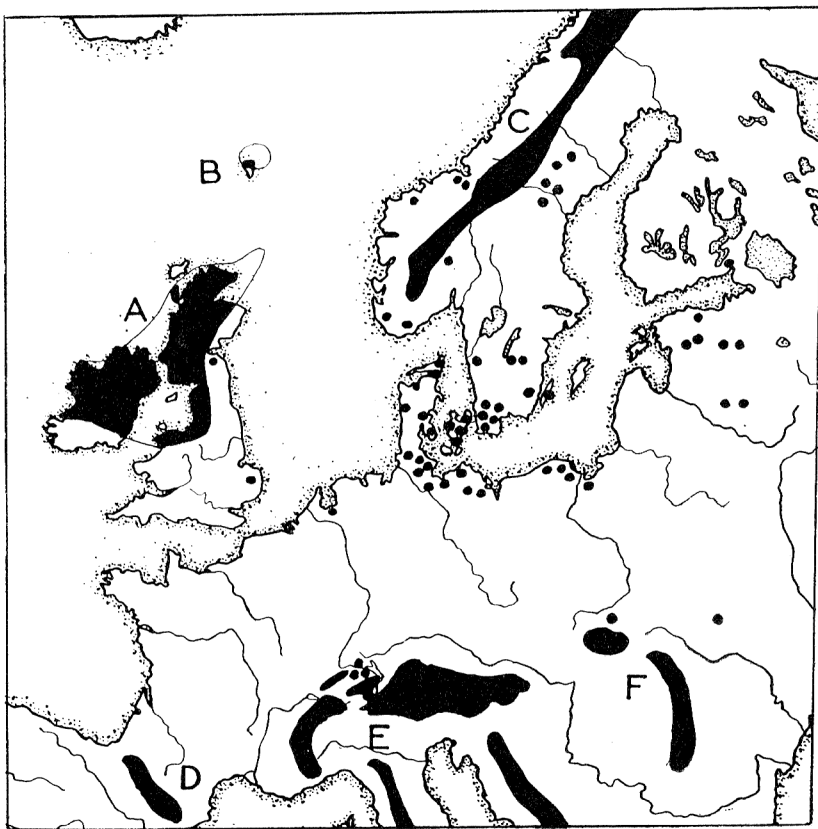


FIG. 6. — Discontinuité actuelle et continuité ancienne de l'aire d'une arctico-alpine : *Dryas octopetala*.

En noir, l'aire actuelle : A : Irlande et montagnes de Grande-Bretagne; B : îles Faer Oer; C : dorsale scandinave; D : Pyrénées; E : massifs de l'Europe centrale (Alpes, Apennin, Dinarides); F : Carpates. Les points noirs représentent les stations d'où l'espèce est connue à l'état fossile.

témoins de l'ancienne extension. Ainsi la Rosacée *Dryas octopetala*, plante très caractéristique de l'étage subalpin dans les massifs calcaires des Alpes et des Pyrénées, présente en Europe une aire disjointe (fig. 6)

comprenant : a) un groupe subarctique, formé des montagnes d'Irlande, d'Angleterre du Nord et d'Écosse, d'une partie de l'Islande et des montagnes de la dorsale scandinave; b) une partie sud-européenne comprenant Pyrénées, Alpes, Jura, Apennin, Dinarides et Carpates. Mais, en outre, cette plante à feuilles coriaces s'est relativement bien fossilisée et elle est connue d'un nombre important de stations dans les plaines de

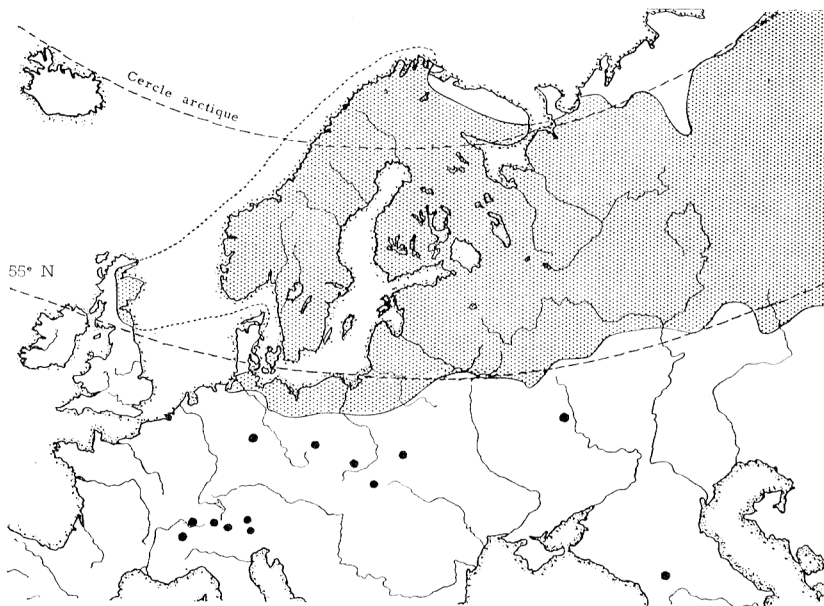


FIG. 7 — Une espèce arctico-alpine rélictuelle en Europe centrale :
Linnaea borealis.

En grisé, l'aire boréale continue de la plante; en gros points noirs, les stations où elle survit encore dans les Alpes, le Caucase et quelques terres froides de l'Allemagne et de la Pologne.

Scandinavie, du Danemark, de l'Allemagne du Nord et des Pays-Bas, ainsi que de quelques points d'Europe centrale.

Linnaea borealis est une petite Caprifoliacée à tiges rampantes, abondante dans l'Europe du Nord où elle présente une aire continue située sensiblement entre le cercle arctique et le 55° parallèle (fig. 7); on en connaît quelques stations isolées dans les Alpes, les massifs montagneux de l'Allemagne moyenne et le Caucase; il s'agit là de peuple-

ments de faible surface, où l'espèce ne se maintient que d'une manière précaire, et qui sont qualifiés de **stations reliques**. En France, il n'en existe qu'une, dans le massif de la Vanoise.

Le Bouleau nain (*Betula nana*) est dans le même cas : c'est un buisson de quelques décimètres de haut à très petites feuilles, bien différent des autres espèces de Bouleau. Son aire nordique coïncide sensiblement avec celle de l'espèce précédente, mais les stations reliques de l'Europe moyenne sont encore moins nombreuses; en France on en connaît deux, l'une dans le Jura et l'autre dans les monts de la Margeride dans le Massif central. Elles correspondent toutes deux à des tourbières, c'est-à-dire à un milieu humide et froid qui leur a servi de refuge. D'une manière générale, les tourbières hébergent souvent de telles reliques arctico-alpines : divers Saules dans le Massif central, des Éricacées en Bretagne.

Certains auteurs réservent le terme de *relique* aux espèces presque éteintes, d'origine très ancienne et qui ne se rencontrent plus que dans une aire limitée (on les qualifie souvent de « fossiles vivants ») comme le *Ginkgo*, le *Metasequoia* (fig. 22), *Abies nebrodensis* (fig. 9) et chez les Animaux : le *Cœlacanthe*, l'*Halleria*; ils désignent alors, sous le nom de *reliques*, les stations résiduelles, d'origine plus récente, d'espèces encore bien représentées ailleurs. Les stations alpines des plantes arctico-alpines devraient alors être appelées *reliques*. Cette distinction n'est pas admise unanimement.

B. — GRANDEUR RELATIVE DES AIRES

Les aires géographiques des espèces peuvent avoir des surfaces très différentes : les unes couvrent pratiquement tout le globe, d'autres se réduisent à une seule localité. Les cas extrêmes peuvent se présenter même parmi les différentes espèces d'un même genre. Nous étudierons deux cas, celui des Phanérogames d'eau douce et celui des Sapins.

1. Les Phanérogames aquatiques. — Elles ont, en général, une répartition beaucoup plus vaste que celle des plantes terrestres, ce qui est dû pour une large part au fait que l'habitat aquatique représente un milieu relativement homogène sur toute la surface du globe. Peut-être aussi le grand pouvoir de multiplication que présentent ordinairement ces végétaux aquatiques joue-t-il un rôle dans leur distribution cosmopolite.

On appelle **cosmopolites** les êtres vivants qui ont une répartition très large du point de vue géographique, c'est-à-dire ceux dont l'aire occupe une très grande

surface, et **ubiquistes** ceux qui sont capables de coloniser des milieux très différents. Il ne faut pas confondre ces deux notions : la première est d'ordre géographique, la seconde d'ordre écologique. D'une manière symétrique, on appelle **localité** d'une plante un lieu, au sens géographique du terme, où on la rencontre, et **station** le type de milieu écologique dans lequel elle se trouve. Ainsi dans l'indication « forêt de Fontainebleau, étangs », forêt de Fontainebleau désigne la localité, étangs la station.

Comme plantes aquatiques, dont la répartition couvre pratiquement tout le globe à l'exclusion simplement des régions arctiques ou désertiques

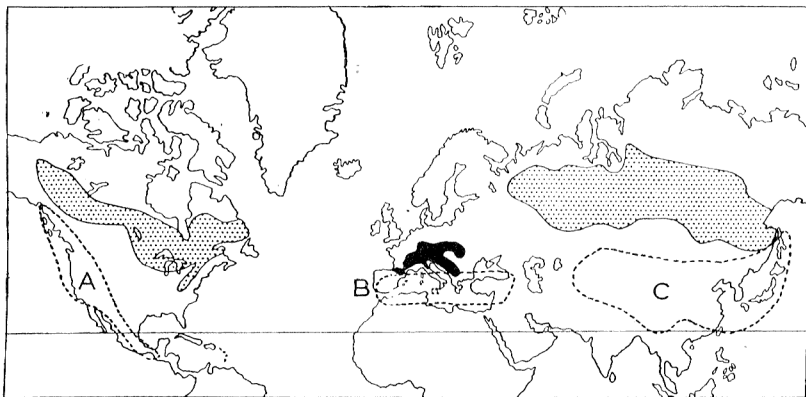


FIG. 8. — Aire générale du genre *Abies*.

En grisé, les deux espèces à vaste distribution : *Abies balsamea* en Amérique du Nord, *Abies sibirica* en Asie septentrionale. En noir, l'aire du Sapin d'Europe, *Abies alba*. En pointillé, les trois groupes méridionaux riches en espèces dont chacune n'a qu'une aire restreinte : A, groupe ouest-américain avec vingt espèces; B, groupe méditerranéen avec dix espèces (pour le détail de ce dernier, voir figure suivante); C, groupe extrême-oriental avec quarante espèces environ (adapté, d'après GAUSSEN).

(et encore, on retrouve certaines d'entre elles jusque dans les points d'eau du Sahara central), on peut citer *Alisma plantago*, *Potamogeton crispus* et *Potamogeton pectinatus*, les *Nasturtium* (Cressons), le *Lythrum Salicaria* (ou Salicaire, cette plante de 1 à 2 m de haut à fleurs lilas, fréquente au bord des mares), enfin les Lentilles d'eau. *Potamogeton pusillus* se trouve partout sauf en Australie, et *Phragmites communis*, le Roseau, dans le monde entier sauf dans le bassin amazonien.

Parmi les plantes terrestres, on trouve aussi des cosmopolites dans les plantes de décombres et dans les mauvaises herbes dont l'extension est souvent favorisée d'une manière involontaire par l'Homme : il en est ainsi pour les Chiendents, les Orties, les Chénopodes, la Capselle

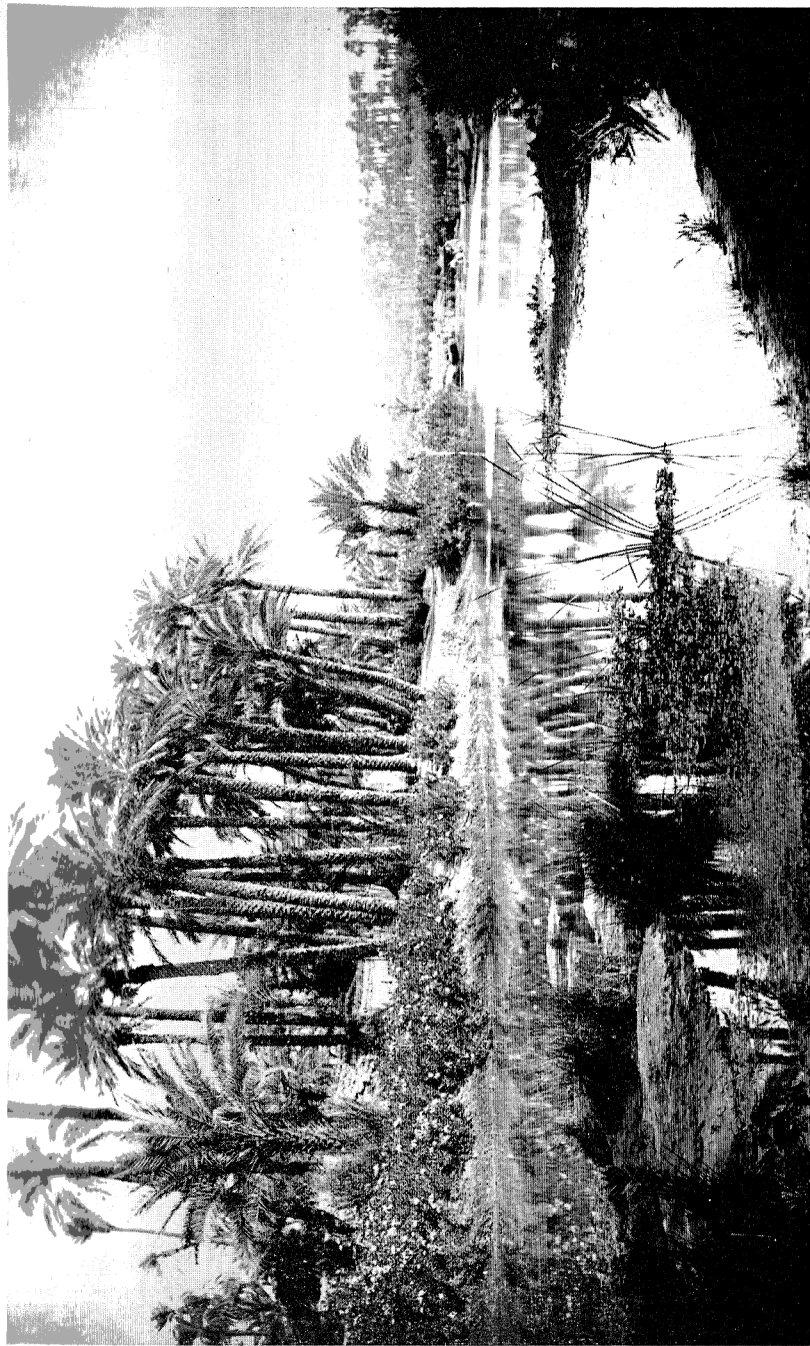


PLANCHE I

Un type de végétation cosmopolite : le peuplement des eaux douces. (Cliché O.F.A.L.A.C.).

La végétation de nappes d'eau et de marécages est relativement uniforme dans les pays les plus différents. Ici, l'Oued qui traverse Colomb-Béchar (Sahara septentrional) arbrite des *Potamogeton* et des *Najas* appartenant aux mêmes espèces qu'en Europe, des *Typha* dont on reconnaît (au centre du cliché) la silhouette familière; la végétation des rives est faite également de *Juncus* et de *Carex* la plupart très communs. Sur la rive opposée, Palmiers-dattiers surmontant une ligne de Lauriers-rose en fleurs.

bourse-à-pasteur, la Morelle noire, les Composées des genres Laiteron et Erigeron (p. 298 à 300).

2. Les Sapins. — Le genre *Abies* contient environ quatre-vingts espèces répandues dans toutes les régions tempérées et subtropicales de l'hémisphère nord, mais réparties d'une manière très inégale (fig. 8).

Trois d'entre elles ont une aire très vaste : *Abies balsamea*, qui couvre

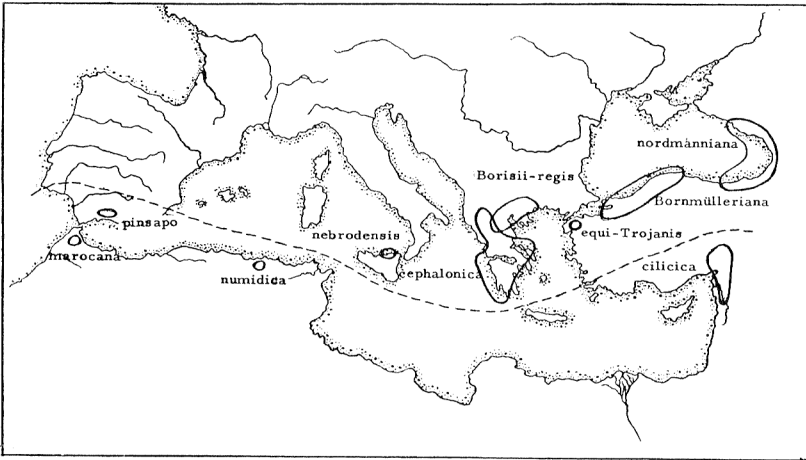


FIG. 9. — Distribution des Sapins méditerranéens.

Les dix espèces méditerranéennes du genre *Abies* forment deux groupes et la systématique tirée des caractères botaniques est ici en relation nette avec la biogéographie : les six espèces formant le premier phylum se trouvent dans le nord du bassin méditerranéen, les quatre autres espèces au sud de la ligne pointillée.

une partie importante de l'Amérique du Nord et fournit le baume du Canada; *Abies alba* (ou *Abies pectinata*), le Sapin d'Europe, dont l'aire couvre la plus grande partie des montagnes de notre continent; enfin le Sapin de Sibérie, *Abies sibirica*, dont l'aire va de l'Oural jusqu'à l'Extrême-Orient.

Les autres espèces ont une aire plus réduite et forment trois groupes géographiques :

— un groupe américain, occupant l'ouest de l'Amérique du Nord, de la Colombie britannique jusqu'à la côte californienne et au Mexique (vingt espèces environ);

— un groupe circumméditerranéen (dix espèces) sur lequel nous allons revenir;

— un groupe asiatique, le plus nombreux (quarante espèces environ) dont les espèces les plus occidentales se trouvent dans la chaîne himalayenne, les plus orientales au Japon, avec un maximum d'espèces dans les montagnes chinoises et les îles japonaises méridionales.

Le groupe circumméditerranéen (fig. 9) comprend deux sous-groupes :

— l'un est formé de six espèces habitant les rivages nord de la Méditerranée orientale : Sicile, Balkans, Bosphore, mer Noire. Ce sont des espèces affines de *Abies alba*; deux d'entre elles, *Abies cephalonica* et *Abies nordmanniana*, sont souvent plantées en France comme arbres de parc et on a tenté de les utiliser en reboisements dans nos montagnes méridionales.

— les quatre autres espèces semblent constituer un autre sous-groupe systématique. L'une d'entre elles, *Abies cilicica*, est localisée à la limite de l'Anatolie et de la Syrie, les trois autres dans le bassin méditerranéen occidental. De celles-ci, l'une, *Abies pinsapo*, est limitée aux chaînes méridionales de la péninsule Ibérique, mais semble avoir eu autrefois une extension beaucoup plus vaste; la seconde, *Abies marocana*, est localisée dans le Rif et la troisième, *Abies numidica*, forme un unique peuplement dans le massif des Babors en Kabylie orientale.

La différence est considérable entre l'aire énorme du Sapin du Canada ou du Sapin de Sibérie, à l'échelle d'un continent entier, et celle de l'*Abies nebrodensis* dont il n'existe plus qu'un nombre limité d'exemplaires. Cette espèce, spéciale à la Sicile, est dite **endémique** de cette île, comme *Abies numidica* est endémique du Constantinois ou *Abies pinsapo* endémique de l'Andalousie. La question de l'endémisme, qui va être étudiée maintenant, est une des plus intéressantes de la biogéographie.

