

L'ENDEMISME DANS LES FLORES INSULAIRES MEDITERRANEENNES.

M.A. CARDONA et J. CONTANDRIOPOULOS

En 1961, FURON écrivait: «La répartition actuelle des êtres vivants pose beaucoup de problèmes et n'en résoud aucun». La flore des îles méditerranéennes n'échapperait pas à cette assertion si l'on ne se référait aux témoins des événements passés pour tenter de donner une explication. Or analyser le processus du peuplement d'une île revient à étudier en tout premier lieu son endémisme car, comme le disait BRAUN-BLANQUET (1930) «l'étude et l'interprétation exacte de l'endémisme d'un territoire est le criterium suprême, indispensable à toute considération relative à l'origine et à l'âge de sa population végétale».

Les phytogéographes et les botanistes se sont toujours préoccupés des endémiques, soit pour leur rareté, soit pour l'intérêt qu'elles revêtent dans la végétation, mais les problèmes de spéciation n'ont cependant été abordés que récemment grâce en particulier à l'application des méthodes cytotoxinomiques à l'analyse d'une flore endémique (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS 1961) et aux recherches sur la microdifférenciation.

L'étude de l'endémisme dans les îles méditerranéennes n'est pas chose aisée car celui-ci dépend de nombreux facteurs, les uns historiques, associés à la paléogéographie de la Méditerranée, les autres écologiques qui ont pu agir indirectement sur le patrimoine génétique des espèces par la sélection. En outre les îles méditerranéennes sont en grand nombre, leur flore est très variée et la connaissance que nous en avons reste encore fragmentaire. Néanmoins, l'analyse des travaux botaniques sur leur végétation permet d'aborder la principale question qui se pose: «Les îles méditerranéennes ont-elles joué un rôle conservateur, celui d'un Musée, en quelque sorte, ou le rôle novateur d'un centre de différenciation?». Les deux sont vrais sans doute mais encore faut-il préciser où et comment a pris naissance cette différenciation.

Deux théories tentent actuellement d'expliquer la genèse de la différenciation dans les petites populations: La dérive génique ou «genetic drift» (fixation au hasard de certains gènes déterminant des caractères morphologiques non adaptatifs) et la radiation adaptative (diversification évolutive d'une espèce ancestrale par la sélection naturelle de types bien adaptés à des conditions particulières de l'environnement).

Les géographes et les géologues s'accordent à dire que l'histoire de la Méditerranée a été très mouvementée au cours des temps et n'a pas évolué de la même façon dans les différentes parties du bassin méditerranéen à la suite des grands bouleversements du Tertiaire et du Quaternaire, à tel point que des îles séparées actuellement par quelques kilomètres à peine ont eu un passé tout différent, ce que confirment d'ailleurs leurs affinités floristiques ou faunistiques.

Il n'est pas dans notre propos de retracer la paléogéographie de la Méditerranée, mais nous essayerons à l'aide des méthodes cytotoxinomiques d'analyser l'importance relative des facteurs historiques et écologiques dans l'endémisme et les caractères particuliers qu'il présente dans trois exemples pris dans trois secteurs bien différenciés.

– Le secteur occidental de la Méditerranée avec *le domaine tyrrhénien*.

– Le secteur central de la Méditerranée avec *le domaine sicilien*.

– Le secteur oriental de la Méditerranée avec *le domaine égéen*.

L'application des méthodes cytotoxinomiques à l'analyse d'une flore endémique et des taxons correspondants permet tout d'abord de distinguer l'endémisme passif (paléo et patroendémiques) de l'endémisme actif (schizo et apoendémiques) (FAVARGER & CONTANDRIOPOULOS 1961). Ces auteurs estiment avec PAWLOWSKI (1970) que «l'âge d'une flore est le facteur principal de sa richesse en endémiques» autrement dit, que l'endémisme passif et, dans une certaine mesure aussi, l'endémisme actif sont directement associés à des facteurs historiques. L'alternance des périodes thalassocratiques et géocratiques, les mouvements tectoniques du Tertiaire et du Quaternaire ont amené des retrécissements et des fragmentations d'aires provoquant ainsi la destruction d'une partie de la flore. En certains points cependant des espèces reliques ont pu se conserver. Lorsqu'il s'agit plus particulièrement d'endémisme actif les interprétations divergent quelque peu. L'isolement, l'influence du milieu et de la sélection, les mutations, les croisements sont les causes directes de l'endémisme actif. Celui-ci peut prendre naissance par spéciation graduelle (schizoendémisme) sans changement de nombre chromosomique avec dérive génique ou radiation adaptative

ou bien par une spéciation brutale (apoenémisme) qui implique une polyploïdie.

L'étude des schizoendémiques ou endémo vicariants (GAUSSEN & LEREDDE 1949) permet de préciser les territoires qui ont eu en commun un stock d'espèces anciennes. Dans les problèmes d'insularité, ceci est capital, l'isolement devient le facteur principal de la spéciation. Cependant, sous l'influence de facteurs écologiques une microdifférenciation peut s'effectuer et se poursuivre encore de nos jours. Il s'agit là d'un schizoendémisme inchoatif.

L'apoenémisme qui demande une spéciation brusque implique une allopolyploïdie ou une autopolyploïdie. Dans l'apoenémisme STEBBINS (1971) distingue des formes de jeunesse «initial polyploid complexes» et «young polyploid complexes» dans lesquels di- et polyploïdes sont sympatriques et des formes plus avancées «mature polyploid complexes» les di- et les polyploïdes étant allopatriques.

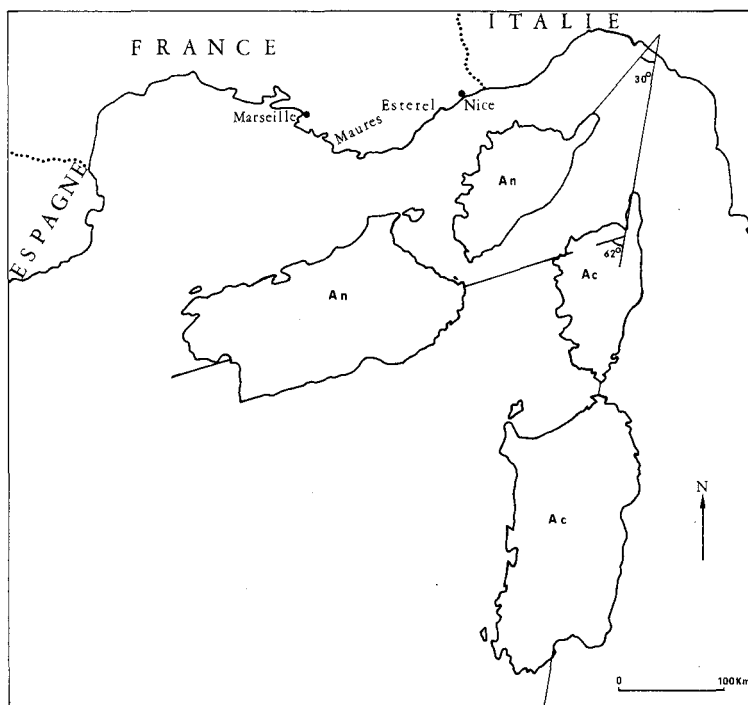
A l'aide de ces quelques données voyons maintenant ce que nous apprend l'étude de l'endémisme dans ces trois domaines et les caractères particuliers qui s'en dégagent.

1. – LE DOMAINE TYRRHENIEN

Au cours du Tertiaire, la Méditerranée occidentale a été l'objet de mouvements tectoniques extrêmement importants, mais l'interprétation de son histoire est encore très controversée. L'hypothèse de la Tyrrhénide semble aujourd'hui abandonnée en faveur de celle des plaques tectoniques et de la dérive du bloc cyrnosarde. Cependant les paléogéographes sont encore très prudents dans leurs déductions. «Difficulties in applying plate tectonic to the Mediterranean result from the scarcity of usable evidence, the complexity of the region and possibly from the effects of processes differing from the standard plate tectonics mechanisms. Although many different plate motions can be proposed, only very rarely is it possible to test these hypotheses» (ALVAREZ 1972).

Il semblerait cependant que les auteurs soient d'accord pour dire que le bloc cyrnosarde était autrefois adjacent à la côte provençale, languedocienne et du Nord Est de la Catalogne, faisant partie d'un arc montagneux hercynien qui réunissait les Pyrénées et les massifs ibériques orientaux aux massifs cristallins externes aux Alpes. La dérive du bloc cyrnosarde daterait de l'Oligocène ou du début du Miocène. (Pl. 1).

Contrairement aux opinions précédemment admises par les paléographes, l'isolement définitif du bloc cyrnosarde daterait de



Pl. 1 : Dérive du bloc corso-sarde

Position antérieure (An)

Position actuelle (Ac)

d'après WESTPHAL, ORSINI et VELLUTINI (1975)

cette période. Aucun pont même lagunaire n'aurait réuni ultérieurement la Corse à la Ligurie ou à la Toscane.

