Les fruticées sempervirentes des régions méditerranéennes de l'ancien monde : essai comparé d'interprétations des structures biologiques et des données historiques

Autor(en): **Quézel, P. / Taylor, H.C.**

Objekttyp: **Article**

Zeitschrift: **Botanica Helvetica**

Band (Jahr): **94 (1984)**

Heft 1

PDF erstellt am: **20.04.2024**

Persistenter Link: https://doi.org/10.5169/seals-65868

Nutzungsbedingungen

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

Haftungsausschluss

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

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

http://www.e-periodica.ch

Botanica Helvetica 94/1, 1984

0253-1453/84/010133-12$1.50 + 0.20/0
© 1984 Birkhäuser Verlag, Basel

Les fruticées sempervirentes des régions méditerranéennes de l'ancien monde – Essai comparé d'interprétations des structures biologiques et des données historiques

P. Quézel*, H. C. Taylor**

* Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne, Université d'Aix-Marseille III, Centre Saint-Jérôme, Rue Henri Poincaré, 13397 Marseille, Cedex 4, France.

** Botanical Research Unit, P.O. Box 471, 7600 – Stellenbosch, Republic of South Africa.

Manuscrit reçu le 24 Mai 1983

Abstract

Quézel, P. and Taylor, H. C. 1984. Evergreen shrublands of the mediterranean regions in the old world; Comparative test of interpreting the biological structures and the historical data. Bot. Helv. 94: 133–144.

This study draws a parallel between the circum-mediterranean region, with special regard to their floristic characters and the historical factors responsible for the setting of the species. The floristic composition, the biological types of the evergreen shrubs and their altitudinal zonation are particularly studied. In addition, the authors consider the evolution of the various vegetation structures as far as their history and biogeography since the end of Paleocene are concerned.

I – Les critères géographiques et floristiques globaux

La région méditerranéenne du Cap, telle qu'elle est actuellement comprise par les principaux phytogéographes (Taylor 1978, Kruger 1979, Boucher & Moll 1981) ne doit pas excéder 100 000 km^2 alors que la région méditerranéenne atteint environ 2 300 000 km^2. Elle représente donc sensiblement la même superficie que la Grèce. Sa richesse floristique est grande, 8550 espèces d'après Goldblatt (1978) si on la compare à celle de la région circum-méditerranéenne (environ 23 000 espéces, Quézel 1982) où les zones floristiquement les plus riches restent très nettement au dessous des valeurs observées dans la région du Cap, l'Espagne méditerranéenne possède en particulier environ 7000 espèces pour une surface de 400 000 km^2, la Grèce 4000 pour 100 000 km^2 et la Turquie méditerranéenne environ 5000 pour 480.000 km^2. Il en est de même pour la province floristique californienne: 4452 espèces pour une superficie d'environ 324 000 km^2 (Goldblatt 1978).

Cette richesse strictement floristique qui apparaît essentiellement dans les structures de fruticées sempervirentes s'accompagne d'ailleurs d'un degré d'endémisme extrèmement élevé son seulement au niveau des genres (19 genres endémiques), mais également des familles (Goldblatt 1978) puisque 7 familles endémiques (en y comprenant les Bruniaceae qui débordent quelque peu de cette région) peuvent s'y observer, alors qu'en

région circum-méditerranéenne on ne peut citer aucune famille qui y soit strictement localisée (Quézel, Gamisans & Gruber 1981).

La plupart des phytogéographes sud-africains voient dans l'hétérogénéité bioclimatique, géomorphologique voire géologique de la région du Cap une des raisons, sinon la raison majeure de cet état de fait. Toutefois, comme nous l'avons indiqué (Quézel 1974) après d'ailleurs de nombreux auteurs, la région circum-méditerranéenne offre de ces points de vue, une variabilité bien plus grande, ne serait-ce que par sa topographie: littoral extrèmement découpé, nombreuses îles, nombreux sommets dépassant 3000 m, mais aussi et surtout par un contexte bioclimatique (Emberger 1939, Daget 1977, Nahal 1976, etc.), géologique et géomorphologique infiniment plus contrasté que la région du Cap, où les substrats siliceux sont quasi-généraux. Il est évident dans ces conditions que la multiplicité et l'hétérogénéité des niches écologiques possibles est beaucoup plus grande en zone circum-méditerranéenne, et que cet argument ne permet pas à lui seul d'expliquer la surprenante richesse floristique de la région du Cap, dont il convient de chercher ailleurs l'interprétation.

II – Composition floristique et types biologiques des fruticées sempervirentes

1 – Les structures générales de végétation

Si en région circum-méditerranéenne, les fruticées sclérophylles (matorrals) occupent une place importante (Tomaselli 1976, Quézel 1981) à côté d'autres structures de végétation localement dominantes: forêts, pelouses, voire steppes, en Afrique du Sud, leurs vicariants physionomiques, les fynbos, représentent à eux seuls, la quasi totalité des structures de végétation. Sans entrer ici dans la discussion des causes de ce phénomène que nous avons envisagé par ailleurs (Quézel & Taylor 1983) il nous a paru intéressant de réaliser une analyse comparative de ces deux types de végétation essentiellement axée sur la comparaison des types biologiques, mais aussi de leurs exigences altitudinales.

En région circum-méditerranéenne, les matorrals dont la composition floristique est actuellement bien connue (Quézel 1981), offrent du point de vue physionomique une variabilité considérable. Pour simplifier le problème nous nous limiterons sensiblement aux résultats obtenus en Provence par Loisel (1976) pour la zone mésoméditerranéenne. Sans entrer dans des détails descriptifs, nous nous contenterons ici, d'indiquer pour les principales associations décrites, les spectres biologiques définis suivant la méthode de Raunkiaer auquel nous avons ajouté à titre comparatif les pourcentages accusés par les types éricoides et les types mégaphylles, afin de faciliter la comparaison avec les fynbos.

