

Marcel Barbero, Roger Loisel, Frédéric Médail & Pierre Quézel

## Signification biogéographique et biodiversité des forêts du bassin méditerranéen

### Résumé

Barbero, M., Loisel, R., Médail F. & Quézel, P.: Bio-geographical features and biodiversity of forests in the Mediterranean basin. – *Bocconea* 13: 11-25. 2001. – ISSN 1120-4060.

The biogeographical significance and the plant diversity of the Mediterranean forests are analysed, taking into account pre-steppic, pre-forest and forest communities. The authors have studied this biodiversity in various areas: either continental (North Africa, Syria-Lebanon, Greece, France) or insular (Crete, Cyprus, Corsica). These assessments are based on the total plant richness, the level of endemism *sensu lato* and the richness of phanerophytes. The results are discussed taking into consideration the environmental constraints (bioclimate, vegetation level, substratum diversity) and the regional biogeographic patterns, notably those linked to insularity. Broad-leaved forests show the highest plant richness and endemism level, notably at the humid supra-mediterranean belt. Alticolous forests with *Pinus* and *Abies*, and *Cedrus* forests exhibit also numerous endemovivariant species. Some substrata (serpentines, dolomites) appear to be more favourable to endemism and speciation processes.

### Introduction

La compréhension des mécanismes structurant la diversité végétale des forêts méditerranéennes constitue un problème complexe du fait de l'hétérogénéité des situations écologiques rencontrées, des multiples influences biogéographiques et des diverses pressions anthropiques s'exerçant sur ces communautés (ex. Quézel 1976, Barbero & al. 1990). L'état actuel des écosystèmes forestiers méditerranéens résulte en effet de la combinaison de processus paléogéographiques, climatiques, et écologiques (Quézel 1985a 1995), mais aussi d'un impact humain ancien et omniprésent qui a façonné les paysages forestiers et leurs diversités (Thirgood 1981, Pons & Quézel 1985, Quézel & Barbero 1990, McNeely 1994). Sont considérées comme méditerranéennes, les forêts soumises au bioclimat méditerranéen, quelles que soient la structure et la composition floristique des peuplements. Les multiples hétérogénéités biotiques du bassin méditerranéen engendrent aussi une palette très riche de phytocénoses forestières dont on trouvera de bonnes descriptions par ailleurs (Horvat & al. 1974, Quézel 1976, Seigue 1985, Quézel & Barbero 1985, Marchand 1990). Des synthèses récentes plus précises traitent des structures forestières au sein des îles

méditerranéennes (Quézel 1988, Barbero & al. 1995), des peuplements dominés par les pins (Barbero & al. 1998) ou les chênes sclérophylles (Barbero & al. 1991, 1992), tandis que les types éthologiques des chênaies sclérophylles ont aussi fait l'objet de comparaisons inter-communautés (Barbero & al. 1989, 1991).

Cependant, malgré la grande richesse spécifique et l'endémisme élevé de la flore du bassin méditerranéen, un des haut-lieu de diversité végétale à l'échelle du globe (Médail & Quézel 1997), aucune étude n'a examiné jusqu'alors les patrons liés à la diversité spécifique et à la biogéographie des principaux types de forêts méditerranéennes. Le présent travail a donc pour objectifs: de dresser une analyse biogéographique globale des éléments forestiers méditerranéens, et de comparer les richesses en espèces et en endémiques de diverses communautés forestières, pré-forestières ou pré-steppiques, en fonction de critères bioclimatiques, écologiques et géographiques.

## Methodes

Les communautés forestières analysées ont été sélectionnées sur la base: (i) des divers étages de végétation: infra-méditerranéen, thermo-méd., méso-méd., supra-méd., montagnard-méd., oro-méd., et alti-méd. (Quézel 1974, Quézel & Barbero 1982, 1985), (ii) du bioclimat (aride, semi-aride, sub-humide et humide) établi selon la classification d'Emberger (1939) affinée par Daget (1977), (iii) des essences forestières dominantes qui structurent les peuplements, (iv) de la nature du substrat, et (v) de la situation géographique. Afin de garantir au maximum une bonne homogénéité des données, les communautés retenues sont quasi-exclusivement celles étudiées et définies sur le pourtour méditerranéen depuis une trentaine d'années par trois des auteurs (M. B., R. L. & P. Q.) (en particulier: Abi-Saleh & al. 1976, Aimé & al. 1986, Barbero 1970, Barbero & Loisel 1983, Barbero & Quézel 1976, 1979, 1980, 1986, 1994, Barbero & al. 1971, 1976, 1981b, 1982, Boyer & al. 1983, El Hamrouni & Loisel 1979, Loisel 1976, Quézel & Barbero 1986, 1988, Quézel & al. 1987, 1992) ou par leur équipe (Gruber 1967, Gamisans 1976-1978, 1979, 1988, 1991, Dahmani-Megrerouche 1998, El Hamrouni 1994). Les peuplements sélectionnés se situent en Afrique du Nord (42), Syrie-Liban (21), Grèce (22), Crète (9), Chypre (9), Corse (12), et France continentale méditerranéenne (30), soit un total de 145 communautés forestières, pré-forestières ou pré-steppiques. Cet échantillonnage autorise des comparaisons entre les groupements (i) de Méditerranée occidentale et orientale, (ii) de Méditerranée septentrionale et méridionale, mais aussi (iii) entre les situations continentales et insulaires. N'ont pas été considérées ici les forêts de Macaronésie, car ces peuplements à dominante de laurifoliés, bien que de souche essentiellement méditerranéenne ou méridionale (Quézel 1995), ont une organisation sylvigénétique fort différente (Santos-Guerra 1990).