C. — ENDÉMISME

On appelle endémiques d'un territoire les êtres vivants dont l'aire est tout entière comprise à l'intérieur des limites de ce territoire. Ainsi une espèce peut être endémique d'un archipel, d'une île ou d'un massif montagneux. Nous parlerons surtout ici de l'endémisme au niveau de

l'espèce, mais il y a aussi des genres endémiques, des familles endémiques, par exemple des genres de Marsupiaux endémiques de l'Australie ou des familles de plantes endémiques de l'Amérique du Sud.

Le mot « endémique » en biogéographie a un sens sensiblement différent de celui qu'il a en médecine, où le terme de « maladie endémique » désigne une maladie qui se trouve à l'état permanent dans une région donnée (par exemple la maladie du sommeil dans certains points de l'Afrique centrale) par opposition à une « maladie épidémique » qui se développe épisodiquement dans un pays donné (par exemple une épidémie de variole en pays tempéré).

Les endémiques ne sont pas réparties au hasard, mais se trouvent dans les régions dont la flore a été, pour des raisons géographiques actuelles ou passées, relativement isolée : les îles, les montagnes, les déserts. Voici pour commencer comment les choses se présentent dans la flore de France.

1. Les endémiques dans la flore de France. — La flore française compte environ quatre mille espèces de Phanérogames, dont la plupart se trouvent assez largement répandues en dehors de notre territoire, en Europe et dans le bassin méditerranéen notamment. Cent cinquante espèces environ peuvent être considérées comme spéciales au territoire français et comme représentant l'élément endémique au sens strict.

Certaines régions, et notamment toutes les plaines du Nord et de l'Ouest, ne présentent pratiquement aucun endémisme, sauf en quelques points des côtes; à l'opposé, trois régions contiennent un pourcentage notable d'endémiques : les Pyrénées, les Alpes du sud et la Corse.

Les Pyrénées comptent quelques dizaines d'espèces spéciales à la chaîne (fig. 10), auxquelles il faudrait ajouter un nombre à peu près équivalent d'espèces qui, sans être strictement endémiques pyrénéennes, sont présentes également dans les massifs montagneux situés plus au nord (Corbières, Cévennes) ou plus au sud (montagnes ibériques) et que l'on peut appeler endémiques pyrénéennes au sens large.

Les chiffres indiqués par certains auteurs sont beaucoup plus élevés et on parle parfois de plus d'une centaine d'endémiques pyrénéennes; mais ceci tient à une différence de vues sur la notion d'espèce. En fait, comme nous le verrons, beaucoup d'espèces de haute montagne sont représentées dans les Alpes et dans les Pyrénées par des variétés différentes et la variété pyrénéenne est parfois considérée par certains botanistes comme une espèce distincte. En outre, il faut se garder de prendre pour des endémiques toutes les plantes qui, dans les flores de France, sont notées « spécial aux Pyrénées » ou « Pyrénées, très rare », car il s'agit souvent de plantes à plus large distribution mais qui, *en France*, ne se trouvent que dans les Pyrénées; de même pour les autres régions d'endémisme comme la Corse par exemple, car il s'agit souvent de plantes de régions méditerranéennes chaudes

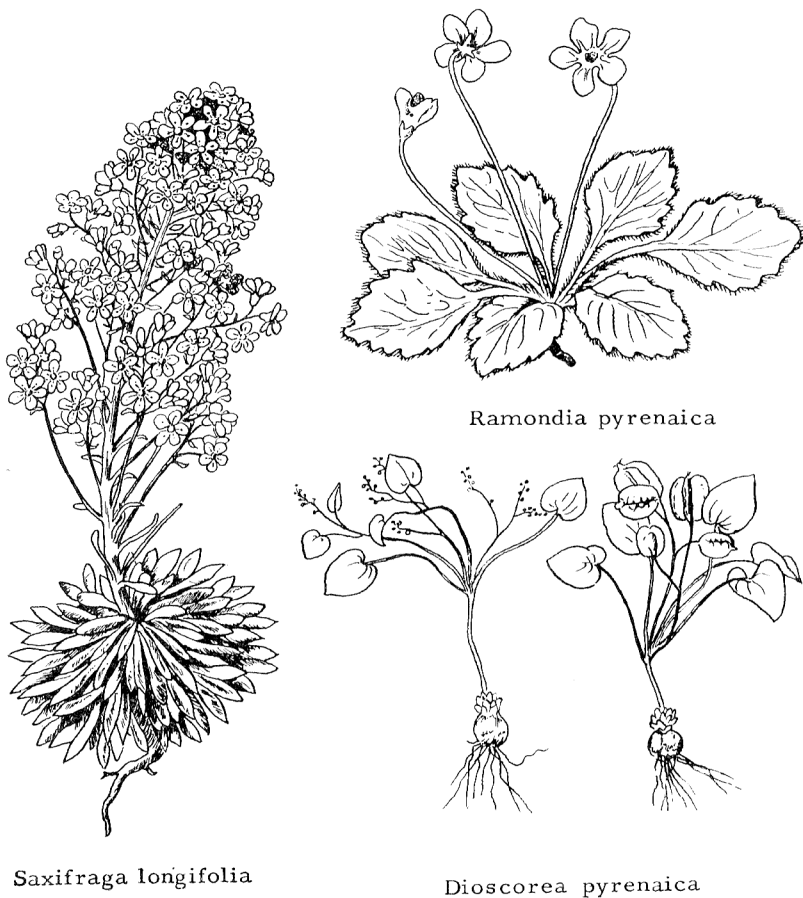


FIG. 10. — Trois espèces endémiques pyrénéennes particulièrement intéressantes, localisées dans les montagnes calcaires de la région de Gavarnie.

Saxifraga longifolia, qui appartient à un groupe de Saxifrages riche en endémiques et dont il sera question un peu plus loin; *Ramondia pyrenaica*, seul représentant en Europe de la famille tropicale des Gesnéracées; enfin *Dioscorea pyrenaica*, appartenant également à une famille presque exclusivement tropicale à l'exclusion de cette espèce pyrénéenne et d'une autre très voisine que l'on retrouve dans les Balkans (Réduit au 1/3) (d'après BONNIER et DE LAYENS).

dont l'aire n'atteint au nord que la Corse et ne remonte pas jusqu'en France continentale.

Les Alpes sud-occidentales, c'est-à-dire l'ensemble des Alpes françaises du sud et des Alpes piémontaises ou ligures situées à même latitude, contiennent une trentaine d'espèces endémiques dont la moitié environ sont localisées dans les Alpes maritimes seulement. Parmi ces dernières, trois sont endémiques du massif siliceux du Mercantour, les autres ne trouvent dans des régions calcaires de moyenne montagne.

La flore corse comprend environ deux mille espèces dont une soixantaine d'endémiques, si l'on s'en tient aux espèces linnéennes et *strictement* endémiques de l'île. En outre, un nombre à peu près égal d'espèces sont des endémiques corses au sens large, c'est-à-dire qu'elles se retrouvent en Sardaigne ou certaines même aux Baléares, restant de toute façon localisées dans les îles méditerranéennes occidentales (endémiques tyrrhéniennes). Cette étude de l'endémisme de la flore corse est extrêmement intéressante parce qu'elle permet des conclusions relatives aux relations anciennes de l'île avec le continent.

2. **Endémisme insulaire.** — Le cas de la Corse vient d'en donner un exemple, mais il y a mieux encore. Voici deux cas extrêmes : la Grande-Bretagne et l'archipel des Canaries.

La Grande-Bretagne est une île à climat relativement uniforme, exception faite des montagnes du Nord et de l'Ouest, assez voisin en tout cas du climat des régions atlantiques du continent. A l'époque glaciaire, sa position septentrionale lui a valu d'être presque entièrement recouverte par les glaces. La flore qu'elle portait a été ainsi éliminée et s'est reconstituée au moment du réchauffement par la migration d'espèces venues du continent, la Manche n'ayant pas existé d'une manière permanente. De ce fait, la flore britannique est très semblable à celle des plaines et des moyennes montagnes de l'Europe occidentale et ne comprend aucune Phanérogame endémique.

Par contre l'archipel des Canaries, isolé depuis très longtemps, présente un taux d'endémisme élevé. Il compte mille quatre cents espèces de végétaux vasculaires dont quatre cent soixante-dix, c'est-à-dire un tiers, sont endémiques de l'archipel. Si l'on considère les genres eux-mêmes, on constate que quarante d'entre eux sur trois cent trente sont endémiques, c'est-à-dire 12 % ; on trouve en outre des sections entières d'un genre qui sont spéciales à l'archipel, par exemple dans le genre *Limonium* la section *Pteroclados*, dont huit espèces sur neuf sont canariennes.

Dans les autres îles et archipels de la même région, l'endémisme est également élevé : 15 % des espèces à Madère, 10 % aux Açores, 5 % dans les îles du Cap-Vert. L'ensemble de ces archipels est désigné sous le nom de *Macaronésie* et constitue une région botanique vraiment originale. La plupart des plantes qu'elle contient ont une affinité méditerranéenne, mais d'autres sont voisines d'espèces tropicales africaines, d'autres encore sont d'origine totalement inconnue et représentent peut-être les restes de la flore d'un continent plus vaste maintenant effondré.

Le taux d'endémisme est encore plus élevé dans les îles de l'Océan Indien et du Pacifique. A Madagascar, il atteint 65 % des espèces et on compte même deux familles endémiques de l'île (Chlœnacées et Didiéracées); en Nouvelle-Calédonie et en Nouvelle-Zélande, il s'élève jusqu'à 72 %, aux îles Hawai jusqu'à 82 %; aux Nouvelles-Hébrides enfin, les endémiques forment la quasi-totalité de la flore spontanée. L'étude de ces flores endémiques, dont certaines présentent un caractère rélictuel, est naturellement très importante; elles sont malheureusement menacées en beaucoup de points par l'action humaine ou par l'introduction de végétaux étrangers qui concurrencent la flore spontanée.

3. Endémisme montagnard. — Les massifs montagneux isolés au milieu de plaines et portant une flore différente de celles-ci représentent une position analogue à celle d'une île présentant une flore terrestre au milieu d'un océan qui ne contient que des Algues. Ainsi, les flores de type alpin restent cantonnées dans les altitudes supérieures des montagnes et ne peuvent pas franchir les plaines séparant les massifs. Il existe alors un endémisme qui est d'autant plus accentué que l'isolement est plus ancien ou plus lointain.

Nous avons vu ci-dessus le cas des Pyrénées, dont les niveaux supérieurs ont été peuplés d'une flore qui devait, à l'origine, leur être commune avec les autres chaînes de l'Europe, au moment des glaciations notamment, mais qui se trouve maintenant complètement isolée. Le taux d'endémisme est plus élevé encore dans certaines montagnes espagnoles et notamment dans la flore culminale de la Sierra-Nevada, ainsi que dans le Grand Atlas marocain.

Dans les Alpes, l'axe de la chaîne est constitué de massifs siliceux qui s'étendent presque sans interruption du Pelvoux jusqu'à l'Autriche orientale; de par son homogénéité, cet axe porte des flores assez semblables dans toutes ses parties et l'endémisme y est faible. Par contre, les massifs périphériques, généralement calcaires, sont plus fragmentés et certains d'entre eux présentent une flore endémique souvent con-

servée dans des stations particulières telles que les falaises ou les éboulis.

Parmi les espèces endémiques des Alpes, l'une des plus importantes est le Mélèze d'Europe (*Larix decidua*) dont l'aire s'étend sur l'ensemble des parties internes de la chaîne, depuis les Alpes maritimes jusqu'à la région viennoise, avec un lobe s'avancant dans les Tatras. Elle caractérise l'étage subalpin dans tous les massifs internes de la chaîne; elle est relativement indifférente à la nature du sol.

L'un des meilleurs exemples d'endémisme montagnard est constitué par le genre *Saxifraga*, qui comprend environ trois cents espèces habi-

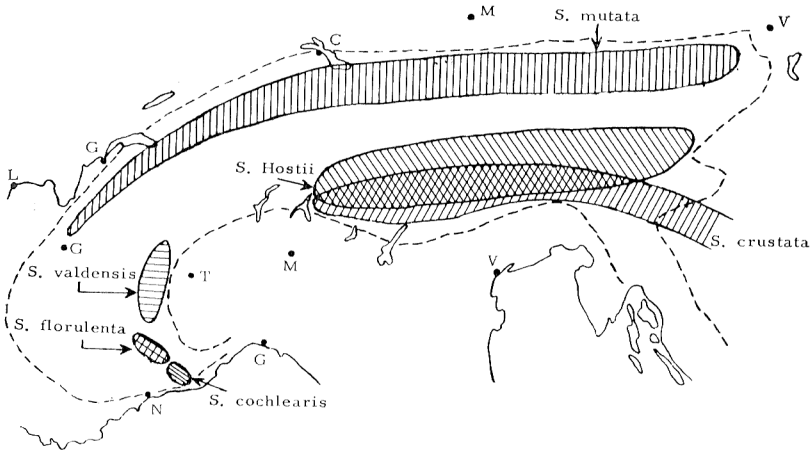


FIG. 11. — Un exemple d'endémisme montagnard :
les espèces alpines de Saxifrages du groupe *Aizoon*.

Cette section du genre *Saxifraga* comprend une dizaine d'espèces dont six sont endémiques de la chaîne alpine, trois d'entre elles très localisées dans les Alpes occidentales, les trois autres à aire plus large dans les Alpes orientales (l'une d'elles s'étend jusque dans les Balkans) (établi d'après ENGLER et IRMSCHER). En pointillé, le contour de la chaîne alpine.

tant l'ensemble des régions froides du globe; certaines sont des arctico-alpines dont l'aire est très vaste, mais la majorité sont des endémiques à aire réduite. Ce genre est divisé en un grand nombre de sections; nous n'étudierons ici que l'une d'elles, la section *Eu-Aizoonia*. Ce sont des plantes rupicoles composées d'une rosette de feuilles charnues ou coriaces, portant souvent des dents incrustées de calcaire sur leur

bord, et d'une hampe florale de quelques centimètres à quelques décimètres de haut suivant les espèces; le port de la plupart de ces Saxifrages correspond à la figure 10 A. Cette section contient dix espèces, toutes dans les montagnes (plantes orophiles). L'espèce type, *Saxifraga aizoon*, à fleurs blanc jaunâtre, a une aire très vaste qui couvre toutes les montagnes tempérées de l'Amérique du Nord, de l'Europe et d'une partie de l'Asie; elle est d'ailleurs très polymorphe et représentée suivant les massifs par une foule de variétés et même par une sous-espèce distincte dans le Caucase.

Saxifraga cotyledon a une aire plus limitée, qui va de l'Islande et de la Norvège aux Pyrénées et aux Alpes centrales, mais ne dépasse pas le cadre de l'Europe. *Saxifraga lingulata* a également une aire moyenne, plus réduite que la précédente : on la rencontre dans l'est de l'Espagne, dans les Alpes franco-italiennes, l'Apennin, la Sicile et la Sardaigne.

Les sept autres espèces sont beaucoup plus localisées. L'une d'elles, *Saxifraga longifolia*, est, comme nous l'avons déjà vu, endémique des Pyrénées calcaires, les autres sont toutes endémiques de la chaîne des Alpes et leur distribution est représentée par la figure 11 : trois sont endémiques des Alpes occidentales, les trois autres des Alpes orientales, l'une d'elles atteignant les Balkans. Certaines, comme *Saxifraga florulenta*, une magnifique plante à fleurs rouges endémique des rochers siliceux du Mercantour, n'existent qu'en un petit nombre de stations et, pourchassées par les botanistes et les collectionneurs, sont menacées de disparition.

4. Endémisme désertique. — Il est beaucoup moins connu que les précédents. Nous limiterons nos exemples au Sahara. La flore saharienne est relativement homogène et beaucoup d'espèces se rencontrent depuis le littoral mauritanien jusqu'à l'Asie occidentale, formant le fond floristique saharo-sindien (voir plus loin, p. 83).

Les massifs montagneux du Sahara central sont, en raison de leur altitude (plusieurs dépassent 3.000 m), moins chauds et un peu moins arides que la plaine désertique; ils ont servi de refuge à des plantes qui sont exclues de celle-ci et notamment à des reliques méditerranéennes qui ont atteint ces massifs autrefois à la faveur de périodes plus humides. Dans le Hoggar, le Tibesti, le Tassili des Ajjers, le taux d'endémisme est élevé et croît avec l'altitude. Sur les plus hauts sommets, la proportion de reliques méditerranéennes n'est pas négligeable et on trouve par exemple un Myrte, un Olivier sauvage, une Lavande, voisins mais cependant distincts des espèces méditerranéennes des mêmes genres. Il n'y a rien d'étonnant à cet endémisme, les massifs montagneux en

question se trouvant dans la même situation que les montagnes tempérées séparées par les plaines européennes par exemple. Mais, en outre, il existe un endémisme considérable même dans certains secteurs de la plaine saharienne. Ainsi, les grandes mers de sable formant les ergs se comportent chacune comme un monde fermé et sur une centaine d'espèces seulement que comporte la flore du Grand Erg oriental, plusieurs lui sont spéciales. Le Sahara occidental est un foyer d'endémisme notamment sur la côte mauritanienne et dans les confins algéro-marocains; dans cette dernière région, on compte plus de 25 % d'espèces endémiques et quatre genres eux-mêmes endémiques.

En revanche, il faut remarquer que les « déserts froids » que constituent les régions arctiques ne présentent qu'un endémisme faible, la plupart de leurs espèces ayant une distribution largement circum-arctique (Sibérie, Canada, Groenland) ou se retrouvant dans les montagnes tempérées.

5. Origine de l'endémisme. — De tous les cas précédemment étudiés, il ressort que les territoires à endémisme élevé sont toujours des régions dont la flore s'est trouvée isolée. Mais c'est une simple constatation : encore faut-il expliquer de quelle manière l'isolement conduit à la formation d'espèces spéciales. Deux mécanismes peuvent être invoqués :

a) Des **changements brusques des conditions de milieu**, imposant la fragmentation de l'aire d'une espèce et soumettant chaque partie de cette aire à des conditions très différentes de celles qui règnent dans les autres parties, entraînant une évolution différente et la nécessité d'adaptations nouvelles.

b) Des **lois particulières à la génétique des petites populations**, c'est-à-dire des lots constitués par un nombre restreint d'individus ou, ce qui revient au même (dans le cas des plaines désertiques par exemple), par des stations très éloignées les unes des autres et entre lesquelles l'interfécondation est difficile. Nous ne pouvons entrer ici dans le détail du mécanisme lui-même, indiquons simplement que ces petites populations présentent alors une rapidité d'évolution plus grande.

Ces deux mécanismes ont d'ailleurs beaucoup de points communs.

Nous avons vu que l'endémisme était souvent dû à un isolement *très ancien* d'une région donnée et que le taux d'endémisme croissait avec cette ancienneté. D'une manière générale, on constate que l'ancienneté

de l'isolement a pour conséquence non seulement une proportion plus forte d'espèces endémiques, mais un isolement systématique plus grand de celles-ci : les territoires à faible endémisme ne comprennent guère que des *variétés* spéciales, (voir plus loin, p. 48); ceux qui sont un peu plus riches comprennent déjà des *espèces linnéennes* spéciales, comme la Corse; ceux qui sont encore plus riches en endémiques, comme les Canaries ou le Sahara occidental, comprennent des *genres* endémiques, enfin dans les cas extrêmes, comme à Madagascar, on trouve des *familles* endémiques. Si l'on considère séparément une espèce endémique, on peut constater aussi que sa différenciation est d'autant plus ancienne qu'elle est plus isolée morphologiquement des autres espèces du genre; bien entendu, si elle est la seule espèce de son genre, la présomption d'ancienneté est encore plus forte. On distingue ainsi un **paléoendémisme** relatif à des espèces dont certaines ont pu se différencier déjà dans le tertiaire et un **néoendémisme** correspondant à des variétés de séparation récente, post-glaciaire par exemple. Ces notions de paléo- et de néoendémisme coïncident en gros avec celles de **macroendémisme** (au niveau de la famille, du genre et de l'espèce) et de **microendémisme** (au niveau de la variété), mais il n'en est pas forcément ainsi dans tous les cas.