Ceci paraît d'ailleurs en contradiction avec la présence du hêtre en Corse dont l'arrivée semble postérieure au Miocène. En effet, les analyses polliniques indiquent le hêtre seulement dans des dépôts du Quaternaire. Les rares dépôts insulaires datant du Pliocène ne montrent même pas des pollens de *Fagus pliocenica* qui d'ailleurs est plus apparenté au *F. orientalis* qu'au *F. silvatica*. Quand et comment le hêtre est-il parvenu en Corse et pourquoi est-il absent en Sardaigne puisqu'au Miocène la Corse et la Sardaigne ne faisaient qu'une seule terre? Nous pensons que des relations postérieures au Miocène ont du exister et que l'isolement définitif des îles doit remonter au début du Quaternaire.

Quant aux Baléares, l'isolement des îles Pithyuses d'un coté et des Gymnésies de l'autre s'est produit avant le Villefranchien. Depuis cette époque, les îles de Minorque et de Majorque ont constitué à plusieurs reprises une terre unique, l'isolement définitif de ces deux îles étant un événement récent (Würm).

Il semblerait qu'à la fin du Miocène, au Messinien, au moment où le niveau des eaux a été le plus bas des connexions ont du exister entre les îles de la Méditerranée occidentale et les terres continentales.

Quelle que soit la diversité des opinions admises, un fait demeure, c'est que les îles de Corse, de Sardaigne et des Baléares ont eu un lointain passé commun que confirme d'ailleurs l'analyse de leur flore endémique. En effet les Baléares orientales, la Corse et la Sardaigne ont en commun un très grand nombre d'espèces et une quinzaine d'espèces endémiques. La flore des îles Pithyuses (ou Baléares occidentales) se rattache beaucoup plus au domaine ibérique que tyrrhénien. Une soixantaine d'espèces et quelques endémiques communes à Ivica et à la péninsule ibérique confirment cette appartenance.

Le caractère dominant de la flore endémique des îles tyrrhéniennes est son ancienneté. De souche méditerranéenne, elle s'est développée in situ, s'enrichissant au cours des temps d'apports divers.

La Corse et la Sardaigne, qui ont à peu près le même pourcentage d'endémiques (environ 8 à 8,5%), possèdent en commun une quarantaine d'endémiques. Les Baléares ont à peu près 7% d'endémiques. La distribution des endémiques varie d'une île à l'autre. En Corse, c'est l'élément orophile qui possède le plus d'endémiques avec 50% alors qu'en Sardaigne l'élément orophile endémique ne représente que 26% (SCHMID 1933). L'élément

orophile est absent aux Baléares où la plupart des endémiques sont de souche méditerranéennes (notons cependant que des orophytes peuvent également être de souche méditerranéenne (Corse).

Le paléoendémisme tyrrhénien est représenté par des genres monospécifiques: *Helxine soleirolii* Gaud (T)¹ , *Nananthea perpusilla* DC (C.S.)¹ , *Morisia hypogaea* Gay (C.S.)¹ , *Naufraga balearica* Const. et Cannon (B)¹ ; par des espèces très isolées morphologiquement, sans affinités bien établies: *Arenaria balearia* L. (T.)¹ , *Daphne rodriguezii* Teix. (B.)¹ , *Pimpinella bicknellii* Briq. = *Spiroceratium bicknellii*, (Briq.) H. Wolff (B.), *Ruta corsica* DC. (C.S.)¹ *Hypericum balearicum* L. (B)¹ , *Borago laxiflora* (DC) Fisch. (T.)¹ , *Stachys corsica* Pers. (C.S.)¹ , *Linaria aequitriloba* Viv. (T.)¹ , etc. (CARDONA 1973, 1974, 1976, 1977. CONTANDRIOPOULOS, 1962, 1964).

(1) (T.) = tyrrhénien; (C.) = corse; (S.) = sarde; (C.S.) = cyrnosarde; (B.) = baléarique.

Dans ces exemples, nous remarquons qu'aucune paleoendémique n'est spécifique à la Corse ou à la Sardaigne, elles sont toujours présentes dans les deux îles alors que des paléoendémiques spécifiques des Baléares ont été recensées.

Le patroendémisme est également bien représenté dans les îles tyrrhéniques, il constitue avec les espèces précédentes un élément ancien de la flore. Les études cytotoxonomiques ne sont pas suffisamment avancées pour déterminer l'importance exacte de cet élément dans les différentes îles tyrrhéniques. La Corse par son double isolement orophile et insulaire a conservé des types anciens qui se rattachent principalement à l'élément orophile nord méditerranéen et à l'élément boréo-montagnard: *Anthoxanthum odoratum* L. var. *corsicum* (Briq.) Rouy, *Phalaris arundinacea* L. var. *rotgesii* (Husn. Lit.), *Pinguicula corsica* L., *Chrysanthemum tomentosum* (Lois.) Contand. etc... Des patroendémiques ont également été recensées aux Baléares dans l'élément méditerranéen comme par exemple *Paeonia cambessedesii* Willk. etc.

Le schizoendémisme est un phénomène très général car, chaque espèce encore active, plus ou moins polymorphe aura tendance à former dans différentes parties de son aire des taxons vicariants. L'isolement insulaire accélère le processus en empêchant le brassage des gènes. Aussi ne sera-t-on pas surpris de constater que les schizoendémiques constituent le groupe numériquement le plus important de la flore endémique des îles tyrrhéniques. Il met en lumière l'influence de l'isolement insulaire ou orogénique sur la spéciation et des facteurs écologiques sur la microdifférenciation. Il permet aussi de préciser les territoires avec lesquels les îles

tyrrhéniennes ont été en relation au cours des temps et dans lesquels une évolution simultanée a produit des taxons vicariants.

Il faut signaler tout d'abord un schizoendémisme intratyrrhénien d'origine très ancienne entre la Corse-Sardaigne et les Baléares avec *Helleborus trifolius* Mill. ssp. *corsicus* Briq. (C.S.) et ssp. *lividus* Schiff. (B.); *Erodium corsicum* Lem. (C.S.) et *E. reichardii* (Murr.) DC. (B.); *Pastinaca latifolia* DC. (C.) et *P. lucida* L. (B.) etc... Entre la Corse et la Sardaigne il existe un schizoendémisme variétal comme par exemple les variétés *salisii* Briq. et *burnatii* Briq. d'*Arenaria saxifraga* Fenzl. en Corse et le var. *morisii* Briq. en Sardaigne, etc.

Le schizoendémisme extratyrrhénien est principalement méditerranéen. Cependant un schizoendémisme orophile entre les montagnes corses ou cyrnosardes et celles d'Europe centrale et méridionale est tout à fait remarquable et souligne l'existence au Tertiaire d'un système montagneux nord méditerranéen dont la Corse faisait partie.

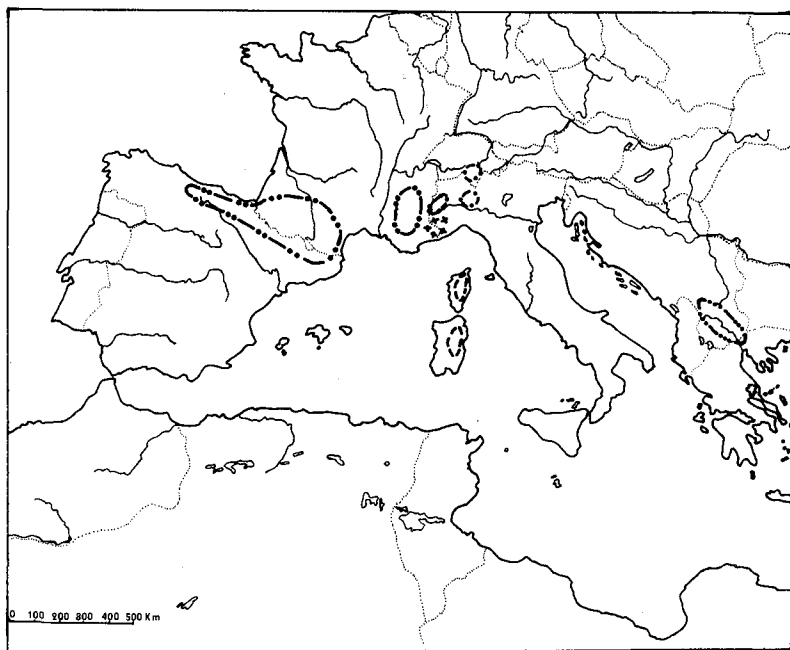
Citons par exemple:

- Dans les *Potentilla* du grex *crassinerviae* (CONTANDRIOPOULOS 1962, PAWLOWSKI 1965): *P. crassinervia* Viv. (cyrnosarde), *P. grammopetala* Mor. (Alpes centrales), *P. valderia* L. (Alpes maritimes et ligures), *P. haynaldiana* Janka (Balkans), *P. nivalis* Lap. (Alpes occidentales du sud, Pyrénées, Mts cantabriques). (Pl. 2).

- Dans les *Phyteuma* de la section *Capitata* DC. série *Alpina*: *P. serratum* Viv. (Corse), *P. hemisphaericum* L. (Sierra de Guadarrama, Pyrénées, Alpes, Appenin), *P. gaussenni* Chouard (Pyrénées), *P. serratoides* Chouard (Pyrénées), *P. humile* Schl. (Alpes pennines), *P. draianthifolium* Sch. (Dolomites et Grisons).

Nombreux seraient les exemples d'endémiques orophiles corses ou cyrnosardes qui trouvent leurs vicariants dans les montagnes d'Europe méridionale ou centrale: *Melandrium requienii* Roehrb., *Draba loisleurii* Boiss., *Aquilegia bernardii* G.G. et *A. litardierii* Briq. *Festuca pumila* Chaix vax. *sardoa* (Hack.) Lit. etc.

Le cas de *Launaea cervicornis* (Boiss.) Font Quer et Rothm. est plus complexe. Cette endémique des Gymnésies possède un nombre chromosomique de $2n = 18$ (DAHLGREN et all. 1971, CARDONA 1974). Elle est étroitement apparentée avec deux autres *Launaea* de la même section *L. lanifera* Pau = *L. acanthoclada* Maire à $2n = 16$ (FERNANDEZ CASAS 1973) dont l'aire s'étend par le SE de l'Espagne, l'Afrique du Nord, l'Arabie et, possiblement, l'île de Fuerteventura (Canaries) et *L. arborescens* (Batt.) Mur. à $2n = 14$ (LARSEN 1960, BORGES 1969, GAGNIEU et all. 1973) qui est signalé dans le SE de l'Espagne, l'Afrique du Nord occidentale et les îles



Pl. 2 : Distribution géographique des *Potentilla*
de la section *Crassinerviae*

<i>P. crassinervia</i>	-----
<i>P. grammopetala</i>	—————
<i>P. haynaldiana</i>
<i>P. valderia</i>	+++++
<i>P. nivalis</i>	- · - · - ·

d'après CONTANDRIOPOULOS (1962)

Canaries. La différenciation de ces trois taxons peut-être été accompagnée d'une dysploïdie.

Au sein des îles Baléares une microdifférenciation s'est produite dans les différentes îles: *Thymus richardii* Pers. ssp. *richardii* (Majorque) et ssp. *ebusitanus* (Font Quer) Jal. (Ivice).

Dans tous ces exemples, il semblerait que la différenciation des schizoendémiques a suivi l'isolement qui en est la cause première. C'est un phénomène ancien. Lorsque deux taxons vicariants habitent la même île, la spéciation est un phénomène plus récent: *Anchusa crispa* Viv. et *A. undulata* L. ou encore *Lamium corsicum* G. et G. et *L. garganicum* L. ssp. *grandiflorum* (Pourr.) Briq. en Corse ou *Teucrium subspinosum* (Pourr.) ex Willd. dans les Gymnésies (Majorque, Minorque et Cabrera) avec le var. *spinescens* Porta uniquement à Minorque.

D'une façon générale, le schizoendémisme intraméditerranéen concerne de grands groupes d'espèces qui se sont différenciées sur tout le pourtour de la Méditerranée. Citons par exemple, les *Brassica* qui se rattachent au groupe de *B. oleracea*. et les sousespèces de *B. oleracea*: avec: *B. balearica* Pers. à Majorque, ssp. *insularis* Moris en Corse et en Sardaigne, *rupestris* Rafin en Sicile, *cretica* Lamk. en Grèce, *incana* Ten. en Etrurie ou encore, les *Astragalus* qui se rapportent au groupe d'*Astragalus sempervirens* Lmk. avec *A. balearicus* Ch. des Gymnésies *A. sirinicus* Ten ssp. *sirinicus* (Apennin, Dalmatie, Montenegro) et ssp. *genargenteus* (Moris) Briq. (Corse et Sardaigne), *A. massiliense* Lam. du littoral méditerranéen, *A. nevadensis* Boiss. (Pyrénées et Sierra Nevada), *A. ibrahiniamus* Maire (Maroc).

L'apocendémisme est relativement peu représenté dans les îles ouest-méditerranéennes et ceci n'a rien d'étonnant si l'on considère l'ancienneté de leur isolement. Néanmoins quelques apocendémiques ont été recensées: *Genista cinerea* (Will.) DC. ssp. *leptoclada* Bol. et Mol. tétraploïde aux Baléares alors que le type *G. cinerea* ssp. *cinerascens* (Lge.) Rivas-Mart. est diploïde. *Cerastium stenopetalum* Fenzl. ou *Linaria hepaticaefolia* (Poiret) Duby présentent un degré élevé de polyploïdie en Corse ou encore *Bryonia dioica* Jack. var. *angulosa* Lit. de Corse, *Santolina insularis* Genn. ex Fiori et *S. corsica* J. et F. endémiques cyrnosardes rattachées à *S. chamaecyparissus* L. (GARBARÌ, 1970a).

En résumé, si le caractère essentiel de la flore des îles tyrrhéniennes est celui d'une flore paléogène développée in situ, celle-ci n'est pas uniquement relictuelle comme pourrait le laisser supposer l'importance des paléo- et des patroendémiques ainsi que des schizoendémiques d'origine tertiaire. En effet, malgré

l'ancienneté indéniable de cette flore, l'existence d'apoendémiques et de microendémiques formées à partir de taxons représentés actuellement dans les îles indiquent une certaine activité du processus évolutif qui permet une microspéciation.

2. – LE DOMAINE SICILIEN

Tout autre est le domaine sicilien. La Sicile par sa position géographique aux confins des côtes italiennes et tunisiennes offre un intérêt tout particulier car sa flore, d'origine méditerranéenne dans sa plus grande partie, comprend cependant quelques espèces boréales et africaines qui sont en limite d'aire.

Les caractéristiques de la flore endémique sont, comme nous le verrons, ceux d'une flore en grande partie néogène, et ceci paraît normal d'ailleurs si l'on considère la paléogéographie de l'île. En effet, il faut attendre le milieu du Miocène pour que l'extrême nord de l'île soit émergé pour former avec le sud de la péninsule italienne une terre continentale. Au pliocène, une transgression marine liée à la réoccupation de Gibraltar recouvre une grande partie du territoire italien qui forme une série de terres plus ou moins séparées les unes des autres. La Sicile est encore en majeure partie immergée. Elle est complètement isolée de l'Italie. Elle se présente sous forme d'un territoire qui occupe tout le nord de l'île (Madonie, Caronie, Mte Peloritani) séparé d'un îlot situé dans le sud oriental par un large bras de mer. Au Pléistocène, une importante regression marine donnera à la Sicile à peu près sa topographie actuelle. L'érection de l'Etna date de cette époque. La flore endémique s'est formée à partir de éléments préexistants dans le nord de l'île ou venus d'autres territoires et elle s'est établie progressivement sur l'ensemble du pays et en particulier sur l'Etna. D'après les travaux de POLI (1965) sur la végétation de l'Etna, plus de 90% des formes endémiques recensées sur le volcan sont des microendémiques, des variétés pour la plupart. Les seules endémiques de rang spécifique occupent des aires plus vastes. Citons par exemple *Genista aetnensis* (Biv.) DC. qui se retrouve en Calabre, *Carlina macrocephala* Moris (Corse, Sardaigne, Sicile), *Robertia taraxacoides* (Loisel) DC. dont l'aire encore plus large s'étend des îles de Corse, Sardaigne, Elbe à la péninsule italienne depuis la Ligurie et le Piémont jusqu'en Calabre et en Sicile, *Berberis aetnensis* C. Presl (Corse, Sardaigne, Calabre, Sicile et Istrie).

Cependant la présence en Sicile et, notamment sur l'Etna, de formes endémiques typiques, même si elles sont en nombre réduit et qu'elles ne présentent qu'un faible degré de différenciation est d'un intérêt particulier lorsqu'on considère la récente formation du relief volcanique, la nature du substrat et la rigueur du climat.

Les relevés phytosociologiques de POLI sur l'Etna indiquent une très grande pauvreté floristique. Dans le *Rumici-Anthemidetum aetnensis*, groupement pionnier qui colonise les laves, les scories et les lapillis des pentes du cratère de l'Etna entre 2400 et 3000 m, sur les 13 taxons recensés dont les individus sont plus ou moins isolés entre les blocs des laves, 10 d'entr'eux sont considérés comme endémiques, les 3 autres appartiennent à des orophytes méditerranéens ce qui correspond à un pourcentage d'endémiques de plus de 75%.

Dans l'horizon supérieur de l'*Astragaletum siculi* compris entre 1800 et 2000 m, si l'auteur signale une vingtaine de taxons dans ses relevés, le pourcentage d'endémiques est encore de 50%. Enfin dans l'horizon inférieur de l'*Astragaletum siculi* (1625 m-1800 m) il y a une trentaine de taxons dont 30% d'endémiques.

Quelle valeur faut-il attribuer à ces endémiques? S'agit-il de néoendémiques bien adaptées à des biotopes spécialisés et à un climat particulier ou d'accomodats? Seules l'étude cytologique et des expériences de culture comparée des formes endémiques et des espèces auxquelles elles se rapportent pourraient le déterminer.

Signalons cependant que dans de nombreux pays, les botanistes ont fréquemment observé que les sols chimiquement mal balancés tels que les sols métallifères, les sols magnésitifères, les sols calaminaires étaient souvent riches en endémiques. En Grèce, nous avons été frappée de découvrir dans les éboulis serpentiniteux du Smolokas et dans d'autres massifs également de très nombreuses endémiques caractéristiques de ces sols telles que *Campanula hawkinsiana* Hauss. et Heldr., *Viola albanica* Hal., *Alyssum scardicum* Wettst., *Thlaspi epirotum* Hal., *Scorzonera doriae* Deg. et Bald., *Fritillaria graeca* Boiss. et Sprun. var. *thessala* Boiss. (QUEZEL 1967, CONTANDRIOPOULOS, 1966).

De même que sur serpentine, les endémiques abondent sur les rochers dolomitiques. Dans les Causses, en France, QUEZEL (1952) avait analysé le problème de la dolomie qui favorisait le développement d'espèces qui lui sont endémiques. En Turquie, dans les Causses d'Ermenek (Taurus de Cilicie), notre attention avait été attirée par la végétation des surplombs rocheux dolomitiques formée presque exclusivement d'endémiques (CONTANDRIOPOULOS 1972) et qui constituaient pour nous des «territoires privilégiés d'endémisme»,

Des études expérimentales ont été faites par DUVIGNEAUD et son école (1971, 1974, etc...) sur l'influence des «sols chimiquement mal balancés» sur la formation d'endémiques. Ils ont étudié plus spécialement les *Armeria* se rapportant au groupe de *A. vulgaris* Willd.

et de l'*A. alliacea* (Cav.) Hoffm. et ont pu mettre en évidence qu'il s'agissait de différences écotypiques. Par des cultures expérimentales comparées et des études sur la variation morphologique dans différentes populations d'*Armeria alliacea* (populations serpentiniholes et dolomiticoles) les auteurs ont montré que les populations se différenciaient nettement les unes des autres par le spectre de leurs caractères morphologiques. Les différences morphologiques sont génotypiques et se maintiennent en transplantation dans un milieu homogène. Nombreux seraient les exemples de différenciation associée à des sols chimiquement mal balancés. Citons en particulier les travaux de RIVAS MARTINEZ et COSTA (1969-70) sur le gypse et ceux de LEFEBVRE (1967) sur les sols calaminaires.

Aucun travail n'a été réalisé dans ce sens sur l'Etna, pas plus d'ailleurs qu'une étude cytotoxonomique d'ensemble sur l'endémisme sicilien. Il faut donc faire appel à des informations fragmentaires disséminées dans de nombreux ouvrages. Seule une note de LARSEN et LAEGAARD (1971) donne une liste de nombres chromosomiques pour des plantes récoltées en Sicile.

POLI avait remarqué qu'en Sicile, la variété endémique cohabitait souvent avec le type mais dans des biotopes généralement plus spécialisés. Par exemple *Rumex scutatus* L. fréquent dans les groupements à *Genista* se transformait en altitude pour donner à la limite supérieure de la végétation de l'Etna la variété *aetnensis* (J. et D. Presl) Ciff. et Giac. caractéristique du groupement pionnier du *Rumici Anthemidetum*. Cette variété cultivée au jardin botanique de Neuchâtel semble conserver ses caractères particuliers.

Pour les taxons étudiés du point de vue cytotoxonomique, l'endémisme de l'Etna se présente surtout comme un schizoendémisme inchoatif, donc comme un phénomène relativement récent, la variété ayant le même nombre chromosomique que le type. Citons *Rumex scutatus* L. var. *aetnensis* (Jork Presl) Ciff. et Giac. (FAVARGER, non publié), *Senecio squalidus* L. var. *aetnensis* (Janka) Fiori (AFZELIUS, 1924), (FAVARGER, non publié), *Anthemis montana* L. var. *aetnensis* (Schouw.) Fiori (LARSEN & LAEGAARDT, 1971, FAVARGER, non publié), *Satureia alpina* Scheele var. *aetnensis* Fiori (FAVARGER, non publié), *Scleranthus perennis* L. var. *vulcanicus* (Strob.) Beg. (FAVARGER, non publié), *Cerastium tomentosum* L. var. *aetneum* Janka (LARSEN & LAEGAARDT, 1971, FAVARGER, 1969, 1972). Seul *Astragalus siculus* Biv. semble être une apodémique (FAVARGER in KÜPFER, 1974).

Les seules endémiques de l'Etna qui présentent un caractère plus ancien sont, comme nous l'avons vu, des endémiques à plus large distribution géographique, de répartition tyrrhénienne ou centre

méditerranéenne telles que *Robertia taraxacoides* (Loisel) DC. ($2n = 8$ en Sicile, GARBARI et al., 1973, en Corse, CONTANDRIOPOULOS 1962, en Sardaigne MARTINOLI, 1950), *Genista aetnensis* (Biv.) DC. ($2n = 52$ en Sicile, FORISSIER, 1973), *Carlina macrocephala* Moris ($2n = 20$ en Corse, (CONTANDRIOPOULOS 1962), *Berberis aetnensis* C. Presl ($2n = 28$ en Corse, CONTANDRIOPOULOS 1962).

Enfin, il nous paraît intéressant de préciser que, pour des espèces à large distribution géographique chez lesquelles plusieurs races chromosomiques ont été décelées, le taxon qui habite la Sicile possède généralement le même nombre chromosomique que les plantes de la péninsule italienne, ce qui est une indication de l'origine de la flore insulaire. Par exemple chez *Lathyrus pratensis* L. les races diploïdes (LARSEN, 1957) se rencontrent dans l'Europe du nord et du centre et les polyploïdes en Europe occidentale et méridionale. Le taxon de Sicile est polyploïde. Pour *Lotus cytisoides* L. (LARSEN, 1958, HEYN & HERNSTADT, 1967, CARDONA 1973) chez lesquels deux degrés de polyploïdie ont été observés, le diploïde se trouve dans le bassin nord et centre méditerranéen (Espagne, Baléares, Corse, Yougoslavie, Grèce, Crète, Chypre, Sicile) alors que le tétraploïde habite les régions plus arides (Tunisie, Liban, Israël). Chez *Petrorhagia saxifraga* (L.) Link. le var. *gasparrinii* (Guss.) Ball et Heyw. de Sicile est tétraploïde comme le var. *saxifraga* d'Europe centrale et méridionale alors qu'en Corse et en Sardaigne seule une race diploïde a été recensée (FAVARGER, 1971).

Cette analyse partielle de l'endémisme sicilien, où n'ont été abordés que les problèmes posés par l'endémisme de l'Etna amène quelques remarques.

Le caractère dominant de l'endémisme de l'Etna est celui d'une flore néogène constituée en grande partie de microendémiques en voie de différenciation: schizoendémisme inchoatif et apoenémisme. Cette différenciation se produit à partir d'espèces planitaires sympatriques et est donc d'origine récente. Lorsque nous avons affaire à des mégaendémiques, celles-ci ont une distribution plus vaste, soit tyrrhénienne, soit localisée dans le sud de l'Italie et la Sicile. Nous avons vu qu'en Corse, au contraire, l'endémisme orophile était de caractère relictuel (patro- et schizoendémiques d'origine tertiaire dont les vicariants étaient allopatriques).

Cependant, si l'on considère l'ensemble de la flore endémique sicilienne, il serait faux de dire qu'elle est uniquement composée de taxons néogènes. Il y a aussi quelques endémiques de rang spécifique telles que *Leopoldia gussonei* Parl. (localisée sur la côte méridionale de la Sicile, Golfe de Gela) par exemple que GARBARI et DI MARTINO (1972) considèrent comme une patroendémique. Néanmoins si l'on se rapporte à «Nuova flora analitica italiana», 10%

seulement des taxons endémiques siciliens ont un rang spécifique. GARBARI (1974) insiste sur le nombre élevé de variétés endémiques de l'île.

3. — LE DOMAINE EGÉEN

Le domaine égéen est extrêmement diversifié. Il est composé d'une multitude d'îles qui n'ont pas eu la même paléogéographie. Aussi a-t-il été l'objet de nombreuses études en vue de préciser l'histoire de son peuplement et de son endémisme.

Les recherches de CREUTZBURG (1963, 1968) et de MEULENKAMP (1971) sur la paléogéographie de la Méditerranée orientale ont donné des bases solides pour une interprétation de l'endémisme égéen.

Les travaux de RECHINGER (1943, 1949, 1955, 1965 etc...), d'ECONOMIDOU (1969, 1973), de GREUTER (1965-70), de GREUTER et RECHINGER (1967), de PHITOS (1967), de YANNITSAROS (1969), de ZAFFRAN (1976) etc... ont permis d'inventarier la flore égéenne qui est assez bien connue. Ceux de RUNEMARK et all. (1960-74) ont abouti à des études approfondies de biosystématique dans certains groupes, expliquant le processus de formation d'endémiques et le pourquoi de leur distribution actuelle.

En effet, l'une des caractéristiques du domaine égéen est sa richesse en endémiques. Or leur distribution actuelle dans les îles égéennes avec les hiatus qui existent dans leur répartition serait assez déconcertante si l'on ne faisait appel à la paléogéographie de la Méditerranée orientale. FAVARGER (1974) qui a minutieusement analysé l'endémisme égéen écrit: «Ce qui frappe d'emblée dans la distribution des endémiques égéennes (et celle des taxons non endémiques) c'est qu'elle est apparemment désordonnée. Mais sous ce désordre se cachent des relations profondes».

Quelle a été la paléogéographie de la Méditerranée orientale? D'une façon très schématique, on peut dire que jusqu'au milieu du Pliocène, l'archipel égéen faisait partie d'une terre qui réunissait la Grèce à l'Asie mineure. Cette terre était limitée au nord par un lac qui couvrait la plus grande partie du nord de l'Egée et, au sud, par la mer crétoise qui la séparait d'une chaîne montagneuse sud égéenne réunissant les Balkans au sud de l'Anatolie et dont les îles de Crète et de Karpathos sont les vestiges. A la fin du Pliocène, une transgression marine venant du sud isole une terre continentale correspondant à l'ensemble des Cyclades «Kardägäis» GREUTER (1971). L'archipel actuel résulte de la dislocation du Kardägäis et s'est formé en plusieurs étapes au cours des périodes qui ont suivi. Des connexions

ont cependant subsisté entre certaines îles. Il semblerait que la Crète, elle-même fragmentée, soit restée isolée durant tout le Pliocène et le Pleistocène.

Durant la grande glaciation du Riss, une régression de la mer Egée a permis la réunion des îles du nord et de l'est de la Méditerranée orientale alors que l'ouest de la Crète communiquait avec le Péloponnèse. Le nord des Cyclades a dû être en contact avec l'Attique et l'île d'Eubée.

Au cours de la glaciation du Würm, si certaines îles côtières étaient encore réunies à la masse continentale grecque à l'ouest et turque à l'est, la plupart d'entre elles restaient isolées dessinant approximativement la carte géographique actuelle des Cyclades.

Or la distribution de la flore endémique reflète la paléogéographie de la Méditerranée orientale et illustre les relations antérieures qui ont pu exister entre les Cyclades et les îles les plus orientales de la mer Egée d'une part, entre les îles du sud des Cyclades et l'est de la Crète d'autre part.

RECHINGER (1950) distingue dans la Méditerranée orientale quatre régions phytogéographiques associées aux événements passés. (Pl. 3).

– Le domaine comprenant les îles du sud de la mer Egée avec la Crète et Karpathos, témoin d'une ancienne chaîne montagneuse et caractérisée par un degré élevé d'endémisme.

– Le domaine des îles occidentales de la mer Egée, qui bordent les côtes du Péloponnèse et de l'Attique, montre en gros une végétation semblable à celle de la Grèce continentale.

– Le domaine des îles orientales égéennes s'intègre dans la végétation de l'Asie mineure.

– Le domaine des Cyclades possède une flore pauvre en espèces de caractère méditerranéen.

Nous analyserons successivement deux problèmes: celui de l'endémisme crétois et celui des complexes d'espèces plus ou moins fortement diversifiées dans les îles égéennes.

a: L'endémisme crétois.

La Crète au milieu du tertiaire constituait donc une chaîne montagneuse réunissant les Balkans au sud de l'Anatolie et dont l'île actuelle est un vestige. Les récentes investigations de MEULENKAMP (1971) précisent qu'à partir du Tortonien, soit il y a une dizaine de



PI.3 : Division phytogéographique des îles égéennes
(RECHINGER 1951)

millions d'années, l'île fut scindée en plusieurs parties. La flore crétoise, isolée à partir du Miocène supérieur a donc pu continuer à évoluer sur place.

GREUTER (1972) estime à 9% le pourcentage d'endémiques crétoises en ne considérant que les taxons de rang spécifique. Ce pourcentage serait beaucoup plus élevé si on y ajoutait les taxons endémiques de rang systématique inférieur dont l'importance en taxinomie est loin d'être négligeable car ce sont eux qui renseignent le mieux sur les processus de différenciation et d'évolution.

La flore endémique crétoise, composée principalement de paléo et de patroendémiques paraît essentiellement relictuelle. La présence en Crète de taxons endémiques appartenant à des genres monospécifiques (*Petromarula pinnata* (L.) DC.), bispécifiques (*Lyrolepis diae* Rech.f. et *L. piae* Nord. (NORDEMSTAM 1960), à des sections monospécifiques (*Aster creticus* (Gand.) Rech.f.), à des espèces isolées taxinomiquement (*Petrorhagia dianthoides* (Sibth. et Sm.) Ball. et Heyw.) ou extrêmement localisées dans des aires relictuelles (*Sesleria dorfleri* Hay., *Alyssum lassiticum* Hal. (ZAFFRAN 1976) etc... témoignent de l'ancienneté de cette flore.

Par ailleurs, la répartition des endémiques communes à la Crète orientale, à Kos, à Karpathos et à quelques îles du sud des Cyclades (*Alyssoides cretica* (L.) Med., *Sedum creticum* Boiss. et Heldr. *Amaracüs tournefortii* (Sibth.) Benth., *Eryngium amorgineum* Rech.f., *Seseli crithmifolium* DC.) Boiss.) ou à la Crète occidentale et aux îles d'anti-Cythère et de Cythère (*Nigella stricta* Strid) et parfois au sud du Péloponnèse (*Sedum laconicum* Boiss. et Heldr. ssp. *insulare* (Rech.) Greut.) par exemple, concorde avec la séparation des deux secteurs crétois au Tortonien.

Mais si la caractère relictuel de la flore crétoise est indéniable, il serait faux de penser que toutes les espèces sont des reliques. Nous avons décelé quelques apoendémiques telles que *Bryonia cretica* L. ssp. *cretica* tétraploïde alors que *B. cretica* L. ssp. *dioica* (Jacq.) Tutin est diploïde ou encore *Campanula creutzburgii* Greut. octoploïde dont le taxon correspondant *C. erinus* L. est tétraploïde seulement.

GREUTER (op. cit.) définit en Crète deux types principaux de différenciation: une différenciation géographique et une différenciation écologique. La première étroitement liée à des facteurs historiques est consécutive à l'isolement. Elle concerne surtout les flores relictuelles. Nous avons déjà vu que la répartition des endémiques renseigne sur la paléogéographie et qu'en réalité la flore de la Crète orientale avait plus d'analogie avec celle des îles de Kos et de Karpathos qu'avec celle de la Crète occidentale dont les affinités étaient tournées vers les îles de Cythère et d'Anti Cythère. Mais dans

ces deux secteurs, à partir d'endémiques communes, se sont différenciées des microendémiques dans les îles séparées définitivement au Quaternaire. Citons par exemple *Silene ammophila* Boiss. et Heldr. de la Crète orientale remplacé à Karpathos par les ssp. *carpathos* Chowd. ou encore *Campanula saxatilis* L. de la Crète occidentale représentée à Cythère et à Anti-Cythère par le ssp. *cytherea* Rech. fil. et Phitos.

GREUTER accorde une grande importance à la différenciation écologique dans la formation d'endémiques crétoises. Analysant la composition floristique des montagnes de Crète, GREUTER constate qu'elle ne comprend qu'un petit nombre d'espèces reliques, endémiques ou orophytes de la Méditerranée orientale. Les autres espèces sont soit des taxons à large distribution géographique, qui se trouvent également dans les montagnes de la Grèce, soit des écotypes d'espèces planitiales qui auraient donné aux altitudes élevées des endémiques particulièrement bien adaptées à ces conditions de milieu. Il cite quelques 23 espèces planitiales ayant donné des écotypes endémiques en montagne. Par exemple:

plaine	montagne
<i>Linum arboreum</i> L. _____	<i>Linum caespitosum</i> Sibth. et S. M.
<i>Sedum creticum</i> Boiss. _____	<i>S. hierapetrae</i> Rech. fil.
<i>Teucrium gossipinum</i> Rech. fil. —	<i>T. alpestre</i> Sibth. et S. M.
<i>Satureia thymbra</i> L. _____	<i>S. biroi</i> Jáv.

Il est fort vraisemblable qu'en Crète, et parce que l'île est restée isolée depuis fort longtemps, les espèces planitiales aient donné naissance à des endémiques en montagne de même qu'une différenciation d'écotypes littoraux à partir d'espèces planitiales a été aussi observée, par exemple *Hypericum amblycalyx* Coust. et Gand. issu de *H. empetrifolium* Willd. espèce largement répandue dans la phrygana (CONTANDRIOPOULOS & LANZALAVI 1968). Notons que dans d'autres territoires tels que les Pyrénées (KÜPFER, 1974), les Alpes (FAVARGER, 1972) la Corse (CONTANDRIOPOULOS 1962) etc... dont la paléogéographie, il est vrai, est bien différente de celle de la Crète, les endémiques orophiles sont souvent des taxons relictuels à aire disjointe (*Lotus alpinus*, *Cerastium strictum*) et parfois des patroendémiques.

Si la flore endémique crétoise semble de caractère essentiellement relictuel (GREUTER pense que les populations sont devenues statiques et ont arrêté leur évolution) nous pensons qu'une analyse cytotoxonomique des endémiques crétoises et des vicariants plaine-montagne est indispensable pour mieux comprendre et interpréter l'endémisme de cette île.

b: L'endémisme égéen.

Contrairement à la Crète, le domaine égéen est pauvre en espèces et l'élément endémique est représenté en général par de grands groupes d'espèces localisées dans le secteur oriental de la Méditerranée et qui se sont différenciées plus tardivement sous l'influence de facteurs historiques (isolement) comme l'ont démontré les travaux de RUNEMARK, STRID, SNOGERUP, etc...

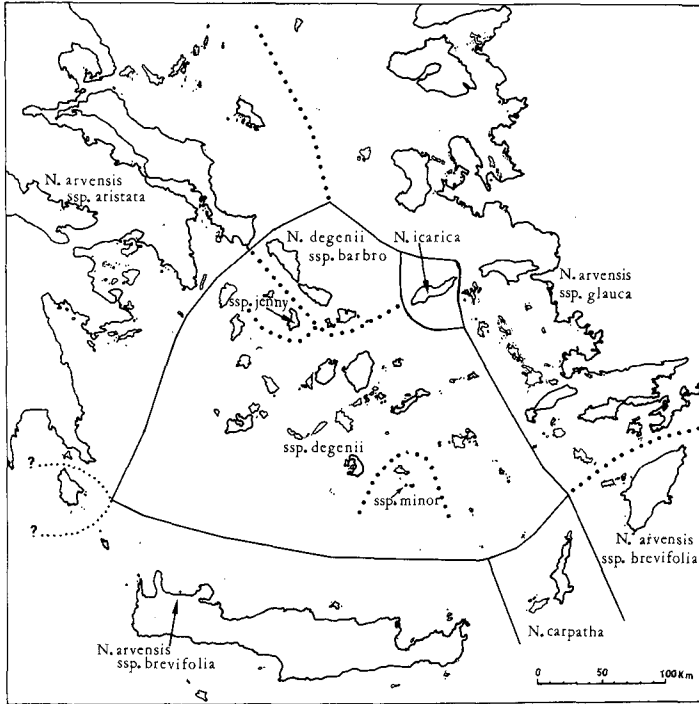
Si le caractère de l'endémisme crétois nous a semblé surtout passif, celui des Cyclades est très actif. Au Miocène, l'ensemble du domaine égéen devait être habité par des espèces plus ou moins polymorphes. L'isolement des îles égéennes au Pliocène a dû favoriser l'individualisation de petites races qui ont évolué indépendamment les unes des autres.

Par exemple, dans le groupe de *Nigella arvensis* L. dont les taxons sont diploïdes et que STRID (1970) a étudiés, l'espèce est représentée par 3 races vicariantes: les ssp. *aristata* (Sibth et S. M.) Nyman dans le sud de la Grèce, *arvensis* dans le nord de la Grèce et *glauca* (Boiss.) Terrace en Turquie occidentale et dans quelques îles orientales égéennes. Ces 3 taxons continentaux sont très homogènes et occupent des aires très vastes qui contrastent avec la complexité de l'aire égéenne. Dans le sud *N. arvensis* ssp. *brevifolia* Strid possède une répartition disjointe en Crète et à Rhodes, l'île de Cythère assurant la transition entre les 2 ssp. de *N. arvensis*, les ssp. *aristata* et *brevifolia*.

A l'intérieur des Cyclades, *N. arvensis* est représenté par *N. degenii* Vierh. qui lui est très étroitement apparenté et qui comprend plusieurs sous-espèces dans les îles, les ssp. *degenii minor* Strid, *jenny* Strid, *barbro* Strid, et par les espèces *N. carpatha* Strid et *N. icarica* Strid. (Pl. 4).

La distribution des différentes races égéennes de *N. arvensis* correspond aux divisions phytogéographiques de RECHINGER, c'est à dire à l'âge de l'isolement des îles.

Dans le complexe des *Erysimum* section *Cheiranthus* (L.) Wettst. qui ne comprend que des chasmophytes lignifiés dans le sud de la Grèce et dans les îles égéennes, SNOGERUP (1967) montre que le matériel de la Grèce continentale est pratiquement homogène (*E. corinthium* (Boiss.) Wettst.) alors que celui des îles est très hétérogène. Des taxons bien individualisés morphologiquement sont limités à une seule île, par exemple: *E. rhodium* Snog. à Rhodes, *E. naxense* Snog. à Naxos, *E. candidum* Snog. ssp. *candidum* (Crète), et ssp. *carpathum* Snog. à Karpathos, *E. senoneri* (Heldr. et Sart.) Wetts. ssp. *icaricum* Snog. à Icaria, ssp. *amorginum* Snog. à Amorgos; le ssp.



Pl. 4 : Distribution des taxons du complexe
Nigella arvensis (STRID 1970)

senoneri présente une distribution plus large dans les Cyclades et les Sporades. (SNOGERUP 1967). (Pl. 5).

Bien que la distribution des races de ces *Erysimum* ne se superpose pas exactement à celle des subdivisions phytogéographiques de RECHINGER, elle coïncide en partie. On pourrait donner encore de nombreux exemples tels que ceux des *Campanula* de la section *Quinqueloculares* étudiés par PHITOS (1965), des *Symphyan-dra* égéens (PHITOS, 1966), des *Crepis* qui se rattachent au *Crepis neglecta* L. (KAMARI, 1976), des *Allium* du complexe *A. ampeloprasmus* L. (BOTHMER, 1974), des *Leopoldia comosa* (BENZER, 1973), etc...

Parfois la différenciation a précédé l'isolement. On parlera alors d'une distribution fossile comme par exemple dans le groupe de *Scabiosa cretica* L. où l'aire de répartition des vicariants ne correspond pas aux territoires actuels d'isolement (GREUTER, 1965-70, contr. 10-12).

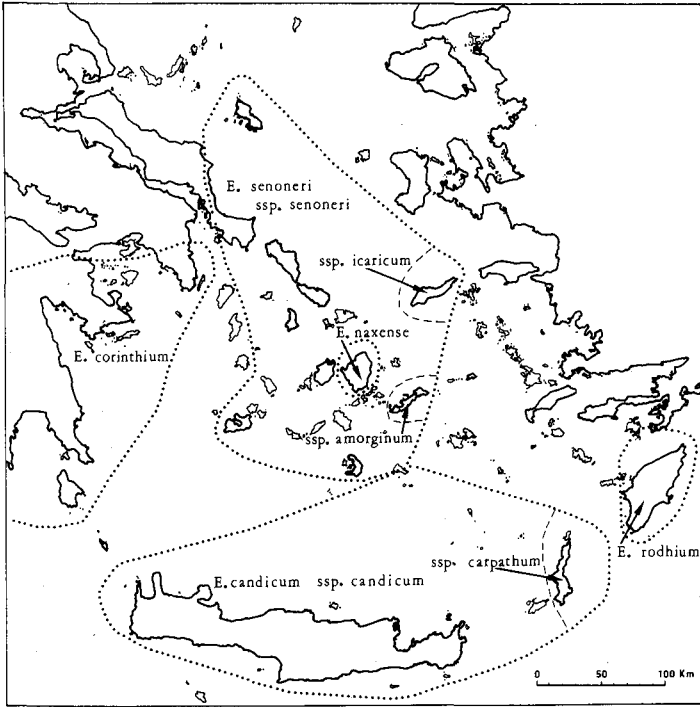
Dans les îles égéennes, la spéciation n'est pas forcément un phénomène ancien et peut se continuer sous l'influence de la dérive génique dans des populations très proches présentant un même habitat, mais isolées les unes des autres.

A propos des *Erysimum* de la section *Cheiranthus* SNOGERUP (op. cit.) a mis en évidence une microdifférenciation dans des populations habitant des falaises éloignées à peine de quelques kilomètres et entre lesquelles des barrières génétiques s'étaient déjà établies. L'auteur explique ce phénomène par le rôle de la dérive génique (genetic drift) qui, dans un système de populations isolées, contribue à fixer au hasard certains gènes.

En résumé, dans la Méditerranée orientale «de nombreux faits évoquent une spéciation graduelle très ancienne datant au minimum du tertiaire moyen et se traduisent parfois par une distribution fossile, d'autres au contraire attestent d'une évolution récente ou subrécente» (CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER 1974).

Dans les pages qui précèdent, nous avons essayé de dégager les différents aspects que revêtait l'endémisme insulaire dans trois domaines méditerranéens et de poser les problèmes que soulèvent la distribution des endémiques, leur mode de formation et le processus de différenciation.

Nous avons tenté de montrer tout le parti qu'on pouvait tirer des recherches cytotoxonomiques dans des territoires restreints. Elles permettent de mieux individualiser les taxons et d'établir la nature de leurs parentés. Il nous paraît très important d'étudier chaque fois plusieurs individus par population afin de déceler les microvariations



Pl. 5 : Distribution des taxons du genre *Erysimum*
 section *Cheiranthus* (SNOGERUP 1967)

intrastationnelles qui peuvent renseigner utilement sur la différenciation, et aussi de procéder à des cultures comparées.

La distribution géographique des endémiques, leur rang systématique et leur classification cytotaxinomique permet de séparer les flores relictuelles riches en paléo- et en patroendémiques (îles tyrrhéniennes et Crète) des flores plus jeunes (Etna, îles égéennes) caractérisées par un endémisme actif.

L'isolement a été le facteur prépondérant de conservation des flores paléogènes. Mais le schizoendémisme peut porter lui aussi les marques des événements passés car il nous renseigne, par la distribution des vicariants, sur les connexions qui ont pu exister entre différents territoires et, par le degré de spécialisation, sur l'ancienneté de cet isolement. Par exemple, les *Potentilla* du grex *crassinerviae* qui ne comprennent que des endémiques étroitement localisées, de rang spécifique, sont certainement plus anciennes que les sous-espèces vicariantes de *Nigella degenii*.

Les flores néogènes posent quant à elles, des problèmes qui sont loin d'être tous résolus.

Pour expliquer l'apocendémisme, naissance de taxons polyploïdes, on fait appel «au hasard», à un concours de circonstances qui engendrent une spéciation brusque permettant la formation d'un taxon polyploïde à l'intérieur d'une population (autopolyploïde), ou la rencontre de deux taxons qui se croiseront pour donner un allopolyploïde. Lorsqu'il y a des polyploïdes, on constate que ceux-ci sont en général plus dynamiques et plus agressifs que les taxons correspondants et occupent des aires plus vastes que ces derniers. Nous avons, en fait, davantage d'informations sur les qualités d'un polyploïde que sur les causes initiales de sa formation.

