

UC Merced

Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography

Title

Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe

Permalink

<https://escholarship.org/uc/item/8129871j>

Journal

Biogeographia - The Journal of Integrative Biogeography, 4(1)

ISSN

1594-7629

Author

Favarger, C.

Publication Date

1974

DOI

10.21426/B64110083

Peer reviewed

C. FAVARGER

Institut de Botanique. Université de Neuchâtel (Suisse)

Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe

INTRODUCTION

Depuis un siècle, c'est-à-dire pratiquement depuis la publication de l'origine des espèces de Darwin, les phytogéographes se sont toujours intéressés à l'endémisme, mais ce « vieux » problème connaît un regain d'intérêt et d'actualité depuis une douzaine d'années et cela pour deux raisons:

1) L'application des méthodes de la cytotaxonomie et de la cytogénétique à l'étude des flores endémiques. A cet égard, la publication en 1962 des recherches de Melle J. CONTANDRIOPOULOS sur la flore endémique de la Corse représente un événement important.

2) La destruction accélérée des sites naturels par l'« Homo technocraticus ».

Arrêtons-nous un instant à cet aspect inquiétant de notre civilisation. Si une rare espèce arctico-alpine, tel le *Trichophorum pumilum*, disparaissait des Alpes, ce serait un événement fâcheux pour les botanistes italiens, suisses, autrichiens ou français. Mais ils pourraient se consoler en pensant que l'espèce est encore assez bien représentée en Scandinavie. En revanche, si c'est une espèce endémique alpine qui est détruite, cela représente une perte irréparable, équivalant à un authentique génocide. Prenons un exemple: l'*Arenaria buteri* Kerner est probablement une des endémiques les plus localisées des Alpes, puisqu'elle vit presque exclusivement dans la petite vallée de Cimolais aux Alpes vénitiennes. Cette espèce est très remarquable, ne ressemblant à aucun *Arenaria* des Alpes,

ou de la péninsule italienne ⁽¹⁾. Son nombre chromosomique $2n = 88$ (FAVARGER, 1972 d) permet de la classer parmi les paléopolyploïdes, cependant que le nombre de base $x = 11$ suggère quelque affinité avec des taxons balkaniques (*A. orbicularis* Vis.?). Il suffirait qu'on tente de créer un barrage dans le Val Cimoliana pour entraîner la disparition de cette espèce et cela avant qu'il soit possible de préciser ses affinités et de dégager la signification biogéographique de ce taxon très intéressant. Peut-être le souvenir de la terrible catastrophe du barrage de Longarone empêchera les promoteurs de grands travaux de construire de nouveaux ouvrages dans cette vallée. *On voit par là que la connaissance exacte des espèces endémiques revêt un aspect pratique et même une certaine urgence.* En effet, plusieurs espèces endémiques de grand intérêt ont déjà disparu de la Terre, et cela avant qu'on pût les étudier, par ex.: *Streblorrhiza speciosa* Endl. et *Agropyrum kingianum* (Endl.) Laing de l'île Philipp (Ouest du Pacifique) cf. MELVILLE, 1969).

C'est pourquoi WALTERS a proposé au Symposium de Flora europaea de Genève (1970) de veiller à la protection des endémiques de la flore d'Europe, en les conservant au besoin dans les jardins botaniques.

Au Symposium de Bruxelles la même année, nous avons proposé d'étendre cette protection aux micromorphes endémiques, car ceux-ci revêtent souvent un intérêt considérable pour *l'histoire de la flore et la science de l'évolution.*

C'est particulièrement le cas des *patroendémiques*, ancêtres diploïdes d'espèces en général largement répandues. Citons par exemple, en nous limitant à la flore italienne, le *Leopoldia gussonei* Parl. très rare endémique sicilienne récemment étudiée par notre ami P. GARBARI (1972), en collaboration avec A. DI MARTINO, le *Santolina pinnata* Viv. des Alpes apuanes (GARBARI, 1970), ou bien les formes diploïdes du *Cerastium tomentosum* qui croissent aux hautes altitudes dans les Abruzzes, alors que les polyploïdes correspondants ont été répandus par la culture dans tous les jardins d'Europe (FAVARGER, 1972 c), ou encore le *C. thomasii*, taxon

(1) On l'a considérée comme apparentée à l'*A. Bertolonii* = *A. saxifraga* mais nous ne pensons pas que cette opinion soit juste.

diploïde du groupe du *C. arvense*, endémique aux Abruzzes et croissant jusqu'au sommet du Corne Grande, le point culminant des Apennins (cf. FAVARGER, 1972 b). Ou encore le *Sempervivum calcareum*, joubarbe vraisemblablement endémique du S.-E. de la France dont la présence a été constatée aussi en Ligurie dans la province d'Imperia (FAVARGER et SCHERBATOFF, à l'impression). La disparition de ces petites espèces ou races endémiques empêcherait à jamais de résoudre le problème de l'origine d'espèces beaucoup plus communes, tels le *C. arvense* ou le *S. tectorum*. On voit par là que les cytotaxonomistes, souvent considérés par les botanistes systématiciens comme d'encombrants « coupeurs de cheveux en quatre », ont un rôle important à jouer dans la sauvegarde des entités intéressantes de la flore d'une région.

Beaucoup de travaux récents sur l'endémisme sont basés sur la caryologie. A notre avis ce sont les plus intéressants. Cependant, toute recherche sur l'écologie des taxons endémiques, sur leur distribution précise, sur leur biologie et sur leur histoire, et même de simples statistiques d'endémiques apportent une précieuse contribution à la solution du problème général des causes de l'endémisme.

Concernant les statistiques, il faut insister sur la nécessité qu'il y aurait à les établir selon des *normes identiques* (à moins qu'elles ne soient faites par le même auteur, ce qui est peu aisé, lorsqu'il s'agit de flores très différentes), sinon elles sont difficiles à comparer.

Le tour d'horizon que nous nous proposons de faire n'a pas la prétention d'être un exposé exhaustif des progrès récents sur l'endémisme végétal en Europe et nous nous excusons d'avance auprès des auteurs dont nous n'aurions pas cité les travaux. Notre but est simplement de mettre en évidence les résultats les plus importants et de dégager les principales lignes de recherche.

Comme chacun le sait, les régions d'Europe où l'endémisme est le plus intense sont d'une part les *pays méditerranéens*, d'autre part les *hautes montagnes*. Selon RIKLI (1943-48), la flore méditerranéenne comprend 38% de taxons endémiques. Nous nous méfions un peu des pourcentages calculés sur de très grands territoires, dont la flore non endémique est « grosso modo » la même; ils nous paraissent quelque peu artificiels (cf. FAVARGER, 1972 c). Il serait plus intéressant d'établir le pourcentage d'endémiques en Espagne,

en Italie, en Grèce ou même dans des régions plus petites mais bien circonscrites et autant que possible d'égale superficie.

Quoiqu'il en soit, la comparaison que nous avons tentée entre les montagnes méditerranéennes et celles d'Europe centrale (FAVARGER, 1972 c) est tout à fait à l'avantage des chaînes méridionales (sauf l'Apennin central qui n'est pas plus riche que les Alpes). PAWLOWSKI (1970) s'est demandé si ce privilège des pays méditerranéens pouvait être attribué à un climat plus favorable à la vie végétale, mais répond par la négative, en faisant remarquer qu'aux Alpes, la proportion d'endémiques ne diminue pas avec l'altitude. Ce savant pense que *l'âge d'une flore est le facteur principal de sa richesse en endémiques*. La pauvreté en endémiques des grandes plaines d'Europe serait due au fait que les glaciations ont provoqué la destruction complète de la flore préexistante.

Mais on pourrait penser aussi que l'endémisme en Méditerranée ainsi qu'aux hautes montagnes est conditionné par la grande amplitude de variation des conditions climatiques et édaphiques, par la raideur des gradients écologiques et par les nombreuses possibilités d'isolement qu'entraîne un relief tourmenté. Qu'on se souvienne par ex. qu'au Maroc, on rencontre toute la gamme des climats méditerranéens (EMBERGER, 1949).