IV. — AIRES DES SUBDIVISIONS DE L'ESPÈCE

Lorsqu'une espèce a une aire de répartition très vaste, il arrive fréquemment qu'elle soit diversifiée à l'intérieur de cette aire en plusieurs formes et, suivant l'importance de ces formes systématiques ou les différences qu'elles présentent l'une par rapport à l'autre, on les appelle **sous-espèces** ou **variétés**.

Très généralement ces sous-espèces ou variétés ont une *répartition différente de celle de la forme principale* et elles se localisent dans une *partie seulement de l'aire*. Voici quelques exemples :

1. **Les Pins de montagne** (espèce collective *Pinus montana*). *Pinus montana* est une espèce des montagnes sud-européennes dont l'aire s'étend des Pyrénées aux Alpes orientales avec pénétration dans le Jura, la Forêt Noire, les Tatras, une partie des Carpates et des Balkans. Mais

cette aire est occupée en réalité par trois sous-espèces distinctes qui se relaient d'ouest en est :

a) La sous-espèce *uncinata*, appelée Pin à crochets parce que ses cônes, de forme dissymétrique et à hile latéral, ont des écailles garnies chacune d'une expansion dorsale prismatique en forme de crochet. Ce Pin joue

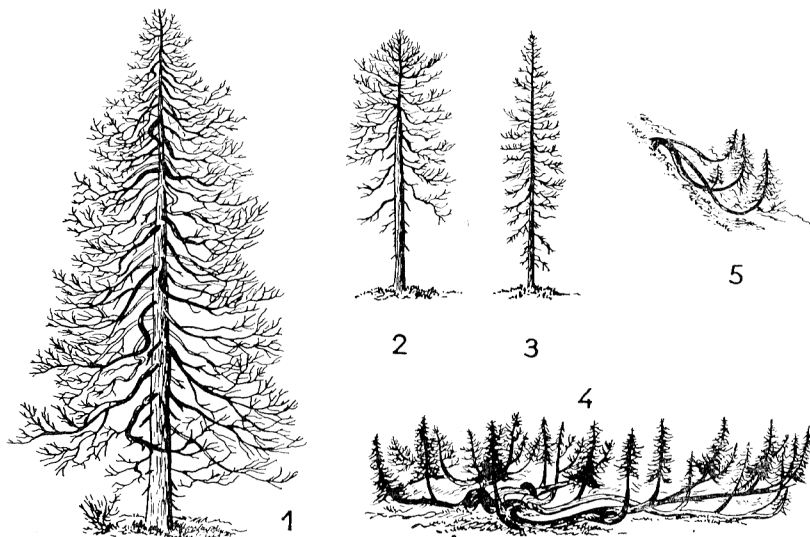


FIG. 12. — Formes de croissance du Pin de montagne (*Pinus montana*).

1, 2 et 3 : ssp. *uncinata* (Pin à crochets) : 1 : un exemplaire subalpin remarquablement développé; 2 : un pied croissant dans une tourbière de moyenne montagne; 3 : un pied moins bien venu croissant en forêt; 4 et 5 : ssp. *Mughus* (Pin Mugo, Pin rampant) : 4 : un pied particulièrement développé, à branches noueuses couchées sur le sol puis redressées; 5 : un exemplaire plus maigre croissant sur une pente. Les cinq figures sont à la même échelle (adapté d'après SCURÖTER).

un rôle important dans la végétation des Pyrénées, où il est le seul arbre subalpin et forme, entre 1.500 et 2.000 mètres, de très belles forêts. Dans les Alpes occidentales, il est moins abondant, sauf en quelques régions comme le Briançonnais et l'Ubaye, mais il caractérise bien l'étage subalpin des massifs calcaires et se retrouve sur les hautes crêtes du Jura; en Suisse, il atteint l'Engadine (fig. 13).

b) La sous-espèce *Mughus*, dite Pin rampant ou *Mugo* (fig. 12), dont les cônes sont symétriques et composés d'écailles à crochets très courts

ou nuls. Ce Pin n'est pas un arbre dressé à tronc droit comme le précédent, mais un arbuste de 2 à 3 mètres de haut au maximum dont les branches sont couchées à la base puis redressées; il ne s'agit pas d'une forme de croissance qui serait due au poids de la neige ou à l'action mécanique d'avalanches car, lorsqu'on le plante dans des jardins botaniques en plaine, il conserve son port rampant. Il constitue une forêt

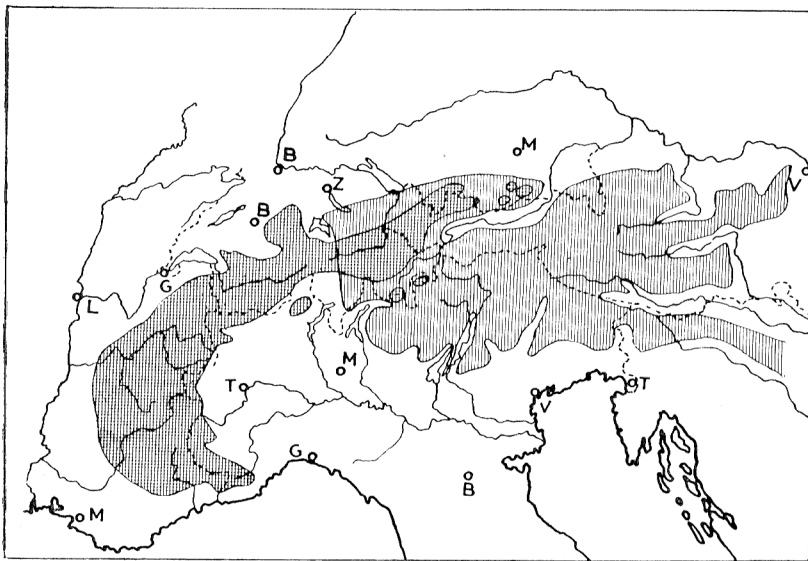


FIG. 13. — Aires des sous-espèces de Pin de montagne dans les Alpes.

En quadrillé, le Pin à crochets limité aux Alpes occidentales et centrales; en hachures verticales, le Pin Mugho endémique des Alpes orientales (la troisième sous-espèce, le Pin Pumilio, n'est pas représenté; son aire est intermédiaire entre les deux précédentes) (d'après MERXMÜLLER).

basse, une sorte de brousse, dans l'étage subalpin des massifs calcaires des Alpes orientales; son aire commence en Suisse centrale, s'étend à travers toutes les Alpes orientales jusqu'à Vienne et se prolonge dans le nord de la Yougoslavie (fig. 13).

c) La sous-espèce *Pumilio* est un arbre plus ou moins dressé mais de quelques mètres seulement; par ses caractères morphologiques et par la forme de son cône, il est intermédiaire entre les deux précédents et on peut penser qu'il représente un hybride fixé. Son aire alpine est d'ailleurs intermédiaire entre celle des deux autres sous-espèces, couvrant une

partie des Alpes centrales et orientales, mais il déborde en direction de la Forêt-Noire, de la Bohême et des Balkans.

Les aptitudes forestières de ces trois arbres sont bien différentes et leur réunion dans une même espèce, *Pinus montana*, est peut-être génératrice de confusion : il est arrivé qu'on utilise pour des reboisements, pensant planter du Pin à crochets, des graines importées de Suisse ou d'Autriche venant de « Pin de montagne » sans autre précision et qui ont donné en réalité des Pins rampants. Aussi certains botanistes pensent-ils qu'il serait préférable de considérer ces trois arbres comme trois espèces distinctes ; les forestiers, de toute façon, les distinguent soigneusement en disant qu'il s'agit de trois **essences** qui ne peuvent être employées indifféremment.

Toutefois, en dépit des différences morphologiques qui séparent ces trois Pins, ils sont très affines par beaucoup de caractères, par l'anatomie notamment et même par la biologie : tous trois sont des arbres de l'étage subalpin formant la limite supérieure des forêts en haute montagne, susceptibles d'ailleurs de descendre dans la moyenne montagne à la faveur de milieux froids tels que ravins encaissés ou tourbières : ainsi on retrouve le Pin à crochets dans les tourbières des Pyrénées, du Massif central et des Alpes à des altitudes de 800 ou 1.000 mètres seulement, et le Pin Pumilio dans des tourbières de la Forêt-Noire sensiblement au même niveau. Il existe donc de sérieuses raisons de conserver l'espèce *Pinus montana*, mais on dit alors qu'il s'agit d'une espèce collective groupant plusieurs sous-espèces bien distinctes et on désigne le Pin à crochets dans ce cas sous le nom de *Pinus montana*, *ssp. uncinata*, l'abréviation de *ssp.* étant celle du terme latin *subspecies*.

Il reste cependant une difficulté de nomenclature. Dans le cas général, lorsqu'il existe nettement un type beaucoup plus répandu que les autres formes, on peut logiquement *subordonner* celles-ci au type, à titre de sous-espèces. Si, par extension, nous désignons l'ensemble ci-dessus par le terme collectif *Pinus montana*, nous pouvons lui subordonner les expressions *ssp. uncinata*, *ssp. Pumilio*, *ssp. mughus*, étant entendu toutefois que, dans ce cas, « l'espèce » *Pinus montana* n'existe pas à proprement parler et qu'elle est une abstraction réunissant des sous-espèces équivalentes. Mais ceci n'est pas admis par tous les auteurs qui estiment que, le terme *Pinus mughus* étant plus ancien que *Pinus montana*, c'est lui qui doit, suivant la règle de priorité, désigner l'ensemble : le Pin rampant est alors, assez arbitrairement, promu au rang de type de l'espèce et le Pin à crochets est appelé *Pinus mughus*, *ssp. uncinata*, expression qui n'est pas très heureuse, car elle semble impliquer qu'un bel arbre forestier n'est qu'une sous-espèce d'un buisson tortueux qui de surcroît pousse dans des régions différentes.

2. Les Pins noirs ou Pins Laricio (espèce collective *Pinus nigra*). —

Le cas de cette espèce est analogue à celui de la précédente, mais il est

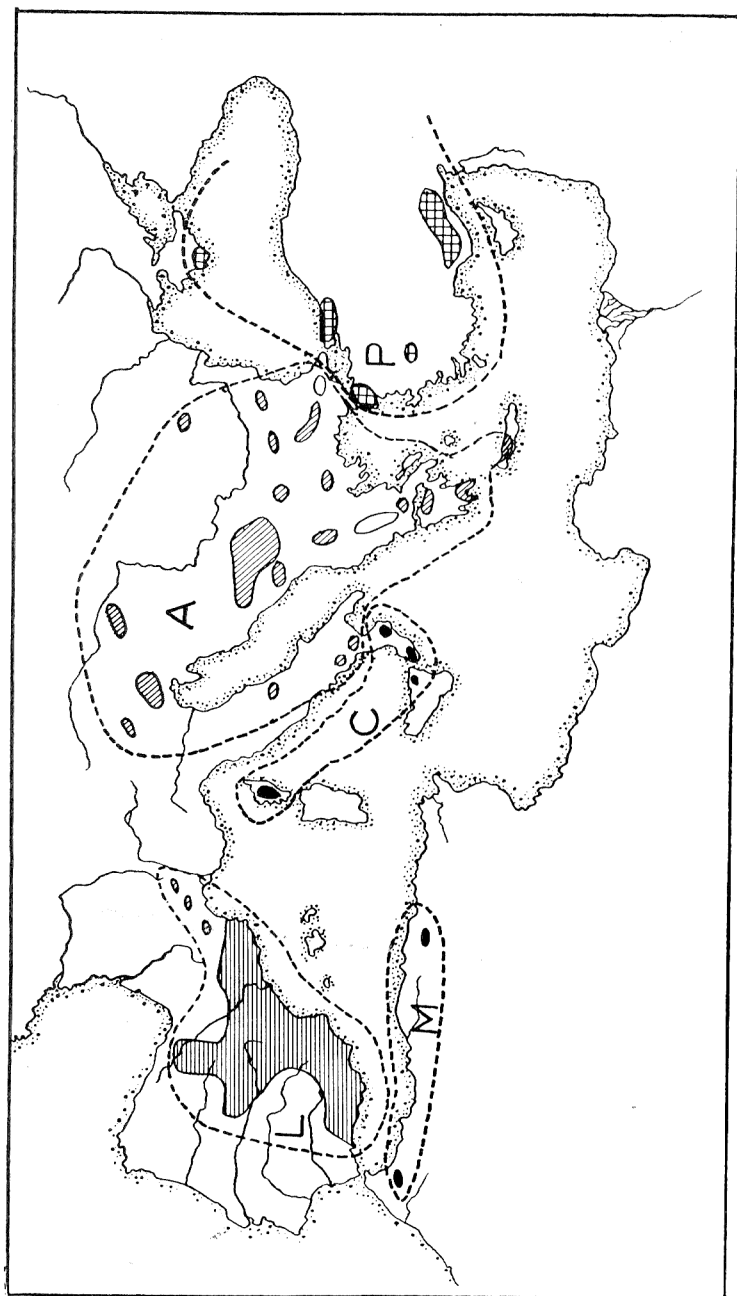


FIG. 14. — Aire des différentes sous-espèces de Pin noir.

A : le Pin noir d'Autriche, ssp. *austriaca*, endémique des Alpes orientales, de l'Italie moyenne et des Balkans. L : le Pin de Salzmann, ssp. *Salzmannii*, endémique d'Espagne et dont on connaît trois stations dans le sud-ouest de la France. C : le Pin Laricio, ssp. *corstica*, endémique Tyrrhénien avec son aire principale en Corse et quelques stations en Sicile et en Calabre. M : le Pin de Mauritanie, ssp. *mauritanica* dont on ne connaît plus que deux peuplements, l'un dans le Rif et l'autre en Grande Kabylie. P : le Pin de Pallas, ssp. *pallasiana*, endémique de l'Asie Mineure et de quelques îles voisines, et qui est parfois considéré comme une forme du Pin noir d'Autriche.

un peu plus complexe et intéressant à connaître en raison de l'importance sylvicole des Pins noirs. Il s'agit de cinq sous-espèces, ne différant que par des caractères morphologiques de second ordre, ayant une biologie assez analogue car elles vivent toutes dans les montagnes entourant la Méditerranée, à des altitudes ordinairement comprises entre 600 et 1.200 mètres, dans l'étage que l'on peut appeler subméditerranéen. Cette unité morphologique et biologique justifie encore le maintien d'une espèce commune collective, comme précédemment, mais les cinq sous-espèces sont plus nettement distinctes dans leur répartition (fig. 14) :

a) La plus importante est le Pin noir d'Autriche, *Pinus austriaca*, qui caractérise les Alpes sud-orientales (Dolomites, Alpes juliennes), avec une remontée jusqu'à Vienne, et se trouve également dans les Abruzzes, une partie de la Yougoslavie et des Balkans. Du point de vue forestier, c'est une essence rustique s'accommodant très bien des terrains médiocres et qui a été employée massivement dans les Alpes françaises du sud pour des reboisements destinés à fixer les zones en cours d'érosion. Il constitue en particulier des forêts très étendues, entièrement artificielles, dans une partie des Basses-Alpes (région de Barrême, par exemple).

b) Plus à l'est, en Anatolie et à Chypre, existe une seconde sous-espèce parfois considérée comme une simple variété de la précédente, *Pinus Pallasiana*.

c) Une troisième est pratiquement endémique de la Corse (abstraction faite de quelques stations en Calabre et en Sicile), c'est le Pin Laricio proprement dit, sous-espèce *corsica*. Le mot de Laricio lui-même est un terme local, dans lequel on reconnaît la racine du mot latin *Larix* (en italien *Larice*), qui désigne le Mélèze; ce dernier étant absent en Corse, c'est ici le principal Conifère montagnard, le Pin noir, qui a été désigné sous ce vocable.

d) Une quatrième est endémique de la moitié orientale de la péninsule Ibérique, avec quelques stations au nord des Pyrénées et dans les Cévennes : c'est le Pin de Salzmann, *Pinus Salzmannii*, un peu plus thermophile que les précédents et qui se trouve à une altitude légèrement inférieure.

e) Enfin, la dernière sous-espèce, *Pinus mauretanica*, a une aire actuellement très réduite à quelques stations dans deux régions de l'Afrique du Nord, dans le Rif et dans le Djurdjura; elle est constamment menacée par l'incendie et en voie de disparition.

L'utilisation qui a été faite du Pin d'Autriche et dans certains cas du Pin de Salzmann en reboisement en dehors de l'aire naturelle de cette

espèce montre que les Pins noirs ont une aire possible assez vaste, qui correspond à un ensemble de régions où les conditions naturelles sont favorables à la croissance et à la régénération de cette espèce. Peut-être le Pin noir était-il autrefois beaucoup plus étendu et les cinq sous-espèces actuelles résulteraient de la fragmentation de cette aire primitivement continue.

3. **L'Aune vert** (pl. II). — C'est un arbuste de 1 à 3 mètres, très différent de l'Aune glutineux qui peuple le bord des eaux dans les plaines. Son aire s'étend sur un grand nombre de montagnes tempérées. En Europe, il manque dans les Pyrénées mais il existe dans toute la chaîne des Alpes, au niveau subalpin, dans les ravins et les parties concaves, humides et longtemps enneigées, des versants nord; il est envahissant dans les pâturages, notamment en Savoie où il est désigné sous le nom d'*Arcose*. Il existe aussi en Corse où, du fait de l'absence des arbres subalpins (Mélèze, Pin Cembro, Pin de montagne, Épicéa), il prend une grande extension sous forme de fourrés denses, d'un véritable maquis de montagne; mais il est représenté dans l'île par une variété particulière à feuilles légèrement odorantes, dite variété *suaveolens*. Celle-ci est endémique de Corse; nous avons vu plus haut que l'on parlait dans ce cas de **microendémisme**. On dit aussi que l'Aune odorant est le **vicariant** de l'Aune vert en Corse bien que le terme de vicariant soit plus fréquemment réservé pour désigner une espèce qui, dans une région donnée, en remplace une autre en occupant la même place biologique et en se trouvant dans les mêmes groupements végétaux.

4. **Autres types d'aires de variétés**. — Les exemples de variétés dont la répartition est différente de celle de l'espèce-type sont extrêmement nombreux : nous avons déjà vu le cas des espèces alpines représentées dans les Pyrénées par une variété spéciale. Beaucoup de plantes de montagne ont également des variétés propres au Jura, aux Vosges ou à l'Auvergne : la flore auvergnate contient même quelques sous-espèces distinctes, notamment une Joubarbe (*Sempervivum*). Pour la Corse et les Alpes maritimes, on peut évaluer à une centaine dans chacun des cas le nombre des variétés spéciales qui constituent l'**élément microendémique** de ces régions.

