Essai sur l'endémisme

Autor(en): **Favarger, C. / Contandriopoulos, J.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **71 (1961)**

PDF erstellt am: **27.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-50197

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.
Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.
Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Ein Dienst der *ETH-Bibliothek*
ETH Zürich, Rämistrasse 101, 8092 Zürich, Schweiz, www.library.ethz.ch

http://www.e-periodica.ch

Essai sur l'endémisme

Par *C. Favarger* et *J. Contandriopoulos*

Manuscrit reçu le 13 octobre 1961

Dans son célèbre ouvrage «Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer» (IXe Lief. p. 1028 et sq.) Rikli (1946) s'exprime ainsi:

«Der Endemismus ist ohne Zweifel eines der interessantesten Probleme der Pflanzengeographie; um so auffallender ist es, daß keine eingehende Darstellung desselben besteht; offenbar hat dazu niemand den nötigen Mut gefunden. Beim Durchblättern verschiedener pflanzengeographischer Werke konnte ich vielmehr eine gewisse Scheu vor diesem Problem feststellen.» Ces phrases, écrites en 1946, conservent leur valeur aujourd'hui. En effet, il manque toujours le travail d'ensemble dont notre savant compatriote déplorait l'absence. Certes, devant l'immensité et la complexité du sujet, nous partageons la réserve prudente de nos devanciers et nous n'avons pas la prétention d'aller beaucoup plus loin qu'eux.

Nous pensons toutefois que le problème de l'endémisme est de ceux auxquels les acquisitions récentes de la biosystématique et tout particulièrement de la cytotaxinomie peuvent apporter une utile contribution. Beaucoup de «vieux problèmes» de la biologie gagnent à être repris périodiquement à la lumière des acquisitions nouvelles de la science. Or nous ne croyons pas qu'une telle confrontation ait été tentée à propos de l'endémisme.

Les recherches poursuivies par l'un de nous (J. C.; à l'impression) sur la flore endémique de la Corse, nous ont amenés d'autre part à réfléchir, à propos d'un exemple précis aux méthodes que l'on pourrait employer à l'avenir dans l'étude d'une flore endémique. Ce sont les résultats de ces réflexions que nous tenterons d'exposer ici.

Comme chacun sait, il est impossible de définir avec précision la notion d'endémisme parce qu'elle est tout à fait relative. C'est le cas de répéter ici que «c'est l'échelle qui crée le phénomène». L'endémisme est fonction de l'étendue du territoire envisagé et du rang systématique d'un taxon. Comme l'a bien montré Good (1947, p. 48) on peut parler d'un taxon endémique lorsque l'aire de celui-ci est notablement inférieure à l'aire moyenne d'un taxon de ce rang. Par exemple, on peut dire d'une famille comme celle des Garryacées qu'elle est endémique d'un continent (l'Amérique du Nord) parce qu'en général l'aire d'une famille dépasse un continent. Cela n'aurait aucun sens pour une espèce, car la plupart d'entre elles ont une aire beaucoup plus petite.

La flore endémique qui peuple un territoire donné ne constitue pas un tout homogène et les divers éléments qui la composent peuvent avoir une signification très différente. C'est pourquoi il importe grandement, à notre avis, de procéder avant tout à un classement des taxa endémiques selon des critères aussi objectifs que possible.

Il faut bien convenir que les classifications en usage jusqu'ici ne sont pas entièrement satisfaisantes.

Lorsqu'on divise les taxa propres à un territoire donné en *microendémiques* et *mégaendémiques*, cette distinction est assez objective, du moins elle n'est pas plus subjective que la classification botanique elle-même. Les mégaendémiques sont les «bonnes espèces» ou les taxa d'un rang supérieur à l'espèce, c'est-à-dire des taxa caractérisés par une discontinuité morphologique assez profonde, par opposition aux microendémiques qui groupent les taxa infraspécifiques, parfois de simples micromorphes. A notre avis, il convient de baser la distinction entre mégaendémiques et microendémiques sur le seul degré d'autonomie ou de différenciation d'un taxon, autrement dit sur le rang systématique. Gaussen et Leredde (1949) ont employé le terme de mégaendémiques dans un sens un peu différent. Nous y reviendrons tout à l'heure (p. 389).

A côté de cela, on oppose couramment le *paléoendémisme* ou endémisme par conservation («Reliktendemismus») au *néoendémisme* ou endémisme par novation. Ces termes ont été discutés par Wulff (1950[1]) auquel nous nous permettons de renvoyer le lecteur.

Si tous les botanistes sont d'accord sur le principe de cette importante division, son application à la pratique se heurte parfois à des difficultés, tout particulièrement dans le cas des flores insulaires (voir ci-dessous p. 390). D'autre part, elle n'est pas exempte d'ambiguïté.

Pour certains auteurs, en effet, un taxon paléoendémique est avant tout un taxon relique, en «rétrogression», c'est-à-dire parvenu à la fin de son évolution et à la phase de régression de son aire (cf. Meusel 1943, p. 137). *Il n'est pas nécessairement né dans le domaine où de nos jours, il est endémique*, comme le prouvent par exemple les vestiges fossiles rencontrés ailleurs. Son domaine actuel est le dernier bastion auquel il s'accroche avant de disparaître. (Ex.: *Sequoia* en Californie, *Ginkyo* en Chine, etc.)

Pour d'autres phytogéographes, les taxa paléoendémiques sont simplement des taxa anciens. Ainsi, lorsque Braun-Blanquet (1923) analyse l'endémisme cévenol, il range parmi les paléoendémiques les taxa que «leurs affinités systématiques rapprochent surtout des espèces de Corse et de Sardaigne» par exemple: *Saxifraga Prostii* espèce affine de *Saxifraga*

---

[1] L'ouvrage de Wulff, en langue russe, date en réalité de 1932, mais nous avons utilisé la traduction anglaise.

cervicornis, *Armeria juncea* espèce affine de *Armeria multiceps*, «de Provence»: *Arenaria hispida* espèce affine d'*Arenaria cinerea*, «des basses Pyrénées orientales et de l'Espagne orientale.» Ces territoires faisaient partie de l'ancienne Tyrrhénide. Le processus qui a donné naissance aux endémiques cévenols a donc joué avant la période des grands effondrements «qui se sont étendus pendant le Pliocène au bassin occidental de la Méditerranée», c'est-à-dire au Miocène. Ces taxa sont donc anciens, ce sont des paléoendémiques.

On voit par là que certains phytogéographes insistent avant tout sur le *phénomène* de la *conservation* sur un territoire d'un taxon ayant aussi existé ailleurs, tandis que d'autres classent parmi les paléoendémiques les taxa qui *ont pris naissance dans un territoire donné*, pourvu que ce phénomène ait eu lieu *avant la fin de l'époque tertiaire*. De même, la notion de néoendémisme enferme à la fois l'idée de la jeunesse d'un taxon et celle du pouvoir morphogène particulier du territoire où ce taxon se rencontre («foyer de création»).

L'âge d'un taxon est toujours difficile à estimer correctement. Pour Braun-Blanquet (op. cit. p. 230) ce sont les glaciations qui marquent la limite entre les taxa paléoendémiques et les néoendémiques. L'auteur en effet parle d'endémiques paléogènes (tertiaires) et d'endémiques néogènes (post-tertiaires). Cette limite du début du Quaternaire, bien qu'assez commode, est arbitraire. D'autre part, nous pensons qu'on a trop souvent abusé du qualificatif d'*ancien*, appliqué à un taxon sur la base d'une appréciation légère, quand ce n'est pas pour des raisons sentimentales! Aux yeux de certains botanistes, une espèce ancienne a beaucoup plus de prestige qu'une forme jeune...

Comme jusqu'à nos jours, on ne possédait guère d'autre critère d'ancienneté que celui de l'isolement systématique, on en arrivait tout naturellement à confondre paléoendémiques et mégaendémiques d'une part, néoendémiques et microendémiques d'autre part. Pratiquement, la situation était la suivante:

un taxon endémique est isolé systématiquement, c'est un paléoendémisme;

un taxon ne représente qu'une sous-espèce ou une variété d'une espèce largement répandue ailleurs, c'est un microendémisme, donc un néoendémisme.

C'est à peu près ainsi que Briquet (1901) avait procédé pour la Corse en distinguant dans la flore orophile de cette île des types *paléogéniques* et *néogéniques* entre lesquels il introduit une catégorie intermédiaire «d'âge moyen», les taxa *mésogéniques*. L'auteur reconnaît cependant que pour distinguer ces types, on ne peut pas toujours se baser exclusivement sur le

rang systématique, car dit-il «il y a des types paléogéniques qui présentent ce fait curieux d'être certainement des types anciens et d'être cependant peu distincts au point de vue systématique, deux qualités qui paraissent au premier abord contradictoires.» (Cas des *Bunium corydallinum*, *alpinum*, *nivale*, etc.)