Si tout le monde est d'accord pour attribuer l'endémisme passif (paléo- et patroendémisme) à des facteurs historiques qui ont entraîné le rétrécissement d'une aire et la destruction de nombreuses populations, les opinions divergent sur les causes de l'endémisme actif et en particulier du schizoendémisme. Certains biogéographes (par ex. VALENTINE, 1972) voient surtout une influence du milieu et de la sélection, la différenciation des taxons endémiques portant la marque de la « radiation adaptative ». A propos de ce terme traduit de l'anglais (« adaptive radiation ») et très à la mode aujourd'hui, nous ferons remarquer qu'il correspond en grande partie à ce qu'AUBRÉVILLE (1949) avait appelé: séries écophylétiques. D'autres auteurs, par ex. SCHARFETTER (1929), sans nier l'importance de ces phénomènes, attribuent le rôle principal à des facteurs historiques, transgressions marines, changements de climat, soulèvement différentiel des divers massifs montagneux, glaciations, qui ont été dans le passé des causes d'isolement.

Nous tenons à relever ici que l'opposition entre facteurs écologiques et historiques est en partie « académique ». En effet, pour qu'une espèce se différencie, *il faut au moins quelques dizaines de milliers d'années*. Les espèces arctiques amenées aux Alpes lors des périodes glaciaires n'ont pratiquement pas varié depuis le Würmien; il en est de même des espèces alpiennes entraînées par les glaciers aux Alpes apouanes (par ex.: *Geranium argenteum*, FERRARINI, 1966-67). Dans le cas d'allopolypléides ou d'autopolypléides (spéciation brusque), le phénomène pourrait être plus rapide, toutefois les apoendémiques de la flore des Alpes ne méritent guère plus qu'un statut subsppécifique (Ex.: *Sempervivum montanum* ssp. *stiriacum*, *Senecio incanus* ssp. *carniolicus*, etc.) ou lorsqu'il s'agit de « bonnes espèces » (*Potentilla clusiana*, *Callianthemum anemoides* et *kerneranum*, etc.) leur naissance remonte très probablement aux premières glaciations (soit il y a environ 600 à 900.000 ans). Comme la naissance d'une espèce exige en général beaucoup de temps ⁽²⁾, il s'ensuit que l'endémisme est toujours un phénomène lié au temps, donc *historique*.

Le débat semble pouvoir se ramener à ceci: les aires actuelles des taxons endémiques et la richesse d'un territoire en endémiques sont-elles déterminées avant tout par des facteurs écologiques, qui ne sont pas nécessairement actuels mais sont censés avoir agi dans le passé avec une assez grande continuité pour qu'on en retrouve la trace aujourd'hui, ou bien par des facteurs historiques au premier plan desquels il faut citer les changements dans la distribution des terres et des mers et les variations de climat?

Dans ce problème si difficile des causes de l'endémisme, il y aurait grand intérêt à pouvoir séparer l'endémisme passif de l'endémisme actif, ce qui demande de patientes études cytotaxonomiques. Peu de travaux sur l'endémisme en Europe ont été entrepris au moyen de cette méthode depuis le mémoire de CONTANDRIOPOULOS (op. cit.), c'est pourquoi nous voudrions féliciter nos collè-

(2) Dans certains cas cependant, le schizoendémisme pourrait être plus rapide, comme dans l'exemple du *Mimulus guttatus*: Lindsay et Vickery (in STRID, 1970, p. 136) ou bien chez *Clarkia* en Californie (H. LEWIS, 1962). La cause invoquée par LEWIS est ce qu'il nomme la « sélection catastrophique » qui implique une brusque variation de climat.

gues italiens, en particulier M. F. GARBARI, de s'être résolument engagé dans cette voie.

Bien entendu, la cytotaxonomie n'est pas une panacée et ne résoud pas tous les problèmes; dans les cas assez nombreux où les espèces d'un genre ont le même nombre de chromosomes, il faudra des études plus fines encore pour voir si l'on a ou non à faire à du schizoendémisme.

Pour éclairer un peu la discussion, nous envisagerons brièvement trois exemples d'endémisme, ce qui nous permettra de citer les principaux travaux voués à ce problème en Europe depuis une douzaine d'années:

- A) L'endémisme sur les sols chimiquement mal balancés ou dans les stations extrêmes.
- B) L'endémisme dans le domaine égéen.
- C) L'endémisme aux Alpes.

A) L'endémisme sur les sols chimiquement mal balancés ou dans les stations extrêmes.

S'il est un cas où la différenciation écotypique semble la seule cause de l'endémisme, c'est bien celui des végétaux croissant sur des sols que DUVIGNEAUD et alii (1971) appellent chimiquement mal balancés, c'est-à-dire sur la serpentine, la dolomie et le gypse, ou bien sur des sols métallifères. Bien que de très nombreux travaux aient été consacrés à la végétation particulière, riche en endémiques, qui croît sur ces sols, peu d'études de biosystématique et encore moins de cytotaxonomie, ont été publiés à ce sujet. Pourtant de telles études seraient d'un grand intérêt comme le remarquent très justement RIVAS-MARTINEZ et COSTA (1969). Comme STEBBINS (1972) a montré récemment qu'entre la microévolution et la mégaévolution, il n'y avait aucune différence, sinon une question de temps, il est intéressant de présenter ici les résultats de DUVIGNEAUD, LEFEBVRE et DENAEYER-DE SMET (1971), sur les populations calaminaires d'*Armeria* d'Europe occidentale et septentrionale. Selon ces auteurs, l'*Armeria halleri*, espèce d'ailleurs assez mal définie, se résoud en Belgique, en Allemagne et en Silésie, en petites populations métal-

lophiles ou serpentiniques différant les unes des autres par le spectre de leurs caractères morphologiques. La nature génotypique de la variation interpopulationnelle est démontrée par la culture expérimentale. Comme l'écrivent DUVIGNEAUD et ses collaborateurs (op. cit. p. 73): « La nature génotypique de ces figures polygonales (3) a été testée en comparant des polygones établis pour les mêmes populations transplantées à Bruxelles... On remarquera qu'après transplantation, la configuration générale des polygones n'a pas sensiblement varié ».

Cela semble montrer que le schizoendémisme à l'état inchoatif repose sur de légères différences dans le spectre initial de gènes de populations stationnelles. Avec le temps, et grâce au jeu de la dérive génique frappant les petites populations, ces micromorphes, protégés des échanges de gènes par leur *isolement* pourront évoluer en taxons autonomes. Certes, le *phénomène primaire*: conquête de stations particulières sur sols serpentiniques ou métallifères par des populations d'*Armeria* (dont l'appartenance exacte prête encore à discussion) paraît relever de la sélection et de la radiation adaptative; toutefois celle-ci n'explique pas les différences entre populations observées par DUVIGNEAUD et ses collaborateurs.

D'autre part, on peut se demander si l'ancêtre de l'*Armeria halleri* n'a pas été refoulé sur des stations inhospitalières, où la concurrence était faible, par la réimmigration postglaciaire des forêts, compte tenu du fait que les populations de cet *Armeria* étaient devenues — probablement par mutation — largement tolérantes au zinc et au magnésium.

Notons que dans le même territoire — ou peu s'en faut — compris au Pleistocène entre les glaciers nordiques et alpiens, l'espèce *Biscutella laevigata* (MANTON, 1934) manifeste un schizoendémisme très semblable (4) qui paraît dû exclusivement à l'isolement des populations diploïdes et à la dérive génique. Cette Crucifère n'étant pas métallicole, on ne peut invoquer la radiation

(3) Pour l'emploi des graphiques polygonaux dans la représentation de la variation, le lecteur peut consulter entre autres DAVIS et HEYWOOD (1963).

(4) C'est un schizoendémisme incomplet, la séparation spatiale des populations n'étant pas encore achevée.

adaptative pour expliquer son établissement dans les plaines de Belgique, d'Alsace et d'Allemagne.

Pour revenir au cas des *Armeria* métallicoles, LEFEBVRE, GORENFLOT et ROUX (1972), dans un travail récent, concluent d'une analyse numérique des populations que ces plantes auraient une origine polyphylétique « à partir de matériels alpins, maritimes et continentaux ».

Si ces auteurs ont raison, il n'y aurait pas eu de différenciation d'une sippe ancestrale unique et nous aurions tort de parler ici de schizoendémisme. Nous ne connaissons pas assez les *Armeria* pour nous permettre de trancher la question. Toutefois on peut se demander si les *Armeria alpina* et *maritima*, dont les aires (selon GAMS, 1927) étaient au Pleistocène beaucoup plus vastes qu'aujourd'hui, n'auraient pu, par hybridation, donner naissance à une sippe très polymorphe dont seraient dérivés les taxons métallicoles. Les phénomènes observés par LEFEBVRE ET ALII (op. cit.) s'expliqueraient alors par des rétrocroisements de la sippe hybridogène, dans une région avec *A. alpina* et dans une autre avec *A. maritima*. Cela nous ramènerait au schizoendémisme, car nous pensons que dans la différenciation géographique d'une sippe, on ne peut faire abstraction des échanges de gènes possibles avec des taxons préexistants et différents d'une partie à l'autre de l'aire. Quelque chose d'analogue existe dans la différenciation des langues où l'on ne peut négliger l'influence des « anciens substrats linguistiques » (cf. FAVARGER, 1966).

