

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 20 (1989)

Artikel: L'endémisme : concepts généraux. I
Autor: Hinz, Petra-Andrea
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099185>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 17.04.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

L'endémisme: I. Concepts généraux

PETRA-ANDREA HINZ

RÉSUMÉ

HINZ, P.-A. (1989). L'endémisme: 1. Concepts généraux. *Saussurea* 20: 145-168. En français, résumés français et anglais.

Le phénomène d'endémisme, c'est-à-dire la répartition restreinte ou très localisée d'un taxon, représente un problème clé en biologie. Pour cette raison, une synthèse de divers concepts de l'endémisme et des différentes classifications des endémiques selon divers critères est tentée dans cette revue. Une analyse de la notion d'endémisme, à travers un aspect chorologique et un aspect évolutif, est suivie par une présentation de la terminologie des endémiques, notamment selon le critère du rang taxonomique, selon le critère d'ancienneté, selon le critère de dynamisme et selon les critères cytotaxonomiques, géographiques, topographiques et édaphiques. Les critères utilisés pour une statistique de l'endémisme d'une région sont également mentionnés. Enfin, le problème de l'origine et des modes de formation des endémiques est abordé. L'endémisme implique l'isolement. Ainsi trois facteurs principaux d'isolement peuvent être soulignés: l'isolement spatial ou géographique, l'isolement environnemental ou écologique et l'isolement reproductif. Deux mécanismes créateurs d'endémiques ressortent donc de l'analyse: les causes externes telles que les changements des conditions du milieu et les causes internes ou génétiques qui amènent à un isolement reproductif. Ces différents modes de formation d'endémiques et l'explication des causes à l'origine du phénomène de l'endémisme permettent d'interpréter les divers types de répartition restreinte.

ABSTRACT

HINZ, P.-A. (1989). The endemism: 1. General concepts. *Saussurea* 20: 145-168. In French, French and English abstracts.

The phenomenon of endemism, that is the restricted or very localised distribution of a taxon, represents a key problem in biology. For this reason, a synthesis of the different concepts of endemism and the various classifications of endemics according to several criteria is attempted in this review. An analysis of the notion of endemism, namely through a chorological and an evolutionary aspect, is followed by a presentation of terminology of endemics particularly according to the criteria of taxonomic rank, of age, of dynamism and according to cytotaxonomic, geographic, topographic and edaphic criteria. The criteria used for a statistical analysis of endemism of a certain area are also mentioned. Finally, the problem of origin and modes of formation of endemics is approached. Endemism assumes isolation. Three principal factors of isolation can be underlined: spatial or geographic isolation, environmental or ecological isolation and reproductive isolation. Thus, two mechanisms creating endemics emerge: external causes such as changes of the environmental conditions and internal or genetic causes which lead to reproductive isolation. These different modes of formation of endemics and the explanation of causes of the phenomenon of endemism allow to interpret the various types of restricted distribution.

Avant-propos

Le phénomène de l'endémisme, c'est-à-dire la répartition restreinte ou très localisée d'un taxon, est l'un des problèmes les plus intéressants en biologie.

Nous avons rencontré le problème de l'endémisme au cours de nos études biosystématiques sur les digitales pourpres. Plusieurs taxons de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. sont des endémiques ibériques. Cela nous a naturellement amenés à revoir la terminologie des endémiques ainsi que les diverses causes et processus qui peuvent être à l'origine de ce phénomène. Afin de mieux comprendre le cas des digitales, nous nous sommes attachés à rassembler les idées et les connaissances concernant le problème général de l'endémisme.

Ce mémoire est donc le résultat de nos investigations bibliographiques à ce propos. Il ne sera question, dans cet exposé, que des végétaux vasculaires. Nous résumons les généralités de la notion de l'endémisme, son introduction en botanique, les différentes définitions, les critères servant à la classification des endémiques et les causes possibles créatrices d'un tel phénomène biogéographique. Pour finir, nous avons compilé dans un glossaire les termes les plus importants relatifs à l'endémisme.

Dans une deuxième partie, publiée ultérieurement, nous examinerons l'endémisme en Méditerranée occidentale.

Introduction

Les endémiques sont en général des organismes rares, fait qui attire l'attention des chercheurs. La portée de l'étude de l'endémisme en botanique se manifeste dans la chorologie comparée pour la définition des régions floristiques et dans les déductions possibles sur l'origine des flores et leur évolution, en corrélation avec les connaissances aujourd'hui acquises en géophysique, géologie et climatologie.

Provenance et étymologie

Le terme *endémisme* est emprunté au terme *endémie* du vocabulaire médical (FAVARGER, 1969). Étymologiquement, il est dérivé du grec: *en* = dans et *demos* = population. Il caractérise une maladie propre à une région et y sévissant continuellement (BERNARDI, 1982). Cependant, le terme endémique n'est pas synonyme en médecine et en biologie. STACE (1985) souligne qu'endémique au sens médical est équivalent au terme *indigène* en sciences naturelles.

Historique jusqu'au début du XX^e siècle

La première étude biologique concernant le phénomène de l'endémisme, sans emploi du terme, revient à Darwin dans ses observations sur le peuplement des îles océaniques et sa parenté avec celui du continent américain (DARWIN d'après FAVARGER, 1969). Retraçons maintenant la signification du terme endémique depuis le début de son introduction en botanique.

DE CANDOLLE (1820) applique le terme *endémique* aux végétaux à petite aire de répartition, originaires d'une seule région. Il l'oppose au terme *sporadique* qui s'applique aux espèces dispersées dans plusieurs régions. A. DE CANDOLLE (1855) discute l'utilité de ces deux termes introduits par son père et renonce à leur emploi car ils indiquent non seulement un fait (petite aire de répartition) mais aussi une hypothèse (origine et migration).

GRISEBACH (1872) lègue une œuvre importante sur la géographie botanique où il redéfinit les endémiques. En 1890, DRUDE, élève de GRISEBACH, propose un concept

d'*empire floral* fondé sur la répartition des végétaux, notamment des endémiques. Quant aux endémiques, il distingue les *endémiques vicariants* (“Repräsentativformen“) des *endémiques reliques* (“Relikt-Endemismen“).

ENGLER (1879, 1882) accorde une prééminence au développement des flores. Dans cette perspective historique, il introduit la notion du *paléoendémisme* qualifiant un taxon endémique ancien ayant occupé autrefois un territoire plus vaste.

En revanche, CHRIST (1883) considère les régions d'endémisme comme des “foyers de création d'espèces“. Dans ce même esprit, il convient de citer ici le concept de “Age and Area“ de WILLIS (1922). Cet auteur considère tous les taxons à aire restreinte comme “beginners“, étant au début de leur évolution.

La notion d'endémisme

L'aspect chorologique (l'aire endémique)

Les idées concernant le concept d'endémisme trouvent leur point de départ en biogéographie, dans l'étude de la distribution des végétaux. La distribution endémique, une aire de répartition restreinte, représente l'opposé d'une distribution cosmopolite, une aire de répartition étendue sur plusieurs continents (WALTER & STRAKA, 1970). Au travers de la littérature, plusieurs conditions pour la définition d'une aire endémique peuvent être retenues:

- aire de répartition restreinte (RIKLI, 1942-1948: “kleinräumige Arten“; HOLUB & JIRASEK, 1967: “microaréalophyte“);
- aire de répartition sans discontinuité (POLUNIN, 1960; STACE, 1985);
- aire de répartition bien délimitée (BANARESCU & BOSCAIN, 1978);
- aire de répartition limitée par une frontière naturelle (DRUDE, 1890; WALTER & STRAKA, 1970; MANGENOT, 1972);
- aire de répartition notablement inférieure à l'aire moyenne d'un taxon du même rang systématique (GOOD, 1953; FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961).

Les insuffisances et les divergences de ces définitions d'une aire endémique sont mises en évidence par BERNARDI (1982). Ce dernier auteur les regroupe dans trois catégories:

- aires endémiques arbitrairement définies en fonction de la nature d'un travail;
- aires endémiques définies par rapport aux caractéristiques de l'aire elle-même;
- aires endémiques définies par rapport à l'ensemble des aires d'entités de même niveau taxonomique.

Après cette discussion détaillée de la définition de l'aire endémique, BERNARDI (1982) décrit le cas d'un endémique par excellence: “un taxon dont l'aire peut être qualifiée, sans hésitation, de réduite et de bien délimitée“. A partir de ce cas idéal, l'auteur accepte une extension du terme vers les aires plus étendues et moins bien délimitées.

Notons ici que les aires cosmopolites, zonales et disjointes doivent être ainsi considérées, a contrario, comme des aires non-endémiques (MANGENOT, 1972). On trouve également le terme *polyendémique* dans la littérature (FENZL d'après WULFF, 1950). Pour la terminologie chorologique en général, on se référera, entre autres, à MEUSEL & al. (1978), WALTER & STRAKA (1970), MÜLLER (1981) et OZENDA (1982).

Dans la littérature, la notion d'aire endémique et des diverses conditions impliquées s'avère donc très variable. Une définition plus exacte devrait tenir compte de plusieurs conditions simultanément:

- aire continue;
- aire restreinte par rapport aux autres taxons du même rang systématique;
- aire délimitée par des frontières naturelles.

Néanmoins, le concept reste relatif et il est impossible d'en définir les limites exactes (POLUNIN, 1960; STACE, 1985). Reprenons à ce propos une constatation de Guye (d'après FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): "C'est l'échelle qui crée le phénomène". De toute évidence, l'étalon de définition d'une aire endémique doit être calibré selon le rang taxonomique considéré. Pour une famille répartie sur un seul continent, le concept de l'endémisme peut être appliqué. En revanche, au niveau spécifique ou subs spécifique, une aire beaucoup plus restreinte est considérée comme endémique (GOOD, 1953; adopté par FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961).

L'aspect évolutif (le taxon endémique)

Le concept d'endémisme ne renferme toutefois pas seulement l'étude de l'aire de distribution mais implique essentiellement l'étude des facteurs et des mécanismes nécessaires à un tel phénomène. Dans cet esprit, HAEUPLER (1983) constate: "Endemismus hat eben nicht allein die Kleinheit der Areale zum Inhalt, sondern wesentlich sind v. a. deren Ursachen. Dies sind zumeist historische und/oder evolutive Prozesse in der Folge vorübergehender oder fortwährender Isolierung".

Le développement des taxons dans le temps est donc un facteur aussi important pour la notion d'endémisme que la taille relative des aires de répartition. C'est ainsi que ce dernier auteur (HAEUPLER, 1983) propose un schéma représentant les possibilités théoriques de formation d'aires relativement restreintes. Notons que GAMS (d'après WALTER & STRAKA, 1970) avait proposé un schéma comparable mais moins élaboré.

Plusieurs auteurs restreignent cependant l'emploi du terme endémique selon l'origine du taxon considéré. La notion d'endémique n'est appliquée qu'aux seuls taxons autochtones, à l'opposé du terme de *relict* (HOLUB & JIRASEK, 1967). Les terminologies du *vrai endémisme (endémique)* et du *faux endémisme (relict)* sont utilisées par GAUSSEN (1964).

Le processus créateur d'un endémique dans le temps est intitulé *endémogénèse* par analogie avec la terminologie employée en physiologie (MANGENOT, 1972).

L'endémisme englobe donc à la fois un phénomène biogéographique et un phénomène d'évolution, particulièrement de spéciation.

Endémisme et vicariance

On appelle *vicariants* des taxons morphologiquement très proches qui se substituent dans des territoires différents, *vicariance géographique*, ou dans des milieux écologiques différents d'un même territoire, *vicariance écologique* (CAIN, 1944; AUBRÉVILLE, 1970; OZENDA, 1982). Il est évident que ce concept de vicariance s'applique avant tout aux taxons du rang spécifique ou infraspécifique. Une discussion détaillée du concept de vicariance remonte à VIERHAPPER (1919). Celui-ci a établi une différence entre une *vraie vicariance* et une *pseudovicariance* tributaire de l'origine des formes vicariantes et du territoire qu'elles occupent: si les races différenciées sont issues d'une forme ancienne commune dans un territoire donné, l'auteur applique le terme de *vraie vicariance*. Si les

racés différenciées n'ont pas d'origine commune ou n'ont pas évolué sur place, l'auteur introduit le terme de pseudovicariance.

Notons à ce propos quelques exemples dans les Alpes fournis par WALTER & STRAKA (1970). Les deux espèces *Rhododendron ferrugineum* L., habitant sur silice, et *Rhododendron hirsutum* L., habitant sur calcaire, ainsi que la paire *Gentiana kochiana* Perr. & Song. (silicole) et *Gentiana clusii* Perr. & Song. (calicole) sont d'origine commune. Il s'agit de deux exemples de vicariance écologique.

En revanche, l'*Erigeron uniflorus* L. (silicole) et l'*Erigeron polymorphus* Scop. (calicole) représentent un cas de pseudovicariance car ils appartiennent à des éléments floristiques différents. Pour plus de détails au sujet de la vicariance, on se référera, entre autres, à WULFF (1950), HOLUB & JIRASEK (1967), NELSON & ROSEN (1981) et STACE (1985).

La parenté entre les deux notions de vicariance et d'endémisme, déjà évoquée par DRUDE (1890), est discutée en détail par GAUSSEN & LEREDDE (1949) et BERNARDI (1965). Dans son chapitre sur l'endémisme, DRUDE (1890) mentionne les formes vicariantes ou "Repräsentativformen" d'origine commune qu'il oppose aux endémiques relictées ("Reliktendemismen" ou "umgeformte Endemismen"). Ces dernières sont comparables aux formes pseudovicariantes au sens de VIERHAPPER (1919).

GAUSSEN & LEREDDE (1949) créent le terme d'*endémovicariants* qui englobe des endémiques d'origine commune jouant des rôles complémentaires dans des territoires ou des milieux différents. Ils sont issus d'une spéciation graduelle au sens de VALENTINE & LÖVE (1958). En fait, le terme *endémovicariant* est synonyme du terme *schizoendémique* introduit par FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) dont nous discuterons dans un paragraphe ci-dessous. Parmi les taxons endémovicariants, il s'agit donc des endémiques de souche ancestrale commune formés simultanément par différenciation graduelle. Ils occupent aujourd'hui des aires disjointes suite à des changements d'environnement (FAVARGER, 1969).

La relation entre la notion d'endémisme et la notion de vicariance consiste alors en des paires de taxons endémiques (restreints à des aires de distribution délimitées) qui sont également vicariants (d'origine commune mais se substituant aujourd'hui dans des territoires différents).

Dans les chapitres suivants, nous passerons en revue les divers critères employés pour la classification et la description des endémiques. Nous examinerons ensuite les divers modes de formation et les causes possibles de l'endémisme décrits dans la littérature, en intégrant aussi bien les facteurs extrinsèques (géographiques et écologiques) qu'intrinsèques (génétiques).

Terminologie des endémiques

La terminologie utilisée afin de décrire et de caractériser les endémiques est multiple. Evoquons d'abord plusieurs questions qui peuvent se poser au sujet des endémiques et de l'étude de l'endémisme d'une région particulière (modifié d'après PAWŁOWSKI, 1970):

- Quel est le rang systématique des endémiques?
- Quel est l'âge des endémiques?
- Quelles sont les affinités entre les endémiques et d'autres taxons non-endémiques?
- Quelles sont les causes de l'endémisme?
- Pourquoi existe-t-il tant de différences régionales en ce qui concerne le degré de l'endémisme?

Selon la réponse à chacune de ces questions, une terminologie différente peut être appliquée pour la description d'un taxon endémique.

Classification selon le critère du rang taxonomique

Les phytogéographes GAUSSEN & LEREDDE (1949) proposent un classement des endémiques selon le rang taxonomique qui leur a été accordé. Ils distinguent le terme *mégaendémique* pour les taxons supraspécifiques ou spécifiques du terme *microendémique* pour les taxons du niveau infraspécifique. Citons comme mégaendémiques les espèces des genres *Ramonda* L. C. M. Richard et *Haberlea* Friv. de la famille des *Gesneriaceae*, presque exclusivement tropicale, endémiques des Pyrénées et de la Péninsule des Balkans (WALTER & STRAKA, 1970).

Un exemple de microendémiques est représenté par les cinq sous-espèces du *Pinus nigra* Arnold: subsp. *nigra* (= *Pinus austriaca* Hess), endémique des Alpes orientales, de l'Italie et des Balkans; subsp. *salzmannii* (Dunal) Franco, endémique d'Espagne; subsp. *laricio* (Poiret) Maire, endémique tyrrhénien; subsp. *mauretanic*a (Maire & Peyerimh.) Heywood, endémique du Maroc et de l'Algérie et subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe, endémique de l'Asie mineure (OZENDA, 1982). Ce dernier auteur adopte le principe de GAUSSEN & LEREDDE (1949) mais il remplace le terme mégaendémique par *macroendémique* à l'opposé de microendémique.

Classification selon le critère d'ancienneté

Suite au concept phytogéographique d'ENGLER (1879, 1882), le premier classement des endémiques se fonde sur leur âge relatif. ENGLER lui-même (1879, 1882) distingue deux groupes d'endémiques, les *paléoendémiques* et les *néoendémiques*, sans toutefois délimiter ces deux catégories dans le temps.

BRAUN-BLANQUET (1923) applique un classement comparable où il considère l'époque des glaciations comme limite entre les deux groupes: les *endémiques paléogènes* sont d'origine tertiaire tandis que les *endémiques néogènes* sont d'âge post-tertiaire. Les paléoendémiques (ENGLER, 1879 et 1882) et les endémiques paléogènes au sens de BRAUN-BLANQUET (1923) sont donc des taxons anciens qui occupaient autrefois un territoire plus vaste mais se trouvent aujourd'hui réduits à une aire très limitée.

DRUDE (1890) décrit le même phénomène sous le nom d'*endémisme relictuel*, WHERRY (1944) le définit comme un *endémisme secondaire*. Un exemple classique d'endémisme relictuel et de paléoendémisme est représenté par le *Ginkgo biloba* L. aujourd'hui restreint à une aire de distribution très localisée en Chine mais dont la répartition préglaciaire sur un vaste territoire a pu être démontrée par les méthodes de la paléontologie (TRALAU, 1967).

En revanche, les néoendémiques ou endémiques néogènes (ENGLER, 1879 et 1882; BRAUN-BLANQUET, 1923) sont des taxons récents qui n'ont pas encore eu l'occasion de se répandre. Selon la terminologie proposée par WHERRY (1944), il s'agit d'*endémiques primaires*.

Compte tenu de la difficulté d'estimer correctement l'âge d'un taxon, BRIQUET (1901) introduit une catégorie intermédiaire d'âge moyen. C'est ainsi que ce dernier auteur distingue trois groupes pour la flore orophile de Corse: les types *paléogéniques*, *mésogéniques* et *néogéniques*.

RICHARDSON (1978) introduit le terme *holoendémique* pour le cas intermédiaire entre un taxon néoendémique qui se trouve dans la phase expansive du développement de son aire de répartition et un taxon paléoendémique dans la phase régressive du

développement de son aire de répartition. Selon cet auteur, un taxon holoendémique a atteint l'étendue maximale de son aire de distribution mais reste toutefois délimité à un territoire exigu à cause des barrières externes.

Avant de proposer leur système de classification, FAVARGER & CONTANDRIO-POULOS (1961) résument les connaissances acquises au sujet de l'endémisme. Ils insistent sur le fait que les classifications ont été souvent employées de façon redondante, car le seul critère d'ancienneté est l'isolement systématique:

- un taxon au niveau spécifique ou supraspécifique (mégaendémique) est systématiquement isolé (paléoendémique);
- un taxon au niveau infraspécifique (microendémique) est parent d'un taxon largement répandu ailleurs (néoendémique).

Ces derniers auteurs mettent en garde leur lecteur contre une telle interpénétration des critères qui peut amener, pour les néoendémiques, à une inversion du sens de développement.

Classification selon le critère de dynamisme

La classification des endémiques selon le dynamisme de leur endémogenèse va en effet dans le même sens que la terminologie concernant leur âge relatif. ENGLER (1879, 1882) fait déjà allusion à deux modes différents d'endémisme: la préservation de formes anciennes (*paléoendémiques*) et le développement de formes nouvelles (*néoendémiques*). A ce propos BRIQUET (1901) introduit les expressions *endémisme par conservation* et *endémisme par novation*. Par analogie MANGENOT (1972) parle d'*endémogenèse passive*, imposée par le milieu, et d'*endémogenèse active*, résultant du jeu de la spéciation dans les milieux isolés.