Ajoutons que les arbres forestiers présentent souvent des variétés à localisation particulière. Ainsi le Pin sylvestre, dont l'aire couvre la majeure partie de l'Europe, fait défaut dans les îles Britanniques sauf en Écosse où il est représenté par une variété endémique; dans son aire principale, sur le continent, on distingue également plusieurs « essences »



PLANCHE II

L'Aune vert. (Clichés L. RICHARD)

Cet arbuste croît dans l'étage subalpin (de 1 500 à 2 000 m surtout), dans les Alpes et la Corse, de préférence dans les stations écologiques à longue durée de couverture nivale (voir ci-contre p. 48 et plus loin p. 277). Ses branches sont flexibles et peuvent être courbées par la neige (cliché du bas) en constituant parfois un plan de glissement qui peut-être à l'origine d'avalanches.

forestières, les formes nordiques étant en général des arbres de très belle venue (« Pin de Riga ») tandis qu'aux limites sud de son aire le Pin sylvestre est le plus souvent représenté par des peuplements médiocres.

V. — AIRES DES UNITÉS SYSTÉMATIQUES SUPÉRIEURES : GENRES ET FAMILLES

L'**aire d'un genre** est l'enveloppe, au sens géométrique du terme, des aires des espèces qui composent le genre. Celles-ci peuvent être distri-

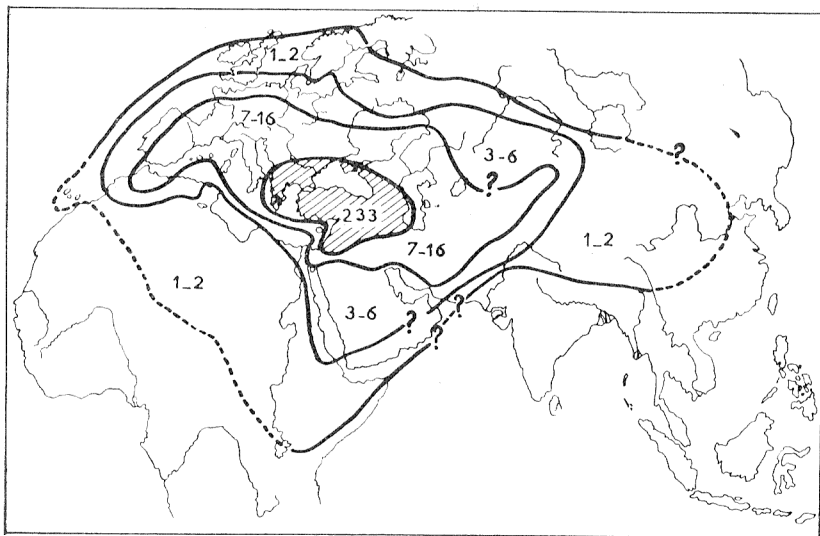


Fig. 15. — Aire du genre *Verbascum*.

Les lignes noires délimitent des zones de richesse décroissante autour de la partie centrale qui correspond aux Balkans et au Proche-Orient et qui représente la région de diversification maximale et probablement l'origine du genre. Les chiffres indiquent le nombre d'espèces dans chaque partie de l'aire (d'après MURBECK).

buées au hasard ou même très éloignées les unes des autres, auquel cas l'aire du genre peut être très vaste ou bien même disjointe. Il en est ainsi du genre *Liriodendron* (ou « Tulipier », Magnoliacées) qui ne comprend

que deux espèces, l'une localisée dans l'est des États-Unis et l'autre en Chine, ou encore du genre *Dentaria* (souvent considéré comme une section de *Cardamine*, Crucifères), qui comporte une quinzaine d'espèces, habitant toutes les forêts humides tempérées, et dont six vivent en Europe, les autres en Asie ou en Amérique du Nord.

Mais le plus souvent les espèces d'un même genre sont réparties de telle sorte qu'elles sont nombreuses en une région donnée qui peut être considérée comme l'origine géographique du genre ou tout au moins comme un centre de diversification, de formation d'espèces. Ainsi le genre *Verbascum* (fig. 15) comprend environ deux cent cinquante espèces dont plus des neuf dixièmes sont localisées dans le Proche-Orient, entre les Balkans et la Caspienne; autour de ce foyer, on peut délimiter une seconde région comprenant une grande partie de l'Europe et de l'Asie occidentale, dans laquelle le nombre des espèces varie suivant les secteurs entre sept et seize, puis une troisième où ce nombre s'abaisse à trois à six, et enfin une quatrième zone représentant l'extension maximum du genre qui n'est plus représenté alors aux limites de son aire que par une ou deux espèces. Il existe de nombreux exemples de genres présentant ainsi un centre de formation d'espèces : parmi les Plombaginacées, *Armeria* qui compte quatre-vingts espèces dont une cinquantaine environ dans la seule péninsule Ibérique ou *Acantholimon* avec cent soixante espèces toutes endémiques de l'Asie sud-occidentale, sauf une qui se rencontre en Grèce; citons aussi *Mesembryanthemum*, *Oxalis* et *Erica* particulièrement diversifiés en Afrique du Sud.

Les espèces d'un même genre présentent le plus souvent des biologies très différentes, mais il arrive pourtant que toutes soient adaptées au même type de milieu. Il en est ainsi évidemment pour les genres entièrement aquatiques comme *Polamogeton*, ou pour les orophytes comme *Saxifraga*. Le groupe des Gnétophytes fournit un intéressant exemple : on sait qu'il s'agit de trois genres de Gymnospermes, remarquables par leurs particularités anatomiques dont certaines représentent une transition vers les Angiospermes (présence de vaisseaux parfaits dans le bois, d'une enveloppe autour de l'ovule) mais dont la distribution géographique ne l'est pas moins (fig. 16). *Gnetum* comprend une cinquantaine d'espèces qui habitent les régions équatoriales et tropicales humides : une partie de l'Amazonie et des Antilles, le bassin du Congo, une partie de l'Inde, la Chine du sud, la péninsule Indochinoise et l'Indonésie. *Ephedra*, avec un nombre sensiblement équivalent d'espèces, est localisé au contraire dans les milieux arides ou même désertiques des régions subtropicales tempérées chaudes : son aire est disjointe en trois parties, l'une dans l'ouest du continent nord-américain, la seconde dans les

régions sèches de l'Amérique du Sud, la troisième prenant en écharpe l'ensemble eurasiatique au niveau des parties méditerranéennes et désertiques; tandis que *Gnetum* a de grandes feuilles, *Ephedra* ne porte que des feuilles réduites à des écailles donnant à la plante l'aspect d'une Prêle qui serait arbustive (fig. 17). Enfin le troisième genre, *Welwitschia*,

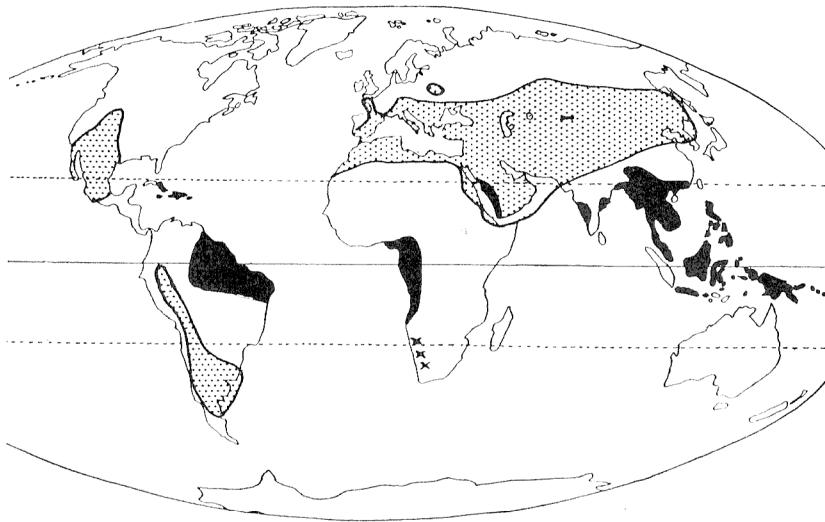


FIG. 16. --- Répartition des trois genres de Gnétales.

En noir, aires intertropicales de *Gnetum*; en grisé, aires sub-tropicales de *Ephedra*; en croix, l'aire très localisée de *Welwitschia*.

est monospécifique et localisé au désert du Namib en Afrique du Sud; cette plante de morphologie étrange représente probablement un type en voie d'extinction.

Un genre peut être endémique d'une région déterminée; c'est évident pour un genre tel que *Welwitschia* qui ne comporte qu'une seule espèce elle-même localisée, mais l'endémisme peut se présenter également pour des genres plurispécifiques. Nous avons déjà vu le cas de *Acantholimon*; dans les Gymnospermes, l'ordre des Cycadales est remarquable de ce point de vue. Les Cycadales (fig. 18), seuls représentants du grand ensemble des Cycadophytes subsistant dans la nature actuelle, comprennent deux familles et neuf genres dont un seul, *Cycas*, présente une large

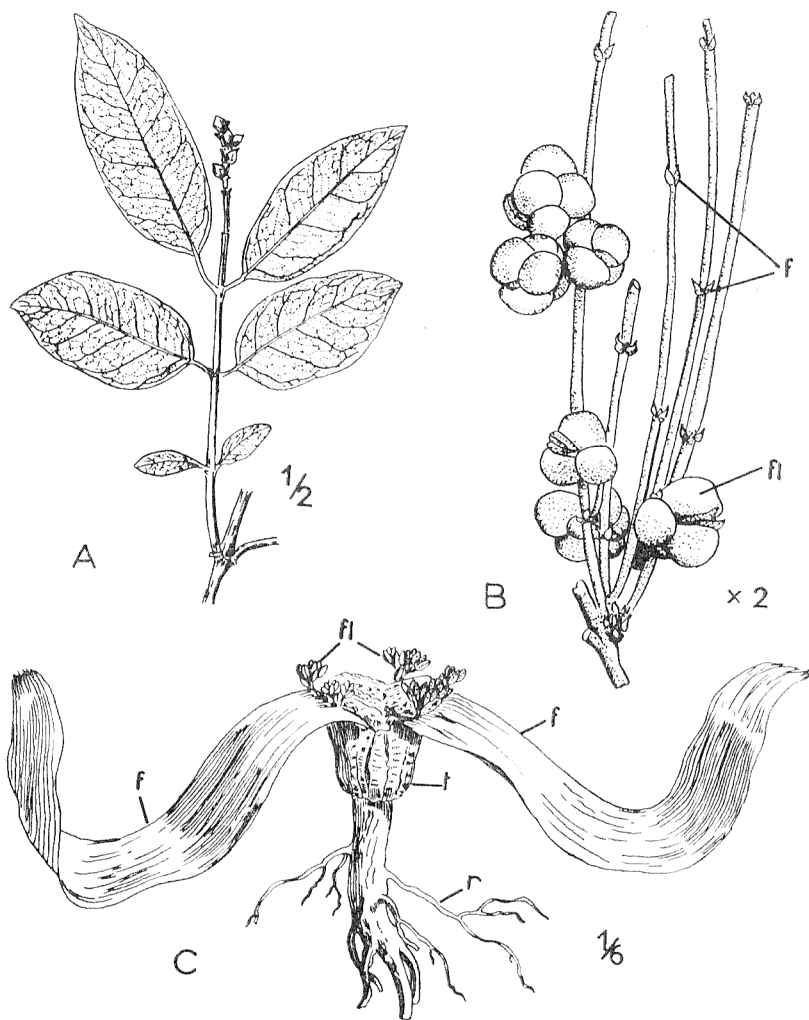


FIG. 17. — Morphologie des trois genres de Gnétales.

A : un rameau de *Gnetum*, à larges feuilles; B : un rameau d'un pied ♀ de *Ephedra*, avec ses feuilles *f* réduites à des écailles et les groupes de fleurs *fl*; C : un pied de *Welwitschia*, *r* : racines, *t* : tronc surbaissé correspondant à un hypocotyle renflé, *f* : les deux feuilles, *fl* : les groupes de fleurs en épis.

distribution géographique comprenant une partie de l'Afrique orientale et de Madagascar, la totalité de l'Asie des Moussons et de l'Insulinde et le nord de l'Australie. Des huit autres genres, qui habitent tous comme *Cycas* les régions chaudes du globe entre 35° de latitude Nord et Sud environ, quatre sont endémiques de l'Amérique tropicale (Mexique, Antilles, Colombie et régions voisines), ce sont *Dioon*, *Zamia*, *Microcycas* et *Ceratozamia*; les deux autres, *Encephalartos* et *Stangeria*, sont endémiques de l'Afrique, les deux derniers, *Bowenia* et *Macrozamia*, endémiques de l'Australie.

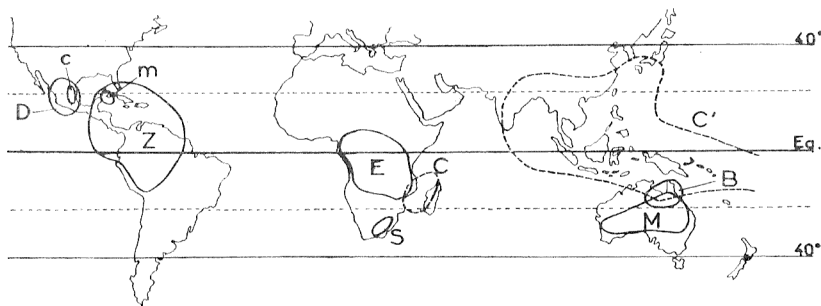


FIG. 18. — Aire des Cycadales.

C et C' : aire de *Cycas*, limitée par des tirets; D : *Dioon*, c, *Ceratozamia*, m, *Microcycas*; Z : *Zamia*; E : *Encephalartos*; S : *Stangeria*; B : *Bowenia*; M : *Macrozamia*.

L'**aire d'une famille** est évidemment l'enveloppe des aires de tous les genres qui la composent. Par suite, lorsqu'une famille comprend un grand nombre de genres, son aire est très vaste et même pour certaines d'entre elles pratiquement **cosmopolite** : l'aire des Graminées, des Cypéracées, des Renonculacées, des Rosacées, des Composées recouvre tout le globe, à l'exception des régions arctiques; encore, inclut-elle, pour ces cinq familles, une grande partie du nord-canadien, tout le pourtour du Groenland, le sud du Spitzberg et de la Nouvelle-Zemble et la plus grande partie de la Sibérie du Nord. Le même type de distribution peut se rencontrer pour des familles peu nombreuses, mais dont les genres et les espèces ont eux-mêmes une distribution cosmopolite, comme les Najadacées ou les Typhacées.

Toutefois, la distribution d'une famille à l'intérieur d'une aire aussi vaste est loin d'être homogène. Ainsi, parmi les Cypéracées, le genre

Les exemples de **distribution localisée** sont beaucoup plus rares pour les familles qu'ils ne le sont pour les genres ou les espèces. Un type de répartition encore assez vaste, mais non plus cosmopolite, est représenté par les familles limitées aux pays chauds.

Ainsi, les Palmiers (fig. 19) se trouvent dans la zone comprise entre les deux Tropiques, que quelques espèces dépassent légèrement de part

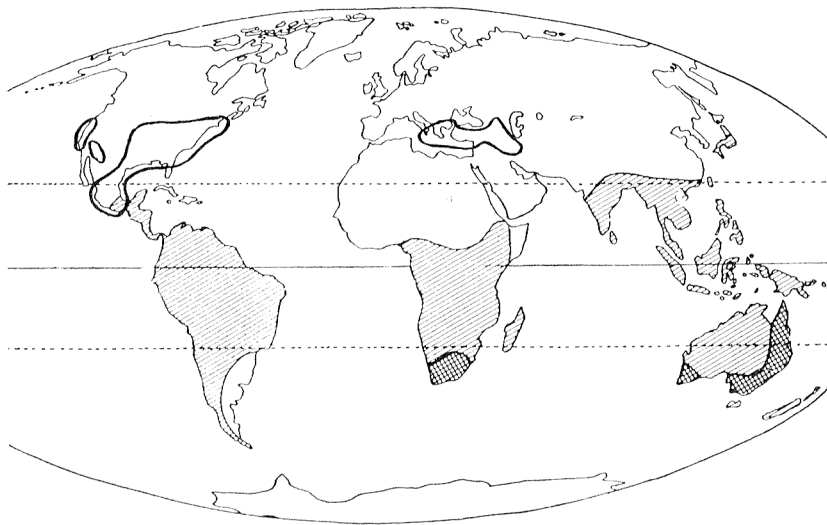


FIG. 20. — Aire des Platanacées et des Protéacées.

L'aire des Platanacées, disjointe en deux parties, l'une au Proche-Orient et l'autre en Amérique (celle-ci elle-même disjointe) est encadrée de noir. L'aire des Protéacées est hachurée; les centres principaux de diversification, les plus riches en espèces, sont quadrillés (on remarquera qu'ils occupent une position excentrique, au sud du Tropique du Capricorne) (en partie d'après MEUSEL).

et d'autre. Les Ébénacées et les Loganiacées parmi les Gamopétales, l'ordre des Zingibérales chez les Monocotylédones, la plupart des familles de Fougères dont les types arborescents Cyathacées et Dicksoniacées, ont aussi une répartition intertropicale. Quelques familles tropicales débordent légèrement sur les régions tempérées : ainsi les Lauracées (mille espèces, deux cents genres) n'ont qu'un seul représentant en Europe *Laurus nobilis*; des cinq cents Loranthacées, trois atteignent l'Europe et une dizaine l'Amérique du Nord tempérée; la famille des Myrtacées (deux mille espèces) n'est représentée en Europe que par *Myrtus com-*

munis de la région méditerranéenne, tandis qu'au contraire elle déborde largement sur les régions tempérées de l'Australie où elle est représentée notamment par le grand genre *Eucalyptus* (fig. 31).

D'autres familles ont une distribution non plus **pantropicale** comme les précédentes, mais limitée à un continent ou une région encore plus étroite.

Citons les Broméliacées caractéristiques des régions chaudes de l'Amérique, depuis le sud des États-Unis jusqu'à la partie moyenne de l'Argentine; les Tropicolacées et les Cyclanthacées limitées à l'Amérique centrale, aux Antilles et à l'Amérique du Sud; les Tovariacées et les Brunelliacées localisées dans les montagnes de ces mêmes régions. Les Casuarinacées, composées du seul genre *Casuarina*, ont une répartition australienne et indonésienne qui rappelle beaucoup celle du genre *Eucalyptus*.

Les exemples de familles limitées aux régions tempérées sont beaucoup plus rares : citons les Sarracéniacées, plantes carnivores de l'Amérique du Nord dont l'aire va du Canada à la Floride, et les Platanacées (fig. 20) dont l'aire disjointe occupe d'une part les États-Unis et le Mexique, d'autre part la Méditerranée orientale et l'Asie du Sud-Ouest (rappe-lons que les Platanes de nos avenues sont introduits). Les Protéacées (fig. 20) représentent un cas curieux d'une famille de prime abord pan-tropicale mais dont l'aire couvre presque toutes les régions tempérées de l'hémisphère sud et présente dans celles-ci le maximum de richesse, en Afrique du Sud ou dans l'est et le sud de l'Australie notamment.

CHAPITRE II

VARIATION DES AIRES AU COURS DU TEMPS

Le fait que les aires de répartition se modifient au cours du temps est établi par différentes observations :

a) par la considération de certaines aires actuelles, en particulier des disjonctions qui ne peuvent s'expliquer qu'en admettant qu'elles résultent de la fragmentation d'aires autrefois plus vastes, comme nous l'avons vu, par exemple, pour les espèces arctico-alpines;

b) par des documents paléontologiques, qui prouvent l'existence ancienne de genres, d'espèces ou de familles dans des régions d'où ces plantes ont actuellement disparu, comme le montrent les figures 6, 19, 21 et 22;

c) par des observations qui montrent l'existence dans la nature actuelle de telles variations et permettent d'en comprendre le mécanisme.

Nous allons étudier successivement les deux aspects : migration passée d'une part, migration actuelle de l'autre.