Braun-Blanquet (op. cit.) introduit d'autres critères pour distinguer les paléoendémiques du Massif Central de France, par ex. leur malléabilité faible, leur spécialisation écologique très accusée, enfin leur faible puissance d'expansion. Mais pratiquement, sur sa liste de paléoendémiques, il y a une majorité de bonnes espèces, tandis que ses néoendémiques groupent principalement des taxa dont les caractères distinctifs «portent sur des variations morphologiques peu importantes». C'est une preuve selon nous de l'égalité mentionnée plus haut:

méga = paléoendémiques
micro = néoendémiques.

Cette interpénétration des critères peut conduire, dans le cas des néoendémiques à une méconnaissance du sens de l'évolution. Car, que se serait-il passé, si l'on avait découvert la «variété» endémique, avant de rencontrer le «type» bien répandu ?

Nous nous expliquons: il existe en Corse une variété de *Phalaris arundinacea* appelée var. *Rotgesii*, assez peu distincte morphologiquement. C'est un microendémisme que Briquet aurait sans doute classé dans ses endémiques néogènes. Or, de Litardière (1949) a montré que la plante de Corse était diploïde, donc plus ancienne que le type bien répandu, qui est tétraploïde. La var. *Rotgesii* est donc une forme relativement ancienne. Si on l'avait découverte et baptisée avant le type, c'est ce dernier qui porterait l'épithète de variété, et la généalogie réelle serait ainsi consacrée par la nomenclature. La plante de Corse serait classée parmi les formes reliques (paléogènes) ce qu'elle est fort probablement. La var. *corsicum* de l'*Anthoxanthum odoratum* était considérée par Briquet comme une simple sous-variété. Le raisonnement «classique» en faisait un microendémisme, donc un néoendémisme. De nouveau ici, il s'agit d'une «race» diploïde (de Litardière, op. cit.) ancienne, probablement apparentée à l'*Anthoxanthum alpinum* du nord de l'Europe et des Alpes, et dont le caractère de relique ne peut guère être mis en doute.

L'âge des taxa, si important qu'il soit, n'est pas le seul critère à considérer dans l'étude d'une flore endémique. A notre avis, il est plus essentiel encore d'être renseigné sur leur *mode de formation* et sur leurs *rapports de parenté* avec les taxa comparables des régions avoisinantes. Les taxa endémiques d'un territoire sont-ils *à l'origine* des taxa plus répandus des régions voisines, ou bien *en descendent-ils* par un phénomène d'évolution ? Ou bien encore, les formes végétales endémiques et celles qui leur sont

affines ont-elles pris naissance *simultanément* à partir d'une souche commune ?

Nous venons de voir que les critères utilisés actuellement pour classer les formes endémiques peuvent conduire à des conclusions erronées concernant les rapports de filiation. De plus, la classification habituelle ne tient aucun compte du mode de formation très fréquent de taxa endémiques auquel nous venons de faire allusion, à savoir la *différenciation*[2].

Lorsqu'on dit par exemple, que le *Pedicularis elongata* est un endémisme des Alpes austro-orientales, cela signifie en réalité qu'un taxon primitif s'est différencié, en donnant *Pedicularis Barrelieri* à l'ouest et *Pedicularis elongata* à l'est. *L'Allium insubricum* «endémisme insubrien» résulte de la fragmentation d'un taxon primitif *Allium narcissiflorum* en *Allium pedemontanum* au Piémont et *insubricum* plus à l'est. Il n'est pas nécessaire de multiplier les exemples. Nous nous trouvons en présence d'un phénomène de *différenciation* qui s'exprime géographiquement par la *vicariance*.

R. von Wettstein (1898), le fondateur de la méthode géographico-morphologique, a expliqué d'une façon lumineuse comment un taxon A, en s'adaptant à des conditions nouvelles (soit qu'il envahisse un territoire nouveau, soit que les facteurs du milieu aient changé sur une partie du territoire primitif) donnait naissance à des taxa A' A'' A''' qui s'excluent d'abord complètement de leurs aires respectives et excluent aussi le taxon A. Si maintenant, à la suite d'un bouleversement quelconque, les aires primitivement juxtaposées s'isolent, on se trouve en présence d'endémiques (voir encore ci-dessous, p. 397).

Même si au cours de ces 50 dernières années l'explication à tendances lamarckiennes du savant autrichien a été remplacée par un point de vue darwinien, donnant la première place aux mutations suivies de sélection, cela ne change pas la signification géographique du phénomène. Wulff (op. cit. p. 68) par exemple, reprenant les hypothèses de Kerner et de Moritz Wagner, insiste sur les conditions spéciales qui existent à la périphérie de l'aire d'une espèce: fragmentation en petites populations, isolement, absence d'hybridation, conditions climatiques différentes qui permettent le maintien de types aberrants, etc. Une telle constellation de facteurs favorise la naissance de types spécialisés à la périphérie de l'aire d'une espèce variable.

Plus récemment, quand Cain (op. cit.) se référant aux travaux de Smith et Koch sur le genre *Espeletia*, explique la présence des nombreuses espèces endémiques de ce genre dans les paramos de l'Amérique

---

[2] Ce terme n'est pas pris ici dans le sens restreint de théorie de la différenciation de Guppy et de Willis (cf. Cain, 1944, p. 307 et sq).

du Sud, par l'*éclatement d'un syngameon primitif et polymorphe en petites populations spécialisées*, il ne fait que traduire en termes modernes ce que R. von Wettstein avait si bien décrit sur les gentianes européennes de la section *Endotricha* ou sur les *Euphrasia*.

Bien que la plupart des traités de géobotanique associent dans un même chapitre endémisme et vicariance, peu d'auteurs ont réalisé que ces deux notions étaient non seulement très voisines mais se recouvraient partiellement.

Drude (1890, p. 124), cependant avait saisi que les taxa vicariants qu'il appelle *korrespondierende, oder vicariierende Formen* ou encore *Repräsentationsformen* étaient endémiques chacun d'un territoire donné, lorsque l'aire commune de l'espèce ancestrale venait à être fragmentée à la suite d'événements géologiques. Les auteurs postérieurs à Drude ont en général séparé l'endémisme et la vicariance. Par contre, Gaussen et Leredde (1949), dans un intéressant travail sur l'endémisme aux Pyrénées, rattachent comme l'avait fait Drude, la vicariance[3] à l'endémisme. Leurs définitions sont très claires et il nous paraît utile de les reproduire.

«La réaction de ceux qui viennent aux Pyrénées pour la première fois est constante: les plantes ont pour eux une autre allure que celles qu'ils ont appris à connaître ailleurs. Cela prouve que les espèces communes aux deux chaînes présentent un début d'endémisme. Celles qui ont eu plus de temps pour se transformer ou dont la transformation fut plus rapide méritent des noms différents et sont des microendémiques. Si la transformation est ancienne, et c'est le cas des plantes qui colonisaient nos montagnes avant le Quaternaire, les deux plantes sont nettement définies, mais leur parenté est évidente: ce sont des endémovicariantes. Enfin, si les hasards de l'histoire ont fait disparaître l'une des deux, l'autre est une mégaendémique.»

Le terme d'endémovicariant dû à Gaussen et Leredde nous paraît très heureux. C'est pour une raison toute pratique que nous lui préférons une expression différente.

Nous déplorons un peu d'autre part que les auteurs précités[4] aient employé le terme de mégaendémique pour désigner des taxa endémiques dont les vicariants ont disparu, c'est-à-dire «pro parte» ce qu'on appelle couramment des paléoendémiques. En effet, dans le cas d'espèces systématiquement et géographiquement isolées sans vicariants connus, il est fort difficile de savoir s'ils ont pris naissance par différenciation d'une sippe

---

[3] Du moins un certain type de vicariance, avec aire disjointe.

[4] Précisons que Gaussen et Leredde n'avaient pas l'intention de traiter de l'endémisme en général.

primitive avec vicariance, ou de quelque autre manière. C'est pourquoi nous préférons réserver le terme de mégaendémiques aux taxa de haut rang («bonnes espèces» comprises) quel que soit leur mode de formation.

Il n'est certes pas étonnant que l'étude de l'endémisme soit restée jusqu'ici assez vague et purement descriptive. On ne disposait en effet d'aucun critère objectif pour décider si un taxon endémique était plus jeune ou plus âgé qu'un autre taxon largement répandu, ou bien s'il s'était formé en même temps que lui par différenciation (endémovicariance). Il n'y avait pas non plus de moyen sûr pour distinguer paléo et néoendémisme. Dans le cas des flores insulaires, ces discriminations sont particulièrement difficiles à faire, car on ne sait jamais si l'aire étroite d'un taxon insulaire est le résultat d'une régression ou de l'impossibilité matérielle d'une progression.