Tableau 1.

	Ph.	H	Ch.	G.	T.	Eric.	Meg.
Cisto-Lavanduletea							
Helychryso-Cistetum albidis	85,5	0,8	13	0,0	0,7	0,8	0
Cistetum ladaniferi	63,6	1,6	21,4	0,4	13,0	1,5	0
Cistetum crispi	63,7	1,2	17,9	0,1	17,0	0,8	0
Ononido-Rosmarinetea							
Helianthemo-Ericetum multiflorae	68,1	9,3	22,5	0,0	0,0	0,9	0
Rosmarino-Lithospermetum	51,3	4,8	43,7	0,1	0,0	0,9	0

Dans la région méditerranéenne du Cap, où l'analyse des structures de végétation est encore à ses débuts, il est toutefois classique après Acokcs 1953, Taylor 1978, Kruger 1979, de distinguer divers types de fynbos en fonction de leur structure floristique mais aussi de leur situation altitudinale ou de leurs exigence pluviométriques. Le schéma proposé par Bond (1981) est de ce point de vue très significatif puisqu'il permet de distinguer des fynbos de type restioïde, de type ericoïde au sens strict, dominés par les Ericacées, Proteoïdes et simplement Ericoïdes ou mieux Leptophylles.

Ce schéma, le schéma 1, outre ses prétentions écologiques, a l'intérêt de mettre en relief les principaux types physionomiques et sans doute aussi phytosociologiques pouvant s'observer au sein des fynbos. Sans entrer dans une analyse précise, l'on reste toutefois étonné par la place qu'occupent les types éricoïdes au sens large, s'inscrivant d'ailleurs dans de nombreuses familles (cf. infra) à côté des types restioïdes (Restionaceae surtout mais aussi Cyperaceae) et les types proteoïdes (Proteaceae). De toute façon et malgré ces différences, il convient de souligner en région méditerranéenne du Cap le rôle majeur que jouent dans la composition du paysage végétal des fynbos, mais également des renosterveld, les types éricoïdes qui représentent le plus souvent à eux seuls plus de 50% des espèces constitutives du couvert végétal, voire beaucoup plus. C'est ainsi que, dans le travail de Taylor et Van der Meulen (1981) à propos des fynbos du Roiberg, le spectre global pour les 85 espèces figurant dans le Tableau 1 de cette publication fournit les valeurs suivantes:

Nanophanérophytes et chaméphytes:		Hemicryptophytes:	
Ericoïdes:	37	Restioïdes:	18
Proteoïdes:	8	Graminoïdes:	5
"Broad Leaved":	1	Succulents:	4
		Autres types:	10

L'importance de types éricoïdes et leur variété dans les fynbos constitue certainement la particularité la plus remarquable de ces formations et il nous a paru intéressant d'en dresser une liste, qui n'est pas exhaustive, liste établie par familles et genres et indiquant le nombre d'espèces par genres; les taxa endémiques sont précisés.

Cette abondance des types éricoïdes au niveau des fynbos sud-africains en est certainement l'un de leur caractère majeur. En effet, en région circum-méditerranéenne, ce type n'est représenté que par un nombre réduit de genres et d'espèces, même si dans certains cas il arrive à jouer un rôle physionomique important (Erico-Lavanduletum stoechidis). Citons en particulier les Ericaceae *(Erica, Calluna),* Lamiaceae *(Rosmarinus),* Primulaceae *(Coris).*

Dans les chaparrals californiens ce type n'est en fait représenté que par le genre *Adenostoma* (Rosaceae) et certains *Eriogonum* (Chenopodiaceae).

Une seconde particularité est l'importance dans la région du Cap du type «restioïde» dont la valeur précise dans la classification de Raunkiaer n'est pas évidente, puisqu'il groupe surtout des hémicryptophytes, mais aussi des chaméphytes. Il réunit en effet une douzaine de genres de Restionaceae et de nombreuses espèces (dont plus de 50 *Restio* et plus de 20 *Elegia*) mais aussi quelques Cyperaceae *(Ficinia, Tetraria)* dont le rôle est important voire parfois déterminant dans la composition floristique des fynbos. En région circum-méditerranéenne, pratiquement aucune espèce ne peut être rattachée à ce groupe, et de toute façon les hémicryptophytes bien que présents, ne jouent qu'un rôle très secondaire dans la constitution des matorrals et ne dominent jamais dans leur cortège floristique.

Tableau 2.

Famille	Genres	No d'espèces de ces types en Afrique du Sud	Famille	Genres	No d'espèces de ces types en Afrique du Sud
Asteraceae	*Elytropappus* (E)	8	Grubbiaceae (E)	*Grubbia* (E)	3
	Eriocephalus	ca. 30	Polygalaceae	*Muraltia*	ca. 100
	Mairia (E)	21	Retziaceae (E)	*Retzia* (E)	1
	Metallasia (E)	33	Rhamnaceae	*Phylica*	ca. 140
	Stoebe	ca. 30	Rosaceae	*Cliffortia*	ca. 100
Bruniaceae (E)	*Berzelia* (E)	12	Rutaceae	*Acmadenia* (E)	22
	Brunia (E)	7		*Agathosma* (E)	137
	Staavia (E)	10		*Diosma* (E)	27
Ericaceae	*Acrostemon* (E)	12		*Euchatis* (E)	12
	Anomalanthus (E)	10		*Macrostylis* (E)	11
	Blaeria	16	Stilbaceae (E)	*Stilbe* (E)	8
	Eremia (E)	7	Thymelaeaceae	*Gnidia*	ca. 80
	Erica	ca. 612		*Lachnaea* (E)	25
	Grisebachia (E)	21		*Passeriana*	ca. 15
	Philippia	7		*Struthiola*	ca. 40
	Salaxis (E)	8			
	Scyphogyne (E)	18			
	Simocheilus (E)	22			
	Sympieza (E)	8			
	Syndesmanthus (E)	19			
	Thoracosperma (E)	12			
Fabaceae	*Aspalathus* (E)	255			

N.B.: (E) Famille ou genre endémique; ca.: environ.

Les types protéoïdes (plus de 10 genres et de 60 espèces dans la région du Cap), n'existent pas de façon évidente dans les matorrals méditerranéens. En effet, si les chaméphytes voire les nanophanérophytes méso, ou macrophylles y sont nombreux, les types mégaphylles auxquels appartiennent la quasi totalité des Proteaceae y font défaut.

Remarquons que dans les chaparrals californiens, la situation est identique à celle des matorrals méditerranéens.

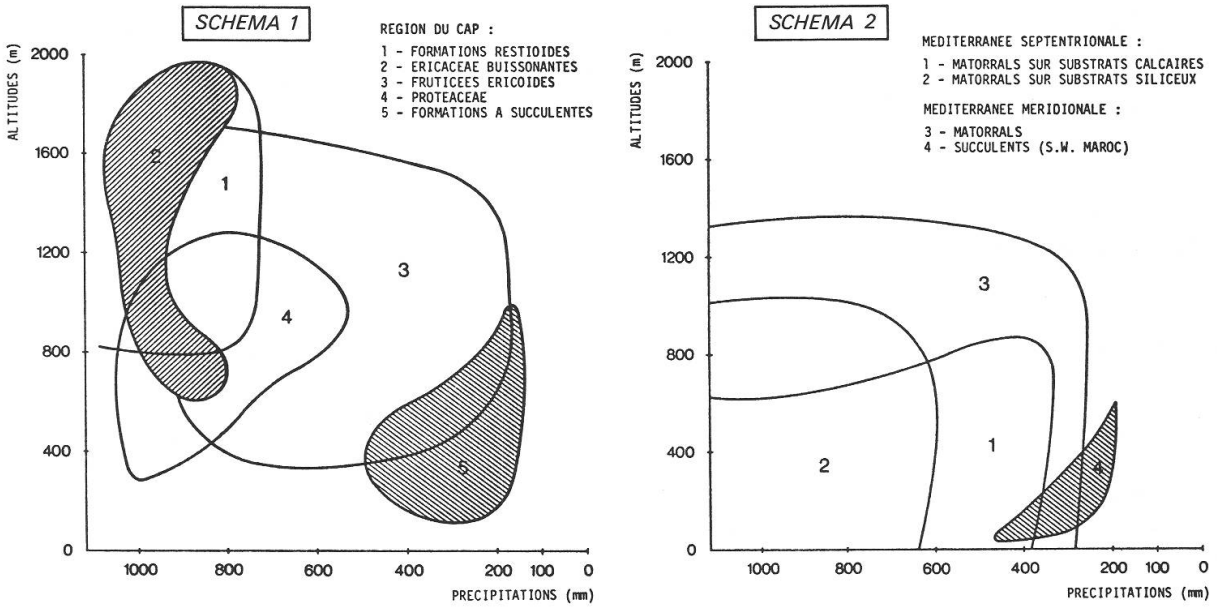
Un dernier point notable est la très faible représentation dans les fynbos matures, des thérophytes, qui en région méditerranéenne et en particulier sur les substrats siliceux représentent toujours un pourcentage non négligeable du cortège végétal au moins pour certains groupements (13% dans le *Cistetum ladaniferi,* 17% dans le *Cistetum crispi,* Loisel 1976). Inversement les géophytes, pratiquement absents des matorrals méditerranéens représentent une composante non négligeable des fynbos (de 15 à 20% d'après Kruger 1979).

Il convient encore de souligner la quasi-absence dans les fynbos de végétaux épineux, sans préjuger de la valeur morphologique de ce critère; ils n'y sont pratiquement représentés que par des types introduits (Carduacées en particulier) alors qu'en région circum-méditerranéenne les chaméphytes épineux font rarement défaut dans les diverses structures de matorrals et appartiennent à de très nombreuses familles (Caryo-

phyllaceae, Fabaceae, Rosaceae, Apiaceae, Polygalaceae, Asteraceae, Plumbaginaceae, etc. ...). Les chaméphytes épineux souvent en coussinet, arrivent même fréquemment à dominer dans le paysage et constituent alors (Quézel 1981) des types particuliers tels que les «phrygana» à *Sarcopoterium* de Méditerranée orientale ou encore les «garrigues à xérophytes épineux de haute montagne», dont l'équivalent n'existe pas en Afrique du Sud, pas plus d'ailleurs qu'en Californie.

2 – Les problèmes de zonation altitudinale

Nous n'évoquerons pas ici le cas des matorrals méditerranéens à propos desquels une analyse globale incluant les problèmes liés à la répartition altitudinale a déjà été réalisée (Quézel 1981). Toutefois, à titre indicatif nous avons fait figurer sur le Schéma n° 2 qui pourra être comparé avec le Schéma n° 1, les exigences altitudinales et hydriques des principales structures de ce type de végétation en région nord méditerranéenne et en Afrique du Nord.