I. — LA DISTRIBUTION ANCIENNE DES VÉGÉTAUX : LA PALÉOBIOGÉOGRAPHIE VÉGÉTALE

On donne le nom de paléobiogéographie à l'étude de la répartition passée des êtres vivants, telle qu'elle résulte des documents paléontologiques qui nous sont parvenus. Comme toute reconstitution basée sur des fossiles, c'est-à-dire sur des documents fragmentaires, elle présente

un caractère en partie conjectural, et cela d'autant plus qu'on remonte plus haut dans le passé.

La paléobiogéographie ne se borne pas à étudier les répartitions en elles-mêmes, elle cherche également à en tirer des indications sur ce qu'a pu être la biologie des groupes actuellement disparus ou, au contraire, d'après la répartition ancienne des groupes dont on connaît la biologie dans la nature d'aujourd'hui, à en déduire des indications sur les conditions de milieu passées.

Un cours de paléobiogéographie déborderait le cadre de ce volume; nous nous limiterons à quelques jalons échelonnés dans le temps, en insistant davantage sur les périodes récentes.

A. — LA FLORE A GLOSSOPTERIS

On trouve, en des régions de l'hémisphère sud très éloignées les unes des autres (Afrique du Sud, péninsule Indienne, Australie, Brésil), des dépôts d'âge permotriasique dont la structure atteste qu'ils se sont formés à proximité d'importants glaciers (moraines, blocs erratiques et striés) et qui contiennent des lits charbonneux. Ces derniers sont riches en fossiles mais ne contiennent presque aucune des plantes qui caractérisent les dépôts houillers de l'hémisphère nord datant de la même époque; par contre, ils sont caractérisés par des Ptéridospermées arborescentes à grandes feuilles entières, dont on a fait les genres *Glossopteris* et *Gangamopteris*. L'homogénéité de cette flore, son caractère froid, nous conduisent à l'hypothèse que les continents où on observe ces dépôts étaient réunis autour du pôle sud en une masse unique à laquelle on a donné le nom de « Continent de Gondwana ».

L'existence du Continent de Gondwana est d'ailleurs assez controversée et n'est pas la seule hypothèse permettant d'expliquer la distribution des flores à *Glossopteris*. On peut supposer que les masses continentales considérées étaient déjà éloignées les unes des autres, mais que la flore à *Glossopteris* avait néanmoins une distribution largement circumpolaire et que seule la distribution des conditions de fossilisation a permis sa conservation en des points assez éloignés.

B. — LES FLORES TERTIAIRES

Nous n'étudierons que l'important problème de l'extension vers le nord, pendant cette ère, des flores actuellement tropicales.

L'aire intertropicale actuelle des Palmiers a été décrite plus haut (figure 19). Mais les restes fossiles de cette famille, aisément reconnaissables, ont été découverts beaucoup plus au nord, au Labrador, dans les îles Britanniques, en France, en Allemagne du Nord et même dans le sud de la Sibérie, ce qui conduit à admettre que la limite des Palmiers passait, au Miocène, environ 1.500 à 2.000 kilomètres plus au nord qu'actuellement.

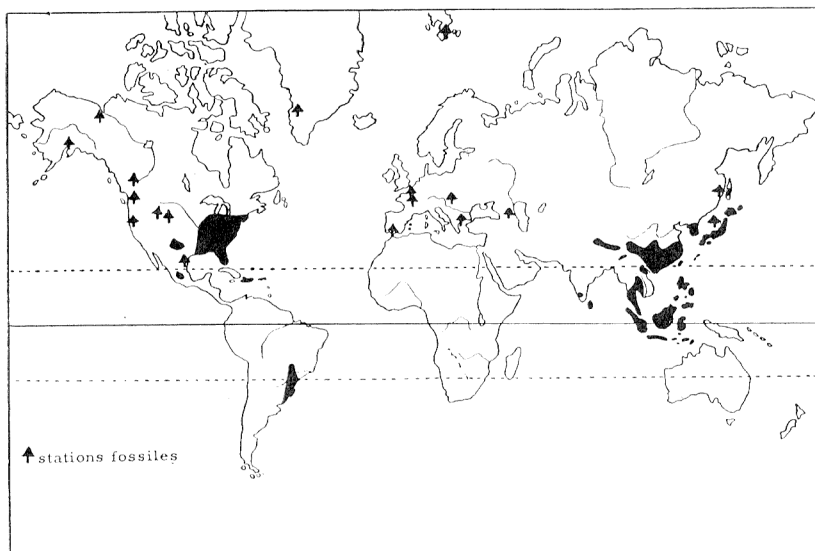


FIG. 21. — Répartition actuelle et fossile de la famille des Magnoliacées.

En noir, l'aire actuelle, disjointe en deux parties, l'une est-asiatique, l'autre américaine. Les signes indiquent les stations fossiles.

Le cas des Magnoliacées est analogue (fig. 21). Actuellement l'aire de cette famille est divisée en deux : une aire principale (dix genres et deux cents espèces), en Extrême-Orient, recouvrant la Chine, la Corée, la presqu'île Malaise et une partie de l'Indonésie; et d'autre part une aire américaine, ne comportant que trois genres et une dizaine d'espèces et d'ailleurs disjointe : sud-est des États-Unis (Caroline et Floride), Amérique centrale (Panama, Porto-Rico), Amérique du Sud dans la

région des Guyanes et le sud du Brésil. De nombreux restes sont connus à l'état fossile, bien identifiables soit grâce à la consistance coriace de la plupart des feuilles de *Magnolia* qui a permis une bonne conservation, soit grâce à la forme particulière de certaines feuilles comme celle du *Liriodendron* curieusement échancrée en son sommet. Ces fossiles ont été trouvés dans une grande partie du continent nord-américain jusqu'en Alaska, dans l'Europe méridionale, le nord du

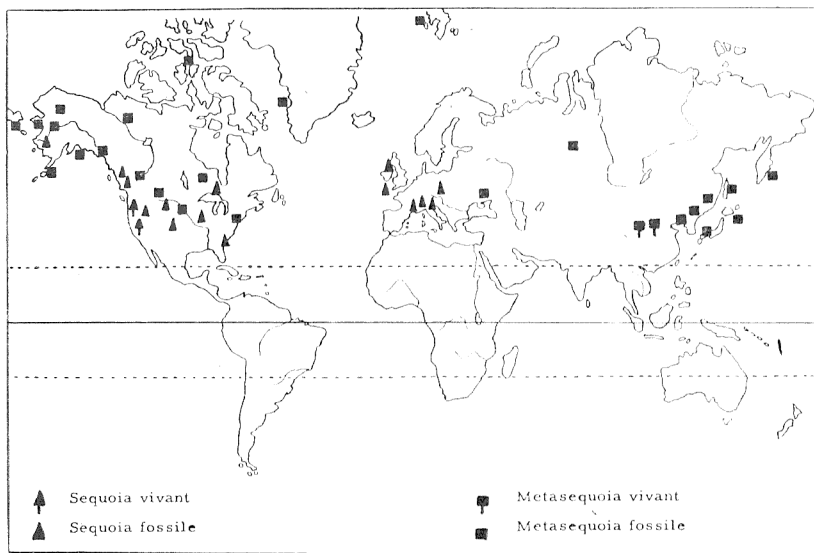


FIG. 22. — Répartition actuelle et fossile de deux genres de Conifères, *Sequoia* et *Metasequoia*.

Japon et de la Chine, et même jusqu'au Groenland et au Spitzberg dont les Phanérogames sont aujourd'hui presque exclues.

La régression des genres de Conifères *Sequoia* et *Metasequoia* est plus remarquable encore (fig. 22). Alors que les restes fossiles de ces deux genres sont connus dans la moitié du globe, le premier est actuellement limité à la Californie et le second a été connu à l'état fossile avant d'être découvert à l'état rélictuel, vivant, dans les montagnes de Chine.

Ce ne sont pas seulement des végétaux isolés, mais souvent tout un

cortège de flores tropicales qu'ont révélé certains gisements fossilifères. L'un des plus célèbres est la flore oligocène du bassin d'Aix-en-Provence où des marnes stampiennes ont fourni des restes de Palmiers, de Dragonniers (dont l'aire naturelle ne dépasse pas aujourd'hui les Canaries), de Bananiers, de Lauriers et de Camphriers. D'autres gisements

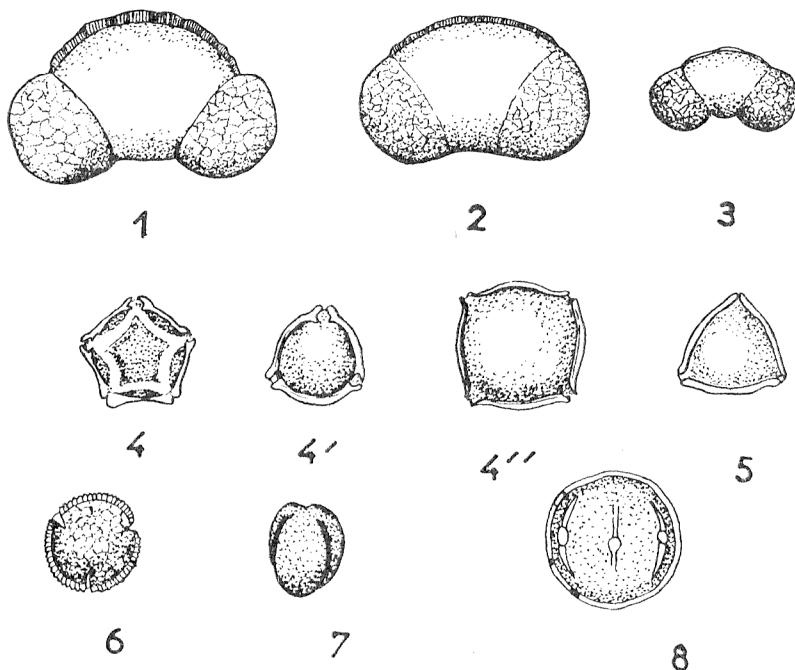


Fig. 23. — Quelques pollens communs dans les tourbières d'Europe.

1 à 3 : Abiétacées, reconnaissables aux deux ballonnets aérifères : 1 : Sapin, *Abies alba* ; 2 : Epicéa, *Picea excelsa*. 3 : Pin sylvestre, *Pinus sylvestris*. 4, 4' et 4'' : différents types de pollen de Bouleau, *Betula alba*. 5 : Noisetier, *Corylus avellana*. 6 : Tilleul, *Tilia cordata*. 7 : Chêne pédonculé, *Quercus pedunculata*. 8 : Hêtre, *Fagus sylvatica* (tous ramenés à la même échelle).

européens de la même époque ont montré des restes d'Aune, de Bouleau, de Chêne, de Peuplier, d'Érable, assez voisins de ceux qui vivent actuellement dans nos pays et l'on peut penser que cette flore occupait alors les montagnes, la flore tropicale étant limitée aux plaines.

C. — LES TOURBIÈRES QUATÉRNAIRES

Les tourbières, qui occupent encore aujourd'hui une place impor-

Profondeur
en mètres

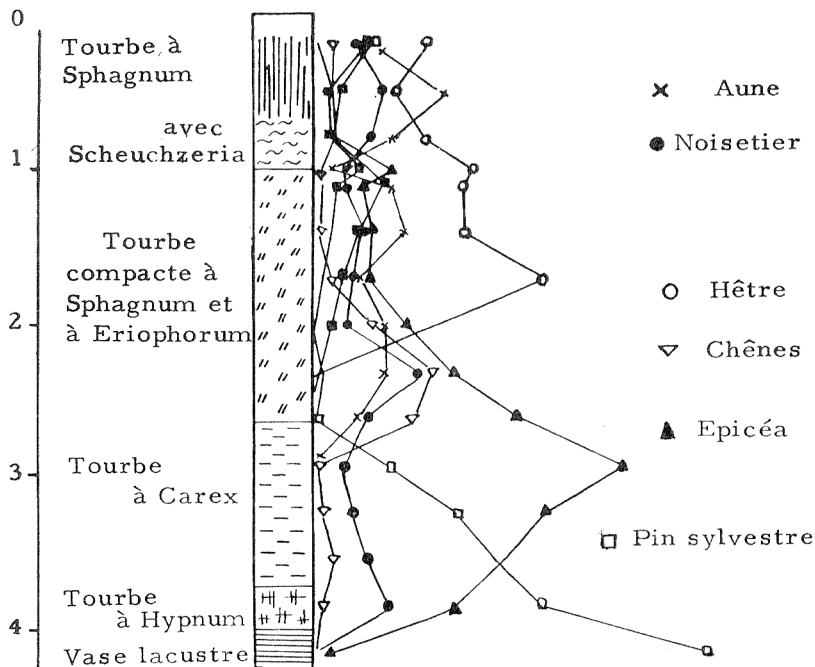


FIG. 24. — Diagramme pollinique d'une tourbière de la région de Salzbourg (d'après FIRBAS).

Chaque espèce est représentée ici par un signe conventionnel; la proportion de pollen correspondant est portée suivant une échelle horizontale. Ainsi le Pin sylvestre, dominant à l'époque où s'est déposée la tourbe aujourd'hui enfouie à la profondeur de 4 mètres, décroît progressivement par la suite; le pollen d'Epicéa prédomine à la profondeur de 3 mètres, etc.

tante dans les régions atlantique et septentrionale de l'Europe (voir plus loin, p. 291), semblent avoir connu une extension considérable à

la faveur des périodes de glaciation quaternaire. A son maximum d'extension, la calotte glaciaire nordique recouvrait la totalité des pays scandinaves et baltes, une grande partie des îles Britanniques et de l'Allemagne du Nord; les glaciers alpins, de leur côté, recouvraient une grande partie de l'avant-pays de cette chaîne et atteignaient Lyon. L'espace compris entre ces deux masses était occupé par des groupements végétaux probablement analogues à la toundra actuelle. Les tourbières offraient de bonnes conditions de fossilisation en raison notamment de leur acidité inhibant les actions bactériennes et par suite réduisant la décomposition des restes végétaux.

En effectuant des sondages sous les tourbières actuelles, on trouve souvent une épaisseur de tourbe importante, parfois jusqu'à 20 mètres, contenant des débris de Phanérogames identifiables, des souches d'arbres, et surtout des pollens et des spores dont la cuticule a résisté à la destruction et dont la forme est encore assez reconnaissable (fig. 23) pour que les espèces puissent être identifiées par des spécialistes auxquels on donne le nom de palynologistes; les pollens d'arbres sont systématiquement recherchés, dénombrés, et leur proportion évaluée pour chaque niveau du sondage (**analyse pollinique**).

La figure 24 représente le schéma de l'un de ces sondages et montre que la proportion des pollens permet de distinguer plusieurs phases correspondant à des peuplements forestiers différents. La comparaison de toutes les tourbières d'une région donnée a permis d'établir une véritable stratigraphie de ces gisements et a apporté une contribution importante à la connaissance et à la chronologie du quaternaire.

L'âge d'un échantillon de tourbe prélevé à une profondeur donnée peut être évalué approximativement en connaissant cette profondeur et la vitesse de croissance moyenne en épaisseur de la tourbière. Depuis quelques années, on dispose d'une méthode de chronologie absolue assez précise basée sur le dosage du Carbone 14 et qui permet de déterminer l'âge des sédiments organiques avec une précision de 2 à 5 ans par siècle. La vitesse moyenne de croissance évaluée par cette méthode serait de l'ordre de 5 à 10 centimètres par siècle, un peu plus élevée dans les tourbières tropicales.

II. — LES MIGRATIONS DANS LA NATURE ACTUELLE

A. — RÉGRESSIONS ET EXTINCTIONS

L'aire d'une espèce peut régresser pour des causes très diverses : modifications du climat, action d'un parasite, efficacité insuffisante des moyens de dissémination. Mais dans la nature actuelle, c'est le plus souvent l'Homme qui est à la base de cette régression.

La mise en valeur des pays nouveaux (Amérique, régions tropicales, Afrique du Sud, Australie) a entraîné la diminution et souvent l'extinction de beaucoup d'espèces tant animales que végétales. En Europe même, l'utilisation de plus en plus poussée du sol par l'Homme aboutit à éliminer de nombreuses espèces, en commençant par les plus rares : la flore du bassin parisien, celle du littoral provençal ont été ainsi considérablement appauvries depuis quelques décades.

On évalue à plusieurs centaines le nombre des espèces de Mammifères ou d'Oiseaux qui ont disparu du globe depuis quelques siècles ou sont actuellement en voie d'extinction. Pour les Végétaux, les données sont moins précises mais les exemples sont éloquentes. Ainsi, parmi les intéressantes Éricacées que comporte la flore sud-africaine, une dizaine ont déjà disparu; la flore naturelle des îles de Sainte-Hélène et de Juan Fernandez a été ravagée par l'Homme et par l'introduction des Chèvres. La Crucifère *Pringlea antiscorbulica*, le « Chou des Kerguelen », endémique de cet archipel et qui doit son nom spécifique à ce qu'elle était utilisée autrefois comme légume frais par les navigateurs, est actuellement menacée par l'introduction des Lapins et ne se maintient plus guère que dans les falaises. Plus près de chez nous, le Muguet (*Convallaria majalis*) s'est raréfié dans nos bois; dans certaines localités des Vosges ou des Alpes des fêtes folkloriques sont prétexte à des hécatombes de Jonquilles, et la flore du littoral des Alpes maritimes a perdu depuis le début du siècle une centaine d'espèces éliminées par l'invasion de l'asphalte et du béton. Certes, toutes ces espèces ne sont pas des endémiques et, si elles disparaissent ici, elles continuent d'exister ailleurs; mais leur aire *se réduit* d'autant et, comme les ravages sont souvent simultanés en de nombreux points de l'aire, l'extinction totale peut survenir à brève échéance.



PLANCHE III

L'extension de l'aire d'une espèce par naturalisation :
le Cèdre dans les Alpes du Sud. (Clichés P. OZENDA)

Les deux vues sont prises sur le versant sud du mont Ventoux (Vaucluse) où le Cèdre, arbre originaire des régions méditerranéennes chaudes et non spontané en France, a servi à d'importants reboisements sur des pentes dénudées et menacées d'érosion. Planté ici à la fin du siècle dernier, il a donné de très beaux arbres (cliché supérieur) qui à leur tour sont à l'origine de nombreux jeunes (cliché inférieur) de sorte que ce " massif des Cèdres " se régénère et s'étend.

Nous verrons plus loin que des efforts importants sont cependant accomplis actuellement en vue de constituer des réserves pour sauvegarder la faune et la flore des régions les plus intéressantes dans le monde (p. 163).

B. — EXTENSIONS

Nous avons rencontré précédemment (p. 22) un exemple d'extension voulue par l'Homme, l'introduction de l'Olivier dans un certain nombre

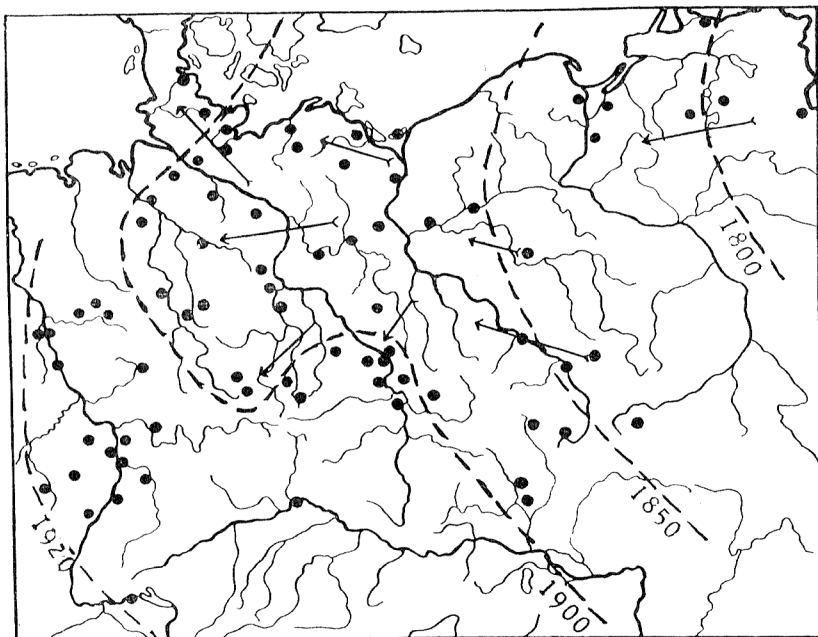


FIG. 25. — Migration vers l'Ouest de *Senecio vernalis*.

Les points noirs indiquent les principales stations relevées; les flèches, les directions de migration; les lignes pointillées, le front de la progression à une époque donnée.

de pays extra-européens dont le climat rappelle celui de la région méditerranéenne. Mais nous parlerons ici surtout des extensions auxquelles l'Homme est étranger ou dont il n'est que l'agent involontaire.

La progression de l'aire d'une espèce est essentiellement fonction de ses modes de dissémination. On sait que ceux-ci peuvent être très variés et comporter des adaptations au transport par le vent, par l'eau, par les animaux; l'étude de ces adaptations est du domaine de la Botanique ou de la Biologie générale et sera laissée de côté ici. Il y a lieu néanmoins d'insister sur leur importance, attestée par la rapidité avec laquelle peut se faire la colonisation des espaces vides. C'est ainsi que l'île Krakatau, située entre Java et Sumatra et dont la couverture végétale avait été totalement détruite en 1883 par une explosion volcanique, a été repeuplée rapidement d'abord par des Cyanophycées et des Fougères dont le vent avait apporté les spores, puis par des Phanérogames dont on comptait en 1920 plus de deux cent quarante espèces, bien que l'île la plus voisine fût distante de plusieurs dizaines de kilomètres.

En Europe, où la forte densité de botanistes permet des observations nombreuses et régulières, on a pu suivre d'une manière précise la progression de certaines espèces. Il en est ainsi de *Senecio vernalis*, une mauvaise herbe des plaines de l'Europe orientale, dont l'aire s'est progressivement étendue vers l'ouest, d'une manière régulière : elle atteignait la Prusse orientale au début du XIX^e siècle, le Brandebourg vers 1850, l'Allemagne centrale vers 1900, les pays rhénans et la Suisse occidentale vers 1920 (fig. 25).

Les plantes aquatiques et les rudérales, dont nous avons déjà vu que certaines possédaient une aire très étendue, parfois même cosmopolite, fournissent un très fort contingent d'espèces migratrices. L'homme est souvent la cause involontaire de leur propagation, on les désigne dans ce cas sous le nom de plantes anthropochores. Les extensions les plus surprenantes dans leur soudaineté ont été celles d'espèces originaires d'Amérique du Nord et qui se sont propagées à travers l'Europe grâce à la similitude de climat.

Parmi les plantes aquatiques, le cas le mieux connu est celui de l'Élodée du Canada. C'est une herbe formée de longues tiges submergées portant des verticilles de trois feuilles; elle est dioïque. Elle a été introduite au début du siècle dernier dans les jardins botaniques d'Irlande et d'Écosse, puis de là, vers 1850 dans des jardins botaniques du continent et c'est probablement à partir de ceux-ci qu'elle a commencé à envahir les eaux douces. Seuls les pieds femelles ont été importés en Europe continentale, mais cela n'a pas empêché la propagation de l'espèce dont le pouvoir de multiplication végétative est considérable. Elle s'est étendue progressivement dans les fleuves et les rivières, refoulant la végétation aquatique autochtone, qui paraissait parfois

menacée de disparition; puis un équilibre s'est établi et aujourd'hui l'Élodée est une espèce commune partout.

Parmi les rudérales arrivées d'Amérique du Nord et maintenant communes en France, les Composées sont nombreuses : *Erigeron canadensis*, très fréquent dans les terrains vagues, *Solidago canadensis*, une grande plante à longues thyrses de capitules jaune d'or, commune dans les prés humides et les graviers des torrents, *Galeinsoga parviflora*, une petite plante de décombres, d'aspect médiocre. Un autre groupe d'espèces américaines, plus thermophiles, s'est installé seulement le long de la côte des Landes et du pays basque. Sur le littoral méditerranéen, ce sont les « Cactus » du genre *Opuntia* ou les *Agaves* (appelés à tort *Aloes*), les uns et les autres originaires de l'Amérique centrale, qui sont envahissants.

Les migrations de certaines de ces espèces ont été facilitées par les mouvements de troupes et les transports de matériel qui ont eu lieu lors des deux dernières guerres. C'est ainsi que, vers 1945, des plantes australiennes et néo-zélandaises sont également apparues en Europe ou en Lybie, en particulier une Chénopodiacée du genre *Kochia* qui, pendant un temps, a paru susceptible de s'installer dans les steppes nord-africaines mais qui n'était qu'adventice et qui a finalement disparu.

C. — PLANTES NATURALISÉES, ADVENTICES, ACCLIMATÉES

Lorsqu'une espèce est introduite ainsi dans un pays éloigné de son aire primitive, ses chances d'implantation dépendent de la vigueur de ses moyens de dissémination et aussi de la différence des conditions climatiques qui séparent les deux pays.

1. Si les climats sont presque semblables, l'espèce introduite peut s'implanter d'une manière définitive, se reproduire et étendre son aire dans le nouveau pays où elle a pénétré, faisant à la longue figure de plante spontanée. On dit qu'elle est **naturalisée**. La naturalisation est facile lorsque les graines sont susceptibles de se former parfaitement et de germer sous le nouveau climat; mais ce n'est pas absolument indispensable et beaucoup de plantes naturalisées, qui fructifient mal ou pas du tout sous nos climats, sont susceptibles de se répandre par multiplication végétative : ainsi divers *Oxalis* originaires du Cap qui se reproduisent par bulbilles et sont très envahissants dans toute la région méditerranéenne, ou l'Élodée citée plus haut.

2. Si l'écart climatique entre le pays d'origine et le pays d'implantation est plus accusé, l'installation de l'espèce est alors précaire et elle est simplement **adventice** : favorisée par exemple par une période de plusieurs belles années consécutives, elle est brusquement éliminée par un hiver plus rigoureux. Elle réapparaît ensuite à la faveur d'un nouvel apport de semences qui peut d'ailleurs se produire à partir d'une région plus favorisée du pays d'implantation (plantes dites subspontanées). Ainsi, certaines espèces subtropicales sont naturalisées dans la région méditerranéenne de la France et sont adventices dans la région subméditerranéenne.

3. Enfin lorsque l'écart climatique est trop grand pour permettre l'installation spontanée de l'espèce, l'Homme peut favoriser cette implantation en offrant à la plante un abri ou des conditions particulières comme celles d'une serre ou la culture dans une station abritée : la plante est alors dite **acclimatée**. Il en est ainsi par exemple des Bananiers ou des Palmiers que l'on cultive en pleine terre dans le Midi mais qui ne s'y reproduisent pas.

D. — COURANTS MIGRATOIRES

Les migrations des diverses espèces ne sont pas forcément indépendantes, mais se produisent souvent par groupes et suivant des trajets imposés par les conditions de milieu. Ainsi, les espèces méditerranéennes ont pu, à la faveur de périodes chaudes ou plus sèches, s'infiltrer dans l'arrière-pays le long de vallées ou de falaises rocheuses. Elles ont subsisté ensuite dans des colonies de plantes méridionales dont l'emplacement jalonne ces migrations anciennes et permet de reconnaître leur trajet. Le bassin de la Durance dans les Alpes, l'avant-pays pyrénéen ont été ainsi le siège de courants migratoires d'espèces méditerranéennes.

Des trajets de courants migratoires d'espèces atlantiques ont été reconnus de même à travers la plaine nord-européenne, ceux de plantes orientales à travers l'Europe du Sud et du Centre. Certaines régions ont été de véritables carrefours où s'entrecroisent des migrations venant de plusieurs directions, ainsi le bassin aquitain ou le nord de la Suisse.

CHAPITRE III

TERRITOIRES ET CORTÈGES FLORISTIQUES

I. — NOTION DE TERRITOIRE FLORISTIQUE

Tandis que la composition de la flore d'une région donnée peut rester presque constante, semblable à elle-même, sur un vaste espace (par exemple le long d'une série de plaines situées sous une même latitude), elle change brusquement en d'autres points, donnant l'impression que l'on franchit là une limite entre deux flores différentes.

L'apparition assez brusque du paysage méditerranéen lorsqu'on descend la vallée du Rhône est souvent citée en exemple : la végétation des environs de Lyon est encore peu différente de celle du bassin parisien, et seul un observateur attentif perçoit, aux environs de Valence, les premiers indices d'un changement ; mais peu au sud de Montélimar, au niveau de Donzère, la modification devient très apparente, bien mise en évidence par l'apparition de l'Olivier.

Ces notions de territoires et de coupures floristiques peuvent être précisées davantage :

a) par la comparaison des aires des espèces les plus caractéristiques d'un territoire donné, qui montrent souvent une bonne concordance entre elles. La figure 26 représente l'aire de quatre plantes méditerranéennes classiques, le Chêne vert, le Chêne Kermès, l'Arbousier et le Térébinthe. La disposition de l'ensemble des parties communes à ces quatre aires (hachurées sur la carte) rappelle assez bien l'aire de l'Olivier telle qu'elle est représentée par la figure 1, abstraction faite de deux anomalies tenant à l'absence du Chêne Kermès dans la pénin-

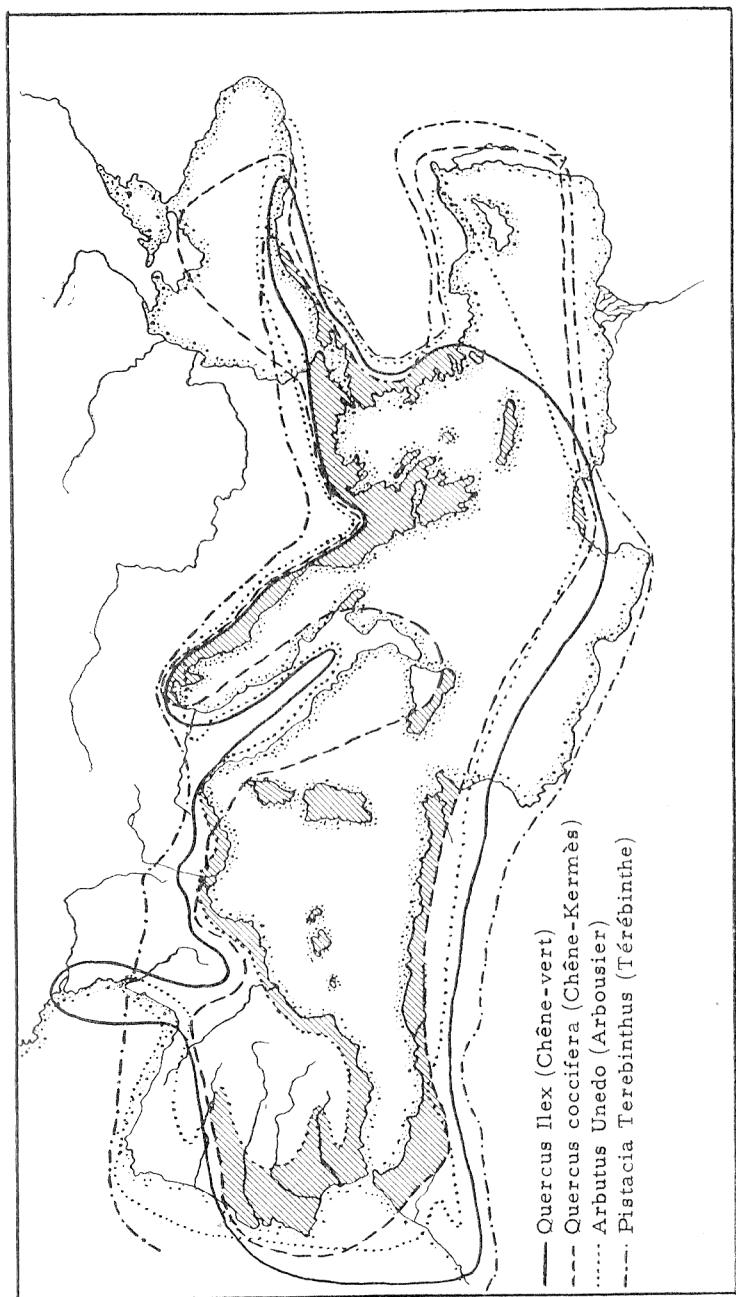


Fig. 26. — Aire de répartition de quatre arbres ou arbustes caractéristiques de la région méditerranéenne (adapté d'après GIACOMINI et FENAROLI).

En hachures, le territoire commun à ces quatre aires, c'est-à-dire l'ensemble des régions dans lesquelles elles sont toutes quatre présentes.

sule Italienne et du Chêne vert dans la partie la plus orientale de la Méditerranée. Les limites de bien d'autres espèces circumméditerranéennes coïncident sensiblement avec les précédentes : Pin d'Alep, Ciste à feuille de Sauge, Genévrier oxycèdre, Genévrier de Phénicie,

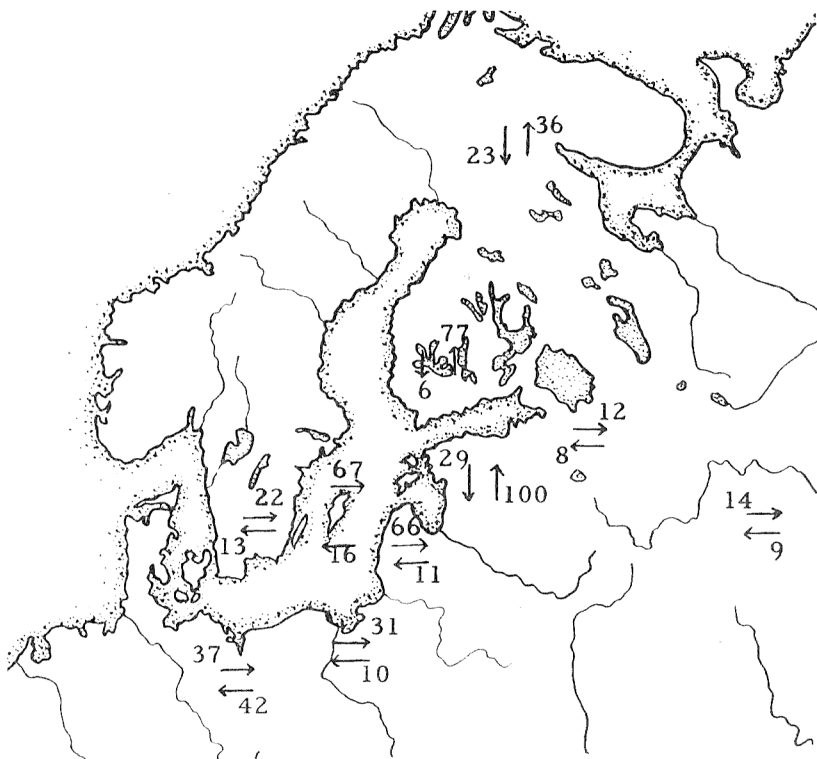


FIG. 27. — Chutes floristiques dans les régions baltiques (d'après H. WALTER).

Explications dans le texte. (Chaque flèche a une longueur équivalente à 100 km.)

Lentisque, Genêt d'Espagne (*Spartium junceum*), Romarin. Ce sont précisément les arbustes qui, dominant dans les groupements végétaux méditerranéens, leur impriment un cachet particulier.

b) par la statistique précise des espèces qui disparaissent lorsqu'on effectue un déplacement d'une amplitude donnée, par exemple 100 kilo-

mètres. On appelle **chute floristique** le nombre de ces espèces qui disparaissent ainsi, c'est-à-dire le nombre des espèces dont on vient de franchir la limite. La figure 27 représente une carte de ces chutes floristiques dans les pays entourant la Baltique. On remarque qu'elles sont beaucoup plus importantes dans le sens vertical (à cause du gradient de température nord-sud) que dans le sens horizontal, où l'on se déplace précisément dans les plaines situées sous une même latitude auxquelles il a été fait allusion plus haut. Elles sont naturellement différentes dans les deux sens d'un même trajet : il est bien évident que, lorsqu'on se dirige vers le nord, on voit disparaître beaucoup plus d'espèces thermophiles qu'on ne voit apparaître d'espèces arctiques, la flore tempérée étant plus riche que la flore froide. Dans la plaine russe, l'homogénéité des conditions de milieu entraîne celle de la composition de la flore et les chutes floristiques ont des valeurs particulièrement faibles.

Ainsi donc, la concordance approximative des limites de nombreuses espèces et la détermination des gradients floristiques donne un fondement statistique à la notion de territoire floristique. Il est bien évident toutefois que de telles études ne peuvent être faites que dans des régions dont la flore est parfaitement connue et qu'ailleurs, notamment dans les pays tropicaux, la délimitation des territoires floristiques est souvent beaucoup plus approximative. Inversement, il est évident que la délimitation de deux territoires floristiques ne pose un problème que si leur frontière traverse une région où le milieu est relativement homogène, mais que très souvent les discontinuités géographiques (rivages marins, chaînes de montagnes) se chargent elles-mêmes d'imposer les limites.

II. — CORTÈGES OU ÉLÉMENTS FLORISTIQUES

On donne le nom de **cortège floristique** à l'ensemble des espèces qui caractérisent un territoire donné. Ainsi on parle de cortège méditerranéen pour désigner les espèces citées plus haut et dont nous avons vu que les aires coïncidaient approximativement et définissaient bien, par cette coïncidence même, la région botanique méditerranéenne. Certaines d'entre elles ont une distribution du même type mais qui se limite au bassin méditerranéen occidental : on parlera de cortège

ouest-méditerranéen, et réciproquement pour les plantes est-méditerranéennes.

On emploie, plus fréquemment d'ailleurs, l'expression « **élément floristique** », bien qu'elle ait fait l'objet de critiques du fait qu'en toute rigueur le mot élément doit désigner quelque chose de simple et non pas un ensemble collectif. Mais ici ce mot se justifie pourtant pour la raison suivante :

La végétation d'un territoire floristique n'est presque jamais composée d'un cortège floristique à l'état pur : ceci supposerait en effet un taux d'endémisme voisin de 100 % ou du moins très élevé, et nous savons que cette condition n'est réalisée que dans certaines îles ou dans le cas particulier de la flore des environs du Cap par exemple. Dans la région méditerranéenne elle-même, dont la flore est pourtant à tant d'égards si originale, sont présentes à l'état spontané des plantes dont le centre principal de distribution est médio-européen ou atlantique; on peut souvent, dans un territoire floristique, distinguer plusieurs cortèges d'origine différente qui sont ainsi mêlés. Dans ce cas, on peut parler alors d'un « élément » méditerranéen, d'un élément atlantique, d'un élément oriental, même si le mot *élément* désigne alors un groupe assez nombreux d'espèces.

On peut en général distinguer dans un territoire floristique une partie centrale où le cortège (ou élément) correspondant prédomine largement et des parties périphériques où sa représentation va en diminuant. Ainsi, à mesure qu'on s'éloigne du littoral de la Méditerranée, et notamment lorsque l'on quitte la zone de l'Olivier, la proportion des plantes méditerranéennes va en décroissant, les plus thermophiles disparaissant naturellement les premières : on peut ainsi, à l'intérieur même des limites de l'Olivier, distinguer une ceinture méditerranéenne chaude à Palmier nain et Laurier rose (voir plus loin, fig. 119) et à l'extérieur de l'aire de l'Olivier divers stades définis par la disparition des plantes caractéristiques comme le Chêne vert, le Genévrier oxycèdre, le Genévrier de Phénicie, puis le Sumac (*Cotinus*), puis l'Érable de Montpellier et ainsi de suite. Pour définir cet appauvrissement progressif d'un cortège floristique, bien mis en évidence par les travaux de FLAHAULT pour le pourtour méditerranéen, GAUSSEN a proposé l'expression « **échelons d'appauvrissement** ».

La corrélation entre les aires des espèces qui constituent un même cortège floristique est due à des raisons soit écologiques, soit paléobio-

géographiques. Ainsi les espèces circumméditerranéennes se trouvent réunies parce qu'elles présentent une adaptation commune à un même climat (raison écologique), mais aussi parce qu'elles sont issues d'un fond floristique qui existe depuis longtemps dans cette région (raison paléobiogéographique). Il peut être nécessaire et important de distinguer ces deux aspects de la question, au besoin par deux termes différents : ainsi GAUSSEN a proposé d'appeler cortège ou élément **méditerranéen** l'ensemble des espèces qui sont adaptées au climat méditerranéen et ne peuvent guère dépasser les limites de ce climat, et par contre cortège ou élément **mésogéen** l'ensemble des espèces de souche géographique méditerranéenne mais dont certaines ont acquis une aire plus vaste et sont susceptibles de s'adapter aux conditions subméditerranéennes ou même centre-européennes. Le même auteur a proposé également, dans un but de clarté, de distinguer par exemple les plantes **alpines** définies par leur aptitude à vivre sous un climat qui présente les caractéristiques du climat alpin, y compris celles qui vivent dans les hautes altitudes dans les montagnes autres que les Alpes, et les plantes **alpiennes** dont l'aire est localisée à la chaîne des Alpes proprement dite.

III. — RICHESSE FLORISTIQUE

Les territoires floristiques que distingue le botaniste, ou simplement les différents pays que permet de distinguer la géographie physique, renferment des flores dont la richesse est très variable, à la fois en quantité (nombre d'espèces) et en qualité (originalité, taux d'endémisme).

Nous retiendrons plus spécialement dans ce qui suit l'aspect quantitatif et nous appellerons richesse floristique d'un territoire le nombre total d'espèces qu'il renferme.

Cette richesse floristique est en général d'autant plus élevée que la surface du territoire est plus grande; mais il n'y a pas une relation simple entre ces deux grandeurs. Des espaces immenses comme les déserts portent une flore très pauvre, et inversement des îles ou des massifs montagneux une flore très riche. La Corse compte davantage d'espèces que les îles Britanniques ou que le Sahara, qui sont respectivement trente fois et mille fois plus vastes qu'elle.

Toutefois, si l'on compare les différentes parties d'un territoire floristique homogène, par exemple si l'on compare entre elles différentes

plaines de l'Europe tempérée, ou bien entre elles différentes régions du Sahara, on constate que le nombre d'espèces croît comme le logarithme de la surface prise en considération. La figure 28 I montre cette relation

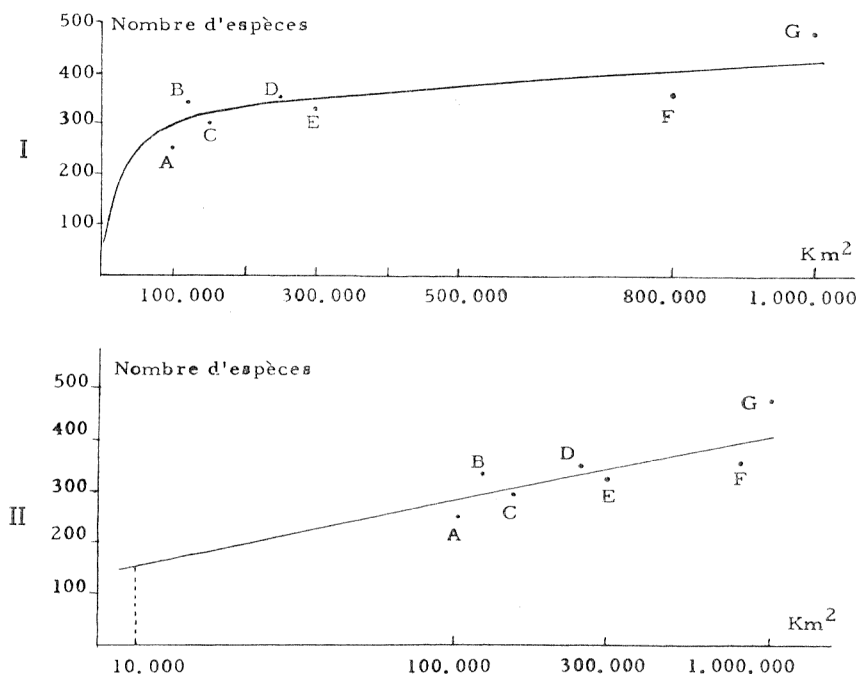


FIG. 28. — Relations entre le nombre d'espèces vasculaires et la superficie du territoire considéré, pour diverses régions sahariennes.

A : Hamadas sud-marocaines; B : Hoggar; C : Tassili des Ajjers; D : Tibesti; E : Sahara espagnol; F : Mauritanie; G : ensemble du Sahara central. Dans le graphique supérieur (I), les abscisses sont proportionnelles aux surfaces; dans le graphique inférieur (II), elles sont portées suivant une échelle logarithmique et la relation entre le nombre d'espèces et la surface peut alors être considérée comme sensiblement linéaire; le trait figuratif recoupe l'abscisse correspondant à 10.000 kilomètres carrés en un point qui correspond par définition à la richesse areale, soit ici environ cent cinquante espèces (d'après OZENDA, 1958, modifié).

pour différentes parties du Sahara : le nombre d'espèces, égal à cent ou deux cents tout au plus pour les environs d'une localité dans un rayon de quelques kilomètres, s'élève à quelques centaines pour des superficies de la grandeur de celle de la France, et atteint mille deux cents à mille cinq cents pour l'ensemble de ce désert. Si l'on représente

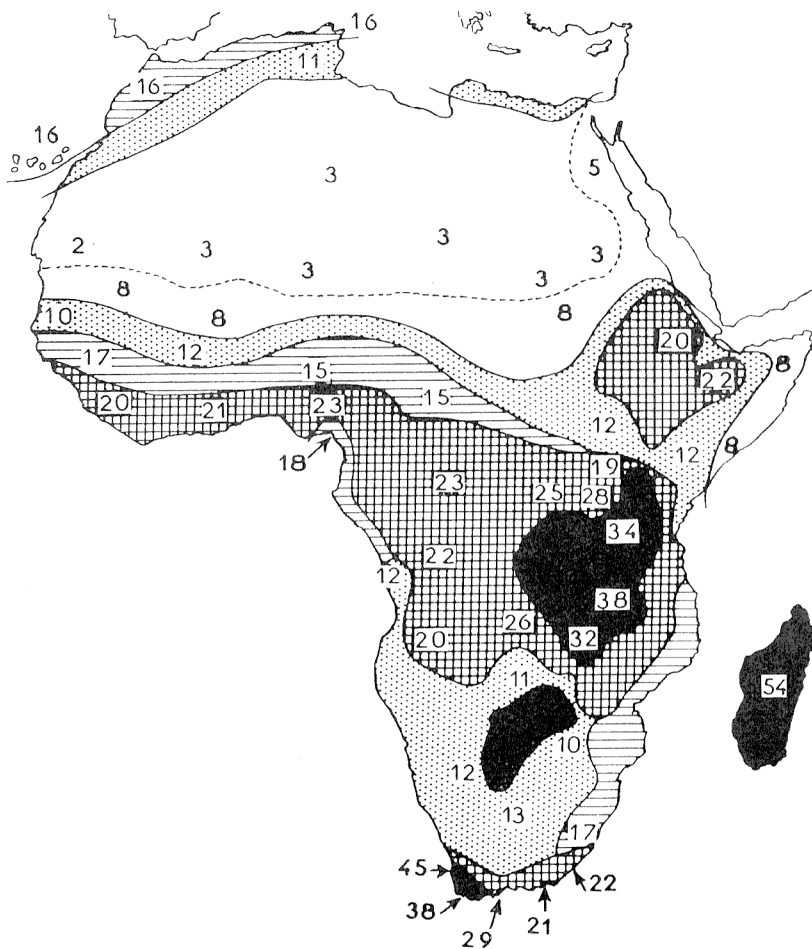


FIG. 29. — Richesses aréales en Afrique, rapportées à des surfaces de 10.000 kilomètres carrés et exprimées en centaines d'espèces (d'après LEBRUN).

la même relation en coordonnées semi-logarithmiques, figure 28 II, c'est-à-dire en portant en abscisse les logarithmes des surfaces, on obtient alors sensiblement une droite.

En dressant une statistique analogue pour l'Europe occidentale, on constate que le nombre d'espèces est de l'ordre de quelques centaines pour le territoire d'une commune, de mille à mille cinq cents à peu près pour l'un de nos départements de plaine, de deux mille environ pour l'ensemble de la moitié nord-ouest de notre pays; en coordonnées semi-logarithmiques, on obtiendrait encore sensiblement une droite, mais de pente plus inclinée que précédemment. En considérant des territoires de flore plus riche, comme les pays intertropicaux, on obtiendrait une droite plus inclinée encore. La pente de la droite est d'autant plus forte que la richesse de la flore, à superficie égale, est plus grande.

Au lieu d'évaluer cette pente, il est plus simple de prendre une superficie de référence, par exemple le nombre d'espèces sur une surface de 10.000 kilomètres carrés. Ce nombre ne peut pas toujours être calculé directement, mais on peut le lire sur un diagramme tel que 28 II. On appelle « richesse aréale » celle qui se rapporte ainsi à une surface de référence, en général 10.000 kilomètres carrés. Cette richesse aréale pour 10.000 kilomètres carrés est de l'ordre de deux cents espèces au Sahara, deux mille en Europe, trois mille ou quatre mille (parfois davantage) dans les pays tropicaux, avec un maximum dans certaines régions privilégiées comme l'Amérique centrale où la flore est particulièrement diversifiée. La figure 29 représente les richesses aréales évaluées pour l'Afrique : elles sont de l'ordre de mille six cents espèces pour l'Afrique du Nord, chiffre voisin de celui des autres pays méditerranéens, comprises entre deux mille et trois mille pour l'Afrique tropicale, avec un maximum en Afrique orientale et surtout à Madagascar dont nous avons déjà souligné plusieurs fois la richesse particulière.

Si, dans le tracé des diagrammes de la figure 28, on continue à augmenter la surface, on constate que la courbe de type 28 I se redresse ou que les droites de type 28 II présentent un point anguleux, c'est-à-dire que le nombre d'espèces augmente alors à partir d'une certaine surface plus vite qu'il ne le faisait auparavant : c'est qu'on a alors dépassé le cadre d'un territoire floristique homogène et que l'on empiète sur des territoires voisins, ce qui provoque une apparence de brusque enrichissement de la flore.

IV. — PRINCIPALES DIVISIONS FLORISTIQUES DU MONDE

En raison de l'importance de la température dans la répartition des êtres vivants, il n'est pas surprenant que la flore du monde puisse être divisée en trois grands ensembles correspondant respectivement : a) aux régions tempérées et froides de l'hémisphère nord; b) aux pays inter-tropicaux et c) aux régions tempérées et froides de l'hémisphère sud.

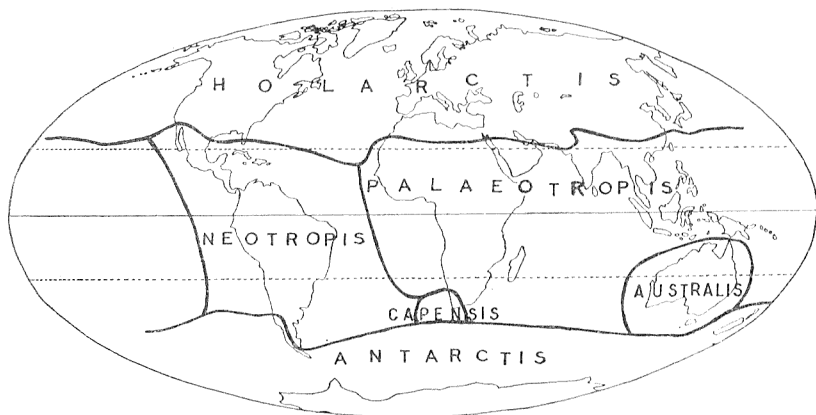


FIG. 30. — Les divisions floristiques de premier ordre : zones florales ou « empires floraux » (d'après DIELS).

Les subdivisions de l'empire floral paléotropical n'ont pas été représentées.

Mais en raison de l'importance des masses continentales de l'hémisphère nord et notamment de la continuité du bloc euro-asiatique, contrastant avec l'éloignement considérable et d'origine ancienne des continents de l'hémisphère sud, il n'y a pas symétrie dans les divisions floristiques, la flore de l'hémisphère nord étant de beaucoup la plus homogène.

A la suite des travaux de DRUDE et de DIELS, on reconnaît dans la flore du globe quelques grands territoires de premier ordre que ces auteurs avaient nommés **empires floraux** (*Florenreiche*); nous préférons à cette expression celle de **zones floristiques** qui traduit le fait que ces

divisions rappellent les zones que reconnaissent les géographes sur le globe. En simplifiant à l'extrême, ces empires ou zones floristiques sont au nombre de six (fig. 30) (nous ne parlons ici que des flores terrestres, laissant de côté les flores marines) :

1° Toute la partie située au nord d'une ligne dont la position varie quelque peu suivant la géographie et l'emplacement des chaînes de montagnes, mais qui correspond sensiblement au Tropique du Cancer, forme une seule zone très vaste, couvrant plus du tiers des terres émergées, que l'on désigne du nom de « zone holarctique » ou du terme latin **Holarctis**.

2° Dans les pays chauds, la diversification est plus grande et il faut distinguer au moins deux zones, l'une correspondant aux pays tropicaux et équatoriaux de l'Ancien Monde et que l'on appelle « zone paléotropicale » ou **Paleotropis**, l'autre aux pays homologues de l'Amérique et que l'on appelle « zone néotropicale » ou **Neotropis**.

La **Paleotropis** est elle-même assez hétérogène et beaucoup d'auteurs pensent qu'il faut y distinguer cinq zones : une zone africaine, une zone malgache, une zone asiatique correspondant à l'Asie des Moussons (Inde, Chine du sud, péninsule Indochinoise), une zone malaise (Indonésie et Philippines) et une zone pacifique; toutefois l'accord sur le nombre et la délimitation de ces zones n'est pas encore fait.

3° Dans l'hémisphère sud, les auteurs s'accordent pour distinguer trois zones : une zone antarctique (**Antarctis**) groupant l'ensemble des terres et îles antarctiques au sens géographique et en outre l'extrémité méridionale de l'Amérique du Sud ainsi que la Nouvelle-Zélande; une zone australienne ou **Australis** comprenant l'Australie et la Tasmanie; enfin une zone spéciale, de très faible étendue, ne comprenant que la pointe méridionale de l'Afrique dans la région du Cap, c'est la « zone du Cap » ou **Capensis**. En dépit de sa faible étendue, cette dernière porte une flore très riche et surtout très originale, avec un taux d'endémisme exceptionnellement élevé.

Beaucoup de familles végétales ont, nous l'avons vu, une aire cosmopolite et sont de ce fait communes à l'ensemble des six zones ou à plusieurs d'entre elles; mais en outre chaque zone possède en propre des familles ou de grands genres endémiques (fig. 31). Ainsi les deux familles des Broméliacées et des Tropéolacées sont endémiques de l'Amérique tropicale et ne sont pas représentées dans la **Paleotropis**; dans cette dernière, l'île de Madagascar possède deux familles endémiques, les Didiéracées et les Clénacées, ce qui pourrait justifier la séparation de cette île sous forme d'une zone distincte; la zone australienne est caractérisée



FIG. 31. — Quelques familles ou genres caractéristiques des grandes divisions floristiques.

En hachures, aire des Tropéolacées, famille endémique néotropicale. En pointillé, tribu des Stapéliées (Asclépiadacées à adaptation cactéoïde), caractéristiques de la partie afro-asiatique de la zone paléotropicale. Les tirets entourent l'aire du genre *Nepenthes* (en noir) caractéristique des pays paléotropicaux de l'Océan Indien et du Pacifique occidental. Le trait noir entoure l'aire du genre *Eucalyptus*, endémique de l'Australie, d'une partie de l'Indonésie et des Philippines.

par l'important genre *Eucalyptus* comprenant plusieurs centaines d'espèces, la zone antarctique par un genre de Cupulifères ressemblant à notre Hêtre et qui est *Nothofagus*, la zone du Cap par une foule de genres endémiques ou presque limités à ce pays, comme *Pelargonium* ou *Mesembryanthemum*. Par contre, l'Amérique du Nord ne possède pas de familles qui ne soient également présentes dans le continent eurasiatique (mis à part quelques genres particuliers dont certains botanistes font de petites familles distinctes); les mêmes familles sont souvent représentées des deux côtés de l'Atlantique par les mêmes genres, quoique par des espèces différentes.

Chacune des grandes zones floristiques a été divisée en territoires de second ordre appelés « régions », elles-mêmes subdivisées en territoires plus petits appelés « domaines ». Ces divisions ne seront pas étudiées ici en détail; nous envisagerons seulement les régions de la zone holarctique et les domaines de l'Europe occidentale; pour les pays extra-européens, nous ne donnerons qu'un tableau des régions.

V. — RÉGIONS DE LA ZONE HOLARCTIQUE (fig. 32)

Cette zone est habituellement divisée de la manière suivante :

1° Toute la partie circumpolaire est réunie en une **région arctique**, limitée approximativement au sud par la latitude du cercle arctique, mais descendant sensiblement plus bas dans le Labrador, d'une part et dans les pays entourant la mer de Béring (Alaska, Sibérie extrême-orientale et archipels des Aléoutiennes), d'autre part.

2° La flore de l'Amérique du Nord tempérée présente entre l'est et l'ouest des différences assez sensibles pour qu'il soit nécessaire de distinguer au moins **deux régions**, l'une **atlantique** et l'autre **pacifique**; les différences de latitude justifieraient peut-être d'autres coupures mais nous n'entrerons pas dans le détail et nous renvoyons à l'étude sommaire de la végétation du continent nord-américain exposée plus loin, p. 305.

3° Aux latitudes moyennes du continent eurasiatique, il faut distinguer au moins deux régions, l'une dite **euro-sibérienne** comprenant toute l'Europe (à l'exclusion de la partie arctique et de la région méditerranéenne) et l'ouest de la Sibérie, l'autre dite **est-sibérienne** compre-

nant le reste de la Sibérie (toujours à l'exclusion des parties arctiques) jusqu'au Kamtchatka. La limite entre ces deux régions varie quelque peu selon les auteurs.

4° Plus au sud les choses se compliquent et on distingue généralement au moins six régions :

a) une région **macaronésienne** correspondant à l'ensemble des îles et archipels des Canaries, des Açores et de Madère ; la flore en est spéciale, probablement très ancienne, et il en a déjà été question plus haut à propos de l'endémisme (p. 37 et 38) ;

b) la région **méditerranéenne**, qui nous a déjà donné beaucoup d'exemples précédemment ;

c) la région **ouest-asiatique**, comprenant la Turquie non méditerranéenne, l'Arménie, le Caucase et une partie de l'Iran ; on l'appelle encore irano-touranienne ou pontique (le terme de « Pont » désignant dans l'Antiquité la mer Noire) ;

d) la région **centre-asiatique**, allant de la Caspienne au Tibet et à la Mongolie ;

e) la région **sino-japonaise** comprenant la Mandchourie, le nord de la Chine, la Corée et le Japon ;

f) la région **saharo-sindienne**, située au sud des régions méditerranéenne et ouest-asiatique : elle commence à la Mauritanie, s'étend à travers toute l'Afrique jusqu'à l'Égypte, traverse le nord de l'Arabie et se termine dans la région du « Sind » qui correspond à la basse vallée de l'Indus, c'est-à-dire au Pakistan occidental.