Wulff (op. cit.), le premier, à notre connaissance, a suggéré d'employer l'analyse cytotaxinomique à la solution de ces problèmes. Il pense qu'un taxon endémique diploïde doit être classé parmi les paléoendémismes, tandis que les néoendémismes auront en général des nombres chromosomiques élevés. Par exemple les endémiques *Agrostis planifolia* (Caucase) et *hissarica* (Asie centrale) ont $2n = 42$, tandis que les endémiques *Agrostis Biebersteinii* (Caucase) et *Agrostis Trinii* (est de la Sibérie) ont $2n = 14$. Les premiers doivent être considérés comme des néo et les derniers comme des paléoendémismes. Senn (1938) dans un important travail sur la cytologie des Légumineuses, parvient aux mêmes conclusions.

Cependant, à notre avis, ce critère, plus objectif que les autres, n'est pas infaillible et doit être employé «cum grano salis», car ainsi que nous l'avons dit ailleurs, il y a de très anciens polyploïdes (ce que nous avons appelé des *paléopolyploïdes*, Favarger, 1961). Stebbins (dans Cain, op. cit.) et Miss Manton (1950) ont insisté chacun de son côté sur le fait qu'un groupe complexe de diploïdes et de polyploïdes finit par ne plus être représenté que par ses membres polyploïdes «sénescents».

Il n'en reste pas moins que l'idée de Wulff est fort importante, les données cytotaxinomiques devant permettre de mieux comprendre les liens de parenté des taxa endémiques avec ceux des flores voisines.

Ce sont précisément ces liens de parenté, dans la mesure où l'analyse cytotaxinomique permet de les établir qui devraient servir de base, selon nous, à une classification vraiment biogéographique des taxa endémiques. Dans celle que nous allons proposer, la polyploïdie joue un rôle important. C'est en effet le seul moyen à peu près certain dont nous disposions actuellement pour savoir si un taxon est plus ancien qu'un autre, *s'il lui a donné naissance ou s'il en est issu*. Mais on peut prévoir et espérer qu'à l'avenir

d'autres moyens plus subtils permettront de savoir par exemple lorsque deux taxa diffèrent par leur nombre de base, quelle est la formule chromosomique la plus primitive. L'étude biochimique de constituants cellulaires, tels que les acides nucléiques permettront peut-être d'obtenir d'autres sources d'information objectives[5].

Nous proposons de répartir les taxa endémiques entre les classes suivantes:

1. Paléoendémiques (sensu stricto).
2. Schizoendémiques.
3. Patroendémiques.
4. Apoendémiques.

1. Par *paléoendémiques (sensu stricto)*, nous comprenons les taxa systématiquement isolés tels que genres monotypiques, espèces représentant à elles seules une section, etc. On ne leur connaît pas de taxa correspondants. Exemple: *Borrago laxiflora* et *Nananthea perpusilla* en Corse, *Berardia subacaulis* dans les Alpes maritimes, *Phyteuma comosum*, *Saxifraga arachnoidea*, *Campanula Zoysii* dans les Alpes austro-orientales, *Dethawia tenuifolia* aux Pyrénées et dans les chaînes cantabriques, *Xatartia scabra* en Cerdagne, *Saxifraga paradoxa* en Styrie et en Carinthie. De toute évidence, il s'agit ici de taxa anciens, en général peu variables, parfois en voie d'extinction. Ils ne sont pas nécessairement nés sur place et le plus souvent leur aire actuelle n'est qu'une aire relique d'un territoire beaucoup plus vaste, bien qu'il ne soit pas toujours possible d'en fournir la preuve. Le paléoendémisme ainsi défini est évidemment un endémisme *par conservation* ou *endémisme relictuel.*

Les paléoendémiques sont souvent diploïdes, mais non moins fréquemment polyploïdes, lorsqu'ils appartiennent à des groupes très anciens qui sont parvenus au bout de leur évolution cytologique. (Ex. *Berardia:* Favarger, 1959 a, de nombreuses espèces de Filicinées de l'île de Madère étudiées par Miss Manton, op. cit.) Ce sont alors des *paléopolyploïdes* (Favarger, 1961).

2. Les *schizoendémiques* = endémovicariants de Gaussen et Leredde sont des taxa qui résultent de la différenciation lente et progressive («gradual speciation»: Valentine, 1950; Valentine et Löve, 1958)

---

[5] Certains auteurs nous objecteront peut-être que les taxa polyploïdes ne sont pas nécessairement plus jeunes que les taxa diploïdes correspondants. Tant que nous ne serons pas mieux renseignés sur les chances de survie des mutants haploïdes (polyhaploïdes) que pratiquement d'ailleurs il serait fort difficile de distinguer dans la nature des taxa diploïdes primitifs, nous continuerons à penser avec tous les auteurs qui se sont occupés de ces questions que la relation généalogique va du diploïde (primitif) au polyploïde (dérivé) et que le phénomène est irréversible (cf. Cain, op. cit. p. 240).

d'un taxon primitif dans les diverses parties de son aire. Dans certains cas, l'isolement géographique *a précédé* le début de la différenciation, il en est la cause (par exemple dans le cas d'un taxon autrefois commun aux Alpes et aux Pyrénées qui, dans chacune de ces chaînes est représenté maintenant par une race spéciale en voie de devenir une espèce). Dans d'autres cas, la différenciation intervient dans les diverses parties du *territoire continu*[6] occupé par une espèce variable, selon le processus décrit par R. von Wettstein et sous l'influence de causes sur lesquelles nous reviendrons (p. 398).

Les aires des taxa vicariants sont d'abord juxtaposées. Qu'un bouleversement survienne et disloque l'aire primitive, chacun des taxa vicariants occupe alors une petite région isolée: ce sont des endémovicariants. Entre la vicariance au sens de R. von Wettstein (op. cit.) et de Vierhapper (1919) et le schizoendémisme, il y a évidemment des intermédiaires. C'est de nouveau une question d'échelle.

Quoi qu'il en soit, les taxa schizoendémiques sont d'origine commune, ils sont frères ou cousins germains. *Leur formation est simultanée*, ou à peu près simultanée. Comme ils sont nés par «gradual speciation», *ils auront toujours le même nombre de chromosomes*. Ce sont des vicariants vrais au sens de Löve (1954). Exemples: les *Draba* de la section *Aizopsis* dans les montagnes méditerranéennes, (Duckert et Favarger, 1960; Contandriopoulos, à l'impression), les *Potentilla*, grex *Crassinerviae*, en Corse, dans les Alpes et aux Pyrénées (Contandriopoulos, à l'impression), les différentes sous-espèces du *Pinus Laricio*, en Méditerranée (Emberger, 1960), etc.

Si nous préférons le terme de schizoendémiques qui rappelle le mode de formation de ces taxa par *éclatement* d'une souche primitive, à celui d'endémovicariants qui a le même sens, c'est surtout afin d'uniformiser notre nomenclature. Schizoendémique ensuite est plus restrictif qu'endémovicariant parce que les taxa que nous classons ici doivent avoir le même nombre chromosomique. Enfin, Gaussen et Leredde précisent que leurs endémovicariantes sont suffisamment distinctes pour porter des noms spécifiques différents, autrement dit sont des taxa déjà assez anciens. Dans notre idée, le schizoendémisme est avant tout un mode de formation, impliquant un rapport de parenté défini (espèces sœurs ou cousines germaines). Si le phénomène est ancien, les taxa schizoendémiques sont de «bonnes espèces», parfois même des genres distincts[7]. Le genre endémique corse *Morisia*, par exemple, présente des affinités incontestables avec les *Cossonia* d'Afrique du Nord, de sorte qu'on peut songer à

---

[6] Ou apparemment continu! (cf. p. 399).

[7] Il est exceptionnel qu'on puisse vraiment affirmer que deux genres sont vicariants (cf. p. 403).

une origine commune, évidemment très ancienne (Contandriopoulos, à l'impression). Mais il peut être à sa phase inchoative, et alors les taxa schizoendémiques sont des sous-espèces, parfois de simples races géographiques. Notre classification est indépendante de l'âge des taxa.

3. Nous réservons le nom de *patroendémiques* aux taxa qui sont restés diploïdes (et partant primitifs) dans un territoire donné alors que dans les contrées voisines, ils ont donné naissance à des taxa correspondants polyploïdes, c'est-à-dire à ce que Löve (op. cit.) nomme des *taxa de substitution*. L'aire de ces derniers est en général plus vaste, ils sont nés le plus souvent à la suite de croisements (allopolyploïdie), plus rarement par autopolyploïdie. Exemples de patroendémiques: *Biscutella laevigata* var. *Rotgesii*, *Phalaris arundinacea* var. *Rotgesii* en Corse; *Minuartia lanceolata* ssp. *Clementei* dans les Alpes cottiennes; *Lepidium hirtum* ssp. *atlanticum* dans les pozzines de l'Atlas (Quézel, 1957).

Le terme de patroendémiques ne signifie pas nécessairement que le taxon endémique A a donné naissance par filiation directe au taxon plus largement répandu B. En général, les choses sont plus complexes. A a donné naissance par schizoendémisme à A′ et ce dernier, par croisement avec un autre taxon, a produit B. Parfois, le taxon A′ existe encore ou bien il a été absorbé par le ou les taxa polyploïdes. Nous avons montré ailleurs (Contandriopoulos et Favarger, 1959) que le *Chrysanthemum tomentosum*, espèce diploïde endémique des hautes montagnes de la Corse était apparenté à la f. *pseudotomentosum* du *Chrysanthemum alpinum*, qui occupe un domaine étroit dans les Alpes maritimes. Cette forme, de même que les formes *hutchinsiifolium* et *Tatrae* (également diploïdes) représentent les restes des populations primitives de l'espèce *Chrysanthemum alpinum*, qui étaient proches de l'espèce de Corse. Par contre, la f. *cuneifolium* (tétraploïde) est un taxon plus récent et conquérant, dont il est probable qu'il supplantera les autres dans les Alpes à plus ou moins brève échéance. Ainsi, en Corse, le *Chrysanthemum tomentosum* resté proche de la souche du groupe n'a pas varié; par contre, sur le continent, le taxon correspondant a donné naissance à des polyploïdes. *Chrysanthemum tomentosum* est un *patroendémisme*.

Les taxa patroendémiques ont été en général très mal compris. Lorsqu'il s'agit de formes végétales assez peu distinctes morphologiquement, on en a fait des variétés de taxa plus largement répandus, ce qui accrédite l'idée que ce sont des microendémismes, donc des néoendémismes! (cf. p. 387). Or, en réalité, ce sont des formes plus anciennes que leurs taxa correspondants. On les aurait jugés tout autrement s'ils avaient été découverts en premier. Même maintenant, on peut se demander s'il est raisonnable de continuer à les traiter comme des variétés d'une espèce polyploïde, alors qu'ils lui ont donné naissance! D'autres taxa patroendé-

miques sont de bonnes espèces, tel le *Pinguicula Corsica* ($n = 8$) ancêtre probable de quelques taxa du continent (*Pinguicula grandiflora* $n = 16$, *Pinguicula leptoceras* $n = 16$, d'après Contandriopoulos, à l'impression).

4. Les taxa apoendémiques représentent le cas inverse du précédent. Nous appelons ainsi les formes végétales qui ont pris naissance dans une région déterminée par polyploïdisation à partir d'un taxon ± largement répandu dans les contrées avoisinantes et diploïde ou en tout cas moins fortement polyploïde. Exemples: *Cerastium stenopetalum* et *Linaria hepaticaefolia* en Corse (J. Contandriopoulos, à l'impression); *Androsace brigantiaca*, en quelques points des Alpes du Dauphiné. (Cf. Favarger, 1958); *Artemisia atlantica* et *Campanula filicaulis* var. *pseudoradiosa* dans l'Atlas (Quézel. op. cit.) *Ranunculus venetus* dans le Tyrol du Sud et la Vénétie (Landolt, 1954) *Alchemilla faeröensis* en Islande (Löve et Löve, 1956) *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis* (Favarger, 1960) *Ranunculus montanus* sens. stricto dans les Alpes centrales et orientales (Landolt, 1954).

Ce cas présente une complication lorsqu'un même taxon diploïde a différencié dans deux régions éloignées des taxa polyploïdes très voisins morphologiquement mais non identiques. Exemple: *Plantago subulata* diploïde et méditerranéen a différencié la sous-espèce tétraploïde *insularis*, sur les hautes montagnes de la Corse et la variété *atlantis* également tétraploïde, dans l'Atlas. Les deux taxa polyploïdes sont des *apoendémiques vicariants*. Si l'ancêtre diploïde disparaissait, on retomberait sur le cas des schizoendémiques, mais ceux-ci seraient polyploïdes comme le sont, par exemple, *Genista corsica* et *Genista scorpius* dont l'ancêtre diploïde n'est pas connu.

Enfin, on pourrait baptiser *cryptoendémiques* des taxa non reconnus encore par les systématiciens mais différant par leur nombre chromosomique de taxa plus répandus. Il s'agit d'une classe provisoire, comme les *Fungi imperfecti*, car les races chromosomiques, même si elles sont peu distinctes morphologiquement devront bien un jour être traitées par les systématiciens. Les cryptoendémiques sont l'inverse de ce que Gaussen et Leredde appellent avec humour les «endémismes par ignorance». (Ex.: la race à $n = 81$ de *Cerastium holosteoides* (Söllner, 1954) en Corse, la race tétraploïde de *Polygala serpyllifolia*, en Corse (Glendinning, 1960).

Dans la classification que nous proposons, nous avons tenté d'appliquer les données de la cytotaxinomie à l'analyse de l'endémisme et en particulier, nous avons voulu distinguer les deux processus de formation d'espèces (ou plus généralement de taxa) auxquels Valentine (1950), puis Valentine et Löve (1958) ont donné les noms de «gradual speciation» (schizoendémisme) et «d'abrupt speciation» (patro et apoendé-

misme). Nous sommes persuadé, en effet, que ces deux processus trahissent des événements historiques différents.

Notre système offre un certain nombre d'avantages:

1. La classification exposée ci-dessus ne donne plus la première place à la notion d'*âge des taxa endémiques* dont nous avons vu qu'elle était souvent bien difficile à estimer. En effet, les paléoendémiques mises à part, qui sont toujours des taxa anciens, chacune des autres classes peut comprendre des taxa relativement âgés et d'autres beaucoup plus jeunes. Le critère d'âge n'intervient plus qu'en second lieu, lorsqu'on désire établir une discrimination parmi les schizo ou les apoendémiques par exemple.

2. Mieux que la classification en vigueur jusqu'ici, la nôtre permet de distinguer dans la flore endémique d'une contrée les taxa qui se sont formés sur place *(endémiques autochtones)* de ceux qui ont probablement trouvé là une *position* de *repli*. Les schizo et les apoendémiques[8] appartiennent à la première catégorie, les paléo et les patroendémiques, à la deuxième. Nous manquons en général de sources d'information pour savoir si un taxon paléo ou patroendémique est né sur place ou bien s'il a émigré secondairement dans la contrée où il est endémique aujourd'hui. La question n'a peut-être pas une importance capitale. Une espèce paléoendémique de Corse, par exemple, peut avoir pris naissance sur le continent européen, ou africain et avoir été refoulée en Corse où elle s'est maintenue (endémiques non autochtones). Mais le plus souvent, la Corse faisait partie de l'aire primitive de cette espèce qui s'étendait à l'ancien continent tyrrhénien (exemple de l'*Arenaria balearica*). Dans ce cas, le taxon est bien *autochtone* en Corse, mais il n'est pas *né là plutôt qu'ailleurs*. C'est pourquoi nous pensons qu'on ne peut s'appuyer sur les paléo et les patroendémiques pour démontrer qu'un territoire a fonctionné comme «foyer de création» (Christ, 1883) ou pour employer une expression plus moderne, que l'évolution des taxa s'y trouve accélérée. Il s'agit d'*endémisme* passif, et *non actif*.

3. Chacune de nos catégories offre une signification historique et biogéographique particulière que nous allons tenter de préciser.

Le *paléoendémisme* et le *patroendémisme* représentent ensemble la *composante conservatrice de l'endémisme*. Plus grand sera le nombre de taxa appartenant à ces deux classes et plus nous serons en droit de dire qu'une flore endémique est relictuelle. Bien entendu, l'ampleur de l'isolement systématique des paléoendémiques, le nombre de taxa de haut rang (genres, sections de genre, etc.) qui figurent dans ce groupe, renseigneront sur l'âge de cette fraction de la flore.

---

[8] Voir cependant la réserve p. 402 concernant les apoendémiques.

Les causes favorisant ce rôle conservateur sont assez variées: l'ancienneté du territoire, l'absence de grands bouleversements à des époques récentes ou subrécentes, un climat favorable à la vie végétale pendant le Tertiaire et le début du Quarternaire sont des facteurs auxquels on peut songer. L'isolement aussi a joué un rôle, non pas tellement dans la genèse de ces taxa qu'en les préservant de l'invasion d'une flore d'immigrants plus jeune et plus agressive. La flore d'Islande (Löve et Löve, 1956) n'a probablement pas été isolée depuis beaucoup moins de temps que la flore de Corse et pourtant, elle ne renferme aucun taxon paléoendémique ou patroendémique. Les glaciers «ont passé là».

On pourrait nous objecter que nos paléoendémiques ne sont que des schizoendémiques dont le taxon correspondant a disparu par la faute des «hasards de l'histoire», ainsi que l'admettent Gaussen et Leredde. Mais il est impossible d'en fournir la preuve. On pourrait tout aussi bien admettre, s'ils sont polyploïdes, que ce sont des apoendémiques dont le taxon correspondant diploïde a disparu. Quel a pu être le taxon correspondant de *Phyteuma comosum*, était-il diploïde ou polyploïde ? On ne le saura jamais. C'est pourquoi une telle objection nous paraît formelle. Même si toutes les paléoendémiques d'un territoire s'étaient formées suivant l'hypothèse de Gaussen et Leredde, il n'en resterait pas moins vrai que ces plantes ont *survécu* là où elles se trouvent de nos jours tandis qu'ailleurs, les taxa correspondants ont disparu. C'est pourquoi nous avons pu dire du paléoendémisme et du patroendémisme qu'ils représentaient la *composante conservatrice* de l'endémisme.

Le *patroendémisme* (du moins dans la flore d'Europe) est le signe d'une histoire calme ou peu troublée au début du Quaternaire. Si *Chrysanthemum tomentosum* et *Biscutella laevigata* var. *Rotgesii* se sont conservés en Corse, c'est que ces taxa ont été maintenus relativement à l'abri des bouleversements de flores dus aux glaciations qui, sur le continent, ont conduit à la genèse des taxa polyploïdes correspondants. Mais on peut penser aussi que la petitesse des populations corses de ces deux taxa a prévenu la formation de polyploïdes dans l'île. Ainsi, le patroendémisme serait également un apanage des petites populations. Ce phénomène apporte une preuve indirecte en faveur de l'importance de l'*allopolyploïdie* dans la genèse des taxa polyploïdes. Ehrendorfer (1959) a conclu de ses travaux sur les genres *Galium*, *Knautia* et *Achillea* que l'autopolyploïdie n'avait joué qu'un rôle très subordonné dans l'évolution des nombreuses sippes européennes de ces genres.

Il serait intéressant de voir si le nombre des taxa patroendémiques n'est pas en fonction inverse de l'étendue des populations. L'intérêt essentiel du patroendémisme est de montrer que dans un certain territoire, l'évolution de quelques taxa s'est ralentie, ou a cessé (petitesse des popu-

lations), alors qu'elle s'est poursuivie dans une contrée voisine. Il y a donc ici une différence dans le *rythme de l'évolution*.

Le *schizoendémisme* n'a pas du tout la même signification que les deux catégories que nous venons d'examiner. Cette fois, il s'agit bien du pouvoir que possèdent certains territoires d'induire ou de favoriser la naissance de taxa nouveaux. C'est un *endémisme actif*. Cependant, ce n'est qu'une *propriété relative*, puisque le schizoendémisme (par définition) implique la *différenciation*. Analyser les causes du schizoendémisme revient à étudier l'origine de la vicariance, problème fort difficile, comme le constate Wulff (op. cit. p. 67). Nous ne pouvons le faire ici en détail et nous nous contenterons de l'esquisser.

A priori, on peut concevoir deux processus de formation de taxa schizoendémiques (cf. p. 392).

1. *L'isolement précède la différenciation, il en est la cause principale.* Deux territoires peuvent posséder en gros la même flore, ou tout au moins un large fond de taxa communs, avec possibilités d'échanges. Exemples: la Corse et la Ligurie, avant la séparation de l'île, les Pyrénées et les Alpes maritimes autrefois réunies par le système pyrénéo-provençal, etc. L'isolement, provoqué par un phénomène géologique brutal, en empêchant les échanges et les croisements, va favoriser une évolution divergente des taxa encore capables de varier, suivant le mécanisme décrit par Gaussen et Leredde. Par exemple, *Ranunculus Gouani* et *Ranunculus ruscinonensis* sont endémiques aux Pyrénées, *Ranunculus aduncus*[9] et *Ranunculus Grenierianus* aux Alpes (Landolt, 1954 et 1956). Ce sont des schizoendémiques. La question de savoir si les taxa alpins ou pyrénéens sont les plus primitifs nous paraît actuellement insoluble car nous manquons de base objective pour la trancher. C'est d'ailleurs, dans beaucoup de cas, un faux problème. L'hypothèse la plus vraisemblable est que les taxa alpin et pyrénéen résultent de la différenciation d'une souche commune.

Les causes de l'évolution divergente sont multiples. Elles tiennent aux différences de climat, ou d'une façon générale de conditions écologiques qui peuvent aller en s'accentuant dans deux territoires isolés. Celles-ci ne sont peut-être pas aussi importantes qu'on pourrait le supposer à priori, car les taxa vicariants vivent en général dans des associations semblables, également vicariantes, qui comprennent des espèces communes aux deux territoires et sont l'expression de milieux semblables quoique non identiques. D'autres causes sont les facteurs de concurrence qui ne sont jamais tout à fait les mêmes, lorsque la composition de deux flores est différente

---

[9] *Ranunculus aduncus*, il est vrai se rencontre aussi dans la Sierra Segura (Landolt, 1956).

au départ, ce qui est le fait du hasard. Ce facteur a été mis en lumière déjà par Ch. Darwin. Il paraît particulièrement important dans l'endémisme insulaire[10]. D'autre part, entre deux populations isolées, il y a souvent au départ une différence fortuite dans le spectre des biotypes qui la composent.

L'isolement n'est pas seulement la condition «sine qua non» du phénomène, mais il contribue à l'accélérer. Si les populations séparées sont suffisamment petites, elles peuvent donner lieu au phénomène de la fixation aléatoire de gènes non adaptatifs (phénomène de Sewal Whrigt) sur lequel Stebbins (1954) a attiré l'attention, ou, ce qui revient au même, à une spécialisation qui accompagne la perte d'un certain nombre de biotypes et la diminution du potentiel de variabilité (cf. Cain, op. cit. p. 238).

2. *La différenciation se produit en premier et aboutit à la vicariance.* Une dislocation des aires a lieu ensuite, entraînant le schizoendémisme. La deuxième étape du phénomène est facile à comprendre, elle transforme les taxa vicariants en endémovicariants ou schizoendémiques, avec bien entendu des étapes intermédiaires (cf. p. 392) reconnaissables aux aires disjointes. Un coup d'œil jeté à la carte II de l'ouvrage célèbre de R. von Wettstein présentant la distribution de l'espèce collective *Gentiana campestris* nous suggère la réflexion suivante: si une nouvelle période glaciaire intervenait, l'aire commune de l'espèce serait disloquée et on aurait par exemple *Gentiana hypericifolia* endémique aux Pyrénées, *Gentiana campestris*, endémique alpine, et *Gentiana baltica*, endémique aux Iles britanniques. Mais il n'est point nécessaire de se livrer à des vues futuristes... Merxmüller (1952) a montré que dans les Alpes, la différenciation des sippes («Sippengliederung») a précédé les glaciations qui n'en sont donc pas la cause. Par contre, les glaciations sont sans doute le facteur qui a fait de taxa vicariants, des schizoendémiques aux aires parfois morcelées. Entre la vicariance *sensu stricto* et le schizoendémisme, il n'y a pas de limite bien tranchée. *Achillea nana* et *Achillea Clavenae* sont deux espèces vicariantes, mais on peut dire aussi que la première est endémique des Alpes occidentales et centrales et la seconde des Alpes orientales.

Quant à la première étape, la naissance de sippes vicariantes, elle est plus difficile à expliquer. Prenons l'exemple si fréquent de taxa alpins différenciés en une sippe occidentale et une sippe orientale. R. von Wettstein supposait l'envahissement de territoires nouveaux ou un changement de climat dans une partie de l'aire. Aucune de ces explications ne nous paraît bien satisfaisante. Il est difficile d'admettre que le climat des Alpes ait été uniforme au début et soit ensuite devenu différent à l'est et

---

[10] Voir le récent article de A. Davy de Virville sur l'endémisme aux Canaries.

à l'ouest. Nous ne pensons pas non plus qu'une sippe soit née d'abord dans les Alpes occidentales et ait ensuite envahi le reste de l'arc alpin. La chose est probablement possible dans certains cas, mais sûrement pas dans tous. De même la vicariance écologique du type calcicole-calcifuge ne peut avoir pris naissance ainsi. Depuis que les Alpes existent, il y a eu des roches sédimentaires et des roches cristallines![11]

Nous pensons plutôt qu'à l'origine un taxon polymorphe, riche en biotypes et euryoïque a dû occuper toutes les Alpes. La sélection a produit peu à peu un *triage des biotypes* sur les milieux différant soit par le climat soit par la nature des roches. Ainsi se sont formées les sippes actuelles sténoïques et spécialisées. Lorsqu'il existe, par exemple, dans les Alpes centrales, des formes intermédiaires non hybridogènes entre les sippes orientale et occidentale, celles-ci représentent les restes de la population primitive variable et riche en biotypes, non encore spécialisée. Il est clair que l'isolement géographique et les autres facteurs invoqués sous 1 jouent aussi un rôle essentiel dans ce phénomène, car si les divers biotypes pouvaient se croiser sans cesse, la population garderait sa variabilité première. C'est donc aux extrémités de l'arc alpin que le phénomène de la différenciation a dû commencer (du moins dans le cas de la vicariance occidentale-orientale)[12].

Que le schizoendémisme ait pris naissance selon le premier ou le deuxième processus, nous nous croyons autorisés à dire que les taxa schizoendémiques ont une origine commune, qu'ils sont frères ou cousins germains. En fait, les auteurs qui ont analysé la vicariance, R. von Wettstein et Vierhapper (op. cit.), en particulier, l'envisagent bien comme l'éclatement d'un taxon primitif (ce que fait ressortir le mot de schizoendémisme). Si l'on prend à la lettre le texte de R. von Wettstein (op. cit. p. 31), le taxon primitif A doit persister à côté des taxa auxquels il a donné naissance. Si c'était vraiment le cas, les taxa vicariants ne seraient pas frères ou cousins, mais il y aurait, entre l'un d'entre eux et les autres, un rapport de filiation. En fait, les exemples présentés par ce savant ne laissent guère de doute sur la pensée de l'auteur. Les *Gentiana baltica*, *campestris*, *hypericifolia*, proviennent d'un même taxon primitif, lequel n'existe plus. Il serait donc vain de rechercher si *Gentiana campestris* est plus ancien que *Gentiana baltica*.

Il est un cas de «gradual speciation» où la relation de parenté entre les taxa vicariants n'est peut-être pas du type habituel, c'est celui d'un taxon

---

[11] Que la couverture calcaire ait été plus importante autrefois qu'aujourd'hui, comme l'admettent Merxmüller (op. cit.) et Zwicky (1957) est fort vraisemblable.

[12] Nous ne parlons pas ici des cas de vicariance où l'une des sippes est polyploïde (Favarger, 1959b) car il relève de l'apoendémisme, et il devrait probablement être appelé plutôt «pseudovicariance».

variable qui produirait par mutation et à la périphérie de son aire une série d'endémiques très localisés. Ceux-ci seraient plus jeunes que le taxon central et on les a considérés en général comme des néoendémiques. Ne devraient-ils pas figurer parmi nos apoendémiques, même s'ils ne sont pas polyploïdes ? En réalité, nous n'en savons rien et ils pourraient fort bien représenter aussi des patroendémiques. Un exemple illustrera la chose. Lüdi, (in Hegi, 1926) admet qu'une espèce primitive *Androsace alpina* a produit à la périphérie de son aire les taxa endémiques locaux *Androsace brevis*, *Androsace Wulfeniana*, *Androsace Hausmanni*, etc. La cytologie ne permet pas de confirmer cette hypothèse ni non plus de l'infirmer, en tout cas pour *Androsace brevis*, qui possède le même nombre de chromosomes qu'*Androsace alpina* (cf. Favarger, 1958). Merxmüller (op. cit.) se demande si les petites espèces *Androsace brevis*, etc., ne sont pas au contraire des paléoendémiques, et l'*Androsace alpina*, un taxon plus jeune. Tant que nous n'aurons pas d'autre critère objectif que la polyploïdie pour estimer l'âge relatif des taxa, de tels problèmes resteront sans solution. En attendant, on peut classer les espèces endémiques d'*Androsace* que nous avons citées parmi les schizoendémiques. Convenons cette fois que ce sont des schizoendémiques «par ignorance».

En résumé, les conditions du schizoendémisme sont les suivantes:

1. Variabilité propre d'un taxon.
2. Différences dans les conditions de vie aux divers territoires qu'il occupe.
3. Isolement spatial (ou géographique).

Dans le premier processus (p. 397) 3 agit avant 2, dans le deuxième processus (p. 398) 3 se combine avec 2 pour produire des taxa vicariants (isolement «en petit») puis, intervient massivement pour transformer la vicariance en endémovicariance. Le schizoendémisme est donc avant tout une fonction de l'isolement. En outre, il signifie que l'évolution a procédé dans un territoire *suivant le même rythme* qu'ailleurs, c'est-à-dire là où vivent les taxa endémovicariants. Mais cette évolution est *divergente*, c'est-à-dire qu'elle aboutit à des taxa différents, pour les raisons que nous avons analysées ci-dessus.

L'évolution parallèle que stipule la théorie des origines polytopiques, chère à Briquet (op. cit.) n'est pas à exclure complètement. Mais elle nous paraît hautement improbable, sauf dans le cas de taxa d'un rang très subordonné (simples mutants). Nous partageons sur ce point l'opinion des phytogéographes modernes tels que Cain, Wulff, Rothmaler (1955). L'abondance des schizoendémiques dans les montagnes méditerranéennes par exemple est un argument qui plaide contre l'évolution parallèle.

Avec le schizoendémisme, l'*apoendémisme* est la composante novatrice de l'endémisme. C'est également un *endémisme actif*. Tandis que les taxa schizoendémiques et leurs vicariants sont contemporains, les apoendémiques sont plus récents que les taxa correspondants. De plus, l'apoendémisme représente une sorte d'*accélération de l'évolution* d'un taxon dans une région donnée, puisqu'ailleurs, le même taxon est resté diploïde et n'a pas varié. Le rythme de l'évolution est différent comme dans le patroendémisme, mais les signes ont changé.

En analysant l'apoendémisme, il paraît possible de le ramener à deux causes:

1. L'apoendémique est un *allopolyploïde*. Dans ce cas l'apoendémisme résulte probablement d'un mélange de flores provoqué par des bouleversements et des migrations. Une île comme la Corse qui fut réunie à plusieurs reprises au continent pendant l'époque Tertiaire par des ponts effondrés par la suite, a pu être envahie par des éléments floristiques venus d'ailleurs qui se sont mélangés entre eux ou avec la flore autochtone. Un taxon comme *Cerastium stenopetalum* est probablement un allopolyploïde sinon interspécifique, du moins interracial. La même explication vaut peut-être dans les Alpes pour *Androsace brigantiaca*, *Arenaria ciliata* ssp. *bernensis*, *Ranunculus venetus* (cf. Landolt, 1954). Aux Pyrénées, *Arenaria purpurascens* ($n = 23$) est probablement un ancien allopolyploïde puisqu'il existe des A. à $n = 11$ et d'autres à $n = 12$ ou bien des espèces à 14 et à 9. (Favarger, non publié.)

Si paradoxal que cela puisse paraître, l'endémisme dans ces cas, serait dû à un mélange d'éléments floristiques brusquement mis en présence, alors qu'en général, il est dû à l'isolement. L'isolement peut cependant jouer un rôle dans l'apoendémisme, en empêchant le taxon apoendémique de se répandre plus loin et de perdre son caractère d'endémique (îles!). Stebbins (1954) parmi les causes de l'endémisme aux hautes montagnes, cite «la grande possibilité pour l'hybridation entre des espèces adoptées aux milieux différents». Dans les Alpes, des conditions favorables à l'hybridation ont été certainement créées par les périodes glaciaires. Or l'hybridation est fréquemment suivie de polyploïdisation donc d'une formation de taxa apoendémiques.

2. L'apoendémique est un *autopolyploïde*. La genèse de ceux-ci implique probablement aussi un phénomène de migration. On sait que la polyploïdie confère souvent à un taxon le pouvoir d'envahir de nouveaux territoires. La plupart des auteurs qui ont étudié le problème géobotatequeque des migrations sous cet angle (par exemple Löve, 1954) admetntin que la polyploïdie a *précédé* la migration. Ainsi, on peut admettre que la polyploïdie (probablement une autopolyploïdie) a conféré au taxon méditerranéen et littoral *Plantago subulata* d'envahir l'étage sans arbre de la

Corse *(Plantago insularis)* ou de l'Atlas (var. *atlantis*). Certains taxa apoendémiques ne seraient donc pas rigoureusement autochtones mais auraient pu prendre naissance sur la marge du territoire qu'ils occupent actuellement. Cela expliquerait la présence dans les Maures du taxon apoendémique corse *Ranunculus Revelieri* qui serait devenu polyploïde *avant* d'émigrer en Corse. Mais la chose n'est pas certaine, car l'endémique corse aurait pu être amené aux Maures par les oiseaux. Il n'est pas toujours prouvé que la polyploïdie ait précédé l'envahissement d'un territoire neuf. A priori, on peut aussi concevoir que la polyploïdie constitue une réaction d'un taxon à des conditions nouvelles, la conséquence d'une sorte de «dépaysement». Il est assez suggestif de constater que deux taxa apoendémiques de Corse: *Ranunculus Revelieri* et *Polygala serpyllifolia* (Glendinning, op. cit.; race tétraploïde, cryptoendémique, c'est-à-dire non reconnue encore par les systématiciens), se trouvent précisément à la limite ouest de leur aire méditerranéenne. Ils ont fort bien pu envahir la Corse d'*abord* et devenir polyploïdes *ensuite*. Dans ce cas, il faudrait pouvoir trouver en Corse le taxon diploïde correspondant. C'est le cas pour la renoncule *(Ranunculus ophioglossifolius)* alors que nous manquons d'information sur le *Polygala*.

Ce qui nous intéresse dans l'endémisme, c'est avant tout le degré *d'autonomie biogéographique* d'un territoire, par rapport aux territoires voisins, ainsi que la nature des *liens de parenté* entre les taxa endémiques et ceux (endémiques ou non) des régions voisines. Notre méthode semble répondre à cette première préoccupation. Rappelons que les paléoendémiques sensu stricto ne peuvent nous dire grand-chose à ce sujet, leur signification de formes reliques est différente. Les trois autres catégories, par contre, nous éclairent sur les «relations extérieures» de la flore endémique. Le schizoendémisme, en particulier, nous apprend quels sont les territoires avec lesquels une flore insulaire, par exemple, *a eu autrefois des éléments en commun*. Ces éléments communs à tout un vaste territoire ont subi une évolution divergente dont le rythme fut cependant le même partout. Très souvent, les vicariants des taxa schizoendémiques sont endémiques aussi, bien que cela ne soit pas obligatoire. En Corse, (J. Contandriopoulos, à l'impression) le pourcentage le plus élevé de schizoendémiques se rencontre dans l'élément orophile centre et sud-européen, ce qui prouve, selon nous, l'existence d'anciens systèmes montagneux reliant la Corse aux Pyrénées et peut-être à l'Apennin et au Balkan. Dans la flore des basses altitudes, c'est avant tout dans l'élément ouest-méditerranéen que les schizoendémiques de Corse ont leurs vicariants: preuve de l'existence de l'ancien continent tyrrhénien. Si les schizoendémiques sont de haut rang, la connexion est très ancienne; dans le cas contraire, elle est plus récente. Patro et apoendémismes ajoutent une précision de plus à ce problème des «relations extérieures». D'une part, ils montrent quelles

sont les régions où l'évolution de certains taxa a été ralentie ou au contraire accélérée par rapport à celle des taxa endémiques. D'autre part, ils témoignent probablement d'anciens courants d'émigration ou d'immigration. Les taxa corses *Pinguicula corsica*, *Chrysanthemum tomentosum*, *Phalaris arundinacea* var. *Rotgesii* ont dû passer sur le continent et contribuer à la genèse des *Pinguicula leptoceras*, *Chrysanthemum alpinum Phalaris arundinacea*. Par contre, il est probable que les taxa apoendémiques suivants sont nés à la suite d'une immigration en Corse : *Cerastium Soleirolii*, *Ranunculus Revelieri*, *Linaria hepaticaefolia*, *Polygala serpyllifolia* (race tétraploïde). Il est à noter que la flore des îles Hawaii, si riche en endémismes offre, d'après les recherches de Skottsberg (1953) un nombre élevé de polyploïdes. D'après Tischler (1956), ce pourcentage serait dû à une immigration d'espèces antarctiques. Sans doute s'agit-il alors de taxa apoendémiques. La chose mériterait d'être étudiée de près.

Nous avons supposé jusqu'ici que la plupart des taxa endémiques avaient leurs taxa correspondants en dehors du territoire étudié, ce qui permet la comparaison. Mais il peut arriver qu'une flore endémique n'ait plus que des rapports systématiques vagues et lointains avec les flores voisines. En revanche, cette même flore peut être très diversifiée, en sorte que les taxa endémiques ont leurs taxa correspondants à l'intérieur même du territoire. Dire que tous ces taxa sont paléoendémiques masque une partie de la réalité, c'est-à-dire leurs relations mutuelles et surtout l'intense pouvoir de diversification qu'offre cette flore dans son ensemble.

Lorsque l'endémisme est avant tout générique, notre méthode n'est plus applicable, car nous ne savons à peu près rien des relations phylogénétiques des genres entre eux ; hormis de rares exceptions, les genres ne diffèrent pas les uns des autres par un simple changement de la formule chromosomique. Une comparaison basée sur la cytologie, sur la microévolution, ne peut donc porter que sur des taxa vraiment voisins (espèces ou catégories infraspécifiques). Il faut alors *choisir un territoire plus petit et tel que la plupart des espèces endémiques aient des taxa correspondants dans les territoires voisins*. Prenons un exemple : on parle beaucoup de l'endémisme macaronésien. Certes, il peut être intéressant de comparer les taxa propres à ce territoire à des taxa africains ou méditerranéens. Mais dans beaucoup de cas, les affinités sont lointaines de sorte que la méthode entachée de trop d'incertitudes est à sa limite d'application. Par contre, on peut se proposer d'étudier l'endémisme canarien, ou bien encore celui de Ténériffe ou de La Palma... L'étude de la flore endémique d'une de ces îles au moyen de la méthode proposée ferait sans doute apparaître des faits intéressants de nature à éclairer les problèmes nombreux et difficiles que A. Davy de Virville (1961) a si bien présentés à propos de l'endémisme canarien.

Dans la flore alpine d'assez nombreux taxa ont leurs «correspondants» à l'intérieur même des Alpes et leurs relations avec des taxa extra alpins sont plus lointaines. Il nous paraît donc plus sage et plus réaliste de commencer par étudier par exemple l'endémisme aux Alpes maritimes, ou bien dans les Alpes austro-orientales au moyen de notre méthode. Comme le dit si justement P. Rey (1945) «les problèmes que posent les phénomènes d'endémisme sont d'autant plus précieux à la phytogéographie, qu'ils sont précis et bien délimités». Si l'on veut tout de même comparer la flore endémique alpine ou pyrénéenne avec celle d'autres massifs montagneux, il faut s'attendre à ce qu'un taxon figure dans une autre rubrique que si l'on étudie une partie seulement du territoire. Exemple: dans une étude sur l'endémisme pyrénéen, *Endressia pyrenaica* et *Endressia castellana* compteront comme paléoendémiques puisqu'elles n'ont pas de correspondants en dehors des Pyrénées. Mais dans une étude sur l'endémisme aux Pyrénées orientales, *Endressia pyrenaica* figurera parmi les schizoendémiques[13] (Rey, 1945).

On peut aussi grouper les deux espèces dans le tableau général de l'endémisme pyrénéen en indiquant: grex paléoendémique diversifié, avec deux sous-endémiques. Le groupe *Achillea nana*, *Achillea Clavenae* dans les Alpes est aussi fort probablement un grex paléoendémique diversifié.

Dans une étude d'ensemble, le nombre de ces groupes avec sous-endémismes est important à connaître parce qu'il donne la mesure du pouvoir de différenciation d'un territoire, ce que la vieille notion de «foyer d'endémisme» ou de «foyer de création» mettait en évidence. C'est une sorte «d'endémisme absolu»[14] dont il peut être instructif de comparer l'intensité dans divers territoires.

On peut objecter à notre méthode qu'elle donne une importance exagérée à la polyploïdie. C'est cependant le seul critère objectif permettant d'estimer l'âge relatif des taxa. Il est très probable que certains taxa qui ont le même nombre de chromosomes que leurs correspondants sont en réalité des apoendémiques ou des patroendémiques. Il nous paraît judicieux de les placer dans une colonne d'attente. Nous préférons, en effet, raisonner sur un nombre restreint d'endémiques dont l'appartenance à un groupe est bien sûre, plutôt que d'établir hâtivement des statistiques dont Gaussen et Leredde disent avec esprit qu'elles sont «une forme raffinée du mensonge». Mais on peut prévoir qu'à l'avenir d'autres méthodes se développeront. L'étude des translocations chromosomiques dont on connaît le rôle dans l'évolution de races géographiques, et parfois

---

[13] Le nombre chromosomique des *Endressia* n'étant pas connu, on ne peut se prononcer définitivement.

[14] Le terme d'endémisme absolu est pris en général dans un autre sens.

d'espèces, peut fournir de précieux renseignements. Peut-être aussi les données génétiques permettront-elles de classer tel micromorphe endémique parmi les patro ou les apoendémiques, s'il est vrai, comme l'avait admis Vavilov (dans Schwanitz, 1957) pour les plantes cultivées, que les gènes récessifs se rencontrent à la périphérie du foyer d'origine d'un groupe. D'ores et déjà, on pourrait classer parmi les apoendémiques les taxa dont l'origine hybridogène est reconnue, même s'ils ne sont pas polyploïdes.

Enfin, le lecteur critique pensera peut-être que nous avons procédé comme les médecins de Molière, en masquant notre ignorance derrière le paravent de mots savants tirés du grec. Nous ne prétendons pas avoir expliqué l'endémisme. Mais nous pensons qu'une classification des taxa endémiques d'après leur mode probable d'évolution, et leurs rapports de parenté avec les taxa correspondants, permettra de mieux aborder le problème des causes ou facteurs de l'endémisme. Depuis longtemps, on a dressé des pourcentages d'endémiques dans divers territoires; ces chiffres sont utiles mais ne permettent pas d'analyser le phénomène.

Enfin, pour les raisons que nous avons expliquées plus haut, les pourcentages de polyploïdes dans une flore endémique n'ont pas en eux-mêmes une très grande signification. Ajoutons qu'un premier essai d'application de la méthode proposée a été tenté par l'un des auteurs (J. C.)[15] dans une étude de l'endémisme en Corse. Cet essai nous a paru concluant.

Résumé

Les auteurs discutent les procédés en usage pour classer les formes végétales endémiques et constatent que la division classique en paléoendémiques et néoendémiques n'est pas satisfaisante. Ils proposent un nouveau principe de classification basé sur l'étude cytologique des taxa endémiques et des taxa correspondants. Les taxa endémiques peuvent être répartis en

paléoendémiques
patroendémiques
schizoendémiques
apoendémiques

Cette division est fondée sur la nature des liens de parenté avec les taxa correspondants et sur le mode d'évolution des taxa endémiques. Elle tient compte des deux modes de formation de taxa, distingués par Valentine

[15] Thèse, à l'impression, qui sera présentée à l'Université de Montpellier.

et Löve, à savoir la «gradual speciation» et l'«abrupt speciation», et de la différence entre vicariants vrais et taxa de substitution (Löve, 1954). Chacune de ces classes revêt une signification biogéographique et historique particulière que les auteurs ont analysée.

La méthode n'est pas applicable lorsque les endémiques sont d'un rang supérieur à l'espèce. Elle convient particulièrement bien à de petits territoires d'endémisme (île, éventuellement archipel, secteur montagneux) mais autorise aussi la comparaison de domaines plus vastes.

Summary

The authors discuss the usual proceedings to class endemic taxa and they prove that the classical division into paleoendemics and neoendemics is no longer satisfactory.

They propose a new principle of classification based on a cytological and comparative study of endemic taxa and corresponding taxa.

The endemic taxa may be divised into:

paleoendemics
patroendemics
schizoendemics
apoendemics

This division is based on the type of relationship with corresponding taxa and on the way of evolution of endemic taxa.

It takes into consideration the two ways of the formation of new taxa made out by Valentine and Löve, to wit "gradual speciation" and "abrupt speciation" and the difference between "true vicariads" and "substitution taxa" (Löve, 1954).

Each of these classes assumes a biogeographical and historical significance which has been analysed by the authors.

The method is not suitable for endemics above the level of good species. It is especially suitable for relative small areas of endemism (island, even archipelago, mountainous range).

Ouvrages cités

Braun-Blanquet J. 1923. L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France. Paris et Zurich, 1–282.

Briquet J. 1901. Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. Ann. Cons. Bot. Genève **5**, 12–119.

Cain S. 1944. Foundation of plant Geography. New York and London, 1–556.

Christ H. 1883. La flore de la Suisse et ses origines. Bâle–Genève–Lyon, 1–572.

Contandriopoulos J. et Favarger C. 1959. Existence de races chromosomiques chez *Chrysanthemum alpinum* L., leur répartition dans les Alpes. Rev. gén. bot. **66**, 341–358.

Davy de Virville A. 1961. Contribution à l'étude de l'endémisme végétal dans l'archipel des Canaries. Rev. gen. bot. **68**, 201–213.

Drude O. 1890. Handbuch der Pflanzengeographie. Stuttgart, 1–582.

Duckert M. M. et Favarger C. 1960. Recherches sur la flore du Jura. Bull. Soc. neuch. Sci. Nat. **83**, 109–119.

Ehrendorfer F. 1959. Polyploidie, Hybridisierung und Evolution. Proceed. IX Bot. Congr. Montréal. **2**, 102.

Emberger L. 1960. Les végétaux vasculaires, ds Traité de botanique systématique **2**, Paris, 1–1539.

Favarger C. 1958. Contribution à l'étude cytologique des genres *Androsace* et *Gregoria*. Ver. Geobot. Inst. Rübel **33**, 59–80.

Favarger C. 1959a. Notes de caryologie alpine III. Bull. Soc. neuch. Sci. nat. **82**, 255–285.

Favarger C. 1959b. Quelques problèmes de géobotanique alpine. Texte polycopié comm. IX. Congr. Int. bot. Montréal.

Favarger C. 1961. Sur l'emploi des nombres chromosomiques en géographie botanique historique. Veröff. Geob. Inst. Rübel (à l'impression).

Gaussen H. et Leredde C. 1949. Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. Bull. Soc. bot. France **96** (Session extraord.), 57–83.

Glendinning D. R. 1960. Cytology of *Polygala*. Nature **188**, 604–605.

Good R. 1947. The geography of the flowering plants. London–New York–Toronto. 1–403.

Landolt E. 1954. Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Alpen und im Jura. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **64**, 9–84.

— 1956. Die Artengruppe des *Ranunculus montanus* Willd. in den Pyrenäen und anderen europäischen Gebirgen, westlich der Alpen. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **66**, 92–117.

De Litardière R. 1949. Observations caryologiques et caryosystématiques sur diverses Graminées, principalement de la flore méditerranéenne. Trav. bot. dédiés à René Maire. Alger. 199–208.

Löve A. 1954. Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. Vegetatio. **5–6**, 212–224.

Löve A. et D. 1956. Cytotaxonomical conspectus of the Icelandic Flora. Acta horti Gotoburg **20**, 65–291.

Lüdi W. 1926. *Primulaceae*, ds: Hegi. Illustr. Flora von Mitteleuropa **5/3**, 1715–1877.

Manton I. 1950. Problems of cytology and evolution in the *Pteridophyta*. Cambridge, 1–316.

Merxmüller H. 1952. Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen. Münich, 1–105.

Meusel H. 1943. Vergleichende Arealkunde 1. Berlin, 1–466.

Quézel P. 1957. Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord. Thèse. Montpellier 1–463.

Rey P. 1945. Révision des *Endressia* pyrénéo-cantabriques. Docum. cartes prod. végét. Série Pyrénées **3/3**, 1–30.

Rothmaler W. 1955. Allgemeine Taxinomie und Chorologie der Pflanzen. Iena 1–215.

Rikli M. 1946. Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer **9**, 1028–1038.

Schwanitz F. 1957. Die Entstehung der Kulturpflanzen. Berlin–Göttingen–Heidelberg. 1–151.

Senn H. 1938. Chromosome number relationships in the *Leguminosae*. Bibl. genet. **12**, 175–345.

Skottsberg C. 1953. Chromosome numbers in Hawaiian Flowering Plants. Ark. för Bot. Ser. **2**, Bd. **3**, 63–70.

Söllner R. 1954. Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. Bull. Soc. bot. suisse **64**, 221–354.

Stebbins G. L. 1954. Les processus de l'évolution aux hautes montagnes ds: Etude botanique de l'étage alpin, particulièrement en France. Paris.

Tischler G. 1956. Allgemeine Pflanzenkaryologie. Ergänzungsband **4**, Lief. 625–848.

Valentine D. H. 1950. The experimental taxonomy of two species of *Viola*. The New Phytologist **49**, 193–212.

— et Löve A. 1958. Taxonomic and biosystematic categories. Britton **10**, 153–166.

Vierhapper F. 1919. Über echten und falschen Vicarismus. Öst. bot. Ztschr. **68**, 1–22.

Von Wettstein R. 1898. Grundzüge der geographisch-morphologischen Methode der Pflanzensystematik. Iena, 1–64.

Wulff E. V. 1950. An introduction to historical Plant Geography. translat. by E. Brissenden. Chronica. bot. Waltham, 1–223.

Zwicky H. 1957. Biareale Arten der südlichen Alpen. Mitt. Naturf. Ges. Bern **15**, 30–31.