Les fynbos sud-africains quant à eux s'étendent pratiquement depuis le bord de la mer (en fait plutôt à partir de 300–400 m) jusque sur les plus hauts sommets des chaînes côtières (2152 m au Tierberg). Cette extension altitudinale considérable ne s'accompagne pas de modifications particulièrement évidentes des structures de végétation, bien que les compositions floristiques varient considérablement ainsi qu'il apparaît clairement sur le schéma comparatif établi par Taylor (1979) qui montre par ailleurs clairement l'extrême richesse floristique de ces structures de végétation (2622 espèces pour les 471 km^2 de la péninsule du Cap ou 1035 espèces pour les 77 km^2 de la réserve du Cape of Good Hope).

L'absence de végétation forestière, ne simplifie pas les choses, puisque c'est en général ce critère qui est déterminant en région circum-méditerranéenne (Provence: Barbero, du Merle, Guende et Quézel 1978; Grèce: Barbero et Quézel 1976; Turquie: Akman, Barbero et Quézel 1978; Maroc: Achhal et al. 1980, par exemple) pour définir aisément la zonation et les séries de végétation. Peut être dans la région du Cap, une étude détaillée de la végétation arborescente riveraine permettrait de trouver, au moins

localement, une réponse à cette irritante question; de même plus à l'Est, les vestiges de forêts sempervirentes qui s'observent encore éparsément, puis de façon plus générale, mais dans une région qui n'est plus climatiquement méditerranéenne, pourraient servir de fil conducteur. Toutefois, l'extension altitudinale de ce type de forêt n'est pas grande, de 500 à 1200 m (Bond 1981) et sa dynamique reste à établir. Un autre point de repère peut être constitué par les «strandveld» ou broussailles cotières (Acocks 1953, Boucher et Moll 1981) mais aussi les «costal renosterveld» des mêmes auteurs qui constituent localement de véritables formations préforestières à nanophanérophytes voire à phanérophytes, dont la physionomie est proche de certaines formations thermo-méditerranéennes nord africaines. La présence à leur niveau de représentants des genres *Olea, Rhus, Osyris, Maytenus, Asparagus,* accuse encore ces analogies, puisque ces genres sont également présents en région circum-méditerranéenne, et *Sideroxylon* et *Euclea* aux Canaries. Ces formations restent situées en position juxta-littorales en Afrique du Sud et ne dépassent guère 300 m. Leur dégradation donne naissance à des «costal fynbos» (Acocks 1957, Boucher & Moll 1981). L'ensemble de ces structures peut se rapporter à un étage de type thermoméditerranéen.

A partir de 300–400 m apparaissent les «mountain fynbos» qui s'élèvent jusque vers 800–1200 m selon les localités et qui représentent les structures les plus diversifiées. Ici s'observent les types physionomiques signalés plus haut (Kruger 1979) mais aussi les formations qui présentent la plus grande richesse floristique (Robinson & Gibbs, Russel 1982). Si une comparaison doit être tentée avec les matorrals méditerranéens, ils paraissent correspondre à ceux de l'étage méso-méditerranéen. C'est également, à cet étage que peut apparaître l'«evergreen foret» des auteurs sud-africains.

Cette forêt sempervirente riveraine montre, à côté d'éléments typiquement locaux *(Cunonia capensis, Widdringtonia nodiflora, Hartogia schinnoides)* ou de souche africaine *(Podocarpus elongatus)* un certain nombre de genres présents dans certaines forêts méso-méditerranéennes (avec des espèces vicariantes) et plus encore dans la laurisylve canarienne (Ceballos & Ortuno 1951). Citons en particulier: *Ocotea bullata, Ilex mitis, Olea africana, Maytenus acuminata, Myrsine africana, Asparagus scandens.*

Au-dessus de 800–1200 m les auteurs sud-africains individualisent les fynbos de haute montagne généralement dominés par des chaméphytes éricoïdes de petite taille, ne présentant plus que d'hypothétiques relations avec une forêt d'altitude totalement absente. Il est cependant sans doute possible de les rattacher à un étage méditerranéen supérieur (au sens des auteurs européens).

Enfin, il convient de signaler l'existence, dans les zones semi-arides, avec des précipitations inférieures à 400 mm et en particulier sur les marges du Petit Karoo, d'«arid fynbos» (Taylor 1978) essentiellement caractérisés par le développement des espèces crassulescentes et pouvant évoluer au moins localement vers des formations sub-arborescentes très particulières à *Portulacaria afra.* Ces formations, toutes proportions gardées, évoquent nettement les structures de végétation semi-arides ou arides dominées par les types crassulescents qui se rencontrent à l'étage infra-méditerranéen marocain (Barbero, Benabid, Quézel & Rivas-Martinez 1982) dans la région d'Agadir-Ifni, mais aussi de l'étage infra-macaronésien des îles Canaries, où elles se développent dans des conditions écologiques comparables et offrent même un certain nombre de convergences floristiques *(Euphorbia, Asteraceae, Crassulaceae, Asclepiadaceae* crassulescentes). L'influence africaine est toutefois ici nettement perceptible comme le souligne la présence d'*Acacia karoo* mais aussi de divers *Aloes,* de *Carissa haematocarpa* et de *Grewia robusta.* Plus au nord, sur les marges du «Great Karoo» les bas fonds et les zones d'épandage à faible inclinaison sont déjà occupés par des paysages de steppes à chamé-

phytes très semblables physionomiquement aux steppes à chaméphytes des Hauts Plateaux du Maghreb.