Il est intéressant de remarquer :

— que, parmi ces six dernières régions, deux (d et f) sont entièrement désertiques et qu'une troisième (c) l'est en grande partie ;

— que la flore de la zone holarctique va en se diversifiant du nord au sud, le nombre des régions situées sous une même latitude augmentant à mesure qu'on va vers les parties plus chaudes. Les régions macaronésienne, méditerranéenne, ouest- et centre-asiatique et sino-japonaise ont une flore très riche, très différente d'une région à l'autre et semblent avoir été d'importants centres formateurs d'espèces.

Plus au sud, il est vrai, on groupe en une seule région saharo-sindienne des pays formant une bande très étirée d'ouest en est. Mais il ne faut pas oublier qu'ici l'effet du climat désertique est intervenu pour appauvrir les flores, ne laissant subsister que celles des espèces qui étaient susceptibles de résister à ce climat. Cette zone est rangée par beaucoup d'auteurs dans la *Paleotropis*, mais ce point

est contesté par la majorité des spécialistes de la flore africaine. En effet, la flore du Sahara septentrional au nord du Tropique du Cancer est nettement d'affinité méditerranéenne : les espèces qui la constituent sont en grande majorité apparentées à des genres et à des familles représentés dans la région méditerranéenne beaucoup plus qu'à la flore des pays tropicaux situés plus au sud. Bien entendu, à mesure que l'on va vers le sud du Sahara, cet élément méditerranéen (ou plus exactement mésogéen au sens défini plus haut, p. 74) diminue d'importance tandis que la proportion des éléments tropicaux augmente; mais au niveau même du Tropique, dans le Sahara central, c'est le fond mésogéen qui domine encore. Il est donc plus logique de rattacher la région saharo-sindienne à la zone holarctique et de faire passer la grande coupure entre *Holarctis* et *Paleotropis* au niveau des espaces vides que contient le Sahara immédiatement au sud du Tropique du Cancer : Adrar de Mauritanie, Tanzezrouft, Ennedi.

Nous avons vu plus haut que les grandes zones floristiques pouvaient être caractérisées par des familles ou de grands genres endémiques. Par contre les régions d'une même zone, par exemple les régions de l'*Holarctis*, n'ont plus de familles propres mais seulement un endémisme au niveau du genre ou de l'espèce : ainsi le genre de plantes carnivores *Sarracenia* caractérise la région atlantico-américaine, les Dragonniers (*Dracæna*) la région macaronésienne, les genres *Linnaea* et *Phyllodoce* la région arctique (si l'on fait abstraction de leurs stations reliques dans les montagnes tempérées).

VI. — DOMAINES FLORISTIQUES DE L'EUROPE OCCIDENTALE (fig. 33)

L'Europe occidentale se partage entre trois régions : arctique, euro-sibérienne et méditerranéenne. Nous laisserons de côté la partie arctique qui n'intéresse que l'extrême nord de la Scandinavie.

La **région euro-sibérienne** peut être, en ce qui concerne l'Europe occidentale et centrale, partagée en **quatre domaines**.

1° Le **domaine atlantique**, comprenant le nord de la péninsule Ibérique, la majeure partie du territoire français, les îles Britanniques et les côtes orientales de la mer du Nord jusqu'à la Norvège. Il est très cultivé; presque partout, sauf dans les montagnes, les forêts sont souvent réduites à des lambeaux. Le climat est caractérisé par des pluies régulières et par de faibles écarts de température entre l'hiver et l'été, tandis

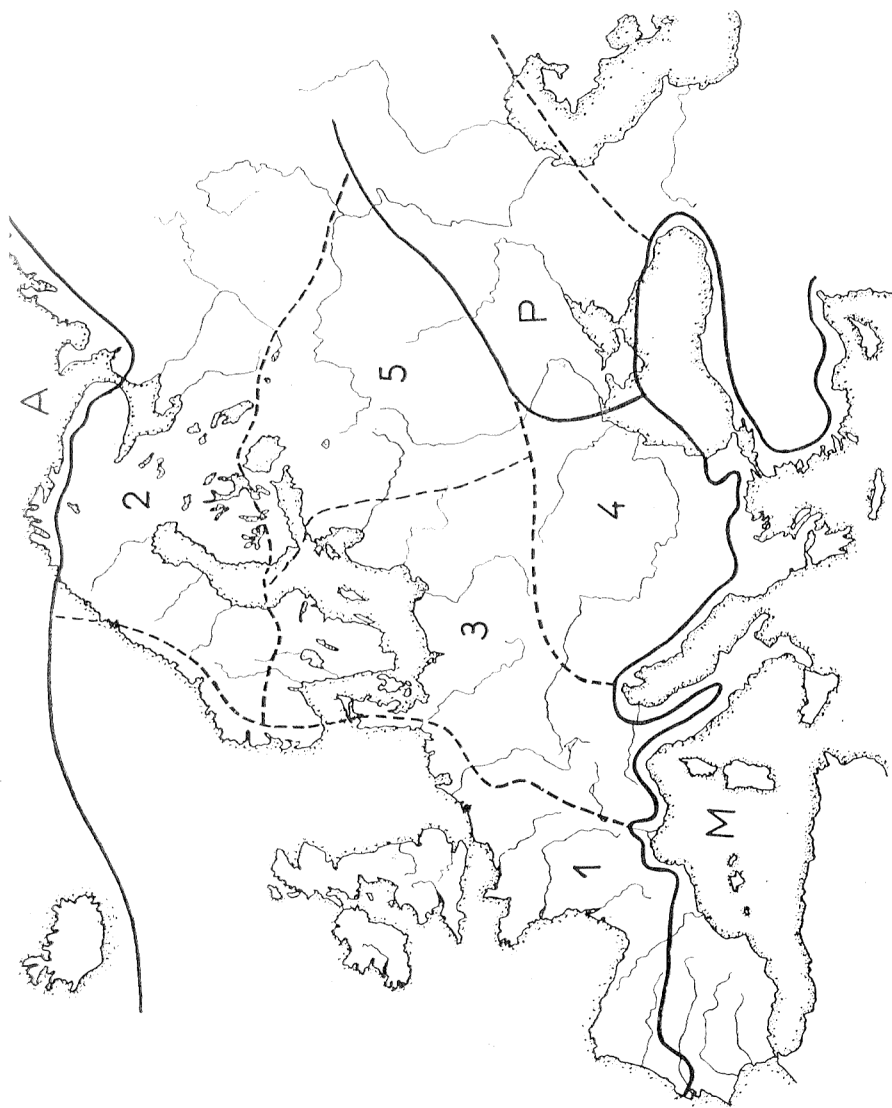


Fig. 33. — Régions et domaines floristiques de l'Europe occidentale et centrale.

A : région arctique; M : région méditerranéenne; P : région ouest-asiatique (représentée ici par son domaine pontique). 1 à 4, domaines de la région euro-sibérienne : 1 : domaine atlantique, 2 : domaine nordique, 3 : domaine médio-européen, 4 : domaine panno-nique, partie est-européenne, non étudiées ici. Le domaine des hautes montagnes n'a pas été distingué sur cette carte.

que, dans les trois domaines situés plus à l'est, le caractère continental se marque par une répartition plus inégale des précipitations et une grande amplitude thermique annuelle.

2° Le **domaine nordique**, couvrant la partie moyenne de la Scandinavie et se prolongeant dans le nord de la Russie.

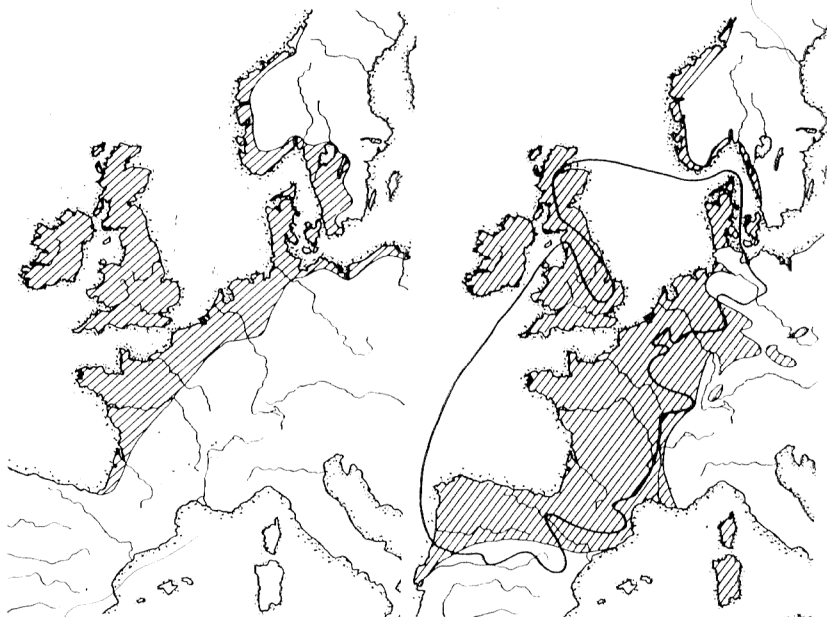


FIG. 34. — Aire de répartition de trois espèces caractéristiques du domaine atlantique.

A gauche, *Erica tetralix*, espèce eu-atlantique ne pénétrant pas dans le domaine médio-européen; à droite, *Genista anglica* (aire entourée d'un trait noir) et *Digitalis purpurea* (aire hachurée), espèces sub-atlantiques atteignant le Rhône et pénétrant, du moins la seconde, en Europe centrale et jusqu'aux îles Tyrrhéniennes.

3° Le **domaine médio-européen** commençant à l'ouest avec les Alpes, l'Apennin et les pays rhénans et se poursuivant à travers l'Allemagne, la Pologne et les pays baltes.

4° Le **domaine pannonique** correspondant aux pays danubiens et au sud de la Russie; la latitude méridionale et l'éloignement de l'Atlantique

font que le climat présente dans une partie de ce domaine un caractère plus continental favorisant la pénétration d'une flore orientale.

La partie européenne de la **région méditerranéenne** a été de même divisée en domaines : **ibérique, français, tyrrhénien** (ouest de la péninsule et îles italiennes), **adriatique, balkanique**. Leurs limites ne sont pas représentées sur la figure 33.

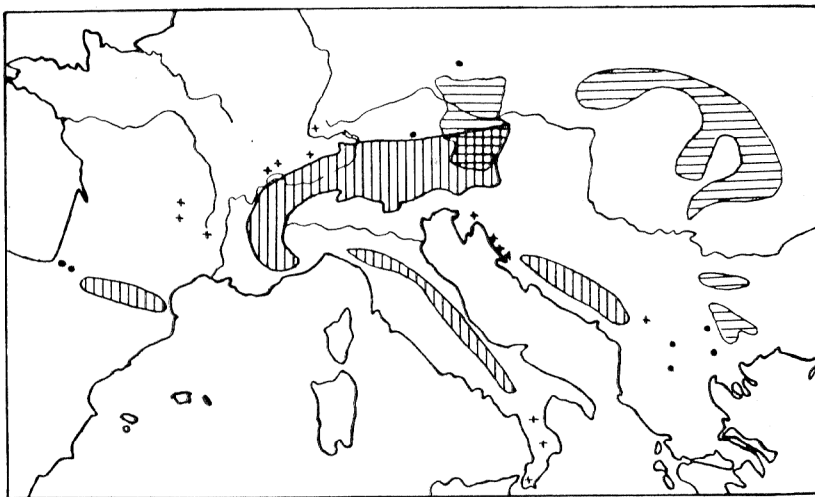


FIG. 35. — Le genre *Soldanella*, caractéristique possible d'un domaine des hautes montagnes d'Europe.

Seules les espèces de la section *Crateriformes* ont été figurées ici (d'après HEGI).

En hachures verticales, *Soldanella alpina*; les croix représentent des stations isolées. En hachures horizontales et en points, les autres espèces : *Soldanella montana* (Alpes orientales et Bohême), *Soldanella hungarica* (Carpates et Balkans), *Soldanella villosa* (Pyrénées occidentales).

On réunit souvent en un domaine des hautes montagnes, rattaché à la région euro-sibérienne, l'ensemble des régions supérieures des massifs alpins de l'Europe occidentale : Pyrénées, Alpes, Apennin, Tatras, Carpates, Corse. La question est assez controversée. Il est certain que la flore de haute montagne des Pyrénées, par exemple, représente un « secteur pyrénéen » bien individualisé; mais faut-il en faire un secteur occidental du domaine des hautes montagnes, ou bien un secteur de haute montagne du domaine atlantique? Dans la haute chaîne corse, le cortège méditerranéen et le cortège alpin sont tous deux appauvris, l'un par l'altitude, l'autre par l'ancienneté de la séparation avec le continent; faut-il voir ici un secteur corse du domaine des hautes montagnes, le retranchant ainsi de la région méditer-

ranéenne, ou un secteur de haute montagne du domaine tyrrhénien? Le problème se pose aussi pour la dorsale scandinave et peut-être également pour les montagnes d'Ecosse.

Les différents domaines méditerranéens, éloignés les uns des autres dans une région elle-même très fragmentée, présentent un endémisme non négligeable; par contre, l'endémisme est très faible dans les domaines de la région euro-sibérienne, exception faite des montagnes. Dans l'un et l'autre cas, il ne dépasse guère le niveau de l'espèce.

Mais si les différents domaines euro-sibériens peuvent être difficilement distingués les uns des autres par des endémiques, par contre ils peuvent être assez bien caractérisés par des limites d'espèces qui ne leur appartiennent pas nécessairement en propre, mais dont la répartition est néanmoins intéressante. On peut ainsi appeler **cortège atlantique** ou *élément atlantique* l'ensemble des plantes qui sont en Europe limitées à la région atlantique, et même distinguer un *élément eu-atlantique* auquel appartient par exemple la Bruyère *Erica tetralix* et un **élément sub-atlantique** qui s'avance plus loin vers l'est, comprenant notamment *Genista anglica* et *Digitalis purpurea* (fig. 34). Si l'on admet un domaine des hautes montagnes de l'Europe, il pourrait être caractérisé par le genre *Soldanella* (Primulacées), dont la répartition est donnée par la figure 35.

VII. — SECTEURS FLORISTIQUES DE LA FRANCE

Les domaines sont à leur tour divisés en territoires floristiques plus petits que l'on appelle des secteurs.

Ainsi le domaine méditerranéen français peut être divisé en quatre secteurs qui sont, d'ouest en est :

- a) le secteur du Roussillon, correspondant à la partie comprise entre la frontière espagnole et la vallée de l'Aude;
- b) le secteur languedocien, de l'Aude à l'embouchure du Rhône;
- c) le secteur provençal, du Rhône au cours inférieur du Var;
- d) le secteur préligure, le plus petit, compris entre l'embouchure du Var et la frontière italienne.

Il faudrait peut-être distinguer un cinquième secteur pour la région bas-rhodanienne et notamment pour la Camargue.

Enfin, la partie méditerranéenne de la Corse constitue un secteur spécial mais qu'il y a plutôt lieu de rattacher au domaine tyrrhénien à cause de ses affinités avec la flore sarde.

VIII. — APERÇU DES RÉGIONS FLORISTIQUES DANS LE MONDE

La division du globe en empires floraux et régions florales varie quelque peu suivant les auteurs, certains d'entre eux subdivisant l'empire paléotropical. Nous donnons ci-après, avec quelques modifications de détail, la division proposée par H. WALTER (1954), en rappelant pour mémoire les régions de l'empire holarctique (notons que cet auteur place la région saharo-sindienne dans la Paleotropis et rattache la partie occidentale de la Sibérie à la région européenne). Après le nom de chaque région figurent entre parenthèses les principaux pays auxquels elle correspond.

I. — EMPIRE HOLARCTIQUE (ou ZONE HOLARCTIQUE). Les numéros se rapportent à la figure 32.

1. *Région arctique-subarctique* (Alaska, nord du Canada, Islande, nord de la Scandinavie et de la Sibérie).
2. *Région euro-sibérienne* (Europe sauf la partie méditerranéenne, ouest de la Sibérie).
3. *Région est-sibérienne*.
4. *Région macaronésienne* (Canaries et Madère).
5. *Région méditerranéenne*.
6. *Région ouest-asiatique* (correspondant sensiblement aux régions pontique, aralo-caspienne ou irano-touranienne d'autres auteurs : Caucase, Iran, Turkestan occidental).
7. *Région centre-asiatique* (Turkestan oriental, Tibet, Mongolie).
8. *Région sino-japonaise* (Japon, Corée et nord-est de la Chine).
9. *Région saharo-sindienne* (Sahara et Arabie).
10. *Région pacifico-nord-américaine*.
11. *Région atlantico-nord-américaine*.

II. — EMPIRE PALÉOTROPICAL :

A) Groupe africain :

- Région soudanienne* (du Sénégal au Haut-Nil).
- Région éthiopienne* (Éthiopie et Somalie).

Région ouest-africaine (de la Guinée au bassin du Congo).

Région est-africaine (Tanganyika, Mozambique, Rhodésie).

Région sud-africaine (Angola, Transvaal, Orange, Natal).

Région malgache (Madagascar, Mascareignes, Seychelles).

B) Groupe asiatique :

Région indienne (péninsule Indienne et Ceylan).

Région sud-asiatique (Birmanie, Malacca, péninsule Indochinoise et sud de la Chine).

Région malaise (Indonésie, Philippines).

C) Groupe pacifique :

Région hawaïenne.

Région néo-calédonienne.

Région mélanésienne-micronésienne.

Région polynésienne.

III. — EMPIRE NÉOTROPICAL :

Région caraïbe (Amérique centrale et Antilles).

Région vénézuélienne-guyanaise.

Région amazonienne (nord du Brésil).

Région sud-brésilienne.

Région argentine (ou des Pampas).

Région andine (Pérou et Chili, à l'exclusion de la partie sud).

IV. — EMPIRE DU CAP :

Région du Cap (très localisée, mais bien différente de la région sud-africaine de la *Paleotropis*).

V. — EMPIRE AUSTRALIEN :

Région nord- et est-australienne.

Région sud-ouest australienne.

Région centre-australienne (désertique).

VI. — EMPIRE ANTARCTIQUE :

Région patagonienne (extrême sud de l'Amérique).

Région néo-zélandaise.

Région des îles antarctiques.

Remarquons que cette division du globe en régions florales n'est pas sans analogie avec celle qui est utilisée dans la géographie des animaux, où l'on distingue un certain nombre de grandes divisions correspondant sensiblement aux empires floristiques : holarctique, africaine, malgache, sud-asiatique, néo-tropicale, australienne, néo-zélandaise, polynésienne, hawaïenne et antarctique.

Nous avons renoncé ici à l'emploi du terme « province » parce qu'il désigne suivant les auteurs et les disciplines des territoires de valeur différente. Les zoolo-

gistes appellent ordinairement régions ce que nous nommons empires ou zones, et provinces ce que nous appelons domaines; c'est également dans ce dernier sens que certains auteurs de langue allemande emploient le mot « *Provinz* ». Ce terme de province est également utilisé, en géologie, pour désigner des territoires dans lesquels une même série stratigraphique est représentée par des faciès différents : ainsi on distingue une province ouest-européenne et une province russe au Carbonifère ou bien une province ouest-américaine et une province est-américaine; mais ce mot correspond suivant les auteurs à des territoires d'importance extrêmement variable.