Introduisons également à ce propos le terme d'*endémisme résiduel* qui est une forme d'endémisme passif (MANGENOT, 1972). En fait, il s'agit d'un endémisme par extinction, l'aire de répartition d'un taxon, autrefois très largement étendue, a été réduite à un territoire exigu. L'endémisme résiduel englobe deux cas différents: les *endémiques reliques* qui subsistent dans l'ensemble floristique auquel ils appartiennent et les *endémiques relictés* qui subsistent dans une flore nouvelle (HOLUB & JIRASEK, 1967; MANGENOT, 1972). Le terme "epibiotic" de RIDLEY (1925) et le terme "pseudorelic" de POLUNIN (1960) sont synonymes de celui de relicté.

Un exemple de relicté est représenté par le genre *Liquidambar* L. largement distribué au Tertiaire dans l'hémisphère boréal, mais aujourd'hui restreint à une aire exiguë en Chine (POLUNIN, 1960). Il en va de même pour le *Ginkgo biloba* L. La distribution du *Trapa natans* L. en Scandinavie fournit un autre exemple (HULTEN d'après WALTER & STRAKA, 1970).

En revanche, les espèces de *Gesneriaceae*, famille tropicale, en Europe (*Ramonda* L. C. M. Richard, *Jankaea* Boiss. et *Haberlea* Friv. sur la Péninsule ibérique et la Péninsule balkanique) sont des bons exemples de relictés (MANGENOT, 1972).

Ces deux modes de formation d'endémiques ont donc été décrits par plusieurs auteurs au moyen d'une terminologie différente. Pour une comparaison des termes, nous nous référons à WULFF (1950) et ajoutons les définitions équivalentes apparues dans la littérature depuis lors. Nous avons alors réuni, par ordre chronologique des travaux publiés, les divers termes employés pour l'endémisme ancien et l'endémisme récent (tab. 1). Pour la définition exacte des termes, on se référera au glossaire annexé à ce travail.

Dans cette optique, les auteurs (FAVARGER, 1969; CARDONA & CONTANDRIO-POULOS, 1979) interprètent la nature d'une région floristique. Une région riche en

Tableau 1. — Terminologie comparée d'endémisme ancien et d'endémisme récent selon divers auteurs.

<i>Endémisme ancien</i>	<i>Endémisme récent</i>	<i>Auteur</i>
paléoendémisme endémisme relictuel endémisme par conservation endémisme paléogène "epibiotic" endémisme ancien endémisme secondaire paléoendémisme et patroendémisme schizoendémisme ancien endémisme passif	néoendémisme endémisme secondaire endémisme par novation endémisme néogène "endemic" néoendémisme endémisme primaire apoendémisme schizoendémisme inchoatif endémisme actif	ENGLER, 1882 DRUDE, 1890 BRIQUET, 1901 BRAUN-BLANQUET, 1923 RIDLEY, 1925 HERZOG, 1926 WHERRY, 1944 FAVARGER & CONTANDRIO- POULOS, 1961 FAVARGER & CONTANDRIO- POULOS, 1961 MANGENOT, 1972

paléoendémiques, résultat d'une endémogenèse passive, est considérée comme "musée", à l'opposé d'une région riche en néoendémiques, résultat d'une endémogenèse active, que l'on caractérise comme "berceau".

Classification selon les critères cytotaxonomiques

L'application des méthodes cytologiques à l'étude de l'endémisme remonte à WULFF (1932 en russe, 1950 en anglais) et à SENN (1938 d'après FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961). A l'intérieur d'un groupe de taxons apparentés, les auteurs interprètent les formes diploïdes comme plus anciennes que les formes polyploïdes. FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) reprennent ces idées et proposent une classification nouvelle des endémiques selon des critères cytologiques en quatre catégories. Dans ce classement, fondé sur le mode de formation des endémiques et plus ou moins indépendant de leur âge, le phénomène de la polyploidie occupe une place prépondérante. De plus, les taxons endémiques ne sont plus considérés séparément mais on tient compte, dans la mesure du possible, des liens de parenté entre les taxons endémiques et leurs taxons correspondants non-endémiques. Pour la définition des taxons correspondants, FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) appliquent celle précisée par LÖVE (1954) sur la base de données géographiques et systématiques.

Les quatre catégories proposées par l'école neuchâteloise sont résumées ainsi:

Paléoendémiques — Les auteurs comprennent les taxons systématiquement isolés (genres monotypiques ou espèces représentant à elles seules une section). Les paléoendémiques ne sont pas nécessairement nés sur place et leur distribution actuelle n'est qu'une aire relique d'un territoire jadis plus vaste. Ils sont souvent diploïdes, mais pas exclusivement.

Schizoendémiques — Comprend les taxons de souche commune résultant d'une spéciation graduelle au sens de VALENTINE & LÖVE (1958). Leur formation est simultanée et leur nombre chromosomique identique. Le schizoendémisme est donc un mode de formation impliquant un lien de parenté défini et indépendant de l'âge des taxons. Les auteurs parlent d'un *schizoendémisme inchoatif* lorsqu'il s'agit des taxons au rang infraspécifique.

Patroendémiques — Cette définition regroupe les taxons endémiques diploïdes qui ont donné naissance à des taxons correspondants polyploïdes. Il s'agit donc ici d'une

spéciation brusque au sens de VALENTINE (1962). En général, l'aire de répartition des formes voisines polyploïdes est beaucoup plus étendue que celle de l'endémique diploïde.

Apoendémiques — Cette dernière catégorie représente le cas inverse des patroendémiques. Il s'agit des formes endémiques qui sont issues d'un taxon largement répandu diploïde (ou plus faiblement polyploïde) par polyploïdie. Si l'ancêtre diploïde d'un taxon apoendémique est inconnu ou a disparu, le taxon endémique tombe dans la classe des schizoendémiques.

Enfin, les auteurs décrivent comme *cryptoendémiques* les taxons à nombre chromosomique différent de celui d'un taxon plus répandu sans que l'on puisse les distinguer morphologiquement.

L'application de la caryosystématique à l'étude de l'endémisme est largement décrite par les auteurs suivants qui méritent d'être consultés pour de plus amples informations qu'il ne nous est pas possible de rapporter ici, faute de place (CONTANDRIOPOULOS, 1962 a et b; CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984; FAVARGER, 1961; FAVARGER, 1964; FAVARGER, 1975; FAVARGER, GALLAND & KÜPFER, 1980; FAVARGER & KÜPFER, 1980; KÜPFER, 1974).

Classification selon des critères géographiques

Un classement des endémiques selon leur provenance géographique et leur distribution est souvent adopté en phytogéographie. Mentionnons que l'étude de l'endémisme apporte des renseignements utiles à la compréhension de l'origine des différentes souches floristiques d'une région. A ce propos, un qualificatif géographique est ajouté pour caractériser la distribution des endémiques. Notons quelques exemples:

- endémique cévenol (BRAUN-BLANQUET, 1923);
- endémique pyrénéo-cantabrique (GAUSSEN & LEREDDE, 1949);
- endémique alpino-carpathique (PAWŁOWSKI, 1970).

Classification selon des critères topographiques

En outre, des qualifications topographiques sont utilisées pour la description d'un phénomène d'endémisme. Selon le territoire qu'ils occupent, les endémiques peuvent être caractérisés comme *endémiques insulaires*, *endémiques montagnards* ou *endémiques désertiques* (OZENDA, 1982).

L'endémisme insulaire — La désignation de l'endémisme insulaire s'applique, d'une part, aux endémiques propres à une île mais aussi aux endémiques d'un archipel. BERNARDI (1982) critique cet emploi très hétérogène dans la littérature. DAVY DE VIRVILLE (1965) fait exception dans son travail sur les îles Canaries où il n'utilise le terme d'endémique insulaire que pour un taxon endémique propre à une seule île. En revanche, MANGENOT (1972) propose le terme d'*endémique micro-insulaire* pour ce cas précis ou même pour les endémiques d'un petit archipel comme les îles Hawaï. En fonction de l'isolement prononcé ou ancien, les flores insulaires sont souvent riches en endémiques. C'est pourquoi l'endémisme insulaire au sens large du terme a fait l'objet de nombreux travaux dont nous énumérons seulement quelques-uns:

- l'archipel des Hawaï (MÜLLER-DOMBOIS & al., 1981);
- les îles Bahamas (TAYLOR, 1921);

- les îles Galapagos (PORTER, 1979);
- les îles macaronésiennes (DAVY DE VIRVILLE, 1965; HUMPHRIES, 1979);
- l'île de Madère (OBERDORFER, 1975; SEIDEL & GOTTSCHLICH, 1981);
- les îles Canaries (BRAMWELL, 1976; BORGES, 1979; KUNKEL, 1987);
- les îles égéennes (RECHINGER, 1965; GREUTER & RECHINGER, 1967);
- l'île de Crète (GREUTER, 1972; DE MONTMOLLIN, 1982).

Les travaux concernant les îles de la Méditerranée occidentale seront présentés dans la suite de ce travail à paraître ultérieurement.

L'endémisme montagnard — L'isolement de massifs montagneux, séparés des plaines avec une flore différente, est analogue à l'isolement d'une île par la mer. Ainsi, les flores différenciées en haute altitude ne peuvent pas franchir les plaines qui séparent les massifs (OZENDA, 1982). Dans un tel cas, l'auteur parle de l'endémisme montagnard. Citons quelques exemples en dehors du domaine ouest méditerranéen:

- les Alpes (MERXMÜLLER, 1952; FAVARGER, 1975);
- les Alpes et les Carpathes (PAWŁOWSKI, 1970);
- les montagnes scandinaves (HULTEN, 1955);
- le mont Kinabalu, Indonésie (STEENIS, 1964);
- les montagnes africaines (HEDBERG, 1969).

L'endémisme désertique — L'exemple typique de l'endémisme désertique se trouve au Sahara (QUÉZEL, 1965). D'une part, les massifs montagneux moins chauds et moins arides que la plaine désertique montrent un endémisme important. D'autre part, les grandes mers de sable formant des ergs se comportent comme des territoires isolés (OZENDA, 1977 et 1982). Notons quelques exemples:

- Tibesti (MAIRE, 1936; BRUNEAU DE MIRE & QUÉZEL, 1959);
- Hoggar (QUÉZEL, 1954);
- Tassili des Ajjer (LEREDDE, 1957).

Mentionnons à ce propos également les endémiques des xérogarrigues ibériques étudiés par JÄGER (1971).

Classification selon des critères édaphiques

Il est évident que l'aspect écologique joue un rôle non négligeable dans l'étude des endémiques (POLUNIN, 1960; FAVARGER, 1969). Une roche ou un sol particulier sur un substrat différent constituent un facteur d'isolement (MASON, 1946 a et b; GANKIN & MAJOR, 1964). Lorsque l'isolement d'un territoire est dû à un substrat particulier, le terme d'*endémisme édaphique* est utilisé (OZENDA, 1982). Dans la plaine ukrainienne, par exemple, de nombreux endémiques ont été découverts sur des pointes rocheuses ou sur des affleurements sableux interrompant la continuité des sols limoneux. Les endémiques ont été classés selon la nature de la roche-mère en ajoutant un préfixe caractérisant le substrat (LAVRENKO, 1951 d'après WALTER & STRAKA, 1970):

- *calcéoendémiques* (calcaire);
- *granitoendémiques* (granite);
- *psammoendémiques* (sable).

D'autres cas d'endémisme édaphique ont été décrits sur les affleurements de serpentine (BROOKS, 1987), sur des roches chargées en sels métalliques mais aussi sur des substrats riches en sels (*haloendémiques*).

Statistique de l'endémisme

Il est toujours intéressant de comparer l'endémisme d'une région à une autre. Deux critères sont utilisés à cet effet: le taux ou indice d'endémicité et l'intensité de l'endémisme.

Indice d'endémicité — L'endémisme d'un pays ou d'une région géographique peut être apprécié d'après la richesse de la flore en taxons endémiques. Le pourcentage des endémiques par rapport à la totalité des taxons d'une flore fournit le *taux* ou *indice d'endémicité* (FAVARGER, 1972; MANGENOT, 1972). AUBRÉVILLE (1970) distingue explicitement entre *l'indice d'endémicité spécifique* (rapport du nombre d'espèces endémiques au nombre total des espèces) et *l'indice d'endémicité générique* (même rapport relatif aux genres). Malheureusement, la comparaison des taux d'endémicité de domaines différents n'est pas dépourvue d'ambiguïté. Selon les divers auteurs, les calculs ne sont ni fondés sur les mêmes critères, ni relatifs à la délimitation de la région ou de l'aire des endémiques, ni relatifs à leur rang systématique (BERNARDI, 1965; FAVARGER, 1972; HAEUPLER, 1983).

Intensité de l'endémisme — Selon MANGENOT (1972), le rang hiérarchique des taxons endémiques fournit un critère essentiel de l'intensité de l'endémisme (mégaendémiques ou microendémiques). Ce même auteur souligne la coïncidence d'une intensité forte de l'endémisme (présence des taxons mégaendémiques) avec un indice élevé d'endémicité (pourcentage élevé des taxons endémiques) et vice versa.

Causes possibles de l'endémisme

Après avoir évoqué les divers critères utilisés pour la description et la classification des endémiques, abordons le problème des causes possibles de leur origine. De la terminologie des endémiques, présentée ci-dessus, il ressort que les territoires occupés par les endémiques sont souvent des régions où la flore se trouve isolée (OZENDA, 1982). En fait, l'isolement est un facteur essentiel de l'endémisme (FAVARGER, 1969; MANGENOT, 1972; OZENDA, 1982; HAEUPLER, 1983) ou, citant GAUSSEN (1964), l'endémisme implique l'isolement. Il est évident que l'isolement des populations discuté au sujet de la spéciation est primordial pour le phénomène de l'endémisme, notamment pour les endémiques au niveau spécifique.

Les travaux de STEBBINS (1950), GRANT (1963, 1971) et LEVIN (1971) permettent de souligner trois facteurs principaux d'isolement, bien décrits par JEANMONOD (1984):

- l'isolement spatial ou géographique;
- l'isolement environnemental ou écologique;
- l'isolement reproductif.

La façon dont l'isolement conduit à la formation d'endémiques particuliers (OZENDA, 1982) et l'époque géologique du début de leur formation (PAWŁOWSKI, 1970), sont deux problèmes d'une grande importance pour la compréhension de l'histoire d'une flore.

On peut ainsi invoquer deux mécanismes créateurs d'endémiques. D'une part, il y a les causes externes telles que les changements brutaux des conditions du milieu qui imposent une fragmentation de l'aire (GAUSSEN, 1964; OZENDA, 1982). Les causes et les conséquences d'un isolement géographique ou écologique appartiennent à cette catégorie.

D'autre part, on peut énoncer les causes génétiques, les causes internes au sens de GAUSSEN (1964), qui amènent à un isolement reproductif. Cependant, la délimitation entre ces mécanismes n'est pas nette: l'isolement géographique peut déterminer la naissance d'un taxon endémique par un isolement génétique immédiat (MANGENOT, 1972). Les lois particulières à la génétique des petites populations s'appliquent dans les deux cas et aboutissent à une évolution plus rapide sous l'impact de la dérive génétique (WRIGHT, 1931).

Malgré cette interpénétration forte des deux mécanismes créateurs d'endémiques, nous les discuterons séparément pour la clarté de notre exposé. Pour un aperçu détaillé des problèmes et des théories liés à la spéciation en général, nous renvoyons le lecteur, entre autres, au mémoire compilé par JEANMONOD (1984).

L'isolement géographique

L'isolement géographique est une cause de divergence, il supprime toute possibilité d'échange génétique entre les populations. La colonie isolée est forcément soumise à de nouvelles influences du milieu (STEBBINS, 1950). L'élément destructeur qui provoque un tel isolement spatial peut être de natures diverses: une pression climatique, une transgression marine, une éruption volcanique ou la surrection d'une chaîne montagneuse (MANGENOT, 1972). Suite à l'isolement, la formation d'endémiques, comme la naissance de toute espèce, exige beaucoup de temps. Le degré d'endémisme d'un territoire est donc toujours lié à la durée écoulée depuis son isolement définitif (FAVARGER, 1974). La taille effective de la population isolée joue également un rôle, car elle affecte la vitesse de la dérive génétique (WILEY, 1981).

La création et la conservation d'endémiques suite à un isolement géographique peut dépendre également de la stabilité de l'habitat après l'isolement (STOTT, 1981). Notons à ce propos le cas inverse de la flore des îles britanniques qui est extrêmement pauvre en endémiques: la végétation insulaire, ravagée par les glaciations et en communication avec celle du continent pendant l'époque glaciaire, n'a pas disposé du temps nécessaire pour se différencier. La même remarque vaut pour la flore d'Islande (MANGENOT, 1972). Il est toutefois évident que ces facteurs s'imposent de la même façon à l'endémisme montagnard et à l'endémisme insulaire.

L'isolement insulaire

Il convient de distinguer deux catégories d'îles: les îles océaniques (type thalassogène) et les îles continentales (type chersogène). Les îles océaniques, d'origine volcanique ou corallifère, n'ont jamais été reliées à un continent. Les îles continentales ont un socle continental et ont été autrefois attachées à des territoires continentaux. Ainsi, la colonisation et le développement du peuplement végétal se déroulent différemment selon le type d'île (MOORE, 1979).

Iles océaniques — La flore des îles océaniques s'est formée depuis l'extérieur, souvent à partir de diverses sources (STOTT, 1981). La colonisation de ces nouveaux territoires vierges de tout peuplement végétal se fait par une succession d'inoculations fortuites. Les transports à longue distance ("long distance dispersal") par les vents, les oiseaux et les transports marins jouent un rôle important. La diffusion des populations initiales dans l'île est immédiatement soumise à la pression de sélection. Une spéciation par adaptation radiative ("adaptive radiation") peut en résulter (BOCQUET, 1980). De plus, ces îles, souvent montagneuses, sont fortement sculptées par l'érosion et contrastées écologiquement. MANGENOT (1972) souligne les différences de milieu dues à l'exposition au vent, les versants arrosés alternant avec les versants arides sous le vent qui offrent des niches écologiques diverses aux nouveaux colonisateurs. Les phénomènes d'endémisme actif, de vicariance, d'hybridation et d'autopolyploidie s'ajoutent plus tard aux processus évolutifs de ces flores insulaires (STOTT, 1981). Par conséquent, le taux d'endémicité des îles océaniques est très élevé. Il atteint, par exemple, presque 100% dans l'archipel des îles Hawaï (MÜLLER-DOMBOIS & al., 1981).

Iles continentales — A l'opposé, la flore des îles continentales a autrefois constitué une partie d'une flore continentale. Elle est caractérisée par la présence d'éléments floristiques homogènes. Les jonctions continentales à diverses époques géologiques ont permis le passage, toutefois filtré, de cortèges floristiques d'un continent à l'île mais aussi d'une île à l'autre (BOCQUET, 1980). A propos de la composition floristique de la Corse par exemple, CONTANDRIOPOULOS (1962a) a montré que l'île a été peuplée par vagues successives. Suite aux échanges floristiques successifs, l'indice d'endémicité des îles continentales est beaucoup plus faible comparé à celui des îles océaniques.

Le transport aléatoire à longue distance et la radiation adaptative ne jouent qu'un rôle mineur dans le peuplement et par conséquent dans l'endémisme d'une île continentale. Rappelons que l'établissement d'un nouveau colonisateur est plus délicat dans le cadre d'un peuplement préexistant que sur un territoire vierge (GREUTER, 1979). En revanche, l'endémisme des îles continentales s'explique dans de nombreux cas par la présence de relictés d'une ancienne flore. Selon GREUTER (1972, 1979) la flore endémique crétoise est en grande partie constituée de très anciennes espèces relictuelles qui ont disparu à l'extérieur de l'île (paléoendémisme) ou dont les taxons correspondants du continent ont évolué (patroendémisme). Il s'agit donc d'un endémisme passif.

D'autre part, un endémisme actif, notamment le schizoendémisme, s'impose. Une espèce plus ou moins polymorphe répandue sur un grand territoire continu est, suite à des bouleversements géologiques, fragmentée en deux ou plusieurs populations. Chaque population se développe ensuite individuellement par une spéciation graduelle (VALENTINE & LÖVE, 1958). Un tel processus semble à l'origine de diverses espèces du groupe *Nigella arvensis* L. en Méditerranée orientale (STRID, 1970): un syngaméon réparti au Miocène sur tout le territoire égéen, a été fragmenté en plusieurs espèces par l'isolement des îles égéennes depuis le Pliocène. Les limites actuelles de répartition des espèces coïncident avec les barrières géographiques d'isolement. Cet exemple révèle directement des causes historiques à l'origine de l'endémisme. Toutefois, il existe dans le domaine égéen des exemples d'endémiques qui laissent supposer une différenciation géographique préexistante à l'isolement (GREUTER, 1971).

A la fin de notre aperçu sur l'isolement insulaire, il convient de faire ressortir que les îles en Méditerranée orientale et occidentale sont, sans exception, du type chersogène, c'est-à-dire des îles continentales. L'étude de l'endémisme des îles méditerranéennes implique donc l'étude des données paléogéographiques disponibles et doit tenir compte de relations floristiques entre les îles et le continent adjacent et entre les îles elles-mêmes. Pour

une vue plus complète de la biogéographie insulaire nous renvoyons le lecteur à CARLQUIST (1965) et MAC ARTHUR & WILSON (1967).

L'isolement montagnard

L'isolement d'un massif montagneux par les plaines ou les vallées avoisinantes est comparable à celui des îles isolées par la mer (OZENDA, 1982). Cependant, l'isolement montagnard n'est pas seulement un isolement spatial ou géographique mais aussi un isolement écologique. Les flores des étages supérieurs de végétation sont séparées entre elles par la végétation des étages inférieurs qui constituent une barrière écologique efficace. Les populations réduites des sommets sont soumises à des pressions sélectives, suite aux conditions écologiques en haute altitude, et elles sont affectées par la dérive génétique qui accélère l'évolution et accentue ainsi la divergence entre les populations isolées (STOTT, 1981). Le processus d'un endémisme actif agit donc dans le même sens que lors d'un isolement insulaire.

Le travail d'HEDBERG (1969) sur l'évolution et la spéciation dans la flore afro-alpine est très intéressant à cet égard. Les massifs montagneux, d'origine volcanique, sont dispersés sur les vastes plaines d'Afrique orientale. Leurs sommets atteignent 3500 à 6000 m d'altitude et semblent être isolés depuis leur origine. Les changements climatiques du Pléistocène ont certes modifié les zones de végétation mais ils n'ont évidemment pas permis un échange au niveau des espèces afro-alpines qui occupent les plus hauts sommets. C'est ainsi que de nombreuses espèces vicariantes propres à chaque sommet se sont développées grâce à la sélection naturelle et la dérive génétique qui agit sur les petites populations isolées. Le taux d'endémicité spécifique atteint alors 80%, ce qui est comparable à celui d'une île océanique.

En montagne, notamment dans les chaînes de montagne sud-européennes où l'étendue et les bouleversements des glaciations ont été plus faibles, mais aussi dans les Alpes à la marge de grands glaciers, on note également un endémisme passif. La flore des chaînes de montagnes européennes est relativement riche en paléoendémiques. Selon FAVARGER (1974), il est difficile d'évaluer l'impact des glaciations sur ce paléoendémisme mais il semble clair que les événements des périodes glaciaires ont, par destruction de populations originales, accentué le paléoendémisme dans la flore des Alpes.

Ajoutons ici que les glaciations ont également eu des répercussions importantes sur l'endémisme actif, notamment par une spéciation brusque que nous discuterons au sujet de l'isolement reproductif. En ce qui concerne les montagnes méditerranéennes, elles ont servi de territoires de refuge pour de nombreux taxons immigrants du nord pendant les glaciations mais aussi pour la flore préglaciaire (HEYWOOD, 1960; FAVARGER, 1974). Une richesse importante en paléoendémiques a donc été préservée dans ces massifs montagneux.

La spécialisation écologique

La spécialisation écologique d'un taxon entraîne un habitat discontinu et des conditions d'isolement. Souvent l'isolement est suffisant pour prévenir l'échange de gènes. Une extrême spécialisation écologique précédée d'une différenciation géographique est ainsi à l'origine d'un schizoendémisme (FAVARGER, 1974). Lorsque la variation entre les populations est encore faible, ce dernier auteur parle d'un schizoendémisme inchoatif. Cette différenciation des populations effectuée sous l'influence du milieu et de la sélection est connue sous le nom de radiation adaptative; selon la terminologie d'AUBRÉVILLE (1970), il s'agit de séries écophylétiques.

En fait, la spécialisation écologique entraîne l'isolement des populations qui, à son tour, provoque, par la dérive génétique, la formation de populations divergentes. Dans

cette optique, l'adaptation de végétaux et la formation d'endémiques sur des sols mal équilibrés sont très probantes. On observe, dans de nombreux pays, que les sols chimiquement mal équilibrés tels que la serpentine, la dolomie, le gypse ou les sols métallifères (zinc, plomb, cuivre ou baryum) sont particulièrement riches en endémiques (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1977). Dans ces cas, la différenciation écologique semble être la seule cause de l'endémisme (FAVARGER, 1974).

Reprenons donc à ce propos les travaux de KRUCKEBERG (1954) au sujet des endémiques sur serpentine. Une population homogène occupe un territoire où les sols à serpentine affleurent par endroit. Quelques individus montrent une tolérance plus forte aux conditions édaphiques de la serpentine et leurs graines s'installent sur ce territoire à concurrence faible. Les graines les plus tolérantes germent. Au moyen de la sélection, les gènes non tolérants sont de plus en plus éliminés et par la suite un biotype adapté à la serpentine se développe. Un pas évolutif est achevé au moment où la population sur sol spécialisé et celle sur sol normal divergent en deux espèces. Le taxon tolérant est souvent endémique tandis que le taxon non tolérant reste répandu. Le développement parallèle de plusieurs taxons endémiques restreints chacun à une station riche en serpentine à partir d'un taxon non tolérant dans la même région a été reconnu dans le genre *Alyssum* L. (BROOKS, 1987).

Un autre exemple d'extrême spécialisation écologique est l'adaptation des chasmophytes. De façon générale, les groupements rupicoles sont riches en endémiques (PAWŁOWSKI, 1970; FAVARGER, 1974). Avec l'étude de la section *Cheiranthus* du genre *Erysimum* L. en Méditerranée orientale, SNOGERUP (1967) a fourni un exemple typé de schizoendémisme inchoatif dû à l'isolement écologique. Les falaises, occupées aujourd'hui par différents taxons, ont pendant les périodes glaciaires servi de refuge. Sur chaque falaise, séparées l'une de l'autre par d'autres biotopes moins spécialisés, la différenciation d'endémiques chasmophiles s'amorce.

En résumé, on peut conclure avec FAVARGER (1974) que le schizoendémisme se manifeste sous des conditions extrêmes comme par exemple dans les stations saxicoles ou sur les sols chimiquement mal équilibrés. Il est façonné par l'isolement spatial (géographique ou écologique) et la dérive génétique. Une forte spécificité écologique d'un territoire quant à l'altitude, au climat et aux conditions édaphiques est alors favorable à la création d'endémiques, plus précisément de schizoendémiques. C'est ainsi que HUMPHRIES (1979) explique le taux d'endémicité plus élevé aux Canaries occidentales qu'aux Canaries orientales, les premières disposant de divers microhabitats écologiques en fonction de l'altitude, de la géologie et du climat.

L'isolement reproductif

L'isolement reproductif peut être la source ou la conséquence d'un isolement spatial: il peut s'établir après un isolement géographique ou écologique mais il peut aussi apparaître indépendamment, provoqué par un bouleversement d'habitat. Quant aux conséquences génétiques d'un isolement spatial, nous avons déjà évoqué le phénomène de la dérive génétique au cours d'une spéciation graduelle.

Dans ce chapitre, nous nous intéressons plutôt à la formation d'endémiques due à la spéciation brusque (auto- et allopolyploïdie) au sens de VALENTINE (1962). Nous discuterons ici en premier lieu de complexes affectés par la polyploïdie. Soulignons à ce propos que dans un groupe de taxons apparentés, les taxons diploïdes sont plus anciens que les taxons polyploïdes. La polyploïdisation est donc généralement un processus évolutif irréversible (STEBBINS, 1971; FAVARGER, 1975). L'étude d'endémiques et de leurs taxons correspondants du point de vue cytotaxonomique permet d'évaluer l'âge relatif des taxons et peut ainsi aider à la compréhension de l'histoire des flores. Au cours d'une

telle étude deux questions se posent: quels sont les événements qui provoquent une spéciation brusque et à quelle période géologique a-t-elle eu lieu?

FAVARGER (1964) indique plusieurs causes possibles de la polyploïdisation à l'origine d'une spéciation brusque, surtout d'hybridation; il y a mélange de flores soit à la suite de leur mise en contact par des ponts terrestres (dans le cas d'un isolement insulaire), soit à la suite du retrait de glaciers, soit encore du mélange floristique dû aux fluctuations climatiques (abaissment d'étages de végétation dans le cas d'un isolement montagnard). La création autopolyploïde d'un taxon, formé par hasard dans une population, est également favorisée par un bouleversement d'habitat. Selon ce dernier auteur, des migrations lointaines de cortèges floristiques sont aussi accompagnées d'une forte polyploïdisation, mono- ou polyphylétique.

Les polyploïdes ne se sont cependant pas tous formés à la même époque géologique. A ce propos, FAVARGER (1975) propose trois catégories. Les *paléopolyploïdes* datent du Tertiaire inférieur et moyen. Les ancêtres et proches parents diploïdes se sont éteints avant ou, au plus tard, durant le Quaternaire. Notons comme exemple de la flore alpine le *Phyteuma comosum* L., souvent traité comme un genre à part, dont le nombre chromosomique ($2n = 34$) n'existe pas ailleurs dans le genre *Phyteuma* L. Dans le cas de *mésopolyploïdes*, quelques taxons ancestraux diploïdes existent encore. Les différences morphologiques entre eux sont si grandes qu'il s'agit d'espèces bien distinctes. Le *Potentilla frigida* L. ($2n = 28$) représente un tel exemple dans la flore des Alpes. Les *néopolyploïdes* se sont formés au Quaternaire, leurs parents ancestraux ou affines diploïdes persistent et leur différenciation reste assez faible pour justifier uniquement un rang infraspécifique. Evoquons ici, selon KÜPFER (1974), la paire du *Ranunculus kuepferi* Greuter & Burdet ($2n = 16$) et du *Ranunculus plantagineus* All. ($2n = 32$).

Toutefois, un polyploïde n'est pas encore un endémique. En fait, après polyploïdisation, le taxon polyploïde ou le taxon ancestral diploïde peuvent rester limités à une aire endémique.

Patroendémiques — Dans ce cas d'endémique diploïde, il s'agit d'un patroendémique abrité dans un territoire refuge alors que son taxon correspondant polyploïde subit une évolution rapide et se répand sur une aire étendue (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961; FAVARGER, 1964).