L'ensemble des relevés a été effectué selon la méthode phytosociologique développée par Braun-Blanquet (1932), et sur des surfaces généralement voisines de 100 m<sup>2</sup>. Pour chaque communauté, ont été dénombrés: (i) le nombre de taxons (espèces et sous-espèces), (ii) le nombre d'endémiques *sensu lato* (soit les endémiques et les sub-endémiques de la région considérée) c'est-à-dire les taxons à répartition restreinte ou morcelée dans la même unité biogéographique, et (iii) la richesse en ligneux dominants et associés, en se limitant aux phanérophytes de taille potentielle égale ou supérieure à 2 m (lianes exclues). La

nomenclature suivie est généralement celle proposée par le "Med-Checklist" (Greuter & al. 1984-1989), sauf indication contraire.

Des analyses statistiques de la variation de la richesse en espèces, en endémiques et en ligneux, en fonction des bioclimats, des types de forêts (décidues, sclérophylles et à conifères), des étages de végétation et des diverses régions ont été réalisées.

### Hétérogénéités et dynamique des forêts méditerranéennes

Soulignons tout d'abord l'instabilité génétique que présente un grand nombre d'essences forestières méditerranéennes, et en premier chef, les représentants des genres *Quercus*, *Pinus* et *Abies*. En effet, à peu près tous les représentants de ces genres sont susceptibles de s'hybrider entre eux, voire de présenter des phénomènes évidents d'introgession. Sans entrer dans le détail, les hybrides naturels sont légion, et il suffit de consulter les flores pour s'en convaincre: *Quercus* au Maghreb et dans la péninsule ibérique (ex. Maire 1961, Amaral Franco do 1990), ou encore en Méditerranée Orientale (Davis 1982). Ces hybrides sont parfois abondants et dynamiques: *Q. streimii* (*Q. pubescens* × *Q. sessiliflora*) par exemple sur les marges de la région méditerranéenne française, si bien que les déterminations précises deviennent quasi-impossible. Le cas de *Pinus brutia* et *P. halepensis* a été évoqué par ailleurs, comme celui de *P. sylvestris* et *P. uncinata* (Barbero & al. 1998). Pour les espèces ou les genres à aire disjointe, le problème est encore plus évident; par exemple à la suite de reboisements par les sapins ou les pins noirs méditerranéens, qui entraînent des phénomènes massifs de pollution génétique, avec les types autochtones. Ces phénomènes apparaissent d'ailleurs dans beaucoup d'autres genres (*Fagus*, *Sorbus*, *Prunus*, *Acer* etc.), et s'ils soulignent l'instabilité génétique d'un grand nombre d'espèces forestières méditerranéennes, il convient d'en tenir compte lors de l'introduction d'espèces allochtones, pour éviter d'éventuelles pertes dramatiques du capital biologique.

Dégradées par l'homme depuis la Préhistoire, la quasi-totalité des forêts méditerranéennes ne doit plus être considérée comme des forêts "naturelles" ou à plus forte raison "originelles", hormis dans quelques cas particuliers (protection par des communautés religieuses, lieux sacrés comme les marabouts). Rappelons que les forêts à caractère primaire présentent en général (Blondel 1995): (i) une grande diversité en ligneux et en herbacées, (ii) une structure verticale complexe comportant plusieurs strates de végétation, (iii) une importante nécromasse, (iv) une hétérogénéité spatiale à grande échelle, où coexistent des mosaïques de peuplements d'âge et de structure divers, et (v) une hétérogénéité à plus petite échelle, liée à des perturbations ponctuelles. Les perturbations s'exerçant à grande ou petite échelle sont en effet le garant de la dynamique forestière, mais aussi de la diversité écosystémique et spécifique. Trois grands types de perturbations qui opèrent à différentes échelles spatio-temporelle peuvent être distingués: (i) les perturbations localisées, comme les chablis, sont responsables des micro-hétérogénéités des peuplements, (ii) les perturbations induites par la faune, notamment les grands vertébrés herbivores, ont joué un rôle déterminant, et longtemps méconnu, dans les processus de "dynamique des taches", et (iii) les grandes perturbations abiotiques (incendies, tempêtes, inondations), qui se déroulent ordinairement sur des pas de temps assez longs, aboutissent à des transformations plus nettes dans le paysage forestier et à de profondes discontinuités dans l'organisation des peuplements, accélérées

par les impacts anthropiques accrus. Les adaptations des espèces et des systèmes forestiers méditerranéens aux perturbations, conduisent à définir l'existence de trois modèles d'occupation spatiale (Barbero & Quézel 1989, Barbero & al. 1990a, b): (i) le modèle expansionniste (*Pinus*, *Cedrus*), (ii) le modèle de résistance comprenant les essences sclérophylles (*Quercus*, *Argania*, *Tetraclinis*, *Olea*, *Ceratonia*, *Pistacia*), et (iii) le modèle de stabilisation représenté par les chênes à feuillage caduc et les divers sapins méditerranéens.

Sur le plan dynamique, trois ensembles majeurs doivent être dégagés (Barbero & al. 1990a, b): (i) les ensembles forestiers *sensu stricto*, constituent des structures de végétation métastables proches de la végétation potentielle et constituées d'espèces plus ou moins sciadophiles et nécessitant des sols évolués (humus de type mull); (ii) les ensembles pré-forestiers représentent en bioclimats per-humide, humide et sub-humide des structures de végétation anthropisées, véritables stades dynamiques transitoires (ex. pinèdes à *Pinus halepensis* ou *P. brutia*), tandis qu'en bioclimat semi-aride, ils constituent la végétation potentielle, le plus souvent sous forme de matorrals arborés; (iii) les ensembles pré-step-piques sont représentés par des formations arborées clairsemées, dont le sous-bois est infiltré d'espèces à affinité steppique; c'est le cas par exemple des groupements à *Argania spinosa* et *Acacia gummifera* du S.W. marocain, mais aussi à *Pinus halepensis* et *Juniperus phoenicea*, sur les marges sahariennes.

### Analyse biogéographique des éléments forestiers méditerranéens

L'analyse biogéographique des essences forestières actuelles présentes sur le pourtour méditerranéen peut contribuer à la compréhension des modalités de leur mise en place. Il est possible de distinguer, sur le plan floristique, divers ensembles biogénétiques et biogéographiques majeurs (Quézel 1985a, 1995): (i) un ensemble de souche européenne, holarctique et eurasiatique, de mise en place généralement récente et caractéristique des grands complexes continentaux septentrionaux, (ii) un ensemble de souche méridionale différencié au moins depuis le Mio-Pliocène, à partir de la flore des zones chaudes des blocs continentaux tropicaux, et (iii) un ensemble de souche méditerranéenne autochtone, individualisé plus ou moins *in situ* sur les marges de la Téthys puis de la Mésogée. Ces deux derniers ensembles constituent actuellement le fond floristique spécifique de la région méditerranéenne, et pour cette raison, sauf cas particulier, ils ne seront pas distingués ici.

#### Les éléments forestiers de souche eurasiatique

Cet ensemble, d'installation récente et souvent post-glaciaire, se développe surtout sur les franges septentrionales du bassin méditerranéen. Il est essentiellement constitué par des représentants des genres *Quercus* (type *sessiliflora* voire *pedunculata*), *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Fraxinus*, *Populus*, *Salix*, *Sorbus*, *Tilia*, actuellement largement développés en zone européenne, tandis que *Carpinus betulus*, *Castanea sativa*, *Fagus sylvatica*, voire *F. orientalis* sur les marges du golfe d'Alexandrette, sont localement présents. Les îles occidentales ont aussi constitué des refuges pour nombre d'essences forestières médio-européennes qui ont pu les coloniser au cours des phases glaciaires du Quaternaire, notamment la Corse (Reille 1975, Quézel 1988, Barbero & al. 1995). Il est probable qu'en Sicile, les

refuges à hêtre et à chênes caducifoliés européens ont été contemporains de ceux de Corse, tandis que les infiltrations importantes de tremble (*Populus tremula*) ont été plus récentes, même si sa présence sur les Babors en Algérie pose problème. Les représentants de ces éléments font pratiquement défaut sur les îles de Méditerranée Orientale, et restent toujours extrêmement rares dans la portion orientale du bassin. Toutes ces essences se rencontrent essentiellement dans les variantes climatiques froides à très froides des bioclimats méditerranéens humide voire per-humide, où elles participent aux structures de végétation méditerranéenne. Tel est le cas des chênes caducifoliés, du bouleau, des érables et du hêtre, mais aussi du sapin pectiné (*Abies alba*) qui a, sur les marges méditerranéennes de son aire, différencié un certain nombre d'écotypes particuliers (Dilger 1991, Ducci 1991). Dans certaines forêts peu perturbées, l'if (*Taxus baccata*) et le houx (*Ilex aquifolium*), essences sud-européennes, infiltrent les vieilles forêts de chênes vert ou pubescent ou les forêts mixtes montagnardes, jusqu'en Afrique du Nord (Barbero & Quézel 1994). Enfin, les espèces macaronésiennes de souche eurasiatique, ne sont pas totalement absentes: *Prunus lusitana* dans le Rif et la péninsule ibérique, et *Laurus azorica* (Barbero & al. 1981a) au Maroc.

#### *Les espèces endémiques de souche eurasiatique*

Les espèces de souche septentrionale ont donné naissance à quelques endémiques de valeur taxinomique médiocre qui jouent parfois un rôle significatif, notamment: (i) *Alnus viridis* subsp. *suaveolens*, en situation per-humide en Corse (Gamisans 1976-1978, 1991), (ii) *Betula aetnensis*, cantonné à l'étage supérieur forestier de l'Etna (Sicile), constitue un néo-endémique individualisé à partir de *Betula pendula*, (iii) alors que *Betula celtiberica* en Espagne centro-occidentale et *Betula fontqueri* en Andalousie et sur le Rif, se sont différenciés respectivement à partir de *B. pubescens* et de *B. pendula*. *Quercus petraea* subsp. *huguetiana* se localise en Espagne septentrionale, alors que diverses espèces de chênes caducifoliés, à statut taxinomique souvent imprécis, existent en Sicile, en Italie méridionale, dans la région égéenne, ou au Proche Orient: *Q. congesta* (incl. *Q. leptobalana*), *Q. sicula*, *Q. petraea* subsp. *pinnatiloba* (incl. *Q. cedrorum*)... Signalons également l'existence de nombreux ligneux associés, individualisés sur l'ensemble du pourtour méditerranéen, en particulier au sein des genres *Acer*, *Pyrus*, *Salix*: *Acer hyrcanum* subsp. *reginae-amaliae*, *A. lobelii*, *A. obtusatum* subsp. *neapolitanum*, *A. opalus* subsp. *granatense*, *Pyrus bourgaeana*, *P. gharbiana*, *P. longipes*, *P. mamorensis*, *Salix antiatlantica*, *S. salviifolia*, *S. xanthicola*.

#### **Les éléments forestiers de souche méditerranéenne**

Ils constituent les unités forestières dominantes de la région méditerranéenne (Quézel 1976, 1985a, Barbero & al. 1995). En fonction des répartitions géographiques actuelles, divers ensembles peuvent être distingués.

#### *Les éléments circum-méditerranéens*

Ils colonisent tout le pourtour méditerranéen où ils se cantonnent préférentiellement aux étages thermo- et méso-méditerranéens. Parmi ceux-ci, citons: *Arbutus unedo*, *Celtis australis*, *Ceratonia siliqua*, *Cercis siliquastrum*, *Erica arborea*, *Laurus nobilis*, *Myrtus communis*, *Olea europaea* var. *sylvestris*, *Phillyrea* sp. pl., *Pinus pinea*, *Pistacia lentiscus*,

*Quercus coccifera* s. l., *Rhamnus alaternus*, *Rhus oxyacantha*. Chez les conifères, *Juniperus phoenicea* (incl. *J. lycia*), pratiquement absent toutefois d'Anatolie, de Syrie et du Liban, est surtout thermo-méditerranéen, comme *J. macrocarpa*, tandis que *J. oxycedrus* se rencontre plutôt à l'étage méso-méditerranéen. Il est possible d'adjoindre à cet ensemble, *Pistacia atlantica* et *Ziziphus lotus*, éléments sud-circum-méditerranéens et irano-touraniens présents surtout en bioclimat semi-aride.

#### *Les éléments ouest et centro-méditerranéens*

Ce sont des arbres et arbustes largement ou irrégulièrement répartis dans le bassin occidental, et absents ou bien moins fréquents en Méditerranée orientale où ils ne forment que des groupements relictuels. *Quercus ilex* (incl. *Q. rotundifolia*), constitue le cas le plus remarquable, puisqu'il abonde dans la partie occidentale, mais demeure rare en Méditerranée orientale où quelques populations fragmentaires existent toutefois en Crète (Barbero & Quézel 1980) et en Anatolie (Akman & al. 1978-1979). *Q. suber* ne dépasse pas la péninsule italienne vers l'est. Chez les chênes caducifoliés, *Q. pubescens*, bien que représentant plutôt une espèce de liaison méditerranéo-européenne, du moins dans sa forme type, est certainement l'espèce la plus largement répandue puisqu'elle s'étend des Pyrénées à la mer Egée; *Q. pyrenaica* occupe une place appréciable en péninsule ibérique méditerranéenne, mais s'avère plus fragmentaire dans le Rif. Aux étages supra-montagnard-méditerranéens, mentionnons surtout: (i) *Q. faginea* s. l., chêne semi-caducifolié polymorphe, fréquent en Afrique du Nord et en péninsule ibérique, mais relictuel dans quelques vallons humides de Majorque, (ii) *Fraxinus dimorpha* sur les montagnes du Maghreb (mais présent également sur l'Himalaya), et (iii) *Alnus cordata* centré sur la région tyrrhénienne.

Chez les Conifères, *Pinus halepensis* très répandu dans la portion occidentale, ne joue qu'un rôle discret à l'est (Barbero & al. 1998), et sur les îles centro-méditerranéennes (Sicile Sardaigne, et Corse où il est d'origine anthropique selon Reille 1992), alors que *P. pinaster* s. l. calque sa répartition sur celle de *Quercus suber*. *Tetraclinis articulata*, est largement présent au Maghreb (Fennane 1987), mais aussi à Malte et dans la région de Carthagène (Espagne). Au montagnard-méditerranéen, il convient de citer *Pinus nigra* subsp. *mauritanica* et surtout les sous-espèces *clusiana* et *laricio*, largement présentes de l'Andalousie à la Calabre, mais aussi les races méditerranéennes de *P. sylvestris* et de *P. mugo* (Barbero & al. 1998), alors que *Cedrus atlantica* reste cantonné sur les montagnes nord-africaines. Enfin, *Juniperus thurifera*, espèce polymorphe (Barbero & al. 1994), bien développée sur les Atlas marocains et en Espagne centro-orientale, forme des groupements relictuels dans certaines vallées des Alpes maritimes et sud-occidentales (Barbero & Quézel 1986, Barbero & al. 1988), des Pyrénées (Gruber 1986) et de Corse (Gamisans & al. 1994).

Quelques autres espèces sont encore à signaler, en particulier aux niveaux thermo- et méso-méditerranéens: *Chamaerops humilis*, élément dominant des paysages dégradés du thermo-méditerranéen de l'Afrique du Nord et du sud de l'Espagne, est présent sur quelques îles tyrrhéniennes (Baléares, Sicile et Sardaigne) et de façon très relictuelle en Italie méridionale et sur le littoral méditerranéen français (Médail & Quézel 1996). *Rhus tripartitum* atteint la Sicile vers l'est, alors que *Buxus balearica* n'apparaît qu'en Afrique du Nord, en Espagne méridionale, aux Baléares et en Sardaigne, avec de rares stations dis-

jointes en Anatolie. *Osyris lanceolata* et *Lonicera arborea* ont une répartition ibéro-maghrébine.

#### *Les éléments est-méditerranéens*

Ce sont de loin les plus nombreux, et ils représentent quelques unes des essences majeures du bassin méditerranéen oriental, où ils restent cantonnés, à de rares exceptions près (*Carpinus orientalis*, *Fraxinus ornus*, *Ostrya carpinifolia*, atteignent en effet l'Italie, et même les Alpes maritimes pour les deux derniers).

Parmi les feuillus, les chênes représentent le contingent le plus important, citons parmi les sempervirents: (i) *Quercus calliprinos*, très proche de *Q. coccifera* est fréquent du thermo-méditerranéen au méditerranéen-supérieur, (ii) *Q. aucheri*, vicariant du chêne vert, apparaît à l'état fragmentaire en Turquie sud-occidentale, et dans les îles du Dodécanèse, aux étages thermo- et méso-méditerranéens (Akman & al. 1978-1979). Chez les chênes caducifoliés se rencontrent: (i) *Q. ithaburensis* s. l., chêne semi-caducifolié des grandes plaines alluviales d'Anatolie et du Prôche Orient, (ii) *Q. infectoria* s. l., semi-caducifolié vicariant de *Q. faginea* de Méditerranée Occidentale, présent de la Thrace à Israël, (iii) *Q. brachyphylla*, considéré parfois comme une simple race du chêne pubescent, présent aux étages thermo- et méso-méditerranéens en Grèce et en Anatolie occidentale (Barbero & Quézel 1976), (iv) *Q. anatolica*, lui aussi en général rattaché à *Q. pubescens*, mais écologiquement bien différent puisque localisé sur les marges des steppes anatoliennes potentielles, en bioclimat semi-aride froid et très froid (Akman & Quézel 1996); (v) *Q. cerris* (incl. *Q. pseudocerris*), voire *Q. frainetto* et *Q. trojana*, sont plutôt des espèces de liaison méditerranéo-sud-est européennes, mais jouent, le premier surtout, un rôle appréciable au Prôche Orient (Abi-Saleh & al. 1976, Chalabi 1980), alors que *Aesculus hypocastanus*, espèce balkanique résiduelle, est généralement sub-rupicole dans le Pinde (Quézel & Barbero 1985). Au sein des ripisylves, *Platanus orientalis* atteint à l'ouest la Sicile, et *Alnus orientalis* la mer Egée.

Chez les conifères, *Pinus brutia* et *Cupressus sempervirens* jouent un rôle important de la Crète au Prôche Orient (Quézel 1980). *P. brutia* reste inféodé aux niveaux altitudinaux inférieur et moyen, alors que le cyprès constitue en Crète la limite supérieure des forêts, en association avec *Acer sempervirens* et *Zelkova abelicea* (Barbero & Quézel 1980). *Pinus nigra* subsp. *pallasiana*, constitue une essence montagnarde-méditerranéenne majeure de Grèce et de Turquie, et *P. heldreichii* est présent sur l'Apennin méridional et en Grèce du nord, alors que *Cedrus libani* occupe essentiellement le Taurus et le Mont Liban (Quézel & Barbero 1985). *Abies cephalonica* et *A. borisii-regis* sont largement présents en Grèce (Barbero & Quézel 1975, 1976). *Juniperus excelsa* et *J. foetidissima*, constituent généralement la limite supérieure des forêts depuis la Grèce jusque sur l'Anti-Liban (Quézel & Barbero 1985) et même le Zagros pour le premier cité (Assadolahi & al. 1982).

D'autres phanérophytes, restant souvent au stade d'arbustes, participent aussi, à titre d'essences associées, à certaines communautés pré-forestières et forestières de Méditerranée orientale. Citons en particulier: *Arbutus andrachne*, *Juniperus drupacea*, *Pistacia palaestina*, *Styrax officinalis*. *Acer sempervirens* constitue un élément remarquable dont l'aire s'étend depuis la Grèce du sud et la Crète jusqu'à l'Anatolie sud-occidentale; l'espèce voisine, *A. obtusifolium*, le remplace à Chypre et au Proche-Orient.

*Les éléments méditerranéens endémiques à aire restreinte*

Les endémiques de souche méditerranéenne ou mésogéenne à aire restreinte, sont assez nombreux, en particulier sur les grandes îles méditerranéennes (Quézel 1988, Barbero & al. 1995). Le cas le plus remarquable est constitué par les sapins méditerranéens (Barbero et Quézel 1975, Quézel 1985b) avec plusieurs espèces affines, présentes depuis les marges du détroit de Gibraltar jusqu'au Liban (*Abies pinsapo*, *A. maroccana* incl. *A. tazzaotana*, *A. numidica*, *A. cilicica*) mais aussi les sapins pontiques en Anatolie septentrionale (Quézel & al. 1980). Chez les autres conifères il faut citer *Cupressus atlantica*, résiduel sur le Haut Atlas occidental, et *Pinus nigra* subsp. *dalmatica*. Parmi les feuillus, ne sont guère à signaler ici que *Quercus lusitanica*, présent de Tanger au centre-Portugal, *Q. afares* du Maghreb nord-oriental, et *Arbutus pavarii* endémique de Cyrénaïque. *Liquidambar orientalis*, remarquable relique pré-glaciaire, est localisé en Turquie sud-occidentale (Akman & al. 1993).

Quelques éléments forestiers endémiques de souche africaine (Quézel 1995) doivent être mentionnés, bien qu'ils ne jouent qu'un rôle marginal en région méditerranéenne, sauf dans le sud-ouest marocain où *Argania spinosa* et *Acacia gummifera* occupent une place appréciable (Barbero & al. 1982), associés localement à *Olea maroccana*, voire à *Dracaena draco* subsp. *ajgal*, récemment découvert dans l'Anti-Atlas occidental (Benabid & Cuzin 1997). Les autres espèces endémiques de souche méridionale s'avèrent peu nombreuses: *Phoenix theophrastii* (Greuter 1967), espèce voisine de *Phoenix dactylifera* et initialement considérée comme un endémique crétois, existe aussi en quelques points d'Anatolie sud-occidentale (Davis 1984, Yaltirik & Boydak 1991) et du Péloponnèse; *Securinega tinctoria* est localisé dans le centre et l'ouest de l'Espagne et au Portugal oriental. Enfin, le genre *Tamarix*, encore assez confus sur le plan taxinomique, individualise diverses espèces à répartition restreinte telles que *Tamarix boveana* et *T. passerinoides*.

Le cas des îles est remarquable, même si les espèces endémiques n'y jouent qu'un rôle physiologique limité, à moins de conditions édaphiques particulières (roches ultrabasiques). Seul *Pinus nigra* subsp. *laricio* qui colonise les étages supra-méditerranéen et montagnard de Corse, de l'Etna, mais qui est également présent en Calabre, constitue des peuplements bien individualisés. Les ligneux endémiques sont surtout bien représentés en Sicile avec: (i) *Abies nebrodensis* qui n'existe plus à l'état spontané que sur les monts de la Madonie près de Palerme (Morandini 1969), (ii) *Rhamnus lojaconoi*, très localisé sur la Madonie (Raimondo 1979), (iii) *Celtis aetnensis* présent sur le revers occidental de l'Etna, très proche de *Celtis tournefortii* et ne constituant sans doute qu'une race locale, et (iv) *Zelkova sicula*, endémique relictuel du revers nord-oriental du Monte Lauro (Di Pascale & al. 1992, Garfi 1997). En Crète, *Zelkova abelicea* est encore présent sur les trois grands massifs montagneux, en populations exiguës (Barbero & Quézel 1980). Sur les roches vertes de Chypre, *Cedrus brevifolia*, végète à l'étage méso-méditerranéen (entre 900 et 1200 m), en association avec *Quercus alnifolia* qui structure des peuplements étendus entre les niveaux méso-méditerranéen et méditerranéen-supérieur, entre 1200 et 1900 m (Barbero & Quézel 1979), alors que *Q. infectoria* subsp. *veneris* constitue quelques rares populations, surtout sur substrats marneux.

## Richesse spécifique et endémisme des forêts méditerranéennes

### Variations de la richesse floristique totale

Plus de 100 taxons ont été recensés dans les forêts de *Quercus calliprinos* et celles de *Cedrus libani* en Méditerranée orientale, dans les pinèdes montagnardes à *Pinus sylvestris* de France continentale, les châtaigneraies corses et au sein de diverses formations à chênes caducifoliés d'Afrique du Nord et de Grèce. A l'opposé, les cortèges floristiques les plus pauvres sont ceux de l'*Acero sempervirentis-Cupressetum sempervirentis* de Crète (25 taxons), de l'*Anagyro foetidiae-Quercetum venieris* de Chypre (27), les formations à *Juniperus phoenicea* de Grèce (29) et de l'*Ephedro cossonii-Acacieta gummi-ferae* (25) d'Afrique du Nord.

Sur le plan bioclimatique, le nombre de taxons est, en moyenne, significativement plus grand en ambiance humide (74,4) qu'en ambiance sub-humide (60,6); la plus faible moyenne (51,6) correspond aux formations développées au semi-aride. Au sein des étages de végétation, on observe un gradient croissant de la richesse floristique depuis le thermo-méditerranéen (56,5 taxons en moyenne) jusqu'au supra-méditerranéen (77,6) en passant par les formations méso-méditerranéennes (65,2). Le nombre de taxons chute dans les peuplements méditerranéo-montagnards et atteint une valeur moyenne (63,9) non significativement différente de celle rencontrée au méso-méditerranéen. Il est probable que les stress hydrique (à basse altitude) et thermique (à haute altitude) soient des facteurs limitant la richesse floristique dans les formations forestières et préforestières. Les formations décidues sont les plus riches avec 76,5 taxons en moyenne contre 63,9 dans les forêts de conifères et 57,4 dans les peuplements sclérophylles, les moyennes dans ces deux ensembles n'étant pas significativement différentes au seuil de 95 %. Sur le plan biogéographique, les peuplements syro-libanais sont les plus riches avec une moyenne de 81,7 taxons, puis viennent les formations de Corse (70,4), celles de France continentale (68,6), de Grèce (67,4) et d'Afrique du Nord (61,4). Les peuplements des îles de la Méditerranée orientale sont significativement beaucoup plus pauvres, avec respectivement 46,2 taxons pour la Crète et 43,3 pour Chypre.

### Variations de la richesse en endémiques

Le plus grand nombre d'endémiques *sensu lato* (22) se rencontre dans les chênaies à *Quercus canariensis* et *Epimedium perralderiana* d'Afrique du Nord, et dans les peuplements à *Juniperus foetidissima* de Chypre, au sein desquels 20 des 31 taxons observés sont endémiques. Riches encore sont les formations alticoles à *Quercus pseudocerris* de la région libano-syrienne (19 et 18 endémiques) ou les cédraies à *Senecio perralderiana* d'Afrique du Nord. C'est en France continentale que l'on rencontre le plus grand nombre de peuplements, surtout des pinèdes de *Pinus halepensis* ou des chênaies sclérophylles, dépourvus d'endémiques.

Comme la richesse floristique, le nombre d'endémiques par peuplement présente une variation marquée avec les divers paramètres mésologiques. En ambiance humide se rencontre le plus grand nombre d'endémique (6,3 taxons) alors que les peuplements semi-ari-

des et sub-humides (respectivement 4,6 et 4,4) ne se différencient pas par ce critère. Le nombre moyen d'endémiques montre un gradient croissant selon l'étage de végétation, parallèle à celui présenté par la richesse floristique, depuis les plus basses altitudes jusqu'aux plus hautes: 2,5 taxons au thermo-méditerranéen, 4,4 au méso-méditerranéen, 7,0 au supra-méditerranéen et 8,5 au méditerranéo-montagnard; seules les moyennes de ces deux derniers étages ne sont pas significativement différentes. Pour le type de forêts, les peuplements décidus (6,7 taxons en moyenne) et de conifères (6,05) sont les plus riches en endémiques, nettement plus que les formations à sclérophylles (3,8 seulement). Les roches vertes de Chypre (8,1 taxons en moyenne), d'Afrique du Nord (7,8) et de la région libano-syrienne (7,7) abritent les peuplements les plus riches en endémiques. Leur nombre moyen s'avère le plus faible en France continentale (1,2).

### Variations de la richesse en phanérophytes

Les chênaies à *Fraxinus ornus* de France continentale et les châtaigneraies corses renferment le plus de phanérophytes (29 ou 28). En Méditerranée orientale, se détachent les yeuseraies à *Arbutus andrachne* (25) et les chênaies à *Quercus frainetto* (26 et 25) de Grèce, ou les cédraies à *Cytisus drepanolobus* (25) et les sapinières à *Abies cilicica* (24) de la région libano-syrienne. Les plus pauvres en ligneux sont, en Afrique du Nord, les suberaies à *Myrtus communis* (2 phanérophytes), les chênaies à *Quercus pyrenaica* (2) ou les zéenaies à *Balansaea glaberrima* (3). Il faut aussi citer les pinèdes tunisiennes gypsophiles à *Limonium delicatulum* (9) et certaines hêtraies grecques (3). Le nombre de phanérophytes est significativement plus important au niveau des ambiances sub-humide (12,6) et humide (14,8) qu'au semi-aride (8,9). Le stress hydrique peut être évoqué pour expliquer ces différences mais il est probable que la pression humaine sur ces milieux moins favorisés doit également participer à cette régression du nombre de phanérophytes dans les zones les plus sèches. Le nombre moyen de phanérophytes culmine aux étages méso-méditerranéen (15,1) et supra-méditerranéen (14,3). Au-dessous (11,9 au thermo-méditerranéen) et au-dessus (10,2 au méditerranéen-montagnard), les stress climatiques limitent le développement de ce type de végétaux. Sur le plan de la nature des peuplements forestiers, les forêts décidues sont les plus riches en phanérophytes (14,9 en moyenne) mais elles ne se différencient significativement que des formations de conifères (11,6) qui ne peuvent être distinguées, au plan statistique, des sclérophylles (13,2). Les formations de France continentale avec 18,4 phanérophytes en moyenne et celles de la région libano-syrienne (16,3) offrent la plus grande richesse en phanérophytes. Les valeurs les plus faibles caractérisent les îles orientales et l'Afrique du Nord.

### Conclusion

Les forêts méditerranéennes, comparées à celles des régions médioeuropéennes, ressortent comme un des haut lieux de biodiversité végétale, tant en ce qui concerne les phanérophytes que les herbacées forestières endémiques qui se recrutent surtout chez les géophytes, notamment parmi les genres *Corydalis*, *Cyclamen*, *Epipactis*, *Fritillaria*, *Galanthus*, *Narcissus*, et *Paeonia*. Cette biodiversité est aussi sous-tendue par une riches-

se en endémiques relativement importante, qui rend compte de la variabilité des situations biogéographiques (avec l'influence prépondérante de l'insularité) et écologiques, de la fragmentation des aires continentales, souvent en liaison avec les actions anthropiques. Cependant, comparés aux autres milieux méditerranéens (en particulier, les pelouses, les matorrals, et les communautés rupicoles), les forêts ne ressortent pas comme les milieux de plus grande richesse et diversité floristiques en Méditerranée.

Pour le nombre de phanérophytes, les infiