

Zeitschrift: Saussurea : journal de la Société botanique de Genève
Herausgeber: Société botanique de Genève
Band: 21 (1990)

Artikel: L'endémisme : revue des études de l'endémisme en Méditerranée occidentale. 2
Autor: Hinz, Petra-Andrea
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-1099110>

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: 2. Revue des études de l'endémisme en Méditerranée occidentale

PETRA-ANDREA HINZ

RÉSUMÉ

HINZ, P.-A. (1990). L'endémisme: 2. Revue des études de l'endémisme en Méditerranée occidentale. *Saussurea* 21: 93-122. En français, résumés français et anglais.

La richesse en endémiques du domaine ouest-méditerranéen par rapport au domaine médio-européen est évoquée. Dans cette revue, une synthèse des études traitant divers aspects de l'endémisme en Méditerranée occidentale est donc tentée. Un aperçu des connaissances actuelles acquises en géophysique, géologie et climatologie forme l'arrière-plan paléogéographique nécessaire à la compréhension de l'histoire de la flore ouest-méditerranéenne. Compte tenu du témoignage historique apporté par les endémiques, leur conservation est une des tâches prééminentes de la protection de la nature dans ce domaine. Un résumé des centres d'endémisme est suivi d'une présentation des études concernant l'endémisme insulaire, l'endémisme montagnard et l'endémisme écologique. Les études cytotaxonomiques, notamment en ce qui concerne l'endémisme insulaire, montre par la présence de paléo- et de patroendémiques qu'il s'agit en premier lieu d'une flore paléogène développée sur place. Mais l'existence d'apo- et de schizoendémiques indique également une spéciation actuellement en cours dans les îles ouest-méditerranéennes.

ABSTRACT

HINZ, P.-A. (1990). The endemism: 2. Review of the studies in the western Mediterranean area. *Saussurea* 21: 93-122. In French, French and English abstracts.

The diversity of endemics in the western Mediterranean area in comparison to Central Europe is evoked. In this review, a synthesis of the studies dealing with different aspects of endemism in the western Mediterranean area is thus attempted. A survey of the current knowledge in geophysics, geology and climatology forms the paleogeographic background necessary to understand the history of the west-mediterranean flora. As the endemics are a living historical witness, their conservation is an important task in nature protection. An overview of the centers of endemism is followed by a presentation of the studies dealing with insular, mountain and ecological endemism. Cytotaxonomical studies, in particular concerning insular endemism, reveal by the existence of paleo- and patroendemics that it refers in the first place to a paleogene flora which developed in situ. But the existence of apo- and schizoendemics reveal also the presence of a continuous process of speciation.

Introduction

Dans une première partie (HINZ, 1989a), nous avons résumé les généralités de la notion d'endémisme, les critères servant à la classification des endémiques et les causes possibles à l'origine d'un tel phénomène biogéographique et évolutif.

Dans cette deuxième partie de notre revue sur l'endémisme, nous examinons plus particulièrement l'endémisme en Méditerranée occidentale. Le domaine géographique considéré ici comporte la Péninsule ibérique, les îles Baléares, le Maroc et le bloc cyrno-sarde. Notons que cette délimitation correspond à notre domaine d'étude pour les digitales pourpres. C'est notamment au cours de nos études biosystématiques de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. que nous avons rencontré le problème d'endémisme en Méditerranée occidentale (HINZ, 1988; 1989b; 1989c; 1990a & 1990b).

Soulignons la portée de l'endémisme dans la chorologie comparée pour la définition des régions floristiques et dans les déductions possibles sur l'origine des flores et leur évolution, en comparaison avec les connaissances actuelles acquises en paléogéographie.

Comparaison entre le domaine nord- et médio-européen et le domaine ouest-méditerranéen

Il est notoire que le nombre d'espèces par unité de surface augmente du nord au sud jusqu'à l'équateur (STACE, 1985). On rencontre une flore plus pauvre au nord de l'Europe qu'en Méditerranée en général, région considérée comme un des principaux centres de diversité génétique du monde (ZEVEN & ZHUKOVSKY, 1975 d'après STACE, 1985). Le gradient d'endémisme va dans le même sens (LUCAS & WALTERS, 1976). L'exemple de la densité des endémiques aquatiques en Europe fourni par COOK (1983) en fait preuve et souligne en même temps l'importance de l'endémisme en Méditerranée occidentale. A ce propos, on se référera au tableau 1 ci-après.

Par rapport à la région méditerranéenne, l'endémisme est donc très faible dans le domaine nord- et médio-européen. L'absence d'endémiques dans les plaines d'Europe nord-occidentale et centrale est facilement explicable: ravagées par les glaciations, ces plaines s'étendent, sans barrières naturelles, largement vers l'est (MANGENOT, 1972). L'endémisme observé dans les hautes montagnes de l'Europe centrale est considérable mais il reste toutefois plus faible que dans les montagnes méditerranéennes. D'après FAVARGER (1972), plusieurs facteurs en sont responsables:

- l'existence d'un cortège floristique commun depuis le Tertiaire;
- l'immigration d'espèces asiatiques à la fin du Tertiaire qui n'ont pas eu le temps de se différencier;
- l'immigration d'espèces arctiques pendant les glaciations;
- les échanges floristiques entre les différentes chaînes de montagnes pendant l'époque glaciaire.

En revanche, la situation est très différente au sud, et la flore méditerranéenne pose des problèmes généraux de spéciation. L'acuité de spéciation dans ce domaine reflète les conditions géographiques, climatologiques et historiques particulières à ce domaine en relation avec le capital génétique présent dans la flore originale. La situation marginale du bassin occidental et donc de la Péninsule ibérique, enfermée par les Pyrénées, par rapport au centre de l'Europe, et son morcellement par divers détroits au cours de l'histoire paléogéographique, ont constitué un frein aux échanges floristiques (KÜPFER, 1980). Selon ce même auteur, l'originalité de la flore ouest-méditerranéenne repose plutôt sur ses origines et son histoire propre que sur les processus de différenciation.

De plus, les perturbations causées par les périodes glaciaires et interglaciaires n'ont pas eu le même impact qu'en Europe septentrionale et centrale. HEYWOOD (1960) constate la richesse de la flore ibérique suite à des migrations importantes et des territoires

relictas pendant le Pléistocène. Il évoque également l'importance de cette région comme grand centre de diversité.

CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER (1975) soulignent aussi ce rôle conservateur de la région méditerranéenne vis-à-vis de la flore d'Europe centrale. Après avoir constaté la richesse en endémiques en Méditerranée occidentale, le problème du caractère de l'endémisme se pose: "La région ouest-méditerranéenne a-t-elle joué le rôle conservateur d'un musée ou le rôle novateur d'un berceau?" (FAVARGER, 1969). Nous essayons de répondre à cette question à l'aide des études entreprises sur l'endémisme en Méditerranée occidentale.

Conservation et protection des endémiques

Compte tenu de la rareté et du témoignage historique des endémiques, leur conservation est une des tâches prééminentes de la protection de la nature en Méditerranée occidentale. Tout d'abord, des inventaires par pays ou par région géographique ont été établis.

À l'échelle internationale, LUCAS & WALTERS (1976) et la publication plus actuelle du CONSEIL DE L'EUROPE (1983) fournissent une liste complète de plantes rares, menacées et endémiques de l'Europe ainsi qu'une statistique comparée des endémiques par pays ou par région bien délimitée (Corse, Sardaigne, Iles Baléares), ventilée selon sept catégories différentes. DAVIS & al. (1986) rassemblent une documentation bibliographique détaillée par pays concernant les espèces rares et menacées.

À l'échelle nationale, notons ainsi PARKER (1981) pour le Portugal, CABALLERO (1941-1948) et BARRENO & al. (1984) pour l'Espagne, CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984) pour les Iles Baléares. SAINZ OLLERO & HERNANDEZ BERMEJO (1981) publient la liste complète des espèces endémiques de la Péninsule ibérique, celles des îles Baléares incluses, en appliquant les catégories des risques de l'UICN. Pour le Maroc, LECOMPTE-BARBET (1975) énumère les endémiques par famille sans toutefois dresser une liste des noms. En ce qui concerne l'inventaire de la flore endémique de Corse, nous renvoyons le lecteur à CONTANDRIOPOULOS (1962a et 1962b), pour celui de Sardaigne, on se référera à la série d'articles publiés par ARRIGONI & al. (1976-1986).

Ensuite, des mesures pour la conservation et la protection des endémiques ont été prises. Evoquons à ce propos le projet Artemis (GOMEZ CAMPO, 1977) qui consiste à établir une banque de graines, des endémiques ibériques essentiellement mais aussi des endémiques méditerranéens en général. En outre, plusieurs projets d'ADENA (WWF espagnol) ont été lancés pour la protection des régions riches en endémiques (ADENA, 1985).

Centres de l'endémisme en Méditerranée occidentale

Nous avons exposé l'importance de l'endémisme dans l'ensemble du domaine ouest-méditerranéen. Dans ce domaine, il existe toutefois des régions géographiques particulièrement riches en taxons endémiques, représentées sur la figure 1. Ces centres d'endémisme sont évoqués chez FAVARGER (1972), POLUNIN & SMYTHIES (1973), GOMEZ CAMPO & al. (1984) et DAVIS & al. (1986). Leurs taux d'endémicité sont fournis au tableau 1.

Pour l'ensemble de la Péninsule ibérique, les îles Baléares incluses, GOMEZ CAMPO & al. (1984) comptent 1258 espèces et sous-espèces endémiques. D'après leurs analyses de chorologie comparée, la chaîne bétique est caractérisée par l'indice d'endémicité le plus élevé de la Péninsule ibérique. Les auteurs notent 177 taxons endémiques pour cette région. D'autres centres d'endémisme prononcés sont les Pyrénées, les Baléares et la Serra d'Estrela au Portugal. En revanche, la Meseta espagnole est relativement pauvre en endémiques (GOMEZ CAMPO & al., 1984).

Fig. 1. — Centres d'endémisme insulaire, montagnard et écologique en Méditerranée occidentale. Localisation géographique selon POLUNIN & SMYTHIES (1973); modifié: 1 = Corse, 2 = Sardaigne, 3 = Cordillère cantabrique, 4 = Pyrénées, 5 = Tras-os-Montes, 6 = Serra da Estrêla, 7 = Sierra de Gredos, 8 = Sierra de Guadarrama, 9 = Baléares, 10 = Sierra Morena, 11 = Cordillère bétique, 12 = Rif, 13 = Moyen Atlas et 14 = Haut Atlas.

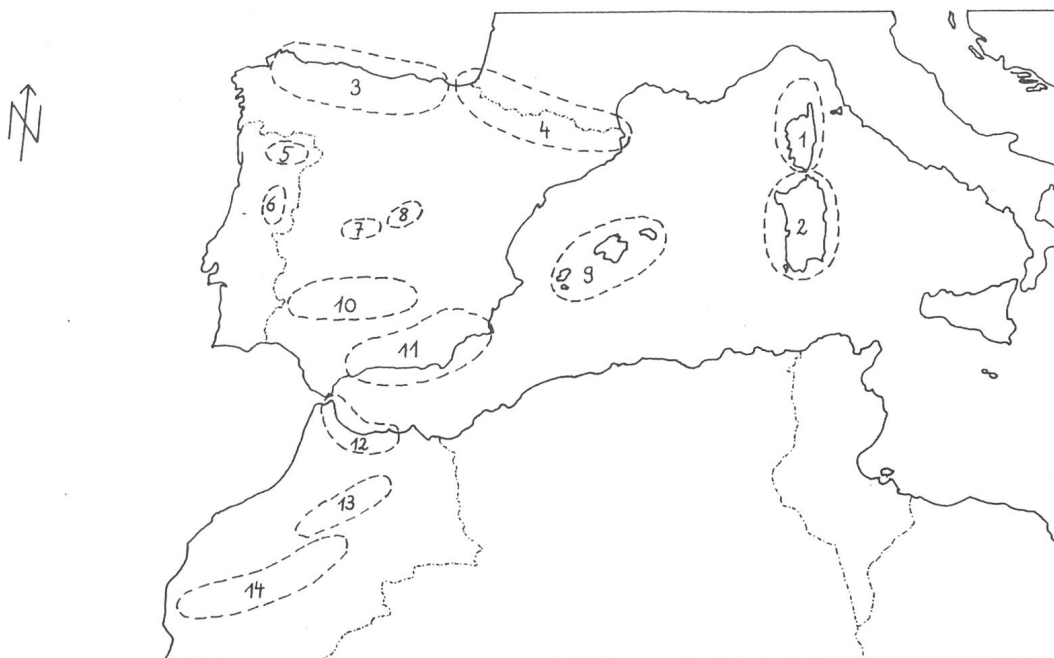


Tableau 1. — Centres d'endémisme en Méditerranée occidentale: taux d'endémicité selon divers auteurs.

Région	Taux (%)	Auteur(s)
Endémisme insulaire		
Corse (totalité)	7.6	CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979
	11.1	GAMISANS & al., 1985
Corse (orophile)	40	CONTANDRIOPOULOS, 1971
	35.7	GAMISANS & al., 1985
Sardaigne (totalité)	8	CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979
Sardaigne (orophile)	23	SCHMID, d'après CONTANDRIOPOULOS, 1962
Baléares	9.2	HAEUPLER, 1983
	7	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Gymnésies	18.4	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Majorque	33.6	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Minorque	12.2	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Cabrera	1.2	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Pithyuses	2.4	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Ibiza	7.9	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Formentera	0.6	CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984
Endémisme montagnard		
Pyrénées	14	FAVARGER, 1972
Chaîne bétique (incl. Sierra Nevada)	36	FAVARGER, 1972
Rif marocain	57	LECOMPTE-BARBET, 1975
Moyen Atlas	41	LECOMPTE-BARBET, 1975
Haut Atlas	26	LECOMPTE-BARBET, 1975
Endémisme écologique		
Tras-os-Montes	23	PINTO DA SILVA, 1970

Tableau 2 — Le domaine ouest-méditerranéen dans le contexte paléogéographique.

Millions d'années	Epoque	Événements géologiques			Développement de la végétation
		généraux	aux Baléares	dans le bloc cyrno-sarde	
—65	Paléocène	orogénèse alpine		d'origine hercynienne adjacent à la côte provençale	végétation tropicale
—55	Eocène	surrection des Pyrénées			végétation subtropicale
—22	Oligocène		plissement principal, Minorque dérive du bloc cyrno-sarde	rotation, sans liens terrestres	différenciation d'une flore orophile
—16	Miocène (Messinien)	surrection de la chaîne bétique et du Rif crise de salinité	deux îles: Gymnésies et Pithyuses liens terrestres: entre les îles, avec le continent	une seule île liens terrestres: avec l'Italie, la Sicile, le continent africain	abaissement des étages de végétation, migration des éléments steppiques venant de l'est
—5.5	Pliocène		séparation du continent	séparation d'Italie, de Sicile, du continent africain	
—2	Pléistocène	transgression glaciations (régression)	séparation: Gymnésies-Pithyuses deux îles: Gymnésies et Pithyuses	une seule île, ponts lagunaires entre la Corse et la Toscane	migrations à longue distance, interpénétration des cortèges floristiques
—0.008	Holocène	transgression postglaciaire	séparation: Majorque - Minorque - Ibiza - Formentera	séparation: Corse - Sardaigne	établissement et différenciation de la flore d'aujourd'hui

L'ensemble du domaine ouest-méditerranéen dans le contexte paléogéographique et paléobotanique

Compte tenu de l'importance des événements paléogéographiques pour l'étude de l'endémisme, nous fournissons un aperçu de l'histoire géologique de la Méditerranée occidentale résumé dans le tableau 2.

L'arrière-plan tectonique

Pour le début de l'histoire géologique de la Méditerranée occidentale, les géologues proposent le modèle suivant (ALVARADO, 1980; FRISCH, 1980 d'après MÜLLER, 1984).

A l'époque du Précambrien supérieur (—570 millions d'années), une période de forte instabilité, on peut admettre l'existence d'un océan entre l'Amérique, l'Eurasie et l'Afrique qui subsiste pendant le Cambrien inférieur (ALVARADO, 1980).

Au Paléocène, les événements du Dévonien (—395 à —345 millions d'années) sont d'une importance particulière pour l'histoire du domaine ouest-méditerranéen. Suite aux rapprochements des plaques continentales, les plissements de l'orogénèse hercynienne amorcent et forment la grande chaîne orogénique hercynienne de deux mille kilomètres de large (SCHMIDT, 1978). Les massifs les plus importants d'origine hercynienne dans le domaine ouest-méditerranéen sont le Système Central et la Meseta sur la Péninsule Ibérique, le Massif Central en France et le bloc cyrno-sarde. L'océan entre l'Eurasie et l'Amérique se ferme et ainsi se termine le cycle hercynien au début du Permien (—280 à —230 millions d'années).

A l'époque du Trias (—230 à —195 millions d'années), les continents d'aujourd'hui forment donc un seul grand bloc, la Pangée. La mer Téthys délimite ce supercontinent à l'est.

Pendant le Jurassien supérieur (—140 millions d'années), l'ouverture de l'Atlantique s'amorce. Ce mouvement continue au Crétacé (—110 à —80 millions d'années) en séparant les deux continents de Gondwanie au sud et de Laurasia au nord (FRISCH, 1980 d'après MÜLLER, 1984). Parallèlement s'ouvrent le golfe de Gascogne et l'océan Atlantique nord, événement qui isole la microplaque ibérique. L'Ibérie, rattachée à l'Europe, est mise en rotation par l'Afrique dans le sens inverse des aiguilles d'une montre à la fin du Jurassique, il y a 140 millions d'années (BIJU-DUVAL & al., 1976).

Par la suite, la tectonique de la Méditerranée et des Alpes est étroitement liée aux mouvements relatifs entre les deux continents d'Europe et d'Afrique (BIJU-DUVAL & al., 1976; ILLIES, 1975 d'après MÜLLER, 1984). Il paraît maintenant certain que la formation des Alpes et d'autres chaînes alpines a été provoquée par ces mouvements de la plaque africaine par rapport à celle d'Eurasie. Les chaînes alpines se sont progressivement élevées depuis 180 millions d'années à l'emplacement de la Téthys (BIJU-DUVAL & al., 1976). Dans le domaine ouest-méditerranéen, les massifs des Pyrénées, de la chaîne bétique (avec les îles Baléares) et de la chaîne maghrébine se sont formés pendant l'orogénèse alpine. Quant à la Téthys, elle a complètement disparue au Crétacé supérieur, il y a 65 millions d'années (BIJU-DUVAL & al., 1976).

En résumé, on peut constater que la Méditerranée occidentale, telle qu'elle se présente aujourd'hui, comprend deux parties principales (ALVARADO, 1980): la première partie consiste en un segment de la cordillère hercynienne européenne qui, dans la Péninsule ibérique, affleure largement dans le Système Central et dans la Meseta. Le microcontinent corso-sarde est également d'origine hercynienne. La deuxième partie appartient au système alpin qui comprend, en Méditerranée occidentale, les Pyrénées, la chaîne bétique avec ses prolongements au Rif marocain et aux îles Baléares et les Atlas nord-africains.

La flore tertiaire

C'est à partir du Tertiaire (—65 millions d'années) que les événements paléogéographiques sont d'une plus grande importance pour l'étude de l'endémisme végétal. Les premières angiospermes datent du Crétacé (—140 à —65 millions d'années) mais leur expansion dans toutes les niches écologiques est prédominante au Tertiaire (SCHMIDT, 1978). Rappelons qu'à cette époque presque toutes les familles modernes du règne végétal existent déjà (RAVEN & AXELROD, 1974).

Au début du Tertiaire, il règne en Europe un climat plus chaud et plus humide (SCHWARZBACH, 1961). La végétation présente un caractère tropical (WALTER, 1979). Selon QUZEL & al. (1980), ses vestiges se montrent dans la souche méridionale de la flore

méditerranéenne d'aujourd'hui: les éléments pantropicaux (*Aristolochia* L., *Ilex* L., *Ficus* L., *Ziziphus* Miller), les éléments nordtropicaux (*Pistacia* L., *Rhus* L., *Smilax* L., *Vitis* L.), les éléments paléotropicaux (*Asparagus* L., *Capparis* L., *Chamaerops* L., *Nerium* L., *Olea* L.).

A partir de l'Eocène (—55 millions d'années) commence une diminution générale de température, probablement liée au changement de relief dû à l'orogénèse alpine (SCHMIDT, 1978). Les documents paléobotaniques et palynologiques indiquent un climat subtropical en Europe (WALTER, 1979). La différenciation d'une flore orophile à partir des éléments autochtones s'amorce avec la surrection des chaînes alpines (QUÉZEL & al., 1980).

Les événements du Miocène

La fin du Miocène est une phase géologique très importante dans l'histoire de la Méditerranée dont les conséquences ont fortement influencé la biosphère. Il s'agit de la crise de salinité messinienne, il y a 5.5 millions d'années, postulée par HSÜ (1971), HSÜ & al. (1977) et CITA (1980). Sur le plan géologique, les événements suivants ont provoqué une telle catastrophe écologique.

- Les mouvements orogéniques alpins au Miocène séparent la Méditerranée de la Paratethys (HSÜ & al., 1977). Parallèlement, la connexion entre la Méditerranée et l'Atlantique se ferme (CITA, 1980). Par conséquent, la Méditerranée est privée d'un important afflux d'eau et, sous un climat d'extrême aridité, l'évaporation prévaut sur l'apport d'eau. Ainsi s'amorce l'assèchement complet de la Méditerranée.
- Les forages et les sondages sismiques effectués dans le cadre du "Deep Sea Drilling Project" ont révélé la présence et l'épaisseur d'importants dépôts évaporatiques (HSÜ, 1971; HSÜ & al., 1977). Notons que ces derniers auteurs postulent une profondeur des bassins méditerranéens proche au Messinien de leur profondeur actuelle.

Au Messinien, la Méditerranée a alors l'aspect suivant (HSÜ, 1971; BOCQUET & al., 1978; HSÜ & GIOVANOLI, 1979; BOCQUET, 1980; JEANMONOD & BOCQUET, 1981): "elle se présente comme une cuvette dont le fond est un désert salé comparable à la *Death Valley* en Amérique du Nord. Les plaines et vallées côtières d'aujourd'hui sont devenues des plateaux dominant les fonds abyssaux d'environ 2000 m. Les chaînes sous-marines se trouvent soulevées et constituent des liens terrestres entre les îles méditerranéennes et les continents". Se fondant sur les résultats paléontologiques de BERTOLANI & al. (1975), BOCQUET & al. (1978) postulent un abaissement des étages alpin et montagnard suite à un abaissement général de température dès le Burdigalien et jusqu'au Miocène supérieur. Ces auteurs fournissent un modèle d'étages de végétation pour le bassin tyrrhénien pendant le Messinien.

Les conséquences immédiates de l'assèchement de la Méditerranée pour la flore sont alors résumées dans le modèle floristique messinien de BOCQUET (1980). Les changements climatiques bouleversent l'ancienne flore tertiaire. Elle ne résiste pas aux éléments steppiques et orophytiques venus de l'est et mieux adaptés aux nouvelles conditions. La Méditerranée asséchée leur offre des terrains vierges où la concurrence est faible. L'érosion ouvre de nouveaux terrains pour ces pionniers avec une grande variété d'habitats (ravins, parois rocheuses, éboulis).

L'impact principal de l'événement messinien pour l'étude de l'endémisme se manifeste dans l'établissement des contacts floristiques par de nouvelles voies de migration.

Les événements du Quaternaire

L'époque géologique récente jouant un rôle important dans le peuplement végétal en Méditerranée occidentale se situe au Quaternaire, plus précisément au Pléistocène, il y a 2 millions d'années. Vers la fin du Tertiaire, depuis le Pliocène supérieur, le climat se refroidit lentement. D'abondantes précipitations nivales augmentent le volume des glaciers et les étés sont trop froids pour les faire fondre. Ainsi débute le Quaternaire (WOLDSTEDT, 1961). La formation des glaciers en Europe septentrionale et centrale provoque un rafraîchissement considérable dans le domaine méditerranéen (THUNELL, 1979).

Pendant le Pléistocène (—2 millions d'années à —8000), des périodes froides alternent avec des périodes de réchauffement. A l'époque de la plus grande glaciation, la Riss, et durant la dernière glaciation, le Würmien, la formation de glaciers atteint aussi la Péninsule ibérique et quelques îles ouest-méditerranéennes. Cependant, leur étendue reste faible (LAUTENSACH, 1964; MESSERLI, 1967). Sur la Péninsule ibérique, des traces glaciaires se trouvent surtout dans les Pyrénées mais aussi dans la Cordillère cantabrique (Sierra Segundera, Sierra Cabrera, Picos de Europa), dans le Système ibérique (Sierra de la Demanda, Sierra de Urbion, Sierra del Moncayo), dans le Sistema Central et dans la Sierra Nevada. Dans le Rif marocain, on ne connaît pas de formes glaciaires, tandis que le Massif Central français et les hauts sommets corses ont été atteints par une glaciation. Il en va de même pour le massif du Gennargentu en Sardaigne (WOLDSTEDT, 1958; LAUTENSACH, 1964; MESSERLI, 1967).

Selon MESSERLI (1967), les glaciations en Méditerranée indiquent un Würmien inférieur à précipitations importantes à l'opposé du Würmien supérieur qui est caractérisé par un climat froid et sec. Il en résulte que le parallèle d'une période glaciaire en Europe septentrionale avec une époque pluviale en Méditerranée ainsi que l'analogie d'une période interglaciale avec une période sèche ne sont plus acceptables pour ce dernier auteur.

Un autre phénomène important pour la flore méditerranéenne, lié aux glaciations du Pléistocène, est constitué par les oscillations du niveau de la mer, les régressions étant liées à l'existence de calottes glaciaires autour des pôles. D'après LAUTENSACH (1964), la régression maximale se manifeste au Riss et se chiffre, en Méditerranée, par un abaissement du niveau de la mer d'environ 150 m par rapport au niveau marin actuel. Durant la glaciation Würm, la baisse du niveau de la mer correspond à 100 m. Sur le plan biogéographique, les régressions offrent à nouveau des jonctions terrestres et ainsi des échanges floristiques entre des régions séparées lors d'une transgression interglaciale.

La flore des époques glaciaires

Le refroidissement du climat provoque un changement de la végétation dans toute l'Europe accompagné de migrations sur de longues distances. Les plantes tropicales et subtropicales, installées depuis le Tertiaire, se retirent vers le sud devant le front glaciaire. Elles se réfugient dans les territoires exempts de glace, notamment en Méditerranée. Cependant, les végétaux à feuilles caduques et les résineux arrivent du nord. C'est ainsi que les éléments boréoarctiques sont arrivés jusqu'aux Pyrénées, aux chaînes ibériques, à la Sierra Nevada et aussi aux chaînes montagneuses du Maghreb (BRAUN-BLANQUET, 1945). Lors d'une période de réchauffement, les espèces profitent pour émigrer à nouveau vers le nord et le terrain libéré par les glaciers est recolonisé par des végétaux, souvent soutenu de changements génétiques (hybridation, polyploïdisation). Suite aux migrations du nord vers le sud pendant les glaciations et aux mouvements de

recolonisation vers le nord durant les périodes interglaciaires, la flore du domaine ouest-méditerranéen change complètement.

La première reconstruction de la végétation en Méditerranée occidentale pendant le Würmien, la dernière période de glaciation (-25000 à — 17000 années), remonte à BÜDEL (1949 d'après WOLDSTEDT, 1961). Selon cet auteur, le domaine ouest-méditerranéen a été recouvert de plusieurs ceintures de végétation continues, différenciées du nord au sud et en fonction de l'altitude: toundra, forêt subpolaire (pin, bouleau, saule), forêt mixte (arbres à feuilles caduques) et végétation méditerranéenne (forêt d'arbres à feuilles persistantes, steppe). La carte de végétation du Würmien de FRENZEL (1960) montre également, pour la Méditerranée occidentale, une abondante végétation sylvestre.

Cependant, ces reconstructions de la végétation du Würmien reposent sur l'hypothèse, aujourd'hui reconnue comme erronée, que les glaciations au nord coïncident avec des périodes pluviales au sud (MESSERLI, 1967; LANG, 1970). Selon des résultats palynologiques plus récents, les plaines méditerranéennes n'ont pas été couvertes de forêts continues pendant la dernière glaciation, mais plutôt d'une végétation steppique froide à Armoises et Chénopodiacées (LANG, 1970).

Au Quaternaire, le continent européen a donc été temporairement dépourvu de forêts zonales. La végétation de forêt n'a pu se maintenir que dans des endroits localisés au climat favorable (LANG, 1970; PONS & al., 1975). C'est dans cette optique qu'il faut apprécier la réalité des refuges glaciaires en Méditerranée. Citons à ce propos PONS & al. (1975):

“La disparition des éléments encore présents dans l'ensemble de l'Europe du Pliocène et aujourd'hui cantonnés dans les régions plus chaudes s'est opérée lentement et irrégulièrement en région méditerranéenne. Il est clair que cette lenteur et cette irrégularité conjuguées impliquent l'existence en région méditerranéenne, tout au long du Quaternaire, d'aires plus ou moins privilégiées isolées les unes des autres. A donc joué un compartimentage favorable au renforcement des paléoendémiques et susceptible de provoquer de nouveau schizoendémiques.”

Ils envisagent le maintien de la végétation méditerranéenne proprement dite au cours des glaciations dans les zones découvertes par un abaissement important du niveau de la mer.

L'interpénétration des cortèges floristiques et les refuges glaciaires jouent donc un rôle important pour l'étude des endémiques dans le domaine ouest-méditerranéen.

Le microcontinent corso-sarde dans le contexte paléogéographique

Plusieurs auteurs considèrent les deux îles, la Corse et la Sardaigne, comme un bloc unique (HSÜ, 1971; ALVAREZ, 1972; WESTPHAL & al., 1976). Elles ont un socle continental granitique d'origine hercynienne (WESTPHAL & al., 1976). A l'époque du Trias (—230 à —195 millions d'années), ce microcontinent corso-sarde a été adjacent à la côte provençale, languedocienne et du nord-est de la Catalogne, faisant partie d'une chaîne hercynienne. Cette chaîne montagneuse a réuni les Pyrénées et les massifs ibériques orientaux aux massifs cristallins externes des Alpes (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1977). Selon ALVAREZ (1973), ce massif hercynien qui comprend aussi la partie nord-est de Minorque, se fragmente avec l'orogénèse alpine. Les résultats paléomagnétiques et les raccords géologiques entre la Provence, la Sardaigne et la Corse ont permis de déterminer cette position initiale du bloc cyrno-sarde au Permien, il y a 280-230 millions d'années.

Ces résultats ont également confirmé les rotations de la Corse et de la Sardaigne. L'emboîtement des talus continentaux s'accorde avec une telle rotation (WESTPHAL & al., 1976). Il semble cependant difficile de préciser l'âge de la rotation. Selon les derniers

auteurs, les résultats plaident en faveur d'une rotation Oligocène ou Miocène (—22 millions d'années).

Suite à la grande transgression du Servallien au Miocène moyen (—16 à —15 millions d'années), le microcontinent corso-sarde est isolé de toute liaison terrestre. La partie sud-ouest de la Sardaigne, séparée du bloc cyrno-sarde, forme même une île à elle seule (RÖGL & STEININGER, 1983).

La Corse et la Sardaigne sont donc isolées du continent lorsqu'intervient l'assèchement de la Méditerranée au Miocène supérieur (—6 à —5 millions d'années). Au Messinien, la période d'assèchement, une communication directe s'établit entre la Toscane et le bloc cyrno-sarde. Toutefois, ce dernier reste séparé de la côte provençale (RÖGL & STEININGER, 1983). Selon ces mêmes auteurs, le micro-continent corso-sarde est également relié au continent africain et à la Sicile pendant le Messinien. Au début du Pliocène (—5 millions d'années), l'ouverture du détroit de Gibraltar provoque une transgression qui interrompt à nouveau ces ponts terrestres RÖGL & STEININGER, 1983).

Les événements du Quaternaire jouent également un rôle important dans l'histoire paléogéographique des deux îles. Notons que pendant les glaciations du Würmien (—10.000 ans), le niveau de la mer a été abaissé d'environ 100 m (SCHMIDT, 1978). En général, les auteurs (PECCORINI, 1974 et CONCHON, 1979 d'après CONTANDRIOPOULOS, 1981) s'accordent, au cours du Pléistocène, sur une liaison par des ponts lagunaires entre la Ligurie et la Corse. Cependant, aucune connexion terrestre ne semble possible ni entre la Corse et la Provence, ni entre la Sardaigne et la Tunisie, ni entre la Sardaigne et la Sicile. La grande transgression postglaciaire ouvre le détroit de Bonifacio et sépare définitivement la Corse et la Sardaigne (CONTANDRIOPOULOS, 1962a).

Du point de vue géologique, la Corse est divisée en quatre régions: la partie cristalline à l'ouest et au sud de l'île correspond au socle hercynien; la partie schisteuse ou alpine se situe au nord-est; une zone de dépression sédimentaire née au Tertiaire se trouve entre les deux premières régions, et la Corse calcaire, datant du Miocène, représente trois lambeaux isolés au Golfe de Saint-Florent, dans la plaine d'Aleria et dans la région de Bonifacio (CONTANDRIOPOULOS, 1962a).

Quant à la Sardaigne, la partie centrale appartient au socle hercynien, aujourd'hui constituée de granite, gneiss et schiste (HERZOG, 1909; ADAMOVIC, 1933). La côte est formée de sédiments datant du Crétacé, du Jurassien et du Tertiaire inférieur (SCHMIDT, 1933). Au Pliocène, une activité volcanique importante a transformé la partie ouest de l'île. Une zone de dépression traverse l'île dans sa partie méridionale, remblayée de sédiments (HERZOG, 1909).

Les îles Baléares dans le contexte paléogéographique

Les études tectoniques ont montré que les Baléares font partie du système des chaînes alpines en Méditerranée occidentale. Ces îles constituent, en fait, le prolongement oriental de la cordillère bétique (ALVARADO, 1980). La partie septentrionale de Minorque qui constitue selon ALVAREZ (1973) un morceau du micro-continent corso-sarde formé au cours de l'orogénèse hercynienne (—330 à —230 millions d'années), fait exception. C'est au cours de l'Oligocène que Minorque dérive du bloc cyrno-sarde et effectue une translation vers l'est. L'île de Minorque est donc la plus ancienne alors que les autres îles baléariques datent de l'orogénèse alpine plus récente.

Dans la zone prébétique, le plissement principal a eu lieu entre l'Oligocène et le Miocène supérieur (ALVARADO, 1980). A cette époque, les Baléares forment un seul bloc, mais elles sont séparées du continent. Avec la grande transgression du Burdigalien (—22 à —17 millions d'années), les îles Baléares se partagent en deux: les Gymnésies à l'est, réunies entre elles, et les Pithyuses à l'ouest. Cependant, ces deux îles rentrent en

contact au Messinien, il y a 5 à 6 millions d'années (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

A cette période, la grande régression due à la fermeture du sabord nord-bétique provoque l'assèchement considérable de la Méditerranée (HSÜ, 1972). Par conséquent, des ponts terrestres s'établissent entre les îles elles-mêmes ainsi qu'entre les îles et le continent ibérique, et permettent des échanges floristiques considérables. En revanche, il n'existe pas de connexion messinienne entre le bloc cyrno-sarde et les Baléares (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

Au Pliocène (—2 millions d'années), l'ouverture du détroit de Gibraltar suivie d'une grande transgression sépare à nouveau les îles Baléares du continent. La séparation définitive des Baléares orientales des Baléares occidentales date du Pléistocène avant le Villafranchien (1 million d'années à —60.000 années). La séparation de Majorque et de Minorque ainsi que celle d'Ibiza et Formentera sont encore plus récentes. Elles datent du Pléistocène supérieur au cours du Würmien, il y a 10.000 ans seulement (BARCELO, 1984; CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

Géologiquement, les îles sont constituées de roches sédimentaires calcaires du Trias et du Jurassien jusqu'au Tertiaire. Seul le nord de Minorque est composé de roches primaires (HAEUPLER, 1983).

Le détroit de Gibraltar dans le contexte paléogéographique

Au Miocène (—9 millions d'années), la plaque africaine entre en collision avec la plaque européenne. La surrection de la chaîne bétique et du Rif en sont la conséquence à l'extrémité ouest de la Méditerranée (CITA, 1980). Parallèlement, le ou les seuils de communication entre l'Atlantique et la Méditerranée se ferment: le sabord nord-bétique (la dépression du Guadalquivir) et le sabord sud-rifain. Selon ALVARADO (1980), il est aujourd'hui généralement admis que les zones internes de la chaîne bétique se poursuivent à travers le détroit de Gibraltar.

Pendant le Messinien au Miocène supérieur, la Péninsule ibérique et le continent africain sont reliés entre eux (HSÜ & al., 1977). Les résultats de BRUIJN (1973) et d'AZZAROLI & GUAZZONE (1979) au sujet des échanges de mammifères terrestres renforcent l'hypothèse de l'existence d'un pont continental entre l'Espagne et le Maroc au Messinien.

Au début du Pliocène, l'arc de Gibraltar, séparant la Méditerranée de l'Atlantique, se brise et s'ouvre au niveau du détroit actuel (CITA, 1980). Selon RÖGL & STEININGER (1983) l'écroulement du diaphragme au Pliocène se fait au niveau du sabord sud-rifain. Le rattachement du Rif au continent africain est donc dans tous les cas post-messinien (RUGGIERI, 1967).

Le problème d'un lien terrestre entre la Péninsule ibérique et le Maroc au Pléistocène ne semble pas encore résolu. Citons seulement LAUTENSACH (1964) qui considère un abaissement maximal du niveau de la mer d'environ 100 à 150 m au Würmien. Ceci aurait fortement restreint le détroit mais pas suffisamment pour le fermer.

Géologiquement, le Rif représente une chaîne complexe d'orogénèse alpine, constituée de plis et de nappes de charriage où les roches sédimentaires et éruptives forment une mosaïque. Le Moyen Atlas et le Haut Atlas oriental sont des massifs calcaires. Le Haut Atlas occidental comprend des zones cristallines et des schistes; la partie centrale du Haut Atlas est constituée des roches éruptives (GALLAND, 1990).

L'endémisme insulaire

L'endémisme tyrrhénien

Il s'agit des végétaux communs aux îles Baléares, surtout aux Gymnésies et au bloc cyrno-sarde. Ce sont alors des endémiques à distribution baléarico-cyrno-sarde (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984). Selon CONTANDRIOPOULOS (1981) et CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984), la répartition de ces endémiques reflète l'histoire paléogéographique en Méditerranée occidentale: la flore du "Protoligurian Massif" (Corse, Sardaigne et la partie septentrionale de Minorque) a pu s'étendre depuis le nord de Minorque à Majorque et à Cabrera qui forment à l'époque Oligocène (—22 millions d'années) une seule île. Cependant, cette flore n'a pas pu atteindre les îles Pithyuses déjà séparées des Gymnésies (CONTANDRIOPOULOS, 1981). Seules deux endémiques tyrrhéniens font exception à cette règle: le *Bellium bellioides* L. et le *Micromeria filiformis* (Aiton) Bentham, répartis sur l'ensemble des îles Baléares et sur le bloc cyrno-sarde (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979).

De l'autre côté, plusieurs endémiques baléarico-cyrno-sardes étendent leur aire sur les îles toscanes et les îles d'Hyères. Donnons quelques exemples (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979):

- *Arum pictum* L. (Corse, Sardaigne, Elba, Montecristo, Minorque, Majorque);
- *Delphinium pictum* Willd. (Corse, Sardaigne, Hyères, Majorque);
- *Cymbalaria aequitriloba* (Viv.) Chev. (Corse, Sardaigne, Capraia, Montecristo, Gorgona, Elba, Giglio, Gymnésies).

Toutefois, une grande partie de l'élément tyrrhénien revient aux endémiques gymnésico-cyrno-sardes proprement dits (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984):

- *Soleirolia soleirolia* (Req.) Dandy (Corse, Sardaigne, Majorque);
- *Naufraga balearica* Constance & Cannon (Corse, Majorque).

Compte tenu du statut cytotaxonomique des endémiques tyrrhéniens, il s'agit essentiellement d'un paléoendémisme au sens de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961), ce qui signifie qu'ils font partie de l'ancienne flore tyrrhénienne sur le "Protoligurian Massif". Parmi ces paléoendémiques on trouve alors (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984):

- des genres monotypiques (*Soleirolia soleirolia* (Req.) Dandy, *Naufraga balearica* Constance & Cannon);
- des espèces morphologiquement isolées dont les taxons correspondants ont disparu (*Arenaria balearica* L., *Cymbalaria aequitriloba* (Viv.) Chev.).

En dehors de l'endémisme passif, il existe dans ce domaine, toutefois, un endémisme actif. Des taxons vicariants, issus d'une même souche paléogène ont évolué indépendamment dans chacun des deux groupes de l'île. Il s'agit des schizoendémiques d'origine ancienne datant du Tertiaire (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979), nommés schizoendémiques intra-tyrrhéniens dans le travail de CARDONA & CONTANDRIOPOULOS (1977):

- *Helleborus trifolius* Miller subsp. *corsicus* Briq. (Corse et Sardaigne) et subsp. *lividus* Schiff. (Majorque et Cabrera), $2n = 32$;

- *Erodium corsicum* Lam. (Corse et Sardaigne) et *Erodium reichardii* DC. (Majorque et Minorque), $2n = 20$;
- *Pastinaca latifolia* DC. (Corse) et *Pastinaca lucida* L. (Majorque et Minorque), $2n = 22$.

Notons à ce propos également le cas de *Crocus cambessedesii* Gay ($2n = 16$), endémique de Majorque et de Minorque, apparenté au *Crocus minimus* DC. ($2n = 24$) et au *Crocus corsicus* Vanucci ex Maw ($2n = 22$), endémiques corses, où la spéciation est accompagnée d'aneuploidie fréquente dans le genre *Crocus* L. (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

L'endémisme baléarique

En fait, il y a peu d'endémiques communs à l'ensemble des îles Baléares, c'est-à-dire répartis sur les deux groupes d'îles, les Gymnésies à l'est et les Pithyuses à l'ouest. Ce fait révèle à nouveau l'importance de la paléogéographie pour la distribution des endémiques, les deux groupes d'îles étant déjà séparés au Burdigalien supérieur et uniquement réunis pendant le Messinien.

La végétation des Gymnésies montre une forte affinité orientale. Plusieurs espèces à distribution orientale arrivent aux Baléares, mais n'atteignent pas la Péninsule ibérique. Les endémiques tyrrhéniens révèlent également une voie de migration orientale.

Aux Pithyuses, en revanche, la flore montre une forte affinité ibérique. Des endémiques à Ibiza et aux environs de Valence et des espèces à distribution ibéro-pithyusique ainsi qu'ibéro-maghrébino-pithyusique témoignent de la pénétration des cortèges floristiques aux îles Pithyuses par une voie ibérique de migration (CARDONA, 1979).

Selon CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984), huit espèces, deux sous-espèces et six variétés, soit 9.7% de la flore baléarique, appartiennent aux deux groupes d'îles. Le paléoendémisme baléarique semble être représenté par l'*Hypericum balearicum* L., une espèce relictuelle se trouvant aujourd'hui à Majorque, à Minorque et à Ibiza, mais qui a été autrefois beaucoup plus répandue (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979). Les mêmes auteurs supposent cependant plus tard que l'introduction d'*Hypericum balearicum* L. en Ibiza peut aussi être due à l'influence anthropogène (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984). Un autre exemple est représenté par le *Rubia angustifolia* L. signalé de Majorque, Cabrera et Ibiza.

Selon CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984), il n'y a pas de patroendémisme commun aux îles Baléares tandis que les auteurs citent le *Galium crespianum* Rodr., localisé à Majorque, Cabrera et Ibiza, comme apoendémique apparenté au groupe de *Galium mollugo* L.

Parmi le grand groupe des schizoendémiques des Baléares, il convient de distinguer entre ceux à affinités extra-baléariques, ceux à affinités interbaléariques et ceux à affinités intra-insulaires (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984). Dans le premier cas, l'endémique appartient à un groupe d'espèces caractérisé par une aire de distribution disjointe comme par exemple le groupe de *Scabiosa cretica* L. éclaté en plusieurs taxons endémiques, très localisés et tous vicariants entre eux, en Méditerranée occidentale et orientale; ou encore le *Rosmarinus officinalis* L. var. *palaui* Bolos & Molinier, schizoendémique baléarique du *Rosmarinus officinalis* L. largement répandu dans le domaine méditerranéen. Plusieurs schizoendémiques à affinité orientale ne se rencontrent qu'aux Gymnésies tandis que ceux à affinité ibéro-marocaine sont plus fréquents aux Pithyuses.

D'autre part, les schizoendémiques interbaléariques sont plus nombreux, témoins d'un endémisme actif au sein de la flore baléarique elle-même (CONTANDRIOPOULOS

& CARDONA, 1984). On peut citer la paire vicariante de *Teucrium cossonii* D. Wood subsp. *cossonii* de Majorque et de subsp. *fontquerii* Llorens d'Ibiza.

La catégorie des schizoendémiques intra-insulaires contient des taxons endémiques sympatriques sur une même île, différenciés suite à un isolement écologique ou génétique.

L'endémisme aux Gymnésies

Le caractère dominant de l'endémisme des îles Baléares orientales est l'ancienneté, comparable à l'endémisme tyrrhénien. Plusieurs paléoendémiques dont les taxons correspondants sont éteints ont trouvé un refuge aux Gymnésies; pour n'énumérer que quelques exemples:

- *Helichrysum ambiguum* (Pers.) C. Presl (Majorque et Minorque);
- *Lotus tetraphyllus* L. (Majorque, Minorque et Cabrera);
- *Pimpinella bicknelli* Briq. (Majorque);
- *Daphne rodriguezii* Texidor (Minorque).

Le patroendémisme des Gymnésies indique également l'ancienneté de la flore. Ces patroendémiques sont géographiquement isolés et bien différenciés morphologiquement. Citons uniquement *Paeonia cambessedesii* Willk. ($2n = 10$), endémique diploïde de Minorque, Majorque et Cabrera, dont les taxons correspondants du groupe *Paeonia mascula* (L.) Miller, répartis en Europe, sont tétraploïdes.

Le cas d'un apoendémique, probablement d'âge très ancien, est représenté par l'*Anthyllis hystrix* (Willk. ex Barc.) M. A. Cardona, J. Contandriopoulos & Sierra (hexaploïde) de Minorque, apparenté à l'*Anthyllis hermanniae* L. (diploïde) de distribution est-méditerranéenne, la Corse et la Sardaigne incluses.

Aux Gymnésies, il existe aussi un apoendémisme intra-insulaire où un taxon plus ou moins largement répandu évolue par polyploïdisation en plusieurs races apoendémiques. Ces races apoendémiques habitent parfois au même endroit.

Quant aux schizoendémiques, nous avons déjà évoqué le schizoendémisme à affinité extra-baléarique aux Gymnésies qui révèle un lien fort avec le bloc cyrno-sarde. Le schizoendémisme intra-insulaire, souvent dans une phase initiale, souligne le caractère dynamique de la flore des Gymnésies. Donnons comme exemple le cas du *Cymbalaria aequitriloba* (Viv.) Chev., un paléoendémique tyrrhénien, qui s'est différencié morphologiquement et écologiquement à Majorque dans un vallon (*C. aequitriloba* var. *parviflora* Llorens).

Cet exemple montre déjà qu'il existe également des endémiques propres à chaque île, mais le taux d'endémisme est très variable d'une île à l'autre. Il est le plus élevé à Majorque (33.6%) où la Sierra del Norte offre des niches écologiques diverses, suivie de Minorque (12.2%) et de Cabrera, où on ne rencontre que deux taxons microendémiques (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979; CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

L'endémisme aux Pithyuses

De façon générale, l'endémisme des Baléares occidentales n'atteint pas le même taux ni la même intensité qu'aux îles orientales. L'indice d'endémicité, donné par CONTANDRIOPOULOS & CARDONA (1984), se chiffre à 2.4% seulement pour l'ensemble des Pithyuses; il est un peu plus élevé à Ibiza (7.9%).

Compte tenu de leur distribution et des relations floristiques, les endémiques peuvent être répartis en cinq groupes:

- les endémiques ibéro-pithyusiques communs aux îles Pithyuses et à la Péninsule ibérique, localisés aux environs de Cabo de la Nau dans la province d'Alicante;
- les endémiques nord-africano-pithyusiques communs aux îles Pithyuses et à l'Afrique du Nord;
- les endémiques communs uniquement aux îles Pithyuses;
- les endémiques spécifiques de chaque île.

Du point de vue cytotaxonomique, les schizoendémiques prédominent.

Il n'y a aucun paléoendémique spécifique des îles Pithyuses. Citons uniquement *Scilla numidica* Poiret, un paléoendémique algéro-tunisien dont l'aire de répartition atteint Ibiza.

Le patroendémisme est représenté par deux taxons. Le premier est une sous-espèce diploïde (subsp. *ibizensis* Stebbins & Zohary) du *Dactylis glomerata* L. (tétraploïde) qui s'est conservée à Ibiza. Il convient toutefois de remarquer, qu'il existe d'autres populations diploïdes du complexe *D. glomerata* L. (STEBBINS & ZOHARY, 1959 d'après CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979). Le second taxon est l'*Allium ebusitanum* Font Quer, patroendémique d'Ibiza, apparenté au groupe du *A. vineale* L.

L'apoenémisme ne semble pas représenté aux Pithyuses (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

Le schizoendémisme montre les liens floristiques étroits des Pithyuses avec les territoires avoisinants. Le *Silene hifacensis* Rouy, endémique d'Ifac (côte espagnole) et d'Ibiza est vicariant de l'agrégat *S. mollissima* (L.) Pers. à distribution ibéro-nord-africaine, dont le *S. mollissima* lui-même atteint les Gymnésies et un autre vicariant apparaît en Corse (JEANMONOD, 1984b). Selon ce dernier auteur, le *S. hifacensis* semble toutefois avoir disparu de la côte espagnole. Le *Diplotaxis ibicensis* (Pau) Gomez Campo est un schizoendémique baléarico-ibérique, vicariant du *D. siettiana* Maire des îles d'Alboran (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

En résumé, il faut souligner le rôle conservateur des îles et les rapports floristiques entre les îles Pithyuses et la Péninsule ibérique. L'absence de paléoendémiques et le caractère de patroendémisme aux Pithyuses révèlent un isolement et ainsi une flore moins ancestrale que celle des Gymnésies (CONTANDRIOPOULOS & CARDONA, 1984).

L'endémisme cyrno-sarde

Selon CARDONA & CONTANDRIOPOULOS (1977), l'endémisme cyrno-sarde concerne environ quarante taxons communs aux deux îles, GAMISANS & al. (1985) comptent soixante-neuf taxons cyrno-sardes stricts. Huit d'entre eux sont des paléoendémiques au sens de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961).

En fait, il n'y a pas de paléoendémisme propre à une seule île comme aux Baléares. Les paléoendémiques cyrno-sardes sont sans exception présents en Corse et en Sardaigne. Parfois leur aire de répartition s'étend aux îles toscanes. On rencontre trois genres monotypiques parmi ces paléoendémiques:

- *Morisia monanthos* (Viv.) Aesch. (Corse et Sardaigne);
- *Nananthea perpusilla* (Lois.) DC. (Corse et Sardaigne);
- *Helxine soleirolii* Req. (Corse, Sardaigne et Capraia).

Prenons comme exemple le *Morisia monanthos*. Selon CONTANDRIOPOULOS (1962a), sa différenciation est très ancienne et date du Miocène lors d'une première connexion entre le microcontinent cyrno-sarde et le continent nord-africain. Les seules

affinités se trouvent selon ce même auteur dans le genre *Cossonia* Durieu d'Afrique du Nord. Aujourd'hui le *Morisia monanthos* est un endémique relictuel, extrêmement localisé sur les deux îles. Il en va de même pour les genres *Helxine* Req. et *Nananthea* DC. D'autres paléoendémiques cyrno-sardes sont:

- *Ruta corsica* DC. (diploïde);
- *Stachys corsica* Pers. (diploïde);
- *Thymus herba-barona* Lois. (polyploïde);
- *Centranthus trinervis* Viv. (polyploïde);
- *Helichrysum frigidum* (Labill.) Willd. (polyploïde).

Quant à l'élément géographique, les paléoendémiques cyrno-sardes appartiennent tous à la souche méditerranéenne de la flore, l'élément considéré le plus ancien. Leur présence date du début du Tertiaire. Il convient également de remarquer que plusieurs paléoendémiques ne sont pas très rares mais au contraire montrent une distribution abondante sur les deux îles. Il s'agit avant tout de paléopolyploïdes.

Le patroendémisme cyrno-sarde est représenté par le *Hyacinthus pouzolzii* Gay, resté diploïde alors que le taxon correspondant (*H. amethystinus* L.) du continent est polyploïde.

Le cas d'un apoendémique commun aux deux îles ne semble pas être représenté (CONTANDRIOPOULOS, 1962a; CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979).

Hormis un endémisme passif, un endémisme actif existe aussi dans le domaine cyrno-sarde. Plusieurs paires de schizoendémiques se sont formées de part et d'autre du détroit de Bonifacio comme par exemple le *Helichrysum frigidum* Willd., endémique corse, et son endémovicariant local, le *Helichrysum montelinasanum* Schmid en Sardaigne (ARRIGONI & al., 1976-1986). Toutefois, il s'agit surtout, selon CARDONA & CONTANDRIOPOULOS (1977), d'un schizoendémisme variétal. Lorsque la vicariance est complète, on peut selon CONTANDRIOPOULOS (1962a) supposer que la différenciation a suivi l'isolement. Donnons comme exemple le cas d'*Arenaria saxifraga* Fenzl, une espèce à aire de répartition italo-cyrno-sarde dont deux variétés sont propres à la Corse (*A. saxifraga* Fenzl var. *salsii* Briq. et var. *burnatii* Briq.), une autre est endémique à la Sardaigne (var. *morisii* Briq.). La différenciation de ces taxons est alors post-pléistocène.

D'autres exemples d'un schizoendémisme inchoatif concernent les cas où taxon endémique et taxon correspondant cohabitent sur les deux îles. La différenciation s'est produite après l'isolement du bloc cyrno-sarde mais avant la séparation des deux îles. Citons d'après CONTANDRIOPOULOS (1962a):

- *Lamium corsicum* Gren. & Godron et le *L. garganicum* L. subsp. *grandiflorum* (Pourret) Briq.;
- *Anchusa crispa* Viv. et *A. undulata* L.;
- *Veronica brevistyla* Moris et *V. verna* L.

Dans ces cas, les deux taxons apparentés sont écologiquement différenciés.

Le schizoendémisme étant un phénomène très général, il est évident qu'il existe des schizoendémiques entre le bloc cyrno-sarde et tout autre territoire avec lequel la flore a été en relation au cours du temps. A ce propos, nous renvoyons le lecteur au travail de GAMISANS & al. (1985) où les types géographiques des endémiques relatifs à la Corse sont énumérés.

L'endémisme corse

L'indice d'endémicité de Corse se chiffre, selon GAMISANS & al. (1985), à 11.08% ce qui correspond à 279 taxons endémiques. Les endémiques strictement corses représentent presque la moitié des cas (126 taxons), donc 5% de la flore entière. Ces derniers auteurs insistent également sur l'importance de l'endémisme orophile, c'est-à-dire des taxons endémiques présents aux étages oroméditerranéen, subalpin et alpin où l'on note un taux d'endémicité de 35.7%. L'endémisme orophile corse concerne alors 121 taxons.

C'est pourquoi nous nous intéressons ici avant tout à l'endémisme dans la flore orophile de la Corse. Cette flore a dès la fin du dernier siècle fait l'objet d'études et plusieurs hypothèses sur la colonisation des montagnes de l'île ont été émises depuis lors:

- l'hypothèse glaciaire d'ENGLER (1882);
- l'hypothèse de transport à longue distance d'ENGLER (1882);
- l'hypothèse du polytopisme de BRIQUET (1901);
- l'hypothèse d'une flore paléogène développée in situ de BRAUN-BLANQUET (1926);
- l'hypothèse messinienne de BOCQUET & al. (1978).

On se référera à CONTANDRIOPOULOS (1962a) pour une discussion approfondie de ces hypothèses.

Par la suite, CONTANDRIOPOULOS (1962a; 1962b; 1971), GAMISANS (1981) et GAMISANS & al. (1985) ont étudié la flore endémique et donc les endémiques orophiles plus en détail. La flore des montagnes corses est caractérisée par un double isolement, l'isolement insulaire et l'isolement montagnard. C'est ainsi qu'elle est relativement pauvre en espèces mais extrêmement riche en endémiques. GAMISANS (1981) et GAMISANS & al. (1985) notent une augmentation régulière du taux d'endémicité avec l'altitude, ceci étant lié à un isolement plus prononcé.

Quant à l'élément prédominant dans le spectre phytogéographique de la flore orophile corse, les opinions divergent. Selon CONTANDRIOPOULOS (1962a; 1971), l'élément méditerranéen domine alors que selon GAMISANS & al. (1985), l'élément holarctique atteint 77.3%. En fait, ces derniers auteurs observent que le contingent d'endémiques d'origine méditerranéenne diminue avec l'altitude au profit des endémiques d'origine holarctique.

Une approche différente pour l'étude de l'endémisme corse caractérise les travaux de GAMISANS (1981) et de CONTANDRIOPOULOS (1962a; 1962b; 1971). Le premier auteur s'attache plutôt à l'étude floristique et écologique du phénomène de l'endémisme en Corse tandis que la deuxième a étudié les endémiques corses sous un angle cytotaxonomique. Examinons quelques exemples de deux aspects de l'endémisme corse.

GAMISANS (1981) évoque l'existence de séries écophylétiques (au sens d'AUBRÉVILLE, 1970) et d'endémiques ubiquistes en Corse. Dans les séries écophylétiques, la spéciation est due à la variation des conditions écologiques. En Corse, cette variation est souvent liée à l'altitude, mais aussi aux contrastes du milieu. Des exemples d'endémiques affines se succèdent alors:

- en fonction de l'altitude (*Poa balbisii* Parl. var. *rigidor* (Hackel) Rouy à l'étage montagnard et *Poa balbisii* Parl. var. *prorepens* Rouy à l'étage oroméditerranéen);
- en fonction du substrat (*Bellium bellidioides* L. dans les pelouses et fruticées et *B. nivale* Req. dans les pozzines).

D'autre part, il observe en Corse des endémiques ubiquistes présents dans des milieux différents:

- *Stachys corsica* Pers. et *Crocus corsicus* Vanucci ex Maw représentés dans tous les milieux de l'étage méditerranéen jusqu'à l'étage alpin;
- *Hyacinthus fastigatus* (Viv.) Bertol. présent depuis le littoral jusqu'aux plus hauts sommets.

Il suppose qu'à un moment donné les endémiques ont pu occuper des niches écologiques vides. Dans certains cas, une faible différenciation morphologique apparaît dans diverses populations, ce qui pourrait aboutir à des nouvelles séries écophylétiques.

La classification des endémiques corses stricts selon FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961) révèle les relations génétiques entre les endémiques et leurs taxons correspondants et ainsi les liens floristiques entre la Corse et les régions avoisinantes.

Nous avons déjà signalé qu'il n'existe pas de paléoendémisme propre à la Corse. Comme éléments anciens, seuls quelques patroendémiques se rencontrent en Corse. Citons l'*Anthoxanthum odoratum* L. var. *corsicum* Briq. (diploïde) dont le taxon correspondant (*A. odoratum* L. var. *odoratum*) est polyploïde alors que l'*A. alpinum* A. & D. Löve des montagnes scandinaves et des Alpes est également diploïde. CONTANDRIOPOULOS (1962a) suppose que l'*A. alpinum* A. & D. Löve alpin, d'origine Tertiaire, a donné naissance après les glaciations au polyploïde planétaire alors que la Corse, à cause de son isolement, a conservé le type ancien diploïde.

Le cas inverse de patroendémisme, l'apoendémisme correspond à un facteur novateur dans la flore. Toutefois, la signification et l'âge d'apoendémiques corses sont très différents. Lorsque le taxon correspondant diploïde a disparu de Corse, il s'agit d'un apoendémisme ancien. Ce cas est représenté par le *Linaria hepaticaefolia* Duby dont le taxon correspondant (*L. pallida* Ten.) se trouve dans les Abruzzes. Lorsque le taxon correspondant diploïde se rencontre encore en Corse, il s'agit d'un apoendémisme récent. Citons comme exemple le *Cerastium stenopetalum* Fenzl (polyploïde) dont le *Cerastium thomasii* Ten. (diploïde) est également présent en Corse (CONTANDRIOPOULOS, 1962b).

Les schizoendémiques constituent le groupe prédominant parmi les endémiques corses. Les divers cas de schizoendémisme permettent de préciser les différentes régions avec lesquelles la Corse a été réunie ou en contact au cours de l'histoire géologique. Nous avons déjà discuté du schizoendémisme intra-tyrrhénien et intra-cyrno-sarde. Il existe aussi, cependant, un schizoendémisme inchoatif à l'intérieur de l'île de Corse où une différenciation lente s'est produite après l'isolement (CONTANDRIOPOULOS, 1962a et b).

L'endémisme sarde

Deux faits déjà évoqués au sujet de la flore corse s'appliquent aussi à celle de Sardaigne: la flore sarde est relativement pauvre en espèces (environ 2000 espèces selon CAMARDA, 1984a et b) mais très riche en endémiques (SCHMID, 1933; ARRIGONI, 1976). L'indice d'endémicité se chiffre à 8%, ce qui est analogue à celui de Corse (CARDONA & CONTANDRIOPOULOS, 1979). Cependant, la flore orophile est caractérisée par un taux d'endémicité d'environ 26% seulement (SCHMID d'après CONTANDRIOPOULOS, 1962a). Il est donc nettement inférieur à celui de la flore orophile de Corse où les massifs montagneux sont aussi plus élevés. CAMARDA (1984a et b), après une étude floristique dans deux massifs montagneux, donne 7.5% d'endémiques pour le Monte Albo et 4.4% d'endémiques pour le Monte Gonare.

En Sardaigne, 25 (LUCAS & WALTERS, 1976) à 27 (CONSEIL DE L'EUROPE, 1983) espèces endémiques strictes sont concernées, ce qui revient à 1-1.5% de la flore.

Citons quelques exemples:

- *Lactuca longidentata* Moris ex DC. (paléodiploïde, endémique sur calcaire);
- *Genista morisii* Colla (paléoendémique);
- *Scorzonera callosa* Moris (néoendémique);
- *Oenanthe lisae* Moris (endémique mésogénique).

Plusieurs parmi ces endémiques insulaires, plus récents que les endémiques tyrrhéniens, indiquent selon HERZOG (1909) une parenté proche entre les flores sicilienne et sarde. Ce dernier auteur donne comme exemple:

- *Barbarea rupicola* Moris en Sardaigne et *B. sicula* C. Presl en Sicile;
- *Oenanthe lisae* Moris en Sardaigne et *O. jordani* Ten. en Sicile.

SCHMID (1933) insiste également sur le lien floristique entre ces deux îles mais aussi sur celui entre la Sardaigne et le continent nord-africain, l'élément sud-méditerranéen étant bien représenté en Sardaigne.

CARDONA & CONTANDRIOPOULOS (1979) montrent la présence d'un schizoendémisme extra-insulaire ainsi qu'intra-insulaire en Sardaigne. Pour le premier, il convient de noter le *Nepeta foliosa* Moris, endémique de Sardaigne dont le taxon correspondant (*N. multibracteata* Desf.) se trouve au Portugal ou le *Bellium crassifolium* Moris de Sardaigne et son taxon correspondant le *Bellium bellioides* L. qui est lui même un endémique tyrrhénien. Le schizoendémisme sarde est représenté par le *Centaurea filiformis* Viv. subsp. *filiformis* et le *C. filiformis* Viv. subsp. *ferulacea* (Martelli) Arrigoni, deux endémiques propres à la Sardaigne. Il en va de même pour le *Vinca difformis* Pourret et le *V. difformis* Pourret var. *sardoa* Stearn.

Pour une vue plus détaillée sur les endémiques de la Sardaigne, on se référera aux publications "Le piante endemiche della Sardegna" où chaque taxon endémique est présenté par une description morphologique et écologique, illustrée par une carte de répartition en Sardaigne et un dessin (ARRIGONI & al., 1976-1986).

L'endémisme montagnard

L'étude de l'endémisme montagnard en Méditerranée occidentale, en particulier dans la Péninsule ibérique, n'est pas aussi avancée que la recherche des endémiques sur les îles ouest-méditerranéennes. Les connaissances actuelles ne permettent pas de classer l'ensemble des endémiques de la Péninsule ibérique et des montagnes marocaines selon les critères cytotaxonomiques proposés par FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961). En fait, il n'existe, à notre connaissance, aucun ouvrage de synthèse sur l'endémisme montagnard de la Péninsule ibérique, ni aucune étude récente concernant l'endémisme d'une seule chaîne de montagnes.

Toutefois, plusieurs auteurs ont étudié les taxons endémiques dans les massifs montagneux de l'Espagne, du Portugal et du Maroc selon divers aspects:

- étude de la distribution et de la concentration d'endémiques pour la délimitation des régions floristiques (DUPONT, 1962; RIVAS-MARTINEZ, 1973; RIVAS-MARTINEZ & al., 1977; SAINZ OLLERO & HERNANDEZ BERMEJO, 1981; HERNANDEZ BERMEJO & SAINZ OLLERO, 1983; GOMEZ-CAMPO & al., 1984; SAINZ OLLERO & HERNANDEZ BERMEJO, 1985);
- étude de cas particuliers d'endémisme montagnard dans la révision d'un groupe largement répandu (FERNANDES, 1981: *Lotus* L.; JEANMONOD, 1984c:

Silene aggr. italica (L.) Pers.; HINZ, 1989b, 1989c, 1990a, 1990b: *Digitalis aggr. purpurea* L.);

- étude de cas isolés d'endémisme montagnard (PRENTICE, 1976: *Silene diclinis* (Lag.) M. Lainz; POLATSCHEK, 1979: *Erysimum* L.; SMITH, 1981: *Sempervivum* L.; DIAZ DE LA GUARDIA & al., 1982: *Arenaria* L.);
- étude de l'endémisme d'une chaîne de montagnes ou d'une région montagneuse (GAUSSEN & LERREDDE, 1949 & 1966: chaîne pyrénéo-cantabrique; QUÉZEL, 1953: Sierra Nevada; QUÉZEL, 1957: chaîne atlasique; MONTSERRAT & VILLAR, 1972: chaîne pyrénéenne et chaîne ibérique);
- étude des relations floristiques et des endémiques sous un angle cytotaxonomique (KÜPFER, 1974: chaîne pyrénéenne; GALLAND, 1990: chaînes atlasiques marocaines; BLANCA & VALLE, 1986 et BLANCA & al., 1987: chaînes bétiques).

Pour l'instant, nous devons alors limiter notre exposé à des réflexions très générales et à quelques exemples d'endémiques connus dans les différents massifs montagneux qui peuvent illustrer l'isolement et ainsi l'endémisme dans la Péninsule ibérique et au Maroc. Il n'est pas possible de donner une vue aussi détaillée sur l'origine et les relations floristiques des endémiques montagnards tel que nous l'avons résumé au sujet de l'endémisme insulaire. Il est aussi encore difficile dans de nombreux cas de distinguer entre l'endémisme passif et l'endémisme actif dans ce domaine. Toutefois, nous tentons de dégager ce dualisme dans l'endémisme ibéro-montagnard et l'endémisme montagnard du Maghreb au moyen des indications dépouillées dans la littérature.

L'endémisme passif

Le paléoendémisme. — Nous avons déjà évoqué l'impact différent des périodes glaciaires sur la flore de part et d'autre des Pyrénées. Les montagnes du sud-ouest de l'Europe, moins éprouvées par les glaciations, ont servi de refuge à de nombreuses espèces qui ont disparu ailleurs (HEYWOOD, 1960; FAVARGER, 1972; CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER, 1975). Il s'agit des témoins relictuels de la flore tertiaire. Enumérons quelques cas de ce paléoendémisme montagnard:

- *Borderea pyrenaica* Miègeville et *B. chouardii* (Gausson) Heslot, endémiques pyrénéens (HESLOT, 1953 d'après URBANSKA, 1981);
- *Xatartia scabra* (Lapeyr.) Meissner, endémique pyrénéen (KÜPFER, 1974);
- *Rothmaleria granatensis* (Boiss. in DC.) Font Quer, endémique bétique (BLANCA & al., 1987);
- *Abies pinsapo* Boiss., endémique bético-rifain (POLUNIN & SMYTHIES, 1973).

On remarque la répartition irrégulière de ces espèces tertiaires à caractère relictuel. Il n'y a pas de chaîne de montagnes où les paléoendémiques tertiaires soient concentrés. CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER (1975) l'expliquent par la répartition des îlots à conditions favorables qui a été modelée au cours de chaque période froide.

Le patroendémisme. — Le patroendémisme ibéro-montagnard est, selon FAVARGER (1975), particulièrement intéressant à étudier et il pose deux questions: "les patroendémiques représentent-ils un élément plus jeune que les paléoendémiques puisqu'ils ont été capables d'évoluer et où se situent les territoires privilégiés à partir desquels ils se sont

produits au cours du Tertiaire et du Quaternaire et dans quelle direction vont les courants de migration?” Nous ne pouvons citer que deux exemples: le cas du *Ranunculus parnassifolius* L. aux Pyrénées et celui du *Crepis granatensis* (Willk.) Blanca & Cueto de la chaîne bétique. KÜPFER (1974) a étudié la phylogénie de l'espèce collective du *Ranunculus parnassifolius* L. Il distingue, entre autres, le subsp. *favargerii* Küpfer, endémique pyrénéo-cantabrique diploïde et le subsp. *heterocarpus* Küpfer, son taxon correspondant polyploïde qui est largement répandu dans les Pyrénées et dans les Alpes. Parallèlement, ces deux taxons confirment le phénomène de la pseudo-vicariance alpino-planitaire découverte dans les Alpes qui ne semble pas contestée en Méditerranée occidentale (KÜPFER, 1974; GALLAND, 1990). Le taxon diploïde est restreint aux étages supérieurs de végétation alors que le taxon polyploïde est répandu à des altitudes beaucoup plus basses. Le deuxième exemple d'un patroendémique provient d'Andalousie. Le *Crepis granatensis* (Willk.) Blanca & Cueto ($2n = 8$) est considéré comme relict tertiaire, endémique à la province de Jaen et au nord-est de la province de Granada. Son taxon correspondant, le *Crepis pygmaea* L., est un polyploïde ($2n = 12$) largement répandu dans les montagnes ouest-méditerranéennes (BLANCA & al., 1987).

L'endémisme actif

S'il est évident que les montagnes ouest-méditerranéennes ont servi de refuge à des nombreux taxons (paléoendémiques et patroendémiques), leur rôle dans la différenciation des populations est encore plus importante (CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER, 1975; KÜPFER, 1980).

Le schizoendémisme ancien. — Parmi les taxons considérés comme relicts de la flore tertiaire, on trouve alors des représentants d'un schizoendémisme ancien. Ils témoignent, selon FAVARGER (1972), une flore commune dans les montagnes européennes pendant le Tertiaire. L'isolement d'un massif montagneux par des plaines ou vallées avoisinantes favorise évidemment la différenciation. Grâce à l'étendue faible des glaciers en Méditerranée occidentale, la spéciation graduelle a pu se poursuivre continuellement depuis le Miocène. Notons comme exemple classique le *Ramonda myconi* (L.) Reichenb., endémique pyrénéen, et les deux espèces *Ramonda serbica* Panc. et *R. nathaliae* Panc. & Petrovic, endémiques de la Péninsule balkanique. Les trois espèces ont le même nombre chromosomique (RATTER & PRENTICE, 1964 d'après URBANSKA, 1981). Un autre cas de schizoendémisme se présente dans la Sierra de Cazorla avec le *Viola cazorlensis* Gand. Ses taxons correspondants sont originaires du domaine est-méditerranéen, le *Viola kosanini* (Degen) Hayek du Montenegro et le *Viola delphinianta* Boiss., endémique du Mont Olympe en Grèce (HEYWOOD, 1960; BLANCA & VALLE, 1986). Ajoutons également le couple du *Jurinea fontqueri* Cuatrec., endémique subbético-marginense, et du *Jurinea frigida* Boiss. (HEYWOOD, 1960; BLANCA & VALLE, 1986).

Le schizoendémisme récent. — En dehors des schizoendémiques anciens, d'autres schizoendémiques attestent une évolution plus récente. HEYWOOD (1960) les considère comme micro-endémiques vicariants, probablement d'origine post-pléistocène. Ces micro-endémiques se différencient surtout à l'intérieur des groupes saxicoles ou rupicoles; ils sont isolés géographiquement plutôt que génétiquement. La population originale a été éclatée en plusieurs populations locales, propres à chaque chaîne de montagnes, leur différenciation morphologique est faible mais constante. Ce dernier auteur fournit deux exemples, le genre *Petrocoptis* A. Braun et le genre *Centaurea* L., notamment l'agrégat *Centaurea tenuifolia* Duf. Une paire de schizoendémiques différenciés de part et d'autre du détroit de Gibraltar est représentée par le genre *Andryala* L.: l'*A. agardhii* Haenseler

ex Boiss. est endémique d'Andalousie orientale et le taxon vicariant, l'*A. maroccana* Pau est un endémique nord-africain (BLANCA & al., 1987).

L'apoendémisme. — Nous ne pouvons citer qu'un seul exemple. Il s'agit du *Centaurea citricolor* Font Quer, endémique de la Sierra Morena. D'après les études caryologiques, ce taxon est probablement un autopolyploïde du *Centaurea monticola* Boiss. qui est largement répandu en Espagne. L'endémique tetraploïde est strictement silicole alors que son taxon correspondant diploïde est calcicole (BLANCA LOPEZ, 1981; BLANCA & VALLE, 1986).

Analyse chorologique de l'endémisme montagnard

La flore endémique des montagnes ibéro-mauritaniennes offre un aspect multiple aussi bien en fonction de ses origines et ses modes de formation qu'en fonction de ses aires de répartition. S'il était difficile de présenter une synthèse sur l'origine des endémiques dans les différentes chaînes de montagnes, les connaissances sur la distribution des taxons endémiques vont plus loin, surtout en ce qui concerne le domaine alpin de la Péninsule ibérique et de l'Afrique du Nord. Examinons alors de plus près les aires de répartition de cette flore endémique.

Comme nous l'avons exposé plus haut, les Pyrénées, les chaînes bético-rifaines et atlasiques représentent dans le bassin méditerranéen occidental un ensemble orographique d'origine alpine. L'existence des espèces communes ou vicariantes accuse d'indiscutables communautés dans l'origine de leurs flores (QUÉZEL, 1953).

Cet élément d'orophytes ibéro-mauritaniens comprend les espèces se rencontrant à la fois sur les sommets méditerranéens de l'Espagne et de l'Afrique du Nord. Plusieurs de ces espèces, souvent très polymorphes, ont divergé au niveau infraspécifique en formant des nombreux endémiques propres à une chaîne de montagnes. Signalons comme exemples le *Draba hispanica* Boiss., le *Teucrium rotundifolium* Schreb. et le *Sideritis incana* L. (QUÉZEL, 1953). A côté de nombreux micro-endémiques, de sous-espèces, variétés et formes décrites sur chaque sommet, cette flore orophile est aussi caractérisée par un endémisme prononcé au niveau spécifique. Nous nous bornons ici à considérer les grandes lignes de la chorologie des espèces endémiques et à fournir quelques exemples pour chaque élément endémique. Du nord au sud, l'élément endémique des montagnes ibéro-mauritaniennes peut alors être résumé ainsi:

- les endémiques pyrénéens, spécifiques de la chaîne pyrénéo-cantabrique;
- les endémiques bético-atlasiques, communs à la chaîne bétique en Espagne et aux Atlas du Maroc;
- les endémiques bético-rifains, communs à la chaîne bétique espagnole et au Rif marocain;
- les endémiques bétiques, spécifiques de la chaîne bétique;
- les endémiques atlasiques, spécifiques des Atlas marocains.

De toute évidence, un intra-endémisme apparaît à l'intérieur de ces éléments endémiques.

Les endémiques pyrénéens. — Plusieurs endémiques pyrénéens ont déjà été mentionnés, rappelons ici les paléoendémiques (au sens large) du genre *Xatardia* Meissner, *Bordearea* Miègeville et *Ramonda* L. C. M. Richard. De façon générale, on remarque un intra-endémisme très prononcé à l'intérieur de la chaîne pyrénéo-cantabrique. Selon leur aire de répartition, URBANSKA (1981) distingue six groupes d'endémiques pyrénéens:

- les endémiques pyrénéo-cantabriques (p. ex. *Pedicularis pyrenaica* Gay);
- les endémiques des Pyrénées orientales (p. ex. *Xatardia scabra* (Lapeyr.) Meissner);
- les endémiques des Pyrénées orientales et centrales (p. ex. *Ramonda myconi* (L.) Reichenb.);
- les endémiques des Pyrénées centrales (p. ex. *Antirrhinum sempervirens* Lapeyr.);
- les endémiques des Pyrénées centrales et occidentales (p. ex. *Cirsium glabrum* DC.);
- les endémiques des Pyrénées occidentales (p. ex. *Iberis bernardiana* Gren. & Godron).

KÜPFER (1974) explique ce phénomène d'intra-endémisme par l'impact différencié des périodes glaciaires dans les différentes régions de la chaîne pyrénéo-cantabrique.

Les endémiques bético-atlasiques. — Les flores des chaînes bétiques et des Atlas marocains montrent d'indéniables affinités (GALLAND, 1990). Cet élément bético-atlasique contient par exemple l'*Arenaria pungens* Boiss., un paléoendémique diploïde. Cette espèce trouve son origine sur les Atlas marocains et s'est répandue secondairement sur le Sud de l'Espagne, notamment sur les sommets de la Sierra Nevada. Le cas du genre *Pseudocytisus* O. Kuntze paraît analogue au précédent (QUÉZEL, 1957). Pour d'autres endémiques bético-atlasiques, il n'est pas possible de désigner le centre d'origine d'un côté ou de l'autre du détroit de Gibraltar. Ceci concerne les genres *Platycapnos* (DC.) Bernh., *Rupicapnos* Pommel et *Sarcocapnos* DC. des *Fumariaceae* qui ont trouvé dans cette unité biogéographique un centre de développement (QUÉZEL, 1957). Soulignons également que de nombreux endémiques bético-atlasiques sont calcicoles et font ainsi défaut dans le Rif (p. ex le *Leucanthemum arundanum* (Boiss.) Cuatrec.), alors que la flore de la partie cristalline de la chaîne bétique (Sierra Nevada) présente plus d'affinités avec celle du Rif (endémisme névado-rifain strict).

Les endémiques bético-rifains. — Un contingent important d'endémiques est commun à la chaîne bétique et la chaîne rifaine. Ce massif bético-rifain, avec ses prolongements jusqu'au massif du Tazekka du Moyen Atlas, a servi de centre d'épanouissement à des multiples genres: *Narcissus* L., *Cistus* L., *Ulex* L. et *Genista* L. (QUÉZEL, 1957). En plus, le genre *Anthericum* L. témoigne particulièrement bien de cette communauté d'origine des flores bétiques et rifaines. Trois espèces, l'*Anthericum liliago* L., l'*A. baeticum* Boiss. et l'*A. maurum* Rothm., chevauchent le détroit de Gibraltar. Les deux derniers sont des endémiques bético-rifains diploïdes (GALLAND & KÜPFER, 1984). Parmi les endémiques bético-rifains, il convient également de signaler l'*Agrostis nevadensis* Boiss., l'*Anarrhinum laxiflorum* Boiss. et le *Teucrium oxylepis* Font Quer. L'endémisme névado-rifain est représenté par l'*Eryngium glaciale* Boiss. qui est strictement calcifuge (QUÉZEL, 1957).

Les endémiques bétiques. — L'élément endémique bétique concerne les taxons restreints à divers massifs de la chaîne bétique qui s'étend du Campo de Gibraltar à l'ouest jusqu'au Cabo de Gata à l'est. Au nord, ce système orographique comprend la Sierra de Cazorla, la Sierra de Segura et la Sierra de Sagra pour ne mentionner que les massifs principaux. Parmi les endémiques répartis dans plusieurs de ces massifs, on peut citer l'*Echinopartium boissieri* (Spach) Rothm., le *Genista umbellata* (L'Hér.) Poiret, le *Linaria anticaria* Boiss. & Reuter et le *Rhamnus myrtifolius* Willk. (GARCIA GUARDIA, 1988).

Il existe, dans la chaîne bétique, un intra-endémisme prononcé. De nombreux endémiques locaux sont limités à un seul massif ou à un seul sommet, comme par exemple les taxons endémiques stricts de la Sierra Nevada. Selon GOMEZ CAMPO & al. (1984), l'élément névadéen contient 66 taxons au niveau spécifique et sous-spécifique. Dans son étude phytosociologique et géobotanique, QUÉZEL (1953) constate un appauvrissement de la flore avec l'altitude accompagné d'une augmentation du taux d'endémicité analogue à la flore orophile de Corse (CONTANDRIOPOULOS, 1962a). Cet endémisme autochtone est fortement développé dans les groupements xérophiles mais aussi dans les groupements hygrophiles sur les sommets de la Sierra Nevada. Notons comme exemples xérophiles le *Meum nevadense* Boiss. et le *Senecio nevadensis* Boiss. & Reuter. L'endémisme hygrophile est représenté par le *Senecio elodes* Boiss. et le *Carex camposii* Boiss. & Reuter. De souche alpicène, QUÉZEL (1953) indique l'*Artemisia granatensis* Boiss. et l'*Erigeron frigidus* Boiss. ex DC. comme endémiques névadéens stricts.

Les endémiques atlasiques. — Un fait essentiel de l'endémisme atlasique est l'absence de genres endémiques, seules quelques sections endémiques apparaissent (QUÉZEL, 1957; GALLAND, 1990): les sections *Helicodraba* et *Acrodraba* du genre *Draba* L. et la section *Gnaphaliopsis* du genre *Phagnalon* Cass. Quant au nombre d'espèces endémiques, QUÉZEL (1957) compte une cinquantaine de taxons. Parmi les paléoendémiques, il convient de signaler le *Monanthes atlantica* Ball, le *Draba hederifolia* Cosson, le *Draba oreadum* Maire et le *Gentiana atlantica* Litard. & Maire (GALLAND, 1990). La majorité de ces endémiques atlasiques s'est différenciée par spéciation graduelle qui s'est poursuivie sans grande discontinuité depuis le Tertiaire aux dépens d'une polyploïdisation. Notons comme exemples les représentants nord-africain des genres *Leucanthemum* Miller et *Phagnalon* Cass., sect. *Gnaphaliopsis* (GALLAND, 1990). Cependant, les diploïdes ne se sont pas fossilisés mais ils ont évolué en plusieurs endémoviciants. Ce rôle novateur de la flore atlasique se révèle, selon GALLAND (1990), également dans la présence des couples vicariants altitudinaux (*Veronica rosea* Desf. et *V. chartoni* Litard. & Maire).

L'endémisme écologique

Un cas particulier de spécialisation écologique est représenté par les végétaux, notamment des endémiques, occupant des sols métallifères. En Méditerranée occidentale, la serpentine, très riche en nickel, affleure dans plusieurs régions: en Corse, dans les Pyrénées, au nord-ouest de la Péninsule ibérique (dans la province de La Coruña en Espagne et de Bragança au Portugal), au sud de l'Espagne (dans la province de Malaga) et dans le Rif marocain (BROOKS, 1987).

La flore sur ces sols ultrabasiques a été particulièrement étudiée dans la Péninsule ibérique. Pour la région de Tras-os-Montes, PINTO DA SILVA (1970) rapporte un indice d'endémicité de 23%, ce qui correspond à 88 espèces et sous-espèces endémiques dont 13 sont de serpentophytes. Ne citons que l'exemple bien typé du *Seseli peixotianum* Samp. qui est restreint dans son aire de répartition aux serpentines de Tras-os-Montes. Plusieurs des serpentino-endémiques sont, selon PINTO DA SILVA (1970), des endémoviciants dont les taxons correspondants occupent les sols normaux dans des territoires avoisinants. D'autres endémiques montrent des relations plus éloignées. Leurs taxons correspondants se rencontrent souvent dans les massifs granitiques, à haute altitude. Evoquons le cas du *Jasione crispa* (Pourret) Samp. subsp. *crispa* de la Serra da Estrêla avec le subsp. *serpentinica* Pinto da Silva spécialisé sur sols métallifères de Tras-os-Montes (PINTO DA SILVA, 1970). De façon générale, ce dernier auteur remarque l'apparition de serpentinomorphoses dans la flore de cette région: glaucescence, sténophyllisme, nanisme, plagiotropisme, macrorhizisme et glabrescence. Plusieurs groupes de végétaux

montrent de telles serpentinomorphoses que PINTO DA SILVA (1970) reconnaît au niveau variétal. Selon la terminologie de FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS (1961), ce développement de serpentinomorphoses correspond à un schizoendémisme inchoatif.

Pour l'Espagne, plusieurs auteurs ont étudié la flore sur serpentine dans la région de Malaga (PALACIOS, 1936; RIVAS MARTINEZ & al., 1973; RIVAS GODAY, 1973-1974 et GONZALEZ, 1975). RIVAS GODAY (1973-1974) fournit un index des plantes serpentinales et dolomiticoles de cette région. Parmi elles, ce dernier auteur reconnaît plusieurs taxons comme endémiques. Nous n'en énumérons que quelques-uns:

- *Iberis fontqueri* Pau (serpentino-endémique malacitan);
- *Centaurea carratracensis* Lange (serpentino-endémique de la Sierra de Carra-traca et de la Sierra Bermeja);
- *Anthyllis argyrophylla* Rothm. (endémique bétique sur serpentine et sur dolomie);
- *Centaurea bombycina* Boiss. (endémique bétique sur serpentine et sur dolomie);
- *Saxifraga biternata* Boiss. (endémique malacitan sur serpentine et sur dolomie).

BROOKS (1987) donne un bref aperçu de la végétation selon les indications dépouil-lées dans la littérature. C'est ainsi que l'association de l'*Asperulo-Staehelminetum*, une communauté buissonneuse sur ptéridotite dans la Sierra Bermeja, semble particuliè-rement riche en endémiques.

Au sujet de l'endémisme édaphique en Méditerranée occidentale, il convient égale-ment de citer le genre *Alyssum* L. dont plusieurs sous-espèces sont répandues sur serpen-tine. Dans la Péninsule ibérique, le groupe de l'*Alyssum serpyllifolium* Desf. est représenté par trois sous-espèces:

- *Alyssum serpyllifolium* Desf. subsp. *serpyllifolium* (non-endémique);
- *Alyssum serpyllifolium* Desf. subsp. *lusitanicum* (Pinto da Silva) Dudley (serpentino-endémique de Tras-os-Montes);
- *Alyssum serpyllifolium* Desf. subsp. *malacitanum* Riv. God. (serpentino-endémique malacitan).

Les deux taxons endémiques ont été reconnus comme hyperaccumulateurs de nickel ce qui implique leur grande tolérance à ce métal. En fait, le subsp. *lusitanicum* semble le plus tolérant, alors que le subsp. *serpyllifolium* ne supporte pas une accumulation de nickel. Le subsp. *malacitanum* occupe une place intermédiaire à cet égard. Il est également intéressant d'observer que le subsp. *malacitanum* et le subsp. *serpyllifolium* sont sympatri-ques, tandis que le subsp. *lusitanicum* est le seul représentant du groupe de l'*Alyssum serpyllifolium* dans la région de Tras-os-Montes.

En dehors des sols riches en nickel, des substrats à zinc et à plomb affleurent en Espa-gne, notamment dans la chaîne pyrénéo-cantabrique. Dans le massif de Picos de Europa des sols riches en zinc sont couverts d'une végétation en coussin où l'endémique *Armeria cantabrica* Boiss. & Reuter ex Willk. est souvent dominant. Sur les sols métallifères des Pyrénées on rencontre l'*Armeria maritima* (Miller) Willd. var. *mülleri* (Huet) O. Bolós & Vigo, également endémique (ERNST, 1974).

Conclusion

La façon dont l'isolement conduit à la formation d'endémiques et l'époque géologi-que du début de leur formation sont donc deux problèmes d'une grande importance pour

la compréhension de l'endémisme ainsi que pour la compréhension de l'histoire d'une flore.

Les études cytotaxonomiques d'endémiques insulaires en Méditerranée occidentale ont apporté des idées nouvelles sur la formation d'endémiques et sur les relations floristiques entre diverses régions géographiques. Elles ont montré qu'il s'agit en premier lieu d'une flore paléogène développée sur place. La distribution des paléoendémiques ainsi que des patroendémiques et des schizoendémiques d'origine tertiaire le confirme et correspond aux connaissances actuelles de l'histoire géologique du domaine ouest-méditerranéen telle que nous l'avons exposée ci-dessus. Deuxièmement, l'existence d'apoendémiques et de schizoendémiques inchoatifs indique une spéciation actuellement active dans ces îles. La flore des îles ouest-méditerranéennes fonctionne donc à la fois comme "musée" des taxons anciens (endémisme par conservation) et comme "berceau" des taxons récents (endémisme par novation).

L'étude de l'endémisme des flores montagnardes n'est pas aussi avancée en Méditerranée occidentale. Toutefois, on peut dégager quelques grandes lignes.

Un endémisme passif apparaît dans plusieurs massifs montagneux grâce à une grande stabilité de l'habitat au cours du temps. D'autre part, la spéciation graduelle peut se poursuivre continuellement depuis le Miocène. Elle favorise la différenciation des populations sur des massifs isolés. Nous avons évoqué plusieurs exemples de cet endémisme actif, ancien et récent, de la flore ibéro-montagnarde.

Soulignons à la fin de notre exposé que la chaîne bétique, au sud de la Péninsule ibérique, avec son prolongement au nord du Maroc, présente une flore particulièrement spécialisée dont l'indice d'endémicité est comparable à ceux de la Corse et de Majorque. Une étude approfondie de son endémisme, fondée sur les critères cytotaxonomiques, promet d'aboutir à des connaissances nouvelles quant à l'origine de cette flore endémique et à ses relations avec celles des régions limitrophes.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ADAMOVIC, L. (1933). *Die pflanzengeographische Stellung und Gliederung Italiens*. Gustav Fischer, Jena, 259 pp.
- ADENA (1985). Campana de plantas. *Threat. Pl. Newsl.* 14: 12-14.
- ALVARADO, M. (1980). *Géologie des pays européens: Espagne*. 26^e Congrès Géologique Intern., C.N.F.G.: 1-54.
- ALVAREZ, V. (1972). Rotation of the Corsica-Sardinia microplate. *Nature Phys. Sci.* 235: 103-105.
- ALVAREZ, V. (1973). The application of plate Tectonics to the mediterranean region. In: TARLING, D. H. & S. K. RUNCORN (éds.), *Implication of Continental Drift to the Mediterranean Sciences*. Vol. 2: 893-908. Academic Press, London, New York.
- ARRIGONI, P. V. (1976). Le piante endemiche della Sardegna. Introduzione. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 16: 265-268.
- ARRIGONI, P. V. & al. (1976-1986). Le piante endemiche della Sardegna 1-189. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 16-25.
- AUBRÉVILLE, A. (1970). Vocabulaire de biogéographie appliquée aux régions tropicales. *Adansonia* ser. 2, 10: 439-497.
- AZZAROLI, A. & G. GUAZZONE (1979). Terrestrial mammals and land connections in the Mediterranean before and during the Messinian. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.* 29: 155-167.
- BARCELO, J. C. (1984). A contribution to the knowledge of Pleistocene coastal profiles in the Pithyusic Islands. *Monogr. Biol.* 52: 105-118.
- BARRENO, E. & al. (1984). Listado de Plantas Endemicas, Raras o Amenazadas de Espana. Informacion Ambiente. *Conservacionismo en España* 3: 1-7.

- BERTOLANI, D., D. MARCHETTI & M. B. CITA (1975). Palynological investigations on the late messinien sediments recorded at DSP site 132 (Tyrrhenian basin) and their bearing on the deep basin dessication model. *Riv. Ital. Paleont.* 31: 281-308.
- BIJU-DUVAL, B., J. DERCOURT & X. LE PICHON (1976). La genèse de la Méditerranée. *La Recherche* 71: 811-822.
- BLANCA, G. & F. VALLE (1986). Las plantas endémicas de Andalucía oriental I. *Monogr. Fl. Veg. Bética* 1: 1-53.
- BLANCA, G., F. VALLE & M. CUETO (1987). Las plantas endémicas de Andalucía oriental II. *Monogr. Fl. Veg. Bética* 2: 3-52.
- 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.
- BOCQUET, G., B. WIDLER & H. KIEFER (1978). The Messinian Model — A new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. *Candollea* 33: 269-287.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1926). Histoire du peuplement de la Corse: Les Phanérogames. *Bull. Soc. Sci. Hist. Nat. Corse* 45: 237-246.
- BRAUN-BLANQUET, J. (1945). Das boreoarktische Florenelement in den südwesteuropäisch-nordafrikanischen Hochgebirgen. *Commun. Stat. Int. Géobot. Médit. Montpellier* 89: 95-110.
- BRIQUET, J. (1901). Recherches sur la flore des montagnes de la Corse et ses origines. *Ann. Conserv. Jard. Bot. Genève* 5: 12-119.
- BROOKS, R. R. (1987). *Serpentine and its Vegetation. A Multidisciplinary Approach*. Croom Helm, London and Sydney, 454 pp.
- BRUIJN, H. DE (1973). Analysis of the data bearing upon the correlation of the Messinian with the succession of land mammals. In: DROOGER & al. (éds.), *Messinian Events in the Mediterranean*: 1-272.
- CABALLERO, A. (1941-1948). Illustraciones de la Flora Endémica española. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 1: 201-220, 2: 266-347, 3: 328-381, 4: 459-491, 5: 523-557, 6: 549-591, 7: 652-691, 8: 523-579.
- CAMARDA, I. (1984a). Studi sulla flora e sulla vegetazione del Monte Gonare (Sardegna centrale). I: La flora. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 23: 173-211.
- CAMARDA, I. (1984b). Studi sulla flora e sulla vegetazione del Monte Albo (Sardegna centro-orientale). I: La flora. *Webbia* 37: 283-327.
- CARDONA, M. A. (1979). Consideracions sobre l'endemisme i l'origen de la flora de les Illes Balears. *Butl. Inst. Catalana Hist. Nat.* 44: 7-15.
- 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*: 133-169. Academic Press, London.
- CITA, M. B. (1980). Quand la Méditerranée était asséchée. *La Recherche* 107: 26-35.
- CONSEIL DE L'EUROPE (1983). *Liste des plantes rares, menacées et endémiques en Europe (édition 1982)*. Comité européen pour la sauvegarde de la nature et des ressources naturelles, Strasbourg, 357 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. (1971). La flore orophile de la Corse: origine, rapports avec celle des Alpes et des montagnes de l'Europe méridionale. In: Actes du colloque sur la flore et la végétation des chaînes alpine et jurassienne. *Ann. Litt. Univ. Besançon* (s. n.): 205-217.
- CONTANDRIOPOULOS, J. (1981). Endémisme et origine de la flore de la Corse: Mise au point des connaissances actuelles. *Boll. Soc. Sarda Sci. Nat.* 20: 187-230.
- CONTANDRIOPOULOS, J. & M. A. CARDONA (1984). Caractère original de la flore endémique des Baléares. *Bot. Helv.* 94: 101-132.
- CONTANDRIOPOULOS, J. & C. FAVARGER (1975). Problèmes posés par l'endémisme en Méditerranée. In: La flore du bassin méditerranéen. Essai de systématique synthétique. *Colloque Int. C.N.R.S.* 235: 175-194.
- COOK, C. D. K. (1983). Aquatic plants endemic to Europe and the Mediterranean. *Bot. Jahrb. Syst.* 103: 539-582.

- DAVIS, S. D., S. J. M. DROOP, P. GREGERSON, L. HENSON, C. L. LEON, J. LAMLEIN VILLA-LOBOS, H. SYNGE & J. ZANTOVSKA (1986). *Plants in Danger. What do we know?* IUCN, Gland & Cambridge, 461 pp.
- DIAZ DE LA GUARDIA, C. C. MORALES & F. VALLE (1982). Nota sobre algunas Arenarias endémicas de España. *Biol.-Ecol. Médit.* 9: 161-168.
- DUPONT, P. (1962). La flore atlantique européenne, introduction à l'étude du secteur ibéro-atlantique. *Doc. Cart. Prod. Végét. Sér. Eur.-Atl. Gen.* 1: 1-414.
- 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.
- ERNST, W. (1974). *Die Schwermetallvegetation der Erde.* Gustav Fischer, Stuttgart, 194 pp.
- FAVARGER, C. (1969). L'endémisme en géographie botanique. *Scientia* 104: 1-16.
- FAVARGER, C. (1972). Endemism in the Mountane Floras of Europe. In: VALENTINE, D. H. (éd.), *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*: 191-204. Academic Press, London, New York.
- FAVARGER, C. & J. CONTANDRIOPOULOS (1961). Essai sur l'endémisme. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* 71: 384-408.
- FERNANDES, A. (1981). Contribution à la connaissance des Lotiers du groupe corniculatus de la Péninsule ibérique et des îles Baléares. *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 55: 29-86.
- FRENZEL, B. (1960). Die Vegetations-und Landschaftszonen Nord-Eurasiens während der letzten Eiszeit und während der postglazialen Wärmezeit. *Akad. Wiss. Abh. Math.-Naturwiss. Kl.* 6: 287-453.
- GALLAND, N. (1990). Recherche sur l'origine de la flore orophile du Maroc (étude caryologique et cytologique). *Trav. Inst. Sci., Sér. Bot.* 35: 1-168.
- GALLAND, N. & PH. KÜPFER (1984). La différenciation caryologique de quelques orophytes ouest-européen-maghebains et le problème de leur mise en place. *Webbia* 38: 473-490.
- GAMISANS, J. (1981). La montagne corse: une montagne subméditerranéenne marquée par l'endémisme. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37: 315-319.
- GAMISANS, J., A. ABOUCAYA, C. ANTOINE & L. OLIVIER (1985). Quelques données numériques et chorologiques sur la flore vasculaire de la Corse. *Candollea* 40: 571-582.
- GARCIA GUARDIA, G. (1988). *Flores silvestres de Andalucía.* Rueda, Madrid, 404 pp.
- GAUSSEN, H. & C. LEREDDE (1949). Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. *Bull. Soc. Bot. France* 96: 57-83.
- GAUSSEN, H. & C. LEREDDE (1966). Additions et corrections à la liste des endémiques pyrénéo-cantabriques. *Bull. Soc. Bot. France* 113: 64-65.
- GOMEZ CAMPO, C. (1977). A seed bank of Iberian and Macaronesian endemics. *Optima Newsl.* 5: 11-12.
- GOMEZ CAMPO, C., L. BERMUDEZ-DE-CASTRO, M. J. CAGIGA & M. D. SANCHEZ-YELAMO (1984). Endemism in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Webbia* 38: 709-714.
- GONZALEZ, G. L. (1975). Contribucion al estudio floristico y fitosociologico de Sierra de Aguas. *Acta Bot. Malacitana* 1: 81-205.
- HAEUPLER, H. (1983). Die Mikroarealophyten der Balearen. Ein Beitrag zum Endemismus-Begriff und zur Inselbiogeographie. *Tuexenia* 3: 271-288.
- HERNANDEZ BERMEJO, J. E. & H. SAINZ OLLERO (1983). El analisis de semejanza aplicado al estudio de barreras y fronteras fitogeograficas: su aplicacion a la corologia y endemoflora ibéricas. *Anales Jard. Bot. Madrid* 40: 421-432.
- 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. Spec. Nov. Regni Veg.* 63: 160-168.
- HINZ, P.-A. (1988). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. VII. Mise en évidence des groupements naturels. *Candollea* 43: 587-640.
- HINZ, P.-A. (1989a). L'endémisme: 1. Concepts généraux. *Saussurea* 20: 145-168.
- HINZ, P.-A. (1989b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. IX. *Digitalis mariana* Boiss. — endémique de la Sierra Morena et de ses contreforts. *Candollea* 44: 147-174.

- HINZ, P.-A. (1989c). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. X. *Digitalis thapsi* L. — endémique de la Péninsule ibérique. *Candollea* 44: 681-714.
- HINZ, P.-A. (1990a). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. XI. *Digitalis purpurea* L. *Candollea* 45: 125-180.
- HINZ, P.-A. (1990b). Etude biosystématique de l'agrégat *Digitalis purpurea* L. (Scrophulariaceae) en Méditerranée occidentale. XII. Synthèse. *Candollea* 45: 181-199.
- HSÜ, K. J. (1971). Origin of the Alps and Western Mediterranean. *Nature* 233: 44-48.
- HSÜ, K. J. (1972). When the Mediterranean dried up. *Sci. Amer.* 227: 27-36.
- HSÜ, K. J. & al. (1977). History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature* 267: 399-403.
- HSÜ, K. J. & F. GIOVANOLI (1979). Messinian event in the Black Sea. *Paleogeogr., Paleoclimatol., Paleoecol.* 29: 75-93.
- JEANMONOD, D. (1984a). Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. II: le groupe du *S. mollissima*. *Candollea* 39: 195-259.
- JEANMONOD, D. (1984b). Révision de la section Siphonomorpha Otth du genre *Silene* L. (Caryophyllaceae) en Méditerranée occidentale. III: agrégat *italica* et espèces affines. *Candollea* 39: 549-639.
- JEANMONOD, D. & G. BOCQUET (1981). Remarques sur la distribution de *Silene mollissima* (L.) Pers. et des espèces affines en Méditerranée occidentale. *Candollea* 36: 279-287.
- 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. *Anales Jard. Bot. Madrid* 37: 321-337.
- LANG, G. (1970). Florengeschichte und mediterranean-mittleuropäische Florenbeziehungen. *Feddes Repert.* 81: 315-335.
- LAUTENSACH, H. (1964). *Die Iberische Halbinsel*. Keiserscher Verlag, München, 700 pp.
- LECOMPTE-BARBET, O. (1975). Introduction à une étude de l'endémisme végétal au Maroc. *Trav. R.C.P.* 249(3): 15-46.
- LUCAS, LI. & S. M. WALTERS (1976). *List of rare, threatened and endemic plants for the countries of Europe*. IUCN, Morges (Switzerland), 166 pp.
- MANGENOT, G. (1972). *L'endémisme*. Conférence à l'Université de Bretagne Occidentale, Brest, 19 pp. & 12 cartes.
- MESSERLI, B. (1967). Die eiszeitliche und gegenwärtige Vergletscherung im Mittelmeerraum. *Geogr. Helv.* 22: 105-228.
- MONTERRAT, P. & L. VILLAR (1972). El endemismo Ibérico. *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 46: 503-527.
- MÜLLER, St. (1984). Tiefenstruktur, Dynamik und Entwicklung des Mittelmeer- und Alpenraumes. *Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich* 129: 217-245.
- PALACIOS, M. L. (1936). Algunas observaciones geobotánicas en la Serranía de Ronda. *Bot. Soc. Esp. Hist. Nat.* 36: 39-46.
- PARKER, P. F. (1981). The endemic plants of metropolitan Portugal, a survey. *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 53: 943-994.
- PINTO DA SILVA, A. R. (1970). A flora e a vegetação das áreas ultrabásicas do Nordeste Trans-montano. *Agron. Lusit.* 30: 175-364.
- POLATSCHEK, A. (1979). Die Arten der Gattung *Erysimum* auf der Iberischen Halbinsel. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 82: 325-362.
- POLUNIN, O. & B. E. SMYTHIES (1973). *Flowers of South-West Europe, a field guide*. Oxford University Press, London, 480 pp.
- PONS, A. & al. (1975). Les données historiques et l'étude de la flore méditerranéenne. In: La flore du bassin méditerranéen. Essai de systématique synthétique. *Coll. Int. CNRS* 235: 305-326, Paris
- PRENTICE, H. C. (1976). A study in endemism: *Silene diclinis*. *Biol. Conserv.* 10: 15-30.
- QUÉZEL, P. (1953). Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Mem. Soc. Brot.* 9: 5-78.
- QUÉZEL, P. (1957). *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Le Chevalier, Paris, 464 pp.
- QUÉZEL, P., J. GAMISANS & M. GRUBER (1980). Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. *Naturalia Monspel.* N° hors-série (Colloque de la Fondation L. Emberger), 13 pp.

- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD (1974). Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- RIVAS GODAY, S. (1973-1974). Plantas serpenticolas y dolomiticolas del sur de Espana. *Bol. Soc. Brot.* ser. 2, 47 (supl.): 161-178.
- RIVAS MARTINEZ, S. (1973). Avance sobre una sintesis corologica de la Peninsula Iberica, Baleares y Canarias. *Anales Inst. Bot. Cavanilles* 30: 69-87.
- RIVAS MARTINEZ, S. J. IZCO & M. COSTA (1973). *Asplenium cuneifolium* Viv. en Sierra Bermeja (Malaga). *Trab. Dep. Bot. Fisiol. Veg.* 6: 23-30.
- RIVAS MARTINEZ, S., C. ARNAIZ, E. BARRENO & A. CRESPO (1977). Apuntes sobre las provincias corologicas de la Peninsula Iberica e Islas Canarias. *Opusc. Bot. Pharm. Complut.* 1: 1-48.
- RÖGL, F. & F. F. STEININGER (1983). Vom Zerfall der Tethys zu Mediterran und Paratethys. Die neogene Paläogeographie und Palinspastik. *Ann. Naturhist. Mus. Wien* 85/A: 135-163.
- RUGGIERI, G. (1967). The Miocene and later evolution of the Mediterranean Sea. *Syst. Assoc. Publ.* 7: 283-290.
- SAINZ OLLERO, H. & J. E. HERNANDEZ BERMEJO (1981). *Sintesis corologica de las dicotiledonas endémicas de la Peninsula Iberica e Islas Baleares*. Ministerio de Agricultura y Pesca, Instituto Nacional de Investigaciones Agrarias, Madrid (Coleccion Monografica 31:) 111 pp.
- SAINZ OLLERO, H. & J. E. HERNANDEZ BERMEJO (1985). Sectorizacion fitografica de la Peninsula Iberica e islas Baleares: la contribucion de su endemoflora como criterio de semejanza. *Candollea* 40: 485-508.
- SCHMID, E. (1933). Beiträge zur Flora der Insel Sardinien. *Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich* 78: 232-255.
- SCHMIDT, K. (1978). *Erdgeschichte*, 3. Aufl., Walter de Gruyter, Berlin, New York, 294 pp.
- SCHWARZBACH, M. (1961). *Das Klima der Vorzeit. Eine Einführung in die Paläoklimatologie*. Ferdinand Enke, Stuttgart, 275 pp.
- SMITH, M. C. (1981). Sempervivum (Crassulaceae) in Spain and the Pyrénées. *Lagascalia* 10: 1-23.
- STACE, C. A. (1985). *Plant Taxonomy and Biosystematics (Contemporary Biology)*, Ed. 3. Edward Arnold Publishers Ltd., London, 279 pp.
- THUNELL, R. C. (1979). Climatic evolution of the Mediterranean Sea during the last 5.0 million years. *Sediment. Geol.* 23: 67-79.
- URBANSKA, C. (1981). *Ökologische Pflanzengeographie*. ETH Zürich, inédit.
- WALTER, H. (1979). *Allgemeine Geobotanik*, 2. Aufl. Eugen Ulmer, Stuttgart, 260 pp.
- WESTPHAL, M., J. ORSONI & P. VELLUTINI (1976). Le microcontinent corso-sarde, sa position initiale: données paléomagnétiques et raccords géologiques. *Tectonophysics* 30: 141-157.
- WOLDSTEDT, P. (1958). *Das Eiszeitalter. Grundlinien einer Geologie des Quartärs. Vol. II: Europa, Vorderasien und Nordafrika im Eiszeitalter*, 2. Aufl. Ferdinand Enke, Stuttgart, 438 pp.
- WOLDSTEDT, P. (1961). *Das Eiszeitalter. Grundlinien einer Geologie des Quartärs. Vol. I: Die allgemeinen Erscheinungen des Eiszeitalters*, 3. Aufl. Ferdinand Enke, Stuttgart, 374 pp.