Paléoendémiques — Le paléoendémisme est généralement considéré comme la preuve de l'ancienneté d'un territoire et de l'absence de bouleversements climatiques ou géologiques récents. Cependant, il faut tenir compte du fait que le paléoendémisme est aussi le résultat d'une disparition, preuve d'un passé troublé (FAVARGER, 1964). Il convient de souligner que de nombreux paléoendémiques sont des paléopolyploïdes formés au Tertiaire lors de la surrection des chaînes alpines ou même à la fin du Miocène lors de l'assèchement de la Méditerranée (FAVARGER, 1975).

Apoendémiques — Rappelons que dans la terminologie de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) l'apoendémisme décrit le cas d'un endémique polyploïde dont le taxon correspondant diploïde est largement répandu. Le taxon apoendémique, en général un néopolyploïde, s'est formé dans les régions les plus perturbées par les glaciations, suite à un mélange de flores ou à une migration. Son évolution a été accélérée par rapport à celle des taxons correspondants diploïdes. L'apoendémisme représente alors une forte propulsion de néoendémisme. Pour qu'un tel polyploïde récent reste restreint à un territoire limité, deux explications doivent être envisagées: le réchauffement du Postglaciaire a empêché son extension ou le temps écoulé depuis sa formation n'a pas été suffisant pour lui permettre de conquérir un territoire plus vaste (FAVARGER, 1964).

Nous n'abordons pas ici les schizoendémiques polyploïdes, car ils sont issus d'une spéciation graduelle et leur endémogenèse n'est pas liée à leur polyploïdisation.

La même remarque s'applique à la formation d'endémiques par mutations génétiques et changements structuraux accompagnés de dysploïdie. FAVARGER (1975) rattache le cas de dysploïdie à la spéciation graduelle. Soulignons simplement avec KÜPFER (1980) que la dysploïdie affecte les groupes diploïdes et polyploïdes, mais qu'elle est aussi fréquemment corrélée avec une polyploïdisation.

Conclusion

Nous avons tenté de présenter les divers concepts d'endémisme et les différents critères employés pour la classification des taxons endémiques. Les classifications fondées sur des considérations géographiques, topographiques ou écologiques sont de nature descriptive et ne représente qu'une première approche de l'étude de l'endémisme d'une région. La même remarque s'applique à la terminologie des endémiques selon leur rang taxonomique. La classification des endémiques selon leur âge relatif va dans le même sens que la terminologie selon le dynamisme de leur endémogenèse et révèle le dualisme entre les paléoendémiques ou l'endémisme par conservation et les néoendémiques ou l'endémisme par novation. En revanche, la classification fondée sur les critères cytotaxonomiques est beaucoup plus analytique. Elle exige, évidemment, une connaissance plus approfondie de la morphologie et de la cytologie des taxons endémiques étudiés et de leurs taxons correspondants.

L'analyse des causes possibles de l'endémisme montre l'interpénétration entre l'endémisme et la spéciation en général. Le taxon endémique est le résultat des mécanismes impliqués dans la spéciation parmi lesquels le facteur d'isolement spatial, écologique ou bien d'isolement reproductif joue un rôle primordial.

La notion d'endémisme englobe donc à la fois un phénomène biogéographique et un phénomène évolutif.

Glossaire

Apoendémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): taxon polyploïde qui a pris naissance dans une région déterminée par polyploïdisation à partir d'un taxon largement répandu dans les contrées voisines. Le taxon correspondant est diploïde ou moins fortement polyploïde que l'apoendémique (contraire de patroendémique).

Cryptoendémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): taxon endémique à nombre chromosomique différent d'un taxon correspondant plus répandu sans que l'on puisse les distinguer morphologiquement.

Endémicité: voir sous indice d'endémicité.

Endémie (derivé du grec *en* = dans, *dêmos* = population): terme utilisé en médecine pour une maladie propre à une région et y sévissant continuellement.

Endémique: selon GOOD (1953), taxon dont l'aire de répartition est notablement inférieure à l'aire moyenne d'un taxon de son rang systématique; selon STACE (1985), taxon qui se rencontre uniquement dans une seule aire géographique restreinte.

Endémique local (WULFF, 1950): taxon endémique restreint à une aire de répartition particulièrement localisée, par exemple un sommet, une île.

Endémique néogène (BRAUN-BLANQUET, 1923): taxon endémique d'origine post-tertiaire (à distinguer d'endémique paléogène).

Endémique paléogène (BRAUN-BLANQUET, 1923): taxon endémique d'origine tertiaire (à distinguer d'endémique néogène).

- Endémique primaire* (WHERRY, 1944): taxon endémique récent qui n'a pas encore eu le temps de se répandre (synonyme de néoendémique).
- Endémique secondaire* (WHERRY, 1944): taxon endémique ancien qui occupait autrefois un territoire plus vaste mais qui est aujourd'hui restreint à une aire de répartition très réduite (synonyme d'endémique relictuel).
- Endémisme actif* (MANGENOT, 1972): formation d'endémique par isolement intrinsèque, suite au jeu de la spéciation dans les milieux isolés. Le facteur initial peut être une mutation, une hybridation ou une polyploïdisation (à opposer à endémisme passif).
- Endémisme écologique* (WULFF, 1950): formation d'endémique liée à l'écologie de l'habitat, par exemple au substrat (sols riches en métaux lourds, sols riches en sels).
- Endémisme édaphique* (OZENDA, 1982): ce terme décrit le cas particulier d'endémisme écologique où l'endémisme dépend directement du sol.
- Endémisme inchoatif* (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961; FAVARGER, 1974): phénomène de vicariance qui n'est pas encore de l'endémisme, il correspond à une phase active ou progressive de l'évolution (schizoendémisme inchoatif).
- Endémisme local* (MANGENOT, 1972): voir sous intraendémisme.
- Endémisme micro-insulaire* (MANGENOT, 1972): endémisme de très petites îles isolées dans un océan ou formant des archipels éloignés des continents, par exemple l'endémisme des îles Hawaï ou des Mascareignes.
- Endémisme par conservation* (BRIQUET, 1901): formation d'endémique par maintien d'un taxon qui a autrefois occupé une aire plus vaste dans un territoire déterminé (synonyme d'endémisme résiduel, relictuel et de paléoendémisme au sens large du terme, à opposer à endémisme par novation).
- Endémisme par ignorance* (GAUSSEN & LEREDDE, 1949): phénomène d'endémisme se référant aux taxons considérés comme endémiques faute de connaissance de leurs aires de répartition réelles.
- Endémisme par novation* (BRIQUET, 1901): formation d'endémique par production d'un nouveau taxon autochtone dans un territoire donné (synonyme de néoendémisme, à opposer à endémisme par conservation).
- Endémisme passif* (MANGENOT, 1972): formation d'endémique par isolement extrinsèque, l'événement destructeur peut être une pression climatique, une transgression marine ou la surrection d'une chaîne de montagnes (à opposer à endémisme actif).
- Endémisme régional* (MANGENOT, 1972): voir sous intraendémisme.
- Endémisme relictuel* (DRUDE, 1890): formation d'endémique par extinction, le taxon autrefois répandu dans une aire plus vaste est aujourd'hui restreint à un territoire exigu (synonyme d'endémisme par conservation).
- Endémisme résiduel* (MANGENOT, 1972): formation d'endémique par extinction, le taxon autrefois répandu dans une aire plus vaste subsiste aujourd'hui dans un territoire exigu, soit dans une flore à laquelle il appartenait (relique), soit dans une flore nouvelle (relicte).
- Endémogenèse* (MANGENOT, 1972): mécanisme créateur d'endémique, l'endémogenèse active résulte du jeu de la spéciation dans des milieux isolés; l'endémogenèse passive est imposée par le milieu.
- Endémovicariants* (GAUSSEN & LEREDDE, 1949): taxons endémiques d'origine commune se substituant dans des territoires ou des milieux différents (synonyme de schizoendémique).
- Epibiotique* (RIDLEY, 1925): taxon à aire de répartition restreinte ayant appartenu autrefois à une autre flore (synonyme de relicte).

- Faux endémique* (GAUSSEN, 1964): taxon à aire de répartition actuellement restreinte par suite de disparition dans les autres parties d'une aire jadis plus large (synonyme de relict et d'épibiotique, à opposer à vrai endémique).
- Haloendémique*: taxon endémique confiné à un substrat riche en sels, un cas d'endémisme édaphique.
- Holoendémique* (RICHARDSON, 1978): statut endémique intermédiaire entre néoendémique (phase progressive) et paléoendémique (phase régressive), le taxon holoendémique est dans une phase stable du développement de l'aire qui a atteint sa plus grande étendue.
- Indice d'endémicité spécifique* (AUBRÉVILLE, 1970): rapport du nombre d'espèces endémiques au nombre total d'espèces d'une région donnée. *L'indice d'endémicité générique* donne le même rapport relatif aux genres.
- Intensité d'endémisme* (MANGENOT, 1972): rang hiérarchique des taxons endémiques d'un territoire donné.
- Intraendémisme* (MANGENOT, 1972): endémisme propre à un sommet d'une chaîne de montagnes ou à une île d'un archipel, à distinguer de l'endémisme dans l'ensemble de la chaîne de montagnes ou de l'archipel (synonyme d'endémisme régional et d'endémisme local).
- Macroaréalophyte* (HOLUB & JIRASEK, 1967): taxon à aire de répartition très répandue, par exemple sur plusieurs continents ou une zone de végétation (à opposer à microaréalophyte).
- Macroendémique* (OZENDA, 1982): taxon endémique au rang spécifique ou supraspécifique (synonyme de mégaendémique, à opposer à microendémique).
- Mégaendémique* (GAUSSEN & LEREDDE, 1949): taxon endémique au rang spécifique ou supraspécifique (synonyme de macroendémique).
- Mésoaréalophyte* (HOLUB & JIRASEK, 1967): taxon à aire de répartition étendue, restreint à un continent ou à une partie d'un continent (cas intermédiaire entre macro- et microaréalophyte).
- Mésopolyploïde* (FAVARGER, 1975): taxon polyploïde formé au Tertiaire supérieur; quelques ancêtres et proches parents diploïdes existent encore.
- Microaréalophyte* (HOLUB & JIRASEK, 1967): taxon à aire de répartition très restreinte; un microaréalophyte est un endémique (d'origine autochtone) ou un relict (d'origine allochtone). A opposer à macroaréalophyte.
- Microendémique* (GAUSSEN & LEREDDE, 1949): taxon endémique au rang infraspécifique (à distinguer de méga- ou macroendémique).
- Néoendémique* (BRAUN-BLANQUET, 1923; FAVARGER, 1969): taxon endémique récent qui n'a pas encore eu le temps de se répandre. Le taxon est dans la phase progressive du développement de l'aire (synonyme d'endémique primaire ou d'endémique par novation, à opposer à paléoendémique).
- Néopolyploïde* (FAVARGER, 1975): taxon polyploïde formé au Quaternaire, les parents ancestraux diploïdes persistent et leur différenciation morphologique reste faible pour ne justifier qu'un rang infraspécifique.
- Paléoendémique* (ENGLER, 1879, 1882; BRAUN-BLANQUET, 1923): taxon endémique ancien qui occupait autrefois un territoire plus vaste mais aujourd'hui restreint à une aire réduite de répartition. Le taxon est dans la phase régressive du développement de l'aire (synonyme d'endémique relictuel, d'endémique secondaire et d'endémique par conservation; à opposer à néoendémique).
- Paléoendémique sensu stricto* (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): taxon isolé systématiquement dont les taxons correspondants ne sont pas connus, il n'est pas nécessairement né sur place et l'aire actuelle n'est qu'une aire relique d'un territoire autrefois plus vaste; le taxon paléoendémique est diploïde ou polyploïde.

- Paléopolyploïde* (FAVARGER, 1975): taxon polyploïde formé au Tertiaire inférieur et moyen, ses ancêtres et proches parents diploïdes ont disparu.
- Patroendémique* (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): taxon resté diploïde dans un territoire donné dont les taxons correspondants dans les contrées voisines sont polyploïdes. Un patroendémique a donné naissance à des taxons correspondants polyploïdes (spéciation brusque). Contraire d'apoenémique.
- Polyendémique* (FENZL d'après WULFF, 1950): taxon distribué dans plusieurs régions à l'opposé d'endémique qui décrit un taxon distribué dans une région limitée (synonyme de sporadique).
- Psammoendémique*: taxon endémique limité à un substrat riche en sable, un cas d'endémisme édaphique.
- Pseudoendémique* (HERZOG, 1926): taxon considéré comme endémique faute de connaissances sur son aire de répartition réelle. Ce terme inclut les mutants accidentels.
- Pseudorelique* (POLUNIN, 1960): taxon à aire de répartition restreinte ayant appartenu autrefois à une autre flore (synonyme de épibiotique et de relicté, à opposer à relique).
- Pseudovicariants* (VIERHAPPER, 1919): taxons se substituant dans des territoires ou des milieux différents sans qu'ils aient une origine commune ni qu'ils se soient formés sur place (synonyme de faux vicariants, à opposer à vicariants).
- Relicté* (AUBRÉVILLE, 1970): taxon témoin d'un passé plus ou moins ancien, n'existant plus que dans certaines stations refuges où il trouve encore des conditions de vie comparables à celles qu'il connaissait autrefois dans des aires plus vastes (à distinguer de relique).
- Relique* (AUBRÉVILLE, 1970): taxon de type archaïque et proche de taxons connus à l'état de fossiles, généralement confiné à des habitats spéciaux (à distinguer de relicté).
- Schizoendémiques* (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS, 1961): taxons endémiques résultant de la spéciation graduelle d'une souche commune, leur formation est simultanée, leur nombre chromosomique identique (synonyme d'endémovicariants).
- Schizoendémisme inchoatif*: voir sous endémisme inchoatif.
- Sporadique* (DE CANDOLLE, 1820): se référant à un taxon à répartition dispersée dans plusieurs régions (synonyme de polyendémique).
- Subendémique* (PAWŁOWSKI, 1970): taxon endémique ayant son centre de répartition dans un domaine donné mais dépassant ses limites, par exemple les endémiques des Alpes se trouvant également dans les Vosges ou la Croatie.
- Taux d'endémicité*: voir sous indice d'endémicité.
- Taxons correspondants* (LÖVE, 1954): taxons d'origine commune et de proche parenté. On distingue les taxons vicariants (une espèce à forte variabilité se divise en plusieurs races morphologiquement et écologiquement distinctes) et les taxons de substitution (une barrière d'incompatibilité précède la différenciation morphologique et l'occupation de différents territoires).
- Territoire de conservation* (SCHWARZ, 1938 d'après FAVARGER, 1961): région où la spéciation se poursuit d'une manière graduelle et continue. Les taxons jeunes se trouvent actuellement en voie de différenciation sans que pour autant les anciens soient condamnés à disparaître tous ensemble.
- Territoire refuge* (FAVARGER, 1961): territoire riche en paléoendémiques.
- Vicariants* (AUBRÉVILLE, 1970): taxons morphologiquement très proches, ayant une souche commune, habitant des aires de répartition voisines. Ils semblent se substituer en passant d'une aire à l'autre.
- Vicariants écologiques* (OZENDA, 1982): taxons voisins systématiquement qui jouent un rôle symétrique dans des milieux biologiques différents d'un même territoire (à distinguer de vicariants géographiques).

Vicariants géographiques (OZENDA, 1982): taxons voisins systématiquement qui jouent un rôle symétrique dans des territoires différents (à distinguer de vicariants écologiques).

Vrai endémique (GAUSSEN, 1964): taxon qui s'est formé et qui est resté dans une aire restreinte (synonyme d'endémique au sens de HOLUB & JIRASEK (1967), à opposer à faux endémique).

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AUBRÉVILLE, A. (1970). Vocabulaire de biogéographie appliquée aux régions tropicales. *Adansonia*, ser. 2, 10: 439-497.
- BANARESCU, P. & N. BOSCAIN (1978). *Biogeographie. Fauna und Flora der Erde und ihre geschichtliche Entwicklung*. Gustav Fischer, Jena, 392 pp.
- BERNARDI, G. (1965). Endémisme et catégories taxonomiques modernes. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 41: 115-129.
- BERNARDI, G. (1982). L'endémisme: I. Généralités. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 58: 61-74.
- BOCQUET, G. (1980). La différenciation des taxons méditerranéens et la crise de salinité du Miocène. *Naturalia Monspel.* N° hors série (Colloque de la Fondation L. Emberger), 22 pp.
- BORGEN, L. (1979). Karyology of the Canarian Flora. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 329-346, Academic Press, London.
- BRAMWELL, D. (1976). The endemic flora of the Canary Islands. *Monogr. Biol.* 30: 207-240.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1923). *L'origine et développement des flores dans le Massif Central de France*. L. Lhomme, Paris et Beer & Cie, Zürich, 282 pp.
- BRIQUET, J. (1901). Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. *Ann. Conserv. et Jard. Bot. Genève* 5: 12-119.
- BROOKS, R. R. (1987). *Serpentine and its Vegetation. A Multidisciplinary Approach*. Croom Helm, London and Sydney, 454 pp.
- BRUNEAU DE MIRE, PH. & P. QUÉZEL (1959). Sur quelques aspects de la Flore résiduelle du Tibesti: les fumerolles du Toussidé et les lapiaz volcaniques culmineaux de l'Emi Koussi. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord* 50: 126-145.
- CAIN, S. A. (1944). *Foundation of plant geography*. Harper & Brothers, New York, London, 556 pp.
- CANDOLLE, A. P. DE (1820). Géographie botanique. In: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 18: 359-436. Levrault, Paris et Le Normant, Strasbourg.
- CANDOLLE, A. DE (1855). *Géographie botanique raisonnée*. 2 vol., Masson, Paris, 1365 pp.
- CARDONA, M. A. & J. CONTANDRIOPOULOS (1977). L'endémisme dans les flores insulaires méditerranéennes. *Mediterranea* 2: 49-77.
- CARDONA, M. A. & J. CONTANDRIOPOULOS (1979). Endemism and Evolution in the Islands of the Western Mediterranean. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 133-169. Academic Press, London.
- CARLQUIST, S. (1965). *Island Life. A Natural History of the Islands of the World*. Natural History Press, Garden City, New York, 451 pp.
- CHRIST, H. (1883). *La flore de la Suisse et ses origines*. Basel, Genève, Lyon, 572 pp.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1962a). Recherche sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. *Ann. Fac. Sci. Marseille* 32: 1-354.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1962b). Essai de classification des endémiques corses. *Revue Cytol. Biol. Veg.* 25: 449-459.
- CONTANDRIOPOULOS, J. & M. A. CARDONA (1984). Caractère original de la flore endémique des Baléares. *Bot. Helv.* 94: 101-132.
- DAVY DE VIRVILLE, A. (1965). Contribution à l'étude de l'endémisme végétal dans les Iles Atlantides. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 364: 191-196.
- DRUDE, O. (1890). *Handbuch der Pflanzengeographie*. J. Engelhorn, Stuttgart, 582 pp.
- ENGLER, A. (1879). *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. I. Teil. Die extratropischen Gebiete der nördlichen Hemisphäre*. W. Engelmann, Leipzig, 202 pp.

- ENGLER, A. (1882). *Versuch einer Entwicklungsgeschichte der Pflanzenwelt insbesondere der Florengebiete seit der Tertiärperiode. 2. Teil. Die extratropischen Gebiete der südlichen Hemisphäre und die tropischen Gebiete*. W. Engelmann, Leipzig, 386 pp.
- FAVARGER, C. (1961). Sur l'emploi des nombres de chromosomes en géographie botanique historique. *Ber. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel* 32: 119-146.
- FAVARGER, C. (1964). Cytotaxinomie et endémisme. *Compt. Rend. Sommaire Séances Biogéogr.* 357: 23-44.
- FAVARGER, C. (1969). L'endémisme en géographie botanique. *Scientia* 104: 1-16.
- FAVARGER, C. (1972). Endemism in the Montane Floras of Europe. In: VALENTINE, D. H. (éd.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*, p. 191-204. Academic Press, London, New York.
- FAVARGER, C. (1974). Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe. *Lavori Soc. Ital. Biogeogr.*, ser. 2, 4: 4-29.
- FAVARGER, C. (1975). Cytotaxinomie et histoire de la flore orophile des Alpes et de quelques autres massifs montagneux d'Europe. *Lejeunia*, ser. 2, 77: 1-44.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- FAVARGER, C., N. GALLAND & PH. KÜPFER (1980). Recherches cytotaxinomiques sur la flore orophile du Maroc. *Naturalia Monspel. Sér. Bot.* 29: 1-64.
- FAVARGER, C. & PH. KÜPFER (1980). Applications de la cytotaxinomie à quelques problèmes d'origine ou de mise en place de la flore méditerranéenne. *Naturalia Monspel.*, N° hors série (Colloque de la Fondation L. Emberger, Montpellier), 13 pp.
- GANKIN, R. & J. MAJOR (1964). *Arctostaphylos myrtifolia*, its biology and relationship to the problem of endemism. *Ecology* 45: 792-808.
- GAUSSEN, H. (1964). Au sujet des causes de l'endémisme. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogéogr.* 356: 13-19.
- GAUSSEN, H. & C. LEREDDE (1949). Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 96: 57-83.
- GOOD, R. (1953). *The Geography of the Flowering Plants*. Longmans, Green & Co., London, 452 pp.
- GRANT, V. (1963). *The Origin of Adaptations*. Columbia University Press, New York, 606 pp.
- GRANT, V. (1971). *Plant Speciation*. Columbia University Press, New York & London, 435 pp.
- GREUTER, W. (1971). Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. *Opera Bot.* 30: 49-64.
- GREUTER, W. (1972). The relict element of the flora of Crete and its evolutionary significance. In: VALENTINE, D. H. (éd.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*, p. 161-177, Academic Press, London.
- GREUTER, W. (1979). The Origins and Evolution of Islands Floras as Exemplified by the Aegean Archipelago. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 87-106, Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- GREUTER, W. & K.-H. RECHINGER (1967). Die Flora der Insel Kythera. *Boissiera* 13: 1-206.
- GRISEBACH, A. (1872). *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen*, 2 Vol. Wilhelm Engelmann, Leipzig, Vol. 1: 603 pp., Vol. 2: 635 pp.
- HAEUPLER, H. (1983). Die Mikroarealophyten der Balearen. Ein Beitrag zum Endemismus-Begriff und zur Inselbiogeographie. *Tuexenia* 3: 271-288.
- HEDBERG, O. (1969). Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. *Biol. J. Linn. Soc.* 1: 135-148.
- HERZOG, T. (1909). Über die Vegetationsverhältnisse Sardinien. *Bot. Jahrb. Syst.* 42: 341-436.
- HEYWOOD, V. H. (1960). Problems of Geographical Distribution and Taxonomy in the Iberian Peninsula. *Feddes Repert.* 63: 160-168.
- HOLUB, J. & V. JIRASEK (1967). Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. *Folia Geobot. Phytotax.* 2: 69-113.
- HULTEN, E. (1955). The isolation of the skandinavian mountain flora. *Acta Soc. Fauna Flora Fenn.* 72: 1-15.
- HUMPHRIES, C. J. (1979). Endemism and Evolution in Macaronesia. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 171-199. Academic Press, London.
- JAEGER, E. J. (1971). Die pflanzengeographische Stellung der "Steppen" der Iberischen Halbinsel. *Flora* 160: 217-256.
- JEANMONOD, D. (1984). La spéciation: aspects divers et modèles récents. *Candollea* 39: 151-194.
- KRUCKEBERG, A. R. (1954). The ecology of serpentine soils. III. Plant species in relation to serpentine soils. *Ecology* 35: 267-274.

- KÜPFER, PH. (1974). Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. *Boissiera* 23: 1-322.
- KÜPFER, PH. (1980). Les processus de différenciation des taxons orophiles en Méditerranée occidentale. *Annales Jard. Bot. Madrid* 37: 321-337.
- KUNKEL, G. (1987). *Die Kanarischen Inseln und ihre Pflanzenwelt*. Ed. 2. Gustav Fischer, Stuttgart, New York, 202 pp.
- LEREDDE, C. (1957). Etude écologique et phytogéographique du Tassili des Ajjer. *Trav. Inst. Rech. Sah., Alger, série du Tassili* 2: 455 pp.
- LEVIN, D. A. (1971). The origin of reproductive isolating mechanism in flowering plants. *Taxon* 20: 91-113.
- LÖVE, A. (1954). Cytotaxonomical evaluation of corresponding taxa. *Vegetatio* 5: 212-224.
- MAC ARTHUR, R. H. & E. O. WILSON (1967). *Island Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 203 pp.
- MAIRE, R. (1936). Contributions à l'étude de la flore du Tibesti. *Mém. Acad. Sci. Paris*, ser. 2, 62: 1-39.
- MANGENOT, G. (1972). *L'endémisme*. Conférence à l'Université de Bretagne Occidentale, Brest, 19 pp. & 12 cartes.
- MASON, H. L. (1946a). The edaphic factor in narrow endemism. I. The nature of environmental influences. *Madroño* 8: 209-226.
- MASON, H. L. (1946b). The edaphic factor in narrow endemism. II. The geographic occurrence of plants of highly restricted patterns of distribution. *Madroño* 8: 241-257.
- MERXMÜLLER, H. (1952). *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen*. s.n., München, 105 pp.
- MEUSEL, H., E. JÄGER, S. RAUSCHERT & E. WEINERT (1978). *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. Gustav Fischer, Jena, 418 pp. + 421 pp.
- MONTMOLLIN, B. DE (1982). Etude cytotaxonomique de la flore endémique de la Crète. I. Note préliminaire. *Bull. Soc. Neuchâteloise Sci. Nat.* 105: 65-77.
- MOORE, D. M. (1979). Origins of Temperate Islands Floras. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 69-85, Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco.
- MÜLLER, P. (1981). *Arealssysteme und Biogeographie*. Eugen Ulmer, Stuttgart, 704 pp.
- MÜLLER-DOMBOIS, D. K. W. BRIDGES & H. I. CARSON (1981). Island ecosystems. Biological organisation in selected Hawaiian communities. *US/IBP Synthesis Ser.* 15: 583 pp. Hutschinson Ross. Publ. Comp., Stroudsburg, Woods Hole.
- NELSON, G. & D. E. ROSEN, éd. (1981). *Vicariance Biogeography. A Critique. Symposium of the Systematic Discussion Group of the American Museum of Natural History 1979*. Columbia University Press, New York, 593 pp.
- OBBERDORFER, E. (1975). Bemerkungen zur Vegetation Madeiras. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 32: 1315-1332.
- OZENDA, P. (1977). *Flore du Sahara*, éd. 2, C.N.R.S., Paris, 622 pp.
- OZENDA, P. (1982). *Les végétaux de la biosphère*. Doin, Paris, 431 pp.
- PAWŁOWSKI, B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpathes. *Vegetatio* 21: 181-243.
- POLUNIN, O. (1960). *Introduction to Plant Geography*. Longmans, London, 640 pp.
- PORTER, D. M. (1979). Endemism and Evolution in Galapagos Islands Vascular Plants. In: BRAMWELL, D. (éd.), *Plants and Islands*, p. 225-256. Academic Press, London.
- QUÉZEL, P. (1954). Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar. *Trav. Inst. Rech. Sah., Monogr. régionales* 2: 1-164.
- QUÉZEL, P. (1965). Contribution à l'étude de l'endémisme chez les Phanérogames sahariens. *Compt. Rend. Sommaire Séances Soc. Biogeogr.* 359-361: 89-103.
- RECHINGER, K. H. (1965). Der Endemismus in der griechischen Flora. *Rev. Roum. Biol. Bot.* 10: 135-138.
- RICHARDSON, I. B. K. (1978). Endemic taxa and the taxonomist. In: STREET, H. E. (éd.), *Essays in Plant Taxonomy*, p. 245-262. Academic Press, London.
- RIDLEY, H. N. (1925). Endemic Plants. *J. Bot.* 63: 182-183.
- RIKLI, M. (1942-1948). *Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer*. Hans Huber, Bern, 1418 pp.
- SEIDEL, D. & G. GOTTSCHLICH (1981). Die Gefährdung autochthoner Inseln am Beispiel Madeiras. *Biologie in unserer Zeit* 11(2): 33-41.
- SNOGERUP, S. (1967). Studies in the Aegean flora VIII. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. B. Variation and evolution in the small population system. *Opera Bot.* 14: 1-86.

- STACE, C. A. (1985). *Plant Taxonomy and Biosystematics (Contemporary Biology)*, Ed. 3. Edward Arnold Publishers Ltd., London, 279 pp.
- STEBBINS, L. (1950). *Variation and Evolution in plants*. Columbia University Press, New York, 643 pp.
- STEBBINS, L. (1971). *Chromosomal evolution in higher plants*. E. Arnold, London, 216 pp.
- STEENIS, C. G. VAN (1964). Plant geography of the mountain flora of Mount Kinabalu. *Proceed. Roy. Soc., B*, 161: 7-38.
- STOTT, P. (1981). *Historical plant geography*. Allen & Unwin, London, Boston, Sydney, 151 pp.
- STRID, A. (1970). Studies in the Aegean Flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex with special reference to the problem of non-adaptive radiation. *Opera Bot.* 28: 1-169.
- TAYLOR, N. (1921). Endemism in the Bahama Flora. *Ann. Bot. (London)* 35: 523-532.
- TRALAU, H. (1967). The Phytogeographic Evolution of the Genus *Ginkgo* L. *Bot. Not.* 120: 409-422.
- VALENTINE, D. H. (1962). La taxonomie expérimentale: tendances actuelles. *Rev. Cytol. Biol. Vég.* 25: 255-266.
- VALENTINE, D. H. & A. LVE (1958). Taxonomic and Biosystematic Categories. *Brittonia* 10: 153-166.
- VIERHAPPER, F. (1919). Über echten und falschen Vikarismus. *sterr. Bot. Z.* 68: 1-22.
- WALTER, H. & H. STRAKA (1970). *Einführung in die Phytologie III/2. Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik*, 2. Ed. Eugen Ulmer, Stuttgart, 478 pp.
- WHERRY, E. T. (1944). A classification of endemic plants. *Ecology* 25: 247-248.
- WILEY, E. O. (1981). *The Theory and Practice of Phylogenetic Systematics*. John Wiley & Sons, New York, Chichester, Brisbane, Toronto, 439 pp.
- WILLIS, J. C. (1922). *Age and Area*. University Press, Cambridge, 259 pp.
- WRIGHT, S. (1931). Evolution in Mendelian populations. *Genetics* 16: 97-159.
- WULFF, E. V. (1950). *An Introduction to Historical Plant Geography*. Chronica Botanica, Waltham, Mass. USA, 223 pp.