Il n'est pas sans intérêt d'évoquer ici le cas du *Viola calaminaria*. D'après HEIMANS (1960-61), ce taxon métallicole serait issu par polyploïdisation du *Viola alpestris* au Tardiglaciaire. L'auteur pense que la nouvelle « espèce » douée dès son origine d'une certaine résistance au zinc, a pu se maintenir dans les plaines de Hollande sur des stations inhospitalières où elle pouvait triompher de la concurrence. Ce cas n'est pas superposable à celui des *Armeria* puisque chez ces derniers il n'y a pas eu de polyploïdisation (mais *peut-être* hybridation). Retenons toutefois l'idée d'un taxon alpin devenu polypléide « per descensum » durant les glaciations (cf. l'exemple du *Cerastium arvense*, SÖLLNER, 1954) et le rôle éventuel de « refuge » joué par les sols métallifères.

Que la microévolution liée à ce type de stations ait pu aboutir en Europe à la naissance de « bonnes » espèces ⁽⁵⁾ est démontré par l'exemple du *Viola dubyana* des Alpes bergamasques qui, selon ERNST (1965) croît sur des sols calaminaires. On est tenté, à première vue, de rapporter l'origine de ce taxon à la radiation adaptative. Toutefois, cela n'est pas certain. Il n'est pas exclu en effet que cette espèce diploïde, certainement préglaciaire, se soit réfugiée dans des stations où la concurrence est relativement faible, alors que le *V. calcarata* qui appartient au même groupe mais qui est tétraploïde est largement répandu dans les pelouses alpines.

Sur la serpentine (PICHI SERMOLLI, 1948; RITTER-STUDNICKA, 1963; PINTO DA SILVA, 1970), sur la dolomie (RITTER-STUDNICKA, 1968) ainsi que sur le gypse (RIVAS-MARTINEZ et COSTA, 1969), on rencontre souvent dans les mêmes groupements, des microendémiques d'origine assez récente (à moins que ce ne soit des patroendémiques!) et des taxons relictuels qui paraissent très anciens. Les endémiques anciennes doivent-elles leur origine au même type de différenciation écotypique que les plus récentes, c'est ce qu'il est impossible d'affirmer, du moins en l'absence de données cytotaxonomiques. Il pourrait bien se faire aussi — et nombre d'auteurs l'ont admis — que des taxons anciens, nullement préadaptés à vivre sur le gypse ou la serpentine, mais possédant une certaine tolérance vis-à-vis de ces milieux, s'y soient réfugiés au Quaternaire, parce que la concurrence y était moins forte, ou lors de changements climatiques (LAKUSIC, 1965).

Il serait intéressant d'étudier la variation au niveau des populations sur la serpentine ou le gypse, pour voir si elle n'est pas plus forte lorsque les stations sont très dispersées et les populations petites, ce qui donne lieu à la dérive génique, comme SNOGERUP (1967, 1971) l'a montré pour les chasmophytes.

Il y a en effet une certaine analogie entre les communautés végétales sur *falaises verticales* et celles des sols mal équilibrés. Beaucoup d'auteurs (par ex. CONTANDRIOPOULOS, 1962; PAWLOWSKI, 1970; QUÉZEL, 1950, etc.) ont insisté sur la richesse en endémiques des *groupements rupicoles*. Nombre de ces endémiques paraissent

(5) En effet, *Viola calaminaria* est considérée souvent comme une simple variété.

très anciennes. SNOGERUP (1967 a, p. 19) pense que les systèmes de falaises verticales offrant des expositions variées, qu'il a étudiés en Grèce et aux Cyclades ont fonctionné comme d'importants refuges durant le Quaternaire, par ex. pour les espèces de la phrygana. Mais ils ont aussi favorisé la différenciation d'endémiques chasmo-philés. Les intéressants travaux de cet auteur sur les *Erysimum* section *Cheiranthus*, montrent clairement que la spécialisation écologique de ces plantes a entraîné leur isolement (en effet, des biotopes aussi spécialisés sont en général dispersés) et que l'isolement, à son tour, a provoqué, surtout par dérive génique, la naissance de nombreuses petites populations différant entre elles par des caractères non adaptatifs, à la manière des *Armeria* calaminaires. Ces populations ne méritent pas pour l'instant de statut taxonomique mais il est vraisemblable qu'à la longue elles donneront naissance à des taxons schizoendémiques. D'autre part, si la naissance des huit taxons reconnus par SNOGERUP (1967 a) dans la section *Cheiranthus* du genre *Erysimum* est due incontestablement à un phénomène historique: la dislocation de l'ancienne masse continentale du domaine égéen (voir p. 12-13), la spécialisation écologique de ces plantes a contribué à maintenir *isolées* les espèces en voie de formation aux époques (Pleistocène) où des « ponts » entre les îles auraient éventuellement permis un échange de gènes (cf. SNOGERUP, 1967 b, p. 24).

Comme dans l'exemple précédent, c'est l'isolement ⁽⁶⁾ et la dérive génique qui semblent les facteurs déterminants d'un schizoendémisme inchoatif. Mais, alors que les *Armeria* d'Europe centrale représentent peut-être une série écophylétique (écotypes maritime, alpin, continental, métallicole, etc.), il n'en est pas de même chez les *Erysimum* sect. *Cheiranthus*, car on ne voit pas bien quelles sont les espèces plus mésophiles ou moins sténoïques qui ont donné naissance aux chasmophytes actuels. SNOGERUP (1967 b, p. 18) pense que les espèces ancestrales plus mésophiles ont peut-être disparu ou bien ont été transformées par l'évolution, ce qui est difficile à prouver.

(6) SNOGERUP (1967 c, p. 5) admet qu'une distance de 1 Km est suffisante pour prévenir un échange de gènes fréquent entre populations.

Nous nous demandons si les *Erysimum* sect. *Cheiranthus* qui sont des plantes suffrutescentes, ou bien le groupe du *Brassica cretica* ne descendraient pas de Crucifères ligneuses subtropicales et chasmophiles du début du Tertiaire. Bien des arbres (*Quercus* *Ilex*, *Pinus*, *Larix*) ont des racines pouvant s'introduire dans les crevasses de rochers. Il n'est pas exclu que des plantes comme les joubarbes (*Sempervivum* et *Diopogon*) qui sont pour la plupart des chasmophytes des montagnes du Sud et du Centre de l'Europe aient eu pour ancêtres les *Aeonium* canariens (nanophanérophytes). Dans ce cas, et peut-être aussi pour les *Erysimum* sect. *Cheiranthus*, il n'y aurait pas lieu de rechercher les taxons correspondants plus méso-philes ou moins sténoïques.

Chose intéressante, SNOGERUP (1967 b) a montré aussi que « l'adaptation » à la vie sur les falaises qui en général conduit par sélection à des biotypes de plus en plus spécialisés, n'était pas irréversible, puisqu'un chasmophyte *E. senoneri* a produit un écotype de la phrygana (ssp. *amorginum*). C'est un peu l'histoire de ces végétaux de l'étage alpin qui sont plus anciens que les taxons correspondants de plaine (*Lotus alpinus*, par ex.).

En résumé, il semble bien, d'après les travaux dont il a été question ci-dessus, que le schizoendémisme qui se manifeste sur les sols chimiquement mal balancés ou dans les stations extrêmes est conditionné avant tout par l'isolement spatial et la dérive génique. Si dans certains cas, on peut recourir à la radiation adaptative pour expliquer l'origine d'un groupe de populations spécialisées (cas des *Armeria* métallicoles), dans d'autres cas (*Erysimum* sect. *Cheiranthus*) les taxons correspondants moins sténoïques font actuellement défaut et il n'est pas certain qu'ils aient existé, sinon à une époque très reculée (7).

D'après la terminologie introduite par FAVARGER ET CONTANDRIOPOULOS (1961), la section *Cheiranthus* du genre *Erysimum* serait un groupe paléoendémique; des espèces telles que *E. candidum*, *E. senoneri*, *E. naxense*, etc. sont des schizoendémiques assez anciennes, dont la naissance est due à un isolement géographique

(7) Il en est certainement de même pour nombre d'autres chasmophytes, par ex. *Saxifraga florulenta*, *Phyteuma comosum*, et tout particulièrement le genre *Petrocoptis*.