III – Le role des facteurs historiques

Il n'est pas sans intérêt d'envisager au moins les problèmes relatifs à l'origine et à la mise en place des diverses structures de végétation évoquées ci-dessus et en particulier des matorrals et des fynbos. Bien que ces questions restent particulièrement complexes et encore relativement mal connues, de nombreux travaux récents publiés par les paléobotanistes et les géobotanistes permettent au moins de proposer diverses explications.

En région circum-méditerranéenne et en particulier en France, divers travaux (Médus et Pons 1980, Bazile-Robert, Suc et Vernet 1980 en particulier) soulignent la présence en France méridionale d'un nombre important de taxa actuellement méditerranéens, nombre qui va en croissant depuis la fin du Paléocène jusqu'au début du Miocène, où ils deviennent de plus en plus nombreux, à côté de genres aujourd'hui disparus et se rattachant soit à des lignées tropicales, soit à des groupes plutôt orientaux (éléments septentrionaux mésophiles in Quézel, Gamisans et Gruber 1980) et aujourd'hui marginaux par rapport à la région méditerranéenne (*Carya, Engelhardtia, Zelkova, Liquidambar,* etc.). Remarquons que les pollens de Restionaceae, de Centrolépidaceae et d'Ericaceae n'y font pas défaut (Cronquist 1968).

Au Pliocène, de nombreux travaux récents poursuivis essentiellement en Languedoc permettent de retrouver (Suc 1980, Roiron 1979, Bessedik 1981) la plus grande partie des espèces méditerranéennes actuelles déjà en place, au moins épisodiquement ou localement, à côté des vestiges des flores indiquées ci-dessus. Les représentants de la laurisylve aujourd'hui cantonnée aux îles macaronésiennes septentrionales y sont également représentés. Ce schéma semble s'adapter assez bien aux structures actuelles de végétation aux Canaries (Quézel 1982) bien que de nombreuses familles à graines barochores (Juglandaceae, Cupuliferae) n'y soient pas parvenues. Cette flore paraît répondre à l'existence au moins locale et épisodique, d'un climat de type méditerranéen ce qui est d'ailleurs en accord avec les idées récentes sur cette question de Raven (1978–1982) qui a toutefois tendance à localiser en Afrique du Nord l'existence des formations de type matorral.

Les profondes transformations climatiques survenues au Pleistocène ont affecté cet équilibre, mais malheureusement les données paléo-historiques sont encore réduites. L'étude des sites des Echêts et de Padul par l'équipe de Pons permettra sans doute dans un très proche avenir d'obtenir de précieuses indications. Quoiqu'il en soit, et comme le montre l'étude de la végétation wurmienne et post-wurmienne qui est mieux connue, il semble, qu'en dehors de l'élimination des taxa les moins résistants au froid, et l'invasion d'une végétation de type steppique d'origine orientale, la flore méditerranéenne a toutefois subsisté «in situ», dans des localités favorables (Girard 1973, Triat-Laval 1979) en France méridionale comme en Israël (Horowitz 1979) et a même joué un rôle important durant les pluviaux. La constitution définitive des structures actuelles s'est enfin généralisée discrètement depuis le tardiglaciaire et définitivement ensuite, jusqu'à ce que l'action de l'homme, depuis 4 à 5 millénaires en particulier en Méditerranée occidentale, perturbe définitivement l'équilibre qui s'était créé, en particulier en réduisant considérablement les surfaces boisées et favorisant le développement des matorrals.

Pour ce qui est de l'Afrique du Sud, nous ne saurions que rappeler et commenter ici les résultats synthétiques récemment publiés par Axelrod & Raven (1978), mais aussi par Goldblatt (1978) et Taylor (1980). Si l'origine de cette flore du Cap est de toute évidence très ancienne (environ 100 millions d'années) elle paraît comprendre à côté d'éléments autochtones, un fort contingent d'espèces de souche africaine tempérée qui ont pu se développer sur les chaines montagneuses africaines, en particulier au cours de phases plus froides que les phases actuelles, périodiquement apparues depuis au moins 2 millions et demi d'années (Zinderen-Bakker 1971, Bonnefille et al. 1982) et qui ont permis des échanges importants entre les flores nord et sud africaines comme le souligne l'existence de nombreux genres communs ou vicariants, dont certains se sont actuellement réfugiés sur les sommets les plus élevés de ces montagnes (Hedberg 1965). Axelrod & Raven (1978) estiment que le climat méditerranéen de la région du Cap s'est développé au début de la phase d'aridité glaciaire en Afrique du Sud. Ils estiment que la succession de changements de climat, glaciaire-interglaciaire, qui s'est poursuivie durant le dernier million d'années, a entrainé d'importantes migrations de la végétation qui se sont accompagnées de phénomènes de spéciation. Taylor (1980) a toutefois suggéré que ces migrations ont dû plutôt être le fait de taxa particuliers susceptibles de tolérer des changements climatiques aussi drastiques qu'une migration en bloc de l'ensemble de la végétation. Si ce phénomène a intéressé le présent interglaciaire, il y a environ 10.000 ans, il s'est très certainement produit également au cours des interglaciaires précédents et ce depuis au moins 700.000 ans.

Malgré certaines analogies, la mise en place des flores méditerranéennes en région circum-méditerranéenne et dans la région du Cap présenteraient donc d'importantes différences. Ainsi la présence «in situ» de nombreux taxa méditerranéens depuis au moins le Miocène au Nord, ne retrouverait pas son équivalent au Sud. Il faut cependant remarquer que les données palynologiques relatives à l'Afrique du Sud méditerranéenne sont encore quasi-inexistantes. Signalons cependant que (Scholtz comm. verb.) a observé dans des sédiments datant de 60 millions d'années des pollens de Proteacées, de Restionacées et d'Ericacées à Banke, dans le sud du Namaqualand, et dans une région où actuellement les fynbos sont toujours présents. A ces réserves près, ces particularités pourraient s'expliquer au moins en partie par la superficie beaucoup plus vaste du monde méditerranéen et la possibilité à ce niveau d'une plus grande hétérogénéïté climatique imposée par la topographie, l'existence de hautes chaines montagneuses et la présence d'une mer transversale qui a toujours constitué un obstacle à la dissémination des espèces. Enfin, la mise en place de vastes zones désertiques depuis la fin du Miocène, même si elles n'ont pas toujours été totalement hostiles à la vie végétale et ont permis au moins périodiquement, des échanges floristiques (Quézel 1978) a toutefois largement limité ce processus. Rognon (1980) et Maley (1980) ont d'ailleurs souligné récemment l'importance des phases hyperarides pleistocènes sur la majeure partie de ce désert.

Ces phénomènes n'expliquent pas cependant de façon satisfaisante les différences de richesse floristique existant entre la région circum-méditerranéenne et celle du Cap. En particulier les véritables explosions d'espèces apparues en Afrique du Sud chez de nombreux genres posent d'irritants problèmes. Citons par exemple les cas suivants essentiellement dans les fynbos (Axelrod & Raven 1978): *Erica* et genres voisins: 600, *Aspalathus*: 250, *Agathosma*: 135, *Pelargonium*: 150, *Muraltia:* 106, *Phylica:* 140, *Restio:* 94, *Protea:* 84.

Si en région circum-méditerranéenne des valeurs partiellement comparables peuvent s'observer, il convient de souligner que les superficies sont environ 23 fois plus vastes.

Citons d'après «Flora Europea» les valeurs spécifiques de quelques genres particulièrement répandus: *Hieracium:* 260, *Silene:* 166, *Campanula:* 144, *Ranunculus:* 131, *Astragalus:* 122, *Dianthus:* 120, *Trifolium:* 94, *Verbascum:* 87.

Mais en fait, beaucoup de ces valeurs ne sont pas significatives, car elles comprennent de nombreux taxa non méditerranéens.

Dans ces conditions, l'on comprend mal pourquoi ce phénomène d'explosion n'aurait pû se produire en zone circum-méditerranéenne où, comme nous l'avons dit plus haut, les conditions écologiques générales sont nettement plus variées qu'en Afrique du Sud.

On ne peut pas invoquer non plus le phénomène de colonisation de territoires vides, comme cela peut être fait pour les îles océaniques: Cadet (1977) pour la Réunion en particulier, où les phénomènes d'accélération de la spéciation sont aujourd'hui bien connus, mais où jamais à notre connaissance des valeurs aussi élevées sont atteintes. Toutefois, les zones susceptibles d'être colonisées par les fynbos peuvent être considérées comme de véritables îles qui ont pu subsister en diverses localités, pour des raisons géologiques et climatiques, et dont la mise en place actuelle correspond à des modifications climatiques récentes.

Il convient de plus de ne pas oublier que la région du Cap représente une zone géologiquement stable depuis le Trias alors qu'en Méditerranée, cette stabilité ne remonte pas plus loin que le Miocène (Biju-Duval 1976). Cette ancienneté a été de toute évidence favorable à l'apparition d'intenses phénomènes de spéciation, encore favorisés par les changements climatiques Pleistocènes.

Il est bien difficile dans ces conditions de tirer des conclusions satisfaisantes, d'autant que la majeure partie des genres cités ci-dessus pour l'Afrique du Sud, et beaucoup d'autres aussi, appartiennent à des lignées archaïques ou anciennes théoriquement peu plastiques, et dont la génétique n'a malheureusement, à notre connaissance, pas encore été étudiée. Cependant on ne peut être que frappé dans la végétation des fynbos, par leur pauvreté relative à l'échelon familial et au contraire leur extrême richesse en genres et en espèces souvent voisines ou encore étroitement localisées.

En définitive, il semble bien que les critères historiques, d'ailleurs largement pris en compte par les auteurs cités plus haut, ont joué un rôle déterminant. La région du Cap représenterait donc un véritable conservatoire d'espèce de souches variées; les unes représentant les vestiges d'une flore méridionale présente également en Australie voire en Amérique du Sud, les autres et c'est la majorité, des taxa originaires des zones tempérées africaines, en particulier des zones montagnardes, et qui ont trouvé là des territoires adaptés à leur maintien, après que les phénomènes climatiques survenus depuis le Miocène les aient dans leur immense majorité éliminé de la dorsale africaine. Cette hypothèse est étayée par le fait que beaucoup de sclérophylles du Cap (Goldblatt 1978) tolèrent parfaitement un climat à pluies d'été, mais aussi par les analogies relatives qu'offre la zonation altitudinale de la végétation du Cap et sur les montagnes africaines.

IV – Conclusions

L'ensemble de ces caractères peut être invoqué pour expliquer au moins en partie les différences physionomiques considérables évoquées plus haut existant entre les matorrals et les fynbos. Ces derniers, en particulier dans les zones humides et sub-humides

constituent un paysage végétal qui est finalement plus proche des landes atlantiques dominées d'ailleurs généralement par les Ericaceae, que des matorrals méditerranéens. Cette particularité a en effet été ressentie par divers auteurs sud-africains et Kruger (1979) dans un récent article de synthèse sur ces formations parle d'ailleurs de «South African Heathlands» alors que Boucher & Moll (1981) dans leur analyse des «South African Mediterranean Shrublands» en excluent les structures de fynbos. L'abondance des Restionaceae, accentue encore cette impression puisque les hémicryptophytes sont également largement présents dans les landes atlantiques et quasi absents des matorrals.

Il convient toutefois de souligner que cette convergence est essentiellement physionomique puisque, du point de vue de la richesse et de la variété floristique les fynbos s'éloignent considérablement de ces formations généralement dominées par un petit nombre d'espèces et singulièrement uniformes. Il paraît dans ces conditions, difficile d'assimiler les fynbos à des structures de landes, dont la définition est précisément liée à ces derniers critères, même si les caractères édaphiques sont dans la plupart des cas conformes à cette conception. D'autre part, en région circum-méditerranéenne, la majorité des phytogéographes (Quézel 1981) sont d'accord pour exclure les landes des structures physionomiques méditerranéennes. C'est ainsi que les formations méditerranéennes à Ericaceae dominantes (Loisel 1976) restent très différentes autant par leur physionomie générale que par leur dynamique, des landes atlantiques.

Une exception mérite cependant d'être signalée; c'est l'existence en zone méditerranéo-atlantique, du Maroc septentrional au Portugal, de formation à Ericaceae qui s'inscrivent encore dans la classe essentiellement européo-atlantique des Calluno-Ulicetea (Rivas-Martinez 1979); elles n'y occupent toutefois qu'une place très marginale et se situent alors en zone bioclimatique humide voire per-humide et représentent plutôt des irradiations en région méditerranéenne d'un type de végétation caractéristique d'un climat ne présentant pas de période de sécheresse estivale. Il n'en reste pas moins que c'est sans doute avec ces structures de végétation que les fynbos présentent le maximum d'analogies physionomiques, bien que le pourcentage d'espèces éricoïdes n'y soit pas supérieur aux valeurs signalées plus haut à propos des matorrals méditerranéens.

Dans ces conditions la meilleure solution est sans doute de conserver pour définir les fruticées sud-africaines, le terme de fynbos, qui est d'ailleurs maintenant classique et souligne les particularités remarquables de ce type de formation.

Si l'on cherche à compléter ces analogies, il convient d'ajouter comme nous l'avons indiqué plus haut, que les Renosterveld sont de leur côté physionomiquement très proches des «steppes à chaméphytes» de la région méditerranéenne et que les «Strandveld» enfin sont assimilables aux préforêts, voire localement aux forêts sclérophylles méditerranéennes de l'étage thermoméditerranéen.

Résumé

Les convergences physionomiques existant entre les matorrals méditerranéens et les fynbos sud-africains sont bien connues comme l'ont montré de récents ouvrages synthétiques (di Castri & Mooney 1973, di Castri, Goodall & Specht 1981 Quézel 1982). Il nous a paru néanmoins utile de tenter ici une analyse comparative des caractères floristiques des structures biologiques ainsi que des facteurs historiques responsables des mises en place. Cette approche est complémentaire de celle que nous venons de réaliser (Quézel & Taylor 1983) à propos des relations existant entre les facteurs climatiques et

la dynamique de la végétation à propos de ces mêmes formations, approche qui a pris également en compte les chaparrals californiens que nous n'évoquerons pas ici puisque de récents travaux ont fait le point sur cette question (Specht 1969, Raven 1971, Axelrod & Raven 1978, Shmida 1981).

Bibliographie

Achhal A., Akabli O., Barbero M., Benabid A., M'Hirit A., Peyre C., Quézel P. & Rivas-Martinez S. (1980). A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. Ecologia Mediterranea 5: 211–249.

Akman Y., Barbero M., Quézel P. (1978). Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne. Phytocoenologia 5,1: 1–79; 5,2: 189–276; 5,3: 277–346.

Acocks J.P. (1953). Veld types of South Africa. Mem. Bot. Surv. S. Afr. 28: 192 p.

Axelrod D. & Raven P. (1978). Late Cretaceous and Tertiary vegetation history of Africa in Biogeography and Ecology of Southern Africa. Junk ed., The Hague: 76–129.

Barbero M., Benabid A., Quézel P. & Rivas-Martinez S. (1982). Contribution à l'étude des Acacio-Arganietalia du Maroc occidental. Doc. Phytosociologiques, VI: 311–338, Camerino.

Barbero M., du Merle P., Guende G. & Quézel P. (1978). La végétation du Mont Ventoux. La Terre et la Vie, suppl I: 21–38.

Barbero M. & Quézel P. (1976). Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. Ecologia Mediterranea 2: 3–86, Marseille.

Bazile-Robert E., Suc J.P. & Vernet J.L. (1980). Les flores méditerranéennes et l'histoire climatique depuis le Pliocène. Coll. Fond. Emberger, Montpellier 9–10 Avril, I (3) 15 p.

Bessedik M. (1981). Recherches palynologiques sur quelques sites du Burdigalien du Midi de la France. Thèse de 3ème cycle, Univ. Sc. et Tech. du Languedoc, Montpellier, 43 p.

Biju-Duval B. & Montadert L. (1977). Structural history of the Mediterranean Basin. Proc. Int. Sympos. Split. Tecnip edit., Paris 448 p.

Bond W. (1981). Vegetations gradient in Southern Cape Mountains. MSC Thesis Univ. of Cape-Town.

Bonnefille R., Vincens A. & Lezine A.M. (1982). Contribution palynologique au problème de l'origine et de l'évolution des flores en Afrique orientale. Congr. A.E.T.F.A.T. Pretoria (sous presse).

Boucher C. & Moll. E. (1981). South-African mediterranean shrublands in: Di Castri et al. (ed.). Mediterranean type shrublands, Elsevier Ed., Amsterdam: 233–248.

Cadet Th. (1977). Etude phytogéographique de l'île de la Réunion. Thèse Fac. Aix-Marseille III, 376 p + ann.

Cronquist A. (1968). The evolution and classification of flowering plants. W.C. Steere ed. New-York.

Ceballos L. & Ortuno F. (1951). Estudios sobre la vegetacion y la flora de las Canarias occidentales. Madrid, Min. de Agricultura: 465 p.

Di Castri F., Goodall D. & Specht R. (1981). Mediterranean-type shrublands Ecosystems of the world II. Elsevier Sc. Publ. Co. Amsterdam, Oxford, New-York, 634 p.

Girard M. (1973). La brèche à Machaidorus de Montaurin, Pyrénées centrales. Bull. Ass. Fr. Quaternaire, 3: 193–209.

Goldblatt P. (1978). An analysis of the flora of Southern Africa. Ann. Missouri Bot. Garden., 65: 369–436.

Hedberg O. (1965). Afroalpine flora elements. Webbia 19: 519–529.

Horowitz A. (1979). The quaternary of Israel. Acad. Presse London, 394 p.

Kruger F. (1979). South African Heathlands in R. Specht: Heathlands and related shrublands, Elsevier ed. Amsterdam: 19–80.

Maley J. (1980). Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique, leurs conséquences sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In: The Sahara and the Nile. Faure & Willimas Ed., 607 p: 63–86.

Médus J. & Pons A. (1980). Les prédécesseurs des végétaux méditerranéens actuels jusqu'au début du Miocène. Coll. L. Emberger, Naturalia Monspeliensia: 11–20, Montpellier.
Loisel R. (1976). La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est de la France. Thèse de Doctorat Univ. Aix-Marseille III, 384 p.
Quézel P. (1974). Les forêts du pourtour méditerranéen. Notes tech., M.A.B. 2, U.N.E.S.C.O., Paris p: 9–34.
Quézel P. (1978). Analysis of the flora of Mediterranean and Sahara Africa. Ann. Missouri Bot. Garden, St-Louis, 65: 479–534.
Quézel P., Gamisans J. & Gruber M. (1980). Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. Coll. Fond. Emberger, Montpellier 9–10 Avril 80, I (4), 17 p.
Quézel P. (1982). Flore et végétation actuelles de l'Afrique du Nord, leur signification en fonction de l'origine de l'évolution et des structures passées. Congr. A.E.T.F.A.T., Prétoria (sous presse).
Quézel P. ed. (1982). Définition et localisation des écosystèmes méditerranéens terrestres. Coll. NATO, St-Maximin, Ecologia Medit. VIII, I–2: 495 p.
Quézel P. & Taylor H.C. (1983). Problèmes posés par les relations climat-dynamique de la végétation dans les régions méditerranéennes de l'ancien monde et de Californie. Coll. Fond. Emberger, Montpellier (sous presse).
Raven P. (1971). Relationships between Mediterranean Floras. In: P. Davis & all. Plant-Life of South East Asia. Bot. Soc. Edingburgh: 119–134.
Rivas-Martinez S. (1979). Brezales y Jarales de Europa occidental. Lazaroa I: 5–127, Madrid.
Robinson E.R. & Gibbs Russel G.E. (1982). Speciation environments and centers of species diversity in Southern Africa. Cong. A.E.T.F.A.T Prétoria (sous presse).
Roiron P. (1979). Recherches sur les flores Plio-Quaternaires méditerranéennes: la macroflore de Pichegru près de St-Gilles (Gard). Thèse 3ème cycle. Univ. Sc. Tech. Languedoc, Montpellier 221 p.
Shmida A. (1981). Mediterranean vegetation in California and Israel: similitaries and differences. Isr. J. Bot. 30: 105–123.
Specht R.L. (1969). A comparison of sclerophyllous vegetation characteristics of mediterranean type climate in France California and southern Australia. Austr. J. Bot. 17: 277–292.
Specht R.L. (1979). Heathlands and related shrublands. A descriptive study in: Di Castri & Mooney. Ecosystems of the world 9A, Elsevier Ed. Amsterdam, 125–210.
Suc J.P. (1980). Aperçu sur la végétation et le climat des régions méditerranéennes d'Europe occidentale au Pliocène et au Pléistocène inférieur d'après l'analyse pollinique. Symp. A.P.L.F. «Palynologie et climats». Mem. Mus. Nat. Phys. Nat. (in press).
Suc J.P. (1980). Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (sud de la France) et de la Catalogne (nord-est de l'Espagne). Thèse ès-Sc. Univ. Sc. Tech. Languedoc, Montpellier.
Taylor H. (1978). Capensis – In: Werger. Biogeography and Ecology of Southern Africa, Junk ed. the Hague: 172–229.
Taylor H.C. (1979). Observations on the flora and phytogeography of Rooiberg, a dry fynbos mountain in the Southern Cape Province, South-Africa. Phytocoenologia 6: 524–531.
Taylor H.C. (1980). Phytogeography of fynbos. Bothalia 13: 231–235.
Taylor H.C. & van der Meulen F. (1981). Structural and floristic classification of Cape Mountain Fynbos on Rooiberg southern Cape. Bothalia 13: 557–567.
Triat-Laval H. (1979). Histoire de la forêt provençale depuis 15.000 ans d'après l'analyse pollinique. Forêt méditerranéenne, I, 1: 19–24, Marseille.
Zinderen-Bakker van E.M. (1971). Enkele Paleo Oekologische problem van het kwarteit in Africa. Vakbl. Biol. 7: 176–197.