Le schizoendémisme inchoatif pose également des problèmes. Il se produit en général chez des espèces très polymorphes. Comment s'effectue cette microdifférenciation, cette spéciation graduelle qui insensiblement aboutit à des écotypes parfaitement reconnaissables, mais parfois différents les uns des autres, et quelles en sont les causes? La spéciation écologique par sélection est sans doute un facteur important, mais comme l'ont montré les recherches de DUVIGNEAUD et al. (1971; 1974) et celles de SNOGERUP (1967), elles n'expliquent pas pourquoi les populations d'*Armeria* métaléophiles ou d'*Erysimum* chasmophiles diffèrent les unes des autres. Pour le comprendre, il faut invoquer la dérive génique et l'isolement.

Un autre problème est posé par les paléo- et les patroendémiques très polymorphes montrant une grande amplitude écologique. Nous pensons en particulier à des endémiques cyrnosardes telles que *Stachys corsica* Pers. très répandue en Corse où elle abonde dans les lieux humides aussi bien dans la région inférieure qu'aux altitudes

élevées. Très isolée systématiquement, elle peut être considérée comme une paléoendémique et elle fait preuve par son polymorphisme et son amplitude altitudinale du dynamisme d'une néoendémique. *Hyacinthus pouzolzii* Gay = *Brimeura fastigiata* (Viv.) Chouard est considérée, sans doute à juste titre par GARBARI (1970) comme un taxon très ancien. Cependant cette espèce est très polymorphe en Corse et bien que montrant une préférence pour les altitudes élevées, elle se rencontre aussi à très basse altitude. Ces espèces malgré leur ancienneté semblent avoir conservé un potentiel évolutif considérable qui devrait leur permettre, dans des conditions favorables de sélectionner certains gènes susceptibles de fixer des écotypes.

N'oublions pas que la spéciation est un phénomène extrêmement lent qui demande quelques dizaines de milliers d'années. La faculté d'évoluer n'est pas non plus la même pour toutes les espèces.

«L'observation actuelle est une coupe dans le temps, elle surprend des groupes à différents stades de leur évolution». (CONTANDRIOPOULOS & FAVARGER, 1974).

SUMMARY:

ENDEMISM IN MEDITERRANEAN INSULAR FLORAS.

On the basis of cytotaxonomical investigations and palaeogeographic history of the Mediterranean Sea, the authors have studied endemism in the mediterranean islands in the three chief districts:

— *The west mediterranean district* with the tyrrhenian islands (Corsica, Sardinia and Balearic Isles) is characterized by a relictual endemism with predominance of palaeo-, patro- and ancient schizoendemisms. — *The central mediterranean district* with Sicily is very rich in neoendemisms with inchoative schizoendemisms and apoendemisms. — *The east mediterranean district* is more diversified. The Creta is characterized by an old endemism similar to tyrrhenian endemism whereas the Cyclades show a very active differentiation of endemics inside the numerous islands.

KEY WORDS: Endemism; insular floras, Mediterranean sea.

RESUME:

L'ENDEMISME DANS LES FLORES INSULAIRES MEDITERRANEENNES.

Sur la base d'investigations cytotoxinomiques et de l'histoire paléogéographique de la Méditerranée, les auteurs ont étudié l'endémisme dans les îles méditerranéennes dans les trois principaux

secteurs: – *Le secteur méditerranéen occidental* avec les îles tyrrhéniennes (Corse, Sardaigne) et les Baléares est caractérisé par un endémisme relictuel avec une prédominance de paléo-, de patro- et de schizoendémiques d'origine ancienne. – *Le secteur méditerranéen central* avec la Sicile est très riche en néoendémiques, notamment sur l'Etna avec des schizoendémiques inchoatives et des apoenémiques. – *Le secteur méditerranéen oriental* est plus diversifié. La Crète est caractérisé par un endémisme de type relictuel semblable à celui qui existe dans le secteur occidental tandis que les Cyclades montrent une différenciation très active des endémiques à l'intérieur des nombreuses îles.

REMERCIEMENTS

Nous exprimons nos très vifs remerciements à messieurs les Professeurs O. de BOLOS de Barcelone et C. FAVARGER de Neuchâtel pour les renseignements qu'ils ont eu la gentillesse de nous communiquer et à Mme VERLAQUE qui a exécuté les planches des cartes.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AFZELIUS, K. – 1924. Embryologische und zytologische studien in **Senecio** und verwandten Gattungen. **Acta Horti Bergiani** 8, (7), 123-219.
- ALVAREZ, W. – 1973. The application of Plate Tectonics to the mediterranean region. London.
- AUBOIN, J., BROUSSE, R. et LEHMAN, J. P. – 1967. Précis de Géologie II, Paléontologie – Stratigraphie. **Paris Dunod**.
- BENTZER, B. – 1973. Taxonomy, Variation and Evolution in Representatives of **Leopoldia** Parl. (Liliaceae) in Southern and Central Aegean. **Bot. Not.** 126, 69-132.
- BOLOS O. de, 1958. Grupos corológicos de la flora balear. **P. Inst. Biol. Apl.** 27, 49-71.
1969. La vegetación de las islas Baleares. V. Simp. Fl. Eur. Publ. Univ. Sevilla, 81-89.
- BORGEN, L. – 1969. Chromosome numbers of vascular plants of the Canary Islands, with special reference to the occurrence of polyploidy. **Nytt. Mag. Bot.** 16: 81-121.
- BOTHMER, R., Von. 1874. Studies in the Aegean Flora XXI. Biosystematic studies in the **Allium ampeloprasum** Complex. **Opera Bot.** 34, 1-104.
- BRAUN-BLANQUET, J. – 1930. L'origine et le développement des flores dans le Massif Central. **Ann. Soc. Linn. Lyon.** 76, 54-76.
- CARDONA, M. A. – 1973. Contribution à l'étude cytotaxonomique de la flore des Baléares, I. **Acta. Phytotax. Barcinonensi**, 14, 1-20.

1974. (Sous presse). Contribució a l'estudi citotaxonòmic de la flora de les Balears, II. **Col. Soc. Cat. Biol.**, 10-11 (Recap 1974).
1976. Contribució al estudio citotaxonomico de la flora de las Baleares, IV **Lagascalia** 6, (2), 265-274.
1977. Contribució a l'estudi citotaxonòmic de la flora de les Balears, III. **But. insp. Cat. Hist. Nat.** 41 (Sec. Bot., 2), 83-94.
- CONTANDRIOPOULOS, J. – 1962. Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. **Ann. Fac. Sc. Marseille**, 32, 354 pp.
1964. Recherches sur la flore endémique de la Corse et sur ses origines. **Rev. Gén. Bot.**, 71, 361-384.
1966. Contribution à l'étude cytotoxinomique des Campanulacées de Grèce, II. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 113, (9), 453-474.
1972. Contribution à l'étude cytotoxinomique des Campanulacées du Proche Orient, III. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 119, (1-2), 75-95.
- et FAVARGER, 1974. Problèmes posés par l'endémisme en Méditerranée. In La flore du bassin méditerranéen. Essai de systématique synthétique. **Coll. Intern. du C.N.R.S.**, n.º 235, 175-194.
- CREUTZBURG, N. – 1963. Die paläogeographische Entwicklung der Insel Kreta vom Miozän bis zur Gegenwart. **Kritika Chronika**, 15-16, 336-344.
1966. Die Südägäische Inselbrücke. Bau und geologische Vergangenheit. **Erdkunde** 20, 20-30.
- DUVIGNEAUD, P., LEFEBVRE, C., DENAEYER – de SMET, S. – 1971. Les *Armeria vulgaris* Willd. des sols métallifères ou chimiquement mal balancés. **Bull. Jard. Not. Nat. Belg.** 41, 69-80.
- DUVIGNEAUD, P., et LEFEBVRE, C. – 1974. Populations d'*Armeria alliacea* (Cav.) Hoffm. et Link. sur sols métallifères. **Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.** 107, 157-179.
- ECONOMIDOU, E. – 1969. Geobotanike ereuma nesou Skiathou. Futogeografia ton Boreion Sporadon. **Athens** (en grec).
1973. Contribution à l'étude de la flore et de la phytogéographie de l'île de Skopelos. Phytogéographie des Sporades du Nord, II. **Biol. Gall. Hell.** 5, 77-121.
- FAVARGER, C. – 1969. De caryologia Cerastiorum speciarum aliquat imprimis in Peninsula balcanica crescentium. **Acta Bot. Croatica** 28, 63-74.
1971. Relations entre la flore méditerranéenne et celle des enclaves à végétation subméditerranéenne d'Europe centrale. **Boissiera** 19, 149-168.
- 1972a. Contribution à l'étude cytotoxinomique de la flore des Appenins, II. Le groupe de *Cerastium tomentosum* L. **Saussurea**, 3, 65-71.
- 1972b. Endemism in the mountane floras of Europe. In VALENTINE, D. H. (Ed.): Taxonomy, Phytogeography and Evolution, 191-204, **Acad. Press. London and New York**.
1974. Progrès récents dans l'étude de l'endémisme végétal en Europe. **Lav. Soc. Ital. Biogeogr.** N.S., 4, 5-29.
- et CONTANDRIOPOULOS, J. 1961. Essai sur l'endémisme. **Bull. Soc. Bot. Suisse** 71, 384-408.
- FERNANDEZ CASAS, J. – 1973. Números cromosómicos de plantas españolas I. **Cuad. C. Biol.** 2 (1): 39-41.

- FONT QUER, P. – 1927. La flora de les Pitiusas y sus afinidades con la de la Península Ibérica. **Mem. R. Acad. Ciencias Barcelona**. 3ª epoca, 20, (4) 48pp.
- FORISSIER, R. – 1973. Recherches cytotoxinomiques préliminaires sur les genres **Lembotrops**, **Cytisus**, **Chamaecytisus**, **Genista** et **Chamaespartium**. **Bull. Soc. Neuch. Sc. Nat.** 96, 51-65.
- FURON, R. – 1961. Documents paléogéographiques pour servir à l'histoire du peuplement des îles méditerranéennes. Le peuplement des îles méditerranéennes et les problèmes d'insularité. **94e Coll. Intern. du C.N.R.S. Banyuls sur Mer**, 21-27.10.59.
- GAGNIEU, A., LINDER, R. et VOGGENDREITER, V. – 1973. Caryotypes de la flore insulaire de Tenerife. **Monogr. Biol. Canar.** 4: 126-133.
- GARBARI, F. – 1970a. Aspetti citotassonomici del contingente endemico apuano I. **Lav. Soc. Ital. Biogeogr. N.S.**, 1, 192-202.
- 1970b. Il genere **Brimeura** Salis. (Liliaceae). **Atti Soc. Tosc. Sc. Nat. Mem. Ser. B**, 77, 12-36.
1974. Cariologia, citogeografia, carilogia della flora italiana e suoi aspetti tassonomici. **Lav. Soc. Ital. Biogeogr. N.S.**, 4, 111-123.
- et Di MARTINO, A. – 1972. **Leopoldia gussonei** Parl. specie endemica siciliana. **Webbia**, 27, (1), 289-297.
- et TORNADORE, N., et PECORI, E. – 1973. Numero cromosomici per la flora italiana 151-161. **Inform. bot. Ital. Boll. Soc. Bot. Ital.** 5, (2), 161-169.
- GAUSSEN, H. et LEREDDE, G. – 1949. Les endémiques pyrénéo-cantabriques dans la région centrale des Pyrénées. **Bull. Soc. Bot. Fr.** 96, 57-83.
- GREUTER, W. – 1965-70. Beiträge zur Flora der Südägäis. Contributiones floristicae austro-argaeae 1-15: 1-7 **Candollea**, 20, 167-218. 8-9, **Bauhinia** 3, 243-254; 10-12, **Candollea** 22, 233-253; 13, **Id.** 23, 143-150; 14, **Id.** 24, 45-49; 15, **Id.** 25, 189-192.
1971. Betrachtungen zur Pflanzengeographie der Südägäis. **Opera bot. Sverige**, 30, 49-64.
1972. The relict element of the flora of Crete and its evolutionary significance. **Taxonomy, Phytogeography and Evolution**. ed. D.H. Valentine, Academic Press London-New-York.
- et RECHINGER, K.H. – 1967. Flora der Insel Kythera, gleichzeitig Beginn einer nomenklatorischen Überprüfung der griechischen Gefäßpflanzarten. **Boissiera** 13.
- HEYN, C.C. et HERNSTADT, T. – 1967. The **Lotus creticus** group. **Kew Bull.** 21, 299-309.
- KAMARI, G. – 1976. Cytotaxonomic study of the **Crepis neglecta** L. complex in Greece. **Patras**.
- KÜPFER, P. – 1974. Recherches sur les liens de parenté entre la flore orophile des Alpes et celle des Pyrénées. **Boissiera** 23, 322pp.
- LARSEN, K. – 1957. Cryptospecies in **Lathyrus pratensis**. **Bot. Tidsskr.** 53, (3), 291-294.
1958. Cytotaxinomial studies in **Lotus** IV. Some cases of polyploidy. **Bot. Tidsskr.** 54, 44-56.
- et LAEGAARD, S. – 1971. Chromosome studies of the Sicilian Flora **Bot. Tidsskr.** 66, 249-266.

- LEFEBVRE, C. — 1967. Etude de la position des populations d'*Armeria calaminaires* 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. de Bot. Belg.** 100, 213-224.
- MARTINOLI, G. — 1953. Studio citotassonomico dei generi *Hyoseris* e *Robertia* con particolare riferimento all'*Hyoseris taurina* G. Mar. sp. nov. (Asteraceae). **Caryologia** 5 (3), 252-278.
- MEULENKAMP, J.E. — 1971. The neogene in the Southern Aegean area. In A. Strid (ed.) Evolution in the Aegean. **Opera bot.** 30, 5-12.
- PAWLOWSKI, B. — 1965. De generis *Potentilla* L. serie *Crassinerviae* (Th. Pawl. nel non de taxis affinis) **Fragm. flor. et geobot.** 11, 1, 53-91.
1970 Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpathes. **Vegetatio**, 21 (4-6), 181-243.
- PHITOS, D. — 1965. Die quinquelokalären *Campanula* Arten **Ost. Bot. Zeit.** 112, (4), 449-498.
1966. Die gattung *Symphandra* in der Agäis. **Ber. Deutch. Bot. Ges.** 79, (5), 246-249.
- POLI, E. — 1965. La vegetazione altimontana dell'Etna, Flora et vegetatio italiana. **Memoria Catania**, 5, 263pp.
- POMEROL, Ch. — 1973. Stratigraphie et paléogéographie. Ere Cénozoïque. Doin Ed. Paris.
- QUEZEL, P. — 1952. Quelques aspects du problème de la végétation sur dolomite. **Rec. Trav. Labo. Bot. Géol. et Zool. Fac. Sc. Montpellier.** Sér. Bot. 5, 63-78.
1967. — La végétation des hauts sommets du Pinde et de L'Olympe de Thessalie. **Vegetatio** 14, (1-4), 127-228.
- RECHINGER, K.H. Flora Aegaea. **Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl.** 105, (1).
1949. Flora Aegaea Supplementum. **Phyton**, 1, 194-228.
1950. Grundzüge der Pflanzenverbreitung in der Agäis. **Vegetatio** 2, 55-119, 239-308, 365-386.
1951. Phytogeographia Aegaea. **Akad. Wiss. Wien, Math. Naturwiss. Kl. Denkschr.** 105, 1-208.
1955. Zur Flora der Kykladen. **Osterr. Akad. Wiss. Math. Naturwiss. Kl. Anz.** 92, 15-21.
1965. Der Endemismus in der griechischen Flora. **Rev. Roum. Biol. Sér. Bot.** 10, 135-138.
- RUNEMARK, H. et al. 1960-1974. Studies in the Aegean Flora, I-XXI. I) **Bot. Not.** 113, 421-450; II) **Id.** 451-457; III) **Id.** 114, 453-456; IV) **Id.** 115, 357-375; V) **Id.** 116, 323-325; VI) **Id.** 118, 104-122; VII) **Id.** 139-165; VIII) **Opera bot.** 13; IX), 14; X) **Bot. Not.** 120, 9-16; XI) **Id.** 84-94; XII) **Id.** 123, 52-60; XIII) **Id.** 121, 233-258; XIV) **Id.** 122, 38-56; XV) **Id.** 123, 52-60; XVI) **Opera bot.** 28; XVII) **Bot. Not.** 123, 371-383; XVIII) **Id.** 384-393; XIX) **Id.** 124, 399-418; XX) **Opera bot.** 33; XXI) **Id.** 34.
- SCHMID, E. — 1933. Beiträge zur Flora der Insel Sardinien. **Viertel-Jahresschr. der naturf. Ges. in Zürich**, 78, 232-255.
- SNOGERUP, S. — 1967. Studies in the Aegean Flora VIII. *Erysimum* sect. *Cheiranthus*, A: Taxinomy, B: Variation and evolution in the small population system. **Opera Bot.** 13, (70pp.) et 14, (86pp.).

- STEBBINS, G.L. — 1971. Chromosomal evolution in higher plants. E. Arnold ed. London. 1-216.
- STRID, A. — 1970. Studies in the Aegean flora XVI. Biosystematics of *Nigella arvensis* complex, with special reference to the problem of non adaptative radiation. *Opera bot.* 28, 1-169.
- WESTPHAL, M., ORSONI, J. et VELLUTINI, P. — 1976. Le microcontinent corso-sarde, sa position initiale: données paléomagnétiques et raccords géologiques. *Tectonophysics*, 30, 141-157.
- YANNITSAROS, A.G. — 1969. Συμβολή εις τὴν γνῶσιν τῶν χλωρίδων καὶ βλάστησῶν τῶν νησῶν τοῦ Κυθέρου. Athenai. (en grec).
- ZAFFRAN, J. — 1967. Note sur le genre *Launaea* Coss. en Afrique du Nord et au Sahara. *Ann. Fac. Sc. Marseille* 39: 195-210.
- ZAFFRAN, J. — 1976. Contributions à la flore et à la végétation de la Crète. I floristique. Univ. Provence Marseille.