(phénomène « historique ») remontant au Pliocène. Enfin les populations locales observées par SNOGERUP (1967) dans plusieurs de ces espèces représentent un schizoendémisme inchoatif d'origine récente à subrécente ⁽⁸⁾.

Si les phénomènes observés par SNOGERUP se retrouvaient dans d'autres groupes de chasmophytes, ils seraient de nature à expliquer la richesse en endémiques des associations rupicoles.

B) L'endémisme dans le domaine égéen.

Il faudrait beaucoup plus de temps que nous n'en disposons pour analyser les travaux récents de biosystématique effectués dans cette région par RUNEMARK (1969, 1970, 1971) et ses collaborateurs, principalement STRID (1970), SNOGERUP (oper. cit.), BENTZER (1969, 1972), etc. ainsi que les importantes études de GREUTER (1970 à 1972). Nous nous limiterons à l'essentiel.

Le domaine égéen était prédestiné à servir de champ à des études de biosystématique et de phytogéographie fondamentales. En effet, la flore et la distribution générale des espèces sont bien connues, grâce aux travaux fondamentaux de K. H. RECHINGER (1943, 1950, 1951). La paléogéographie a été débrouillée surtout par les travaux de KREUTZBURG (1963, 1966). *L'endémisme* y est assez élevé. GREUTER (1972 b) estime à 9% la proportion des espèces endémiques en Crète, pourcentage voisin de ceux observés en Corse (CONTANDRIOPOULOS, 1962) et en Sardaigne (SCHMID, 1933). Il serait sensiblement plus élevé si on tenait compte des sous-espèces.

Ce qui frappe d'emblée dans la distribution des endémiques égéennes (et souvent aussi dans celle des taxons non endémiques) c'est qu'elle est apparemment désordonnée. Mais sous ce désordre apparent, se cachent des relations profondes. Tout d'abord, rappelons avec RUNEMARK (1971) que « les disjonctions observées ne peuvent s'expliquer par le recours aux conditions climatiques ou édaphiques actuelles », et *cela nous semble très important*. En revanche, la distribution de plusieurs espèces endémiques cadre

(8) Une telle situation n'est pas exceptionnelle; des genres anciens peuvent avoir gardé assez de potentialités évolutives pour différencier des espèces relativement récentes par schizo- ou apoendémisme (cas des *Aeonium* canariens).

extrêmement bien avec les données paléogéographiques: toute la région formait un bloc émergé jusqu'à la fin du Miocène ⁽⁹⁾, lorsque la mer de Crète est venue séparer la région sud-égéenne des Cyclades. Celles-ci ont fait encore partie d'une masse continentale attachée à l'Asie jusqu'au milieu du Pliocène. Les îles appartenant à ce que GREUTER appelle *Kardägäis*, ont commencé alors à se disloquer. Pendant le Pleistocène, les modifications du niveau de la mer consécutives aux glaciations ont créé par endroits des ponts entre certaines îles, rompus ensuite, et durant les périodes glaciaires et interglaciaires, le contour des îles fut à plusieurs reprises agrandi ou diminué.

L'évolution de diverses espèces complexes, telles les *Nigella grex arvensis*, bien étudiés par STRID (1970), montre avec une grande clarté qu'une seule grande espèce plus ou moins polymorphe (syngameon) devait recouvrir au Miocène tout le territoire égéen, qu'elle s'est fragmentée en plusieurs espèces distinctes, par *isolement* à partir du Pliocène et que les limites actuelles de la plupart des espèces coïncident avec les barrières d'isolement datant du *Pliocène* et du *Pleistocène*. STRID insiste sur le fait que les *Nigella* croissent sur toutes les îles dans des conditions écologiques très semblables et que dans ce groupe on n'observe aucune radiation adaptative. Quant aux anomalies de la distribution (absence d'un taxon sur une ou plusieurs îles), elles s'expliquent fort bien par le principe de la dérive de la reproduction: « reproductive drift » (RUNEMARK, 1969), qui rend très aléatoire l'établissement d'un immigrant dans une communauté végétale bien établie.

Cela montre à l'évidence, que dans le domaine égéen, le schizoendémisme intrarégional est dû principalement à l'isolement causé par des phénomènes géologiques ou paléoclimatiques, donc à *des causes historiques*.

Les études de GREUTER (1971 a) sur la répartition des endémiques en Crète, révèlent très nettement aussi l'influence des facteurs historiques; un seul exemple: la flore endémique de Sitia (est de la Crète) a plus d'analogie avec celle de Karpathos qu'avec la région crétoise de Lasithi, située plus à l'ouest. Or, au Tortonien, la Crète

(9) Toutefois, au Tortonien une transgression marine a disloqué la Crète (cf. p. 13-14).

a été séparée en plusieurs morceaux (GREUTER, op. cit. p. 58). GREUTER insiste ensuite sur le fait que les endémiques de la Crète (sur lesquelles malheureusement on n'a que fort peu d'études cytologiques) semblent de très anciennes espèces relictuelles, ce qui signifie que l'endémisme actif n'a joué qu'un rôle restreint dans cette contrée. En effet, souvent les taxons croissant sur des montagnes

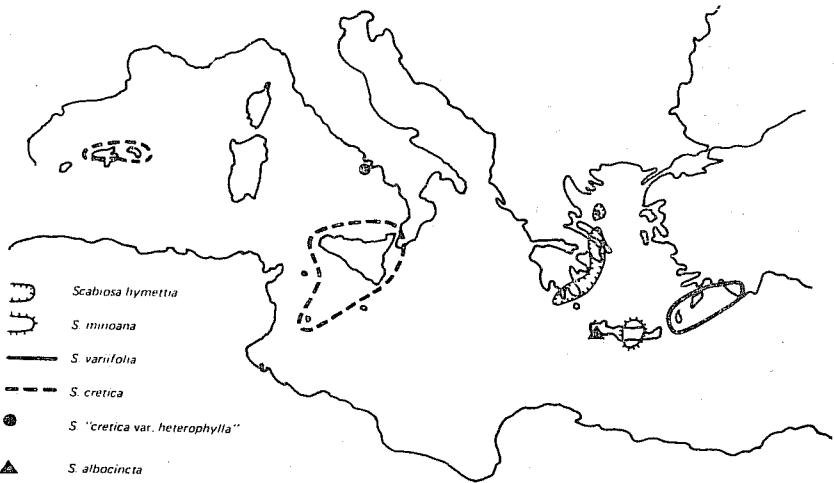


FIG. 1 - Distribution des espèces du groupe du *Scabiosa cretica* L., en Méditerranée, d'après Greuter, 1971.

éloignées n'ont pas divergé par leur morphologie ⁽¹⁰⁾. Parmi les preuves d'ancienneté de la flore crétoise autochtone, il y a lieu de rappeler la mise en évidence par EHRENDORFER (1958) d'un « centre de variabilité fossile » en Crète où se manifestent d'anciennes hybridations entre *Galium graecum* et *G. canum*. GREUTER (op. cit. p. 60) a montré d'autre part que l'aire de certains vicariants (par ex. groupe du *Scabiosa cretica*) ne coïncide pas avec les territoires d'isolement actuels, ce qui signifie que la différenciation géographique

(10) VALENTINE (1972) conclut d'exemples semblables que la sélection joue un rôle plus grand que l'isolement. Il ne faut pas oublier cependant que certains taxons ne semblent plus en mesure de varier, parce que peut-être le taux de mutations y est très faible, par ex. dans la flore orophile d'Europe centrale et méridionale: *Rhododendron ferrugineum*, *Silene rupestris*, *Sesleria disticha*, etc.

des sippes a précédé l'isolement. Ce manque de concordance entre la différenciation des sippes et la formation des aires qu'on relève aussi dans la flore des Alpes (MERXMÜLLER, 1952) et dont nous reparlerons plus loin (voir p. 22) pourrait à nouveau servir d'argu-

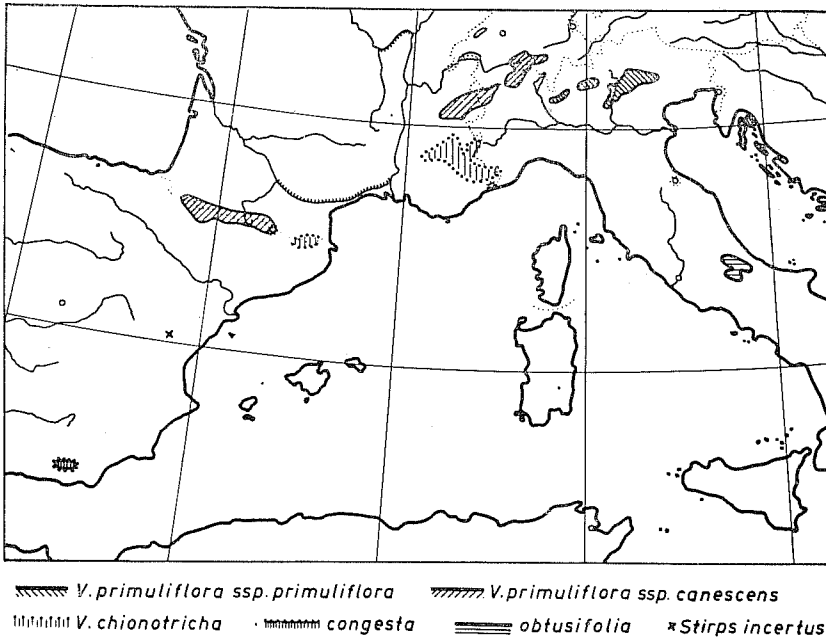


FIG. 2 - Distribution des « espèces » du groupe du *Vitaliana primuliflora* Bertol. dans les montagnes du Sud de l'Europe, d'après Schwarz, 1963.

ment aux auteurs qui minimisent l'importance de l'isolement dans le schizoendémisme. GREUTER (loc. cit.) en tire la conclusion que les taxons vicariants du groupe du *Scabiosa cretica*, par ex. (fig. 1), nés par *différenciation géographique*, se sont « fossilisés » avant l'intervention des barrières actuelles d'isolement, et sur ce point, nous partageons son opinion. Mais lorsque GREUTER affirme (op. cit. p. 60-61) que les petites populations d'*Erysimum* chasmophiles étudiées par SNOGERUP représentent un « cul de sac » de l'évolution, nous ne sommes pas sûr qu'il ait raison.

Certes, il est difficile de dire si vraiment ces populations locales vont évoluer en *espèces* schizoendémiques, mais nous croyons qu'une

telle évolution est probable. Le genre *Petrocoptis* qui groupe des chasmophytes obligatoires du N. et du N.-W. de l'Espagne, ne comprend pas moins de 9 espèces (ROTHMALER, 1941; MERXMÜLLER et GRAU, 1968; DE BOLOS et RIVAS-MARTINEZ, 1968). Or celles-ci semblent avoir pris naissance par un processus évolutif très

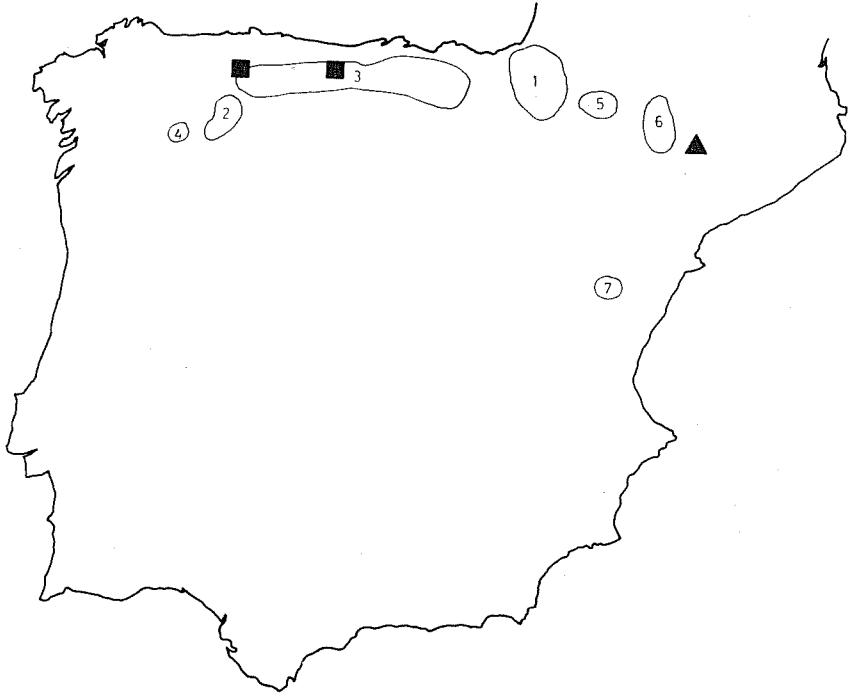


FIG. 3 - Distribution des espèces du genre *Petrocoptis* A. Br., d'après Rothmaler, 1942, (complété!).

semblable à celui que SNOGERUP (oper. cit.) a saisi dans sa phase inchoative chez les *Erysimum* de la section *Cheiranthus*. La comparaison nous paraît d'autant plus pertinente que les diverses espèces de *Petrocoptis* ne sont séparées les unes des autres par aucun bras de mer. Leur isolement est donc sensiblement du même type (fig. 3) que celui offert par les diverses populations d'une même espèce d'*Erysimum* de la section *Cheiranthus* (SNOGERUP, oper. cit.). Il est vrai que ROTHMALER (1941, p. 123) considère les espèces de *Petro-*

coptis comme étant de nature relictuelle. A notre avis, que le genre *P.* soit relictuel n'implique pas nécessairement que ses espèces le soient aussi (cf. l'exemple des *Aeonium*, p. 16, note 8).

Nous ne discuterons pas ici le délicat problème consistant à savoir si la dérive génique relève de l'endémisme actif ou de l'endémisme passif.

Quoiqu'il en soit, s'appuyant sur ces trois arguments, dont le dernier n'est peut être pas le plus convaincant, GREUTER (op. cit.) tire de ses études la conclusion que la flore spontanée de la Crète est une flore tertiaire relictuelle « statique » qui n'est plus en état d'évolution.

Nous ferons remarquer qu'il y a une certaine divergence d'opinion entre GREUTER (endémisme passif) et les auteurs suédois (endémisme actif). Cela tient peut-être au fait signalé par GREUTER que le domaine sud-égéen a une histoire différente de celle des Cyclades. Rappelons d'autre part que l'exploration cytotaxonomique de la flore égéenne (y.c. celle de la Crète) est encore très incomplète. Or, cette méthode contribue dans bien des cas à séparer d'une façon objective l'endémisme actif de l'endémisme passif (FAVARGER et CONTANDRIOPOULOS, 1961).

C) L'endémisme aux Alpes.

Bien que d'assez nombreuses publications monographiques aient été consacrées à des endémiques particulières ou à des groupes d'endémiques, peu d'études d'ensemble ont paru sur l'endémisme aux Alpes. Mentionnons le travail de A. SCHMIDT (1944) et les remarquables articles de PAWLOWSKI (1969, 1970). D'importantes contributions à la cytotaxonomie des endémiques alpiennes et de la flore des Alpes en général sont dues aux chercheurs des écoles de Munich, d'Orsay et de Neuchâtel. La plupart d'entre elles sont mentionnées dans un compte rendu de l'auteur (1971 a).

La proportion des taxons (espèces et sous-espèces) endémiques aux Alpes est assez élevée (13% des plantes vasculaires pour les Alpes occidentales, 18% pour les Alpes orientales). Elle serait certainement plus élevée encore s'il n'y avait eu des échanges de flores entre massifs montagneux durant les glaciations (FAVARGER, 1972 c).

I. Chose curieuse, les faits de distribution des endémiques alpiennes et souvent aussi de taxons non endémiques, ne sont pas sans analogie avec ceux présentés par GREUTER (1971 a, 1971 b) pour la Crète et témoignent de l'ancienneté de la flore. Nous relèverons les suivants :

1) La richesse de la flore alpine en taxons paléoendémiques (diploïdes ou paléopolyploïdes) tels que *Cerastium lineare*, *Saponaria pumila*, *Trifolium saxatile*, *Berardia lanuginosa*, *Paederota lutea* et *P. bonarota*, *Saxifraga arachnoidea*, *Phyteuma comosum*, *Arenaria buteri*, etc. Il est difficile de dire jusqu'à quel point les phénomènes glaciaires sont responsables de ce paléoendémisme, par les destructions de populations qu'ils ont entraînées. Quoiqu'il en soit, les bouleversements du Pleistocène ont fortement accentué le caractère relictuel d'une partie de la flore des Alpes.

2) Pour de nombreux taxons vicariants (et schizoendémiques) les limites des aires ne coïncident pas avec les barrières actuelles d'isolement. L'exemple du genre *Vitaliana* (SCHWARZ, 1963) est assez démonstratif à cet égard. Même si les espèces distinguées par SCHWARZ sont ramenées au rang de sous-espèces (FERGUSON, 1972), il n'en reste pas moins qu'un même taxon (*V. chionotricha*) se rencontre aux Pyrénées orientales et aux Alpes austro-occidentales, alors que les populations des Alpes austro-orientales (*V. primuliflora* ssp. *primuliflora*) diffèrent de celles des Alpes pennines et des Pyrénées centrales (*V. primuliflora* ssp. *canescens*). La fig. 2 qui reproduit cette distribution peut être utilement comparée à la fig. 1 (distribution du groupe du *Scabiosa cretica* en Méditerranée, d'après GREUTER (op. cit.). MERXMÜLLER (1952) a beaucoup insisté sur le fait que la différenciation des sippes était, dans la plupart des cas, ancienne (préglaciaire) antérieure à la formation des aires, celles-ci portant la marque de phénomènes tels que l'abrasion des sédiments calcaires dans les chaînes centrales ou bien les glaciations. Dans le cas du *Vitaliana*, la différenciation des sippes paraît antérieure à l'effondrement du système orographique pyrénéo-provençal qui assurait la liaison entre les Pyrénées et les Alpes (cf. BRAUN-BLANQUET, 1923). Les taxons actuels appartenant à ce petit genre paléoendémique représentent comme le dit GREUTER « des produits

d'une différenciation géographique, "fossilisés" à la suite de l'isolement ».

Le schizoendémisme alpino-pyrénéen (Ex.: *Gentiana Burseri* - *G. Villarsii*, *Saxifraga aretioides* - *S. diapensioides*, etc.) date probablement de la séparation définitive des deux massifs qui est intervenue avant la fin du Pliocène (BRAUN-BLANQUET, op. cit. p. 234), à moins qu'il ne soit plus ancien encore et ne résulte, comme pour *Vitaliana*, d'une différenciation géographique « fossilisée » ensuite par l'isolement.

Mais il existe aussi un très important *schizoendémisme intra-alpien*, particulièrement marqué dans des groupes tels que: *Primula* section *Auricula*, *Saxifraga*, *Pedicularis*, *Valeriana*, *Gentianella*, etc. SCHARFETTER (op. cit.) a insisté avec raison sur le fait que lors de la surrection des Alpes, une même souche tertiaire planitiaire a donné naissance le plus souvent à *plusieurs espèces* orophiles. La flore alpine a manifesté à cette époque (Miocène - Pliocène) une vitalité beaucoup plus grande, semble-t-il, que la flore orophile crétoise. Ainsi que nous l'avons montré (FAVARGER, 1972 c) la spéciation graduelle a été plus active aux Alpes orientales. En effet, le coefficient de Jaccard pour l'élément endémique des Alpes orientales est de 42% contre 58% pour les Alpes occidentales.

En général, les aires des taxons vicariants nés au Tertiaire lors du soulèvement des Alpes ne portent nullement la marque de la radiation adaptative (par ex. *Primula*, MERXMÜLLER, op. cit. p. 10, carte A 7, ou *Saxifraga*, ibidem, p. 64, carte E 1). Pour expliquer cette différenciation, SCHARFETTER (op. cit.) invoque le soulèvement différentiel des divers massifs des Alpes qui aurait créé des conditions d'isolement, et nous sommes enclin à donner raison à cet auteur.

Nous ne prétendons pas qu'il n'existe pas d'exemples de séries écophylétiques anciennes dans les Alpes. On pourrait avancer le cas des *Gentiana verna-brachyphylla* ou bien les couples d'espèces calcicoles (ou basiphiles) et calcifuges (oxyphiles). Toutefois, ces phénomènes peuvent aussi s'expliquer d'une façon différente (11).

(11) Il serait d'un grand intérêt de rechercher et d'analyser les cas de radiation adaptative dans la flore orophile des Alpes.

Le schizoendémisme et la vicariance du type occidental-oriental sont des faits bien connus de la phytogéographie des Alpes. La différenciation d'un taxon en une sippe occidentale et une sippe orientale (Ex.: *Valeriana salianca* - *V. supina*; *Pedicularis rosea* var. *Allionii* et *P. rosea*, etc.) est probablement un phénomène pré-glaciaire qui s'explique par l'hypothèse de SCHARFETTER, ou bien représente un cas de différenciation géographique. On peut cependant se demander si, dans certains cas tout au moins, les glaciations n'ont pas favorisé cette évolution; en refoulant la flore orophile alpine sur des massifs refuges situés respectivement au S.-W., au S.-E. et au N.-E. de l'arc alpin, la tourmente glaciaire a créé des causes d'isolement favorables à une différenciation des sippes.

II. Mais une série d'autres faits attestent un dynamisme, une « jeunesse » remarquables de la flore orophile alpine qui contrastent nettement avec la stabilité de la flore orophile de la Crète. La présence d'un assez grand nombre de taxons apoendémiques relativement récents, (par ex.: *Draba ladina*, *D. dolomitica*, *Valeriana celtica* ssp. *norica*, etc. ⁽¹²⁾), la pluralité des races chromosomiques de certaines espèces (*Arenaria grex ciliata*, *Erysimum grex grandiflorum-helveticum*), la pseudovicariance du type occidental-oriental (FAVARGER, 1962), l'abondance des petites espèces apomictiques (*Alchemilla*, *Hieracium*, *Poa alpina*, etc.), l'existence de complexes hautement polymorphes à caryotype instable et probablement hybridogènes, tels *Carduus defloratus* ou *Saxifraga moschata-exarata*, sont des signes d'une évolution rapide, récente ou subrécente. Les glaciations du Pléistocène, par les déplacements d'aires et les mélanges de populations qu'elles ont entraînés, sont la cause la plus probable de ces phénomènes. Ceux-ci sont, à notre avis, trop « neufs » pour porter la marque de la radiation adaptative.

En résumé, nous dirons que la flore orophile des Alpes est en partie une flore tertiaire relictuelle et statique dont l'endémisme est principalement un endémisme passif (paléo- et beaucoup plus rarement patroendémisme), et cela bien que cette flore ait manifesté lors de la surrection des Alpes un dynamisme remarquable.

(12) Dans l'état actuel des recherches, il s'avère que les apoendémiques sont plus nombreuses dans les Alpes orientales (FAVARGER, 1972 c).

Son *endémisme actif*, dans la mesure où il est représenté par le schizoendémisme intercaténel (13) ou intraalpin, est dans la plupart des cas *ancien aussi* et *préglaciaire* (14). Mais cette flore a été rajeunie par la tourmente glaciaire, elle a subi au Pleistocène une *crise d'évolution* qui s'est manifestée par des cas d'apocendémisme, la naissance de polypléides, de groupes complexes et instables, etc. ce qui constitue un endémisme actif non négligeable, récent ou subrécent.

Cette histoire tourmentée est la raison pour laquelle les séries écophylétiques sont en général peu nettes dans les Alpes, au moins à première vue (15). La flore alpine est à la fois trop ancienne et trop jeune pour que la radiation adaptative s'y manifeste clairement.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au cours des pages précédentes, nous avons tenté de dégager les principales lignes de recherche des travaux récents effectués sur l'endémisme en Europe. Beaucoup de problèmes méritent encore un examen théorique approfondi et des études sur le terrain, en particulier les suivants:

- 1) Quelle est l'importance respective de la sélection et de l'isolement dans le schizoendémisme (cf. VALENTINE, 1972)?
- 2) La dérive génique relève-t-elle de l'endémisme actif ou de l'endémisme passif?
- 3) Quel est le rôle joué par la radiation adaptative dans les flores de haute montagne et notamment dans les Alpes?
- 4) Quelles sont les causes exactes de la différenciation géographique?

Puissent ces quelques réflexions encourager de nombreux et bons chercheurs à trouver des solutions.

(13) Par ce néologisme (de *catena* = chaîne) nous voulons dire que les taxons correspondants d'une endémique propre à un massif (Alpes par ex.) se rencontrent exclusivement dans *d'autres chaînes* de montagne (par ex. Pyrénées, Sierra Nevada, etc.). Nous l'opposons ici au schizoendémisme intraalpin.

(14) Hormis peut-être certains cas de vicariance du type occidental-oriental. (voir p. 20).

(15) Voir cependant la réserve exprimée page 19, note 11.

RÉSUMÉ

Après une introduction dans laquelle il montre combien est urgente l'étude des espèces et des micromorphes endémiques, si l'on veut prendre à temps les mesures qui s'imposent pour en assurer le maintien et la protection, l'auteur examine successivement trois problèmes:

1) l'endémisme sur les sols chimiquement mal balancés et dans les stations extrêmes. Une attention particulière est vouée aux *Armeria* métallicoles et aux chasmophytes.

2) l'endémisme dans le domaine égéen.

3) l'endémisme dans la flore orophile des Alpes.

Dans ses conclusions, il énumère quelques problèmes qui nécessiteront encore un examen très attentif et des études sur le terrain, par ex. l'importance respective de la sélection et de l'isolement dans le schizoendémisme, le rôle de la radiation adaptative dans les flores de haute montagne, etc.

BIBLIOGRAPHIE

- ANZALONE, B. e BAZZICHELLI, G. 1958-1960 - La flora del Parco Nazionale d'Abruzzo. *Ann. Bot.* **26**, pp. 405-411.
- AUBRÉVILLE, A. 1949 - *Contribution à la paléobistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. - Paris pp. 1-98.
- BENTZER, B. 1969 - Chromosome morphology in Aegean populations of *Leopoldia* Parl. - *Bot. Not.* **122**, pp. 457-480.
- — 1972 - Variation in the chromosome complement of *Leopoldia comosa* (L.) Parl. (Liliaceae) in the Aegean (Greece). - *Bot. Not.* (Vol. jubil. V. Täckholm). **125**, (4), pp. 406-418.
- BOLOS, O. de. e RIVAS-MARTINEZ, S. 1968 - Comentarios sobre el Genero *Petrocoptis*-*Petrocoptis montsicciana* sp. nova. - *Ann. Inst. Bot. A.J. Cavanilles.* **26**, pp. 53-60.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1923 - *L'origine et le développement des flores dans le Massif Central de France*. Paris, Zürich. pp. 1-282.
- CONTANDRIOPOULOS, J. 1962 - Essai de classification des endémiques corses. - *Rev. Cytol. e Biol. vég.* **25**, pp. 449-459.
- CORSI, G. e GARBARI, F. 1972 - Aspetti citotassonomici ed embriologici del contingente endemico apuano. II. *Globularia incanescens* Viv. - *Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem.* **78**, pp. 46-54.
- CREUTZBURG, N. 1963 - Die paläogeographische Entwicklung der Insel Kreta von Miozän bis zur Gegenwart (Neugriechisch mit deutscher Zusammenfassung). - *Kritika Kronika.* **15-16**, pp. 336-344.
- — 1966 - Die südägäische Inselbrücke. Bau und geologische Vergangenheit. - *Erdkunde.* **20**, pp. 20-30.
- DAVIS, P. H. e HEYWOOD, V. H. 1963 - *Principles of Angiosperm Taxonomy*. - Edinburgh e London. 556 pp.
- DUVIGNEAUD, P. 1966 - Note sur la biogéochimie des serpentines du S.-O. de la France. - *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **99**, pp. 271-329.
- — e DENAEYER-DE SMET, S. 1966 - Accumulation du soufre dans quelques espèces gypsophiles d'Espagne. - *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **99**, pp. 263-269.

- DUVIGNEAUD, P. e DENAEYER-DE SMET, S. 1968 - Essai de classification chimique (éléments minéraux) des plantes gypsicoles du Bassin de l'Ébre. - *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **101**, pp. 279-291.
- —, LEVEBVRE, C. e DENAEYER-DE SMET, S. 1971 - Les « *Armeria vulgaris* Willd. » des sols métallifères ou chimiquement mal balancés. - *Bull. Jard. Bot. Nat. Belg.* **41**, pp. 69-80.
- EHRENDORFER, F. 1958 - Ein Variabilitätszentrum als « fossiler » Hybrid-Komplex: Der ost-mediterrane *Galium graecum* L. - *G. canum* Req. - Formenkreis. Eine Monographie. (Zur Phylogenie der Gattung *Galium*, VI). - *Österr. Bot. Zeitsch.* **105**, pp. 229-279.
- EMBERGER, L. 1930 - La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. - *Rev. Gén. Bot.* **42**, pp. 641-662 et 705-721.
- — 1949 - *Considérations sur les genres de la flore marocaine*. Travaux dédiés à René Maire. Alger. pp. 79-86.
- ERNST, W. R. 1965 - Ökologisch-soziologische Untersuchungen der Schwermetallpflanzengesellschaften Mitteleuropas unter Einschluss der Alpen. - *Abhandl. Landesmus. Naturk. Münster.* **27**, pp. 1-54.
- FAVARGER, C. 1962 - Contribution de la biosystématique à l'étude des flores alpine et jurassienne. - *Rev. Cytol. e Biol. Vég.* **25**, pp. 397-409.
- — 1964 - Cytotaxonomie et endémisme. - *C.R. Soc. Biogéogr.* **357**, pp. 23-44.
- — 1966 - Géographie botanique et linguistique géographique. - *Ann. Guébhard.* **41**, pp. 5-27.
- — 1967 - Cytologie et distribution des plantes. - *Biol. Rev.* **42**, pp. 163-206.
- — 1959 - L'endémisme en géographie botanique. - *Scientia.* **104**, pp. 1-16.
- — 1971 - L'exploration cytotaxonomique des flores alpienne et jurassienne. - *Ann. Litt. Univ. Besançon.* pp. 139-164.
- — 1972 a - Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. I. - *Bull. Soc. neuch. Sci. Nat.* **95**, pp. 11-34.
- — 1972 b - Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Apennins. II. Le groupe du *Cerastium tomentosum* L. - *Saussurea.* **3**, pp. 65-71.
- — 1972 c - Endemism in the Montane Floras of Europe. In: *Taxonomy, Phyto-geography and Evolution*. Ed. by D.H. Valentine, Academic Press, London e New York. pp. 191-204.
- — 1972 d - Sur quelques *Arenaria* d'Europe et d'Asie occidentale. - *Bot. Not.* **125**, pp. 465-476.
- — et CONTANDRIOPOULOS, J. 1961 - Essai sur l'endémisme. - *Bull. Soc. bot. suisse.* **71**, pp. 384-408.
- — et SCHERBATOFF, M. - Sur une espèce intéressante des Alpes austro-occidentales: *Sempervivum calcareum* Jord. - *Candollea.* (à l'impression).
- FERGUSON, I. K. 1972 - *Vitaliana* Sesler. In: *Flora Europaea*. Vol. 3, p. 20.
- FERRARINI, E. 1966-67 - Studi sulla vegetazione di altitudine delle Alpi Apuane. Publ. N. 83 e 98. - *Webbia.* **21**, pp. 521-600. **22**, pp. 295-404.
- — 1970 - Considerazioni sull'origine della flora e sull'oscillazione dei piani di vegetazione delle Alpi Apuane. - *Lavori della Soc. Ital. Biogeografia.* (n.s.) **1**, pp. 68-87.
- FURRER, E. e HOFMANN, A. 1969 - Das Euphorbietum spinosae-ligusticae, eine serpentinalesgesellschaft in Ligurien. - *Acta Bot. Croat.* **28**, pp. 81-91.
- GAMS, H. 1927 - Plumbaginaceae. In: HEGI: *Illustrierte Flora von Mittel-Europa*. V. 3, pp. 1877-1897.
- GARBARI, F. 1970 - Aspetti citotassonomici del contingente endemico apuano. I. - *Lavori Soc. Ital. Biogeografia.* (n.s.) **1**, pp. 192-201.
- — e DI MARTINO, A. 1972 - « *Leopoldia gussonei* » Parl. (Liliaceae) specie endemica siciliana. - *Webbia.* **27**, pp. 289-297.
- GAUSSEN, H. 1964 - Au sujet des causes de l'endémisme. - *C.R. Soc. Biogéogr.* **356**, pp. 13-19.
- GREUTER, W. 1970 - Zur Paläogeographie und Florengeschichte der südlichen Ägäis. - *Feddes Repert.* **81**, pp. 233-242.

- GREUTER, W. 1971 a - Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. - *Opera Bot.* **30**, pp. 49-64.
- — 1971 b - L'apport de l'homme à la flore spontanée de la Crète. - *Boissiera*, **19**, pp. 329-337.
- — 1971 c - Schlussbetrachtungen. - *Opera Bot.* **30**, pp. 80-83.
- — 1972 a - L'écueil à *Silene Holzmannii* en Crète, et son peuplement végétal. - *Saussurea*, **3**, pp. 157-166.
- — 1972 b - The relict Element of the Flora of Crète and its evolutionary Significance. In: *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Ed. by D.H. Valentini, Academic Press, London e New York, pp. 161-177.
- HEIMANS, J. 1961 - Taxonomic, phytogeographical and ecological problems round *Viola calaminaria*, the zinc violet. - *Nat. Genoot. Limburg*, **12**, pp. 55-71.
- KÜPPER, Ph. 1971 - Liens génétiques entre les flores alpine et pyrénéenne. - *Ann. litt. Univ. Besançon*, pp. 167-185.
- LAKUSIC, R. 1965 - Ekologia nekih biljnih terciernih relikata. - *Ann. Inst. Biol. Univ. Sarajevo*, **18**, pp. 163-199.
- LEFEBVRE, C. 1967 - Etude de la position des populations d'*Armeria calaminaria* de Belgique et des environs d'Aix-la-Chapelle par rapport à des types alpins et maritimes d'*A. maritima* (Mill.) Willd. - *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **100**, pp. 213-224.
- — 1971 - Premiers résultats sur les relations génétiques existant entre des populations d'*Armeria* Willd. de l'Europe occidentale et centrale. - *Bull. Soc. roy. Bot. Belg.* **104**, pp. 263-270.
- — GORENFLOT, R. e ROUX, M. 1972 - Traitement numérique de populations d'*Armeria maritima* (Mill.) Willd. d'Europe occidentale et centrale. - *Rev. gén. Bot.* **79**, pp. 341-356.
- LEWIS, H. 1962 - Catastrophic selection as a factor in speciation. - *Evolution*, **16**, pp. 257-271.
- MANGENOT, G. 1972 - L'endémisme. - Confér. Univ. Bretagne occid. pp. 1-19.
- MANTON, I. 1934 - The problem of *Biscutella laevigata*. - *Z. indukt. Abstamm. u. Vererblehre*, **67**, pp. 41-57.
- MELVILLE, R. 1969 - The Endemics of Phillip Island. - *Biol. Conserv.* **1**, pp. 170-172.
- MERXMÜLLER, H. 1952 - *Untersuchungen zur Sipplgliederung und Arealbildung in den Alpen*. München, pp. 1-105.
- — e GRAU, J. 1968 - Ergänzende Studien an *Petrocoptis* (Caryophyllaceae). - *Collectanea Bot.* **7**, pp. 787-197.
- MIGLIACCIO, F. 1970 - Notizie fitosociologiche preliminari sulla vegetazione altitudinale della Maiella. - *Atti Istit. bot. lab. crittog. Univ. Pavia*, **6**, pp. 243-260.
- MONTERRAT, P. e VILLAR, L. 1972 - El endemismo ibérico. Aspectos ecológicos y fitotopográficos. - *Bol. Soc. Brot.* **46**, pp. 502-527.
- PAWLOWSKI, B. 1969 - Der Endemismus in der Flora der Alpen, der Karpaten und der Balkanischen Gebirge im Verhältnis zu den Pflanzengesellschaften. - *Mitt. Ostalp.-din. pflanzensoz. Arbeitsgem.* Camerino, **9**, pp. 167-178.
- — 1970 - Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. - *Vegetatio*, **21**, pp. 181-243.
- PICHI SERMOLLI, R. 1948 - Flora e vegetazione delle serpentine e delle altre ofioliti dell'Alta Valle del Tevere (Toscana). - *Webbia*, **6**, pp. 1-378.
- PINTO DA SILVA, A. R. 1968 - Una subspécie serpentinicola da *Arenaria tetraquetra* L. - *Collectanea Bot.* **7**, pp. 945-946.
- — 1970 - A flora e a vegetação das áreas ultrabásicas do Nordeste Transmontano. - *Agron. Lusitana*, **30**, pp. 175-361.
- POGLIANI, M. 1971 - Numeri cromosomici per la flora italiana: 86-91. - *Inform. Bot. ital.* **3**, pp. 155-157.
- QUÉZEL, P. 1950 - Les groupements rupicoles, calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique. - *Bull. Soc. bot. Fr.* **97**, pp. 181-192.
- RECHINGER, K. H. 1943 - *Flora aegaea*. Wien. 924 pp.

- RECHINGER, K. H. 1950 - Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Aegäis. I. - *Vegetatio*, **2**, pp. 55-119.
- — 1951 - *Phytogeographia aega*. Wien. 208 pp.
- RIKLI, M. 1943-48 - *Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer*. 3 vol. Bern.
- RITTER-STUDNICKA, H. 1963 - Biljni pokrov na serpentinima u Bosni. - *Ann. Inst. Biol. Univ. Sarajevo*, **16**, pp. 91-204.
- — 1968 - Reliktgesellschaften auf Dolomittböden in Bosnien und der Hercegovina. - *Vegetatio*, **15**, pp. 190-212.
- — 1971 - Unterschiede in der Pflanzendecke extremer Standorte von verschiedener petrographischer Beschaffenheit in Bosnien und der Herzegowina. - *Österr. Bot. Z.*, **119**, pp. 118-140.
- RIVAS-MARTINEZ, S. e COSTA, M. 1969 - Comunidades gipsícolas del centro de España. - *An. Inst. bot. A.J. Cavanilles*, **27**, pp. 195-223.
- ROTHMALER, W. 1941 - Monographie der Gattung *Petrocoptis* A. Br. - *Bot. Jahrb.*, **72**, pp. 117-130.
- RUNEMARK, H. 1969 - Reproductive Drift, a neglected principle in reproductive biology. - *Bot. Not.*, **122**, pp. 90-129.
- — 1970 - The plant geography of the central Aegean. - *Feddes Rept.*, **81**, pp. 229-231.
- — 1971 - Investigations of the flora in the central Aegean. - *Boissiera*, **19**, pp. 169-179.
- SCHARFETTER, R. 1929 - Über die Entstehung der Alpenflora. - *Bot. Jahrb.*, **62**, pp. 524-544.
- SCHMIDT, A. 1944 - Zur Kenntnis der Endemismen der Alpen. - *Thèse* München (ronéotypée). 61 pp.
- SCHWARZ, O. 1963 - Die Gattung *Vitaliana* Sosl. und ihre Stellung innerhalb der Primulaceen. - *Feddes Rept.*, **67**, pp. 16-41.
- SNOGERUP, S. 1967 a - Taxonomy, variation and evolution in *Erysimum* sect., *Cheiranthus*. *Thèse* Lund. 8 pp.
- — 1967 b - Studies in the Aegean flora. VIII. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. A. Taxonomy. - *Opera Bot.*, **13**, 70 pp.
- — 1967 c - Studies in the Aegean flora. IX. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*. B. Variation and evolution in the small-population system. - *Opera Bot.*, **14**, 86 pp.
- — 1971 - Evolutionary and Plant geographical aspects of Chasmophytic Communities. - *Plant Life S.-W. Asia*. pp. 157-170.
- SÖLLNER, R. 1954 - Recherches cytotaxinomiques sur le genre *Cerastium*. - *Bull. Soc. bot. suisse*, **64**, pp. 221-354.
- STEBBINS, G. L. 1972 - Ecological Distribution of Centers of Major Adaptive Radiation in Angiosperms. In: *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Ed. by D. H. Valentine, Academic Press, London e New York. pp. 7-34.
- STRID, A. 1970 - Studies in the Aegean flora. XVI. Biosystematics of the *Nigella arvensis* complex, with special reference to the problem of non-adaptive radiation. - *Opera Bot.*, **28**, 169 pp.
- — 1972 - Some Evolutionary and Phytogeographical Problems in the Aegean. In: *Taxonomy, Phytogeography and Evolution*. Ed. by D.H. Valentine, Academic Press, London e New York. pp. 289-300.
- SUTTER, R. 1969 - Ein Beitrag zur Kenntnis der soziologischen Bindung Süd-Südostalpiner Reliktendemismen. - *Acta Bot. Croat.*, **28**, pp. 349-366.
- VALENTINE, D. H. 1972 - Patterns of geographical distribution in species of the european flora. - *Symp. Biol. Hung.*, **12**, pp. 15-21.
- WALTERS, S. M. 1971 - Index to the rare endemic vascular plants of Europe. - *Boissiera*, **19**, pp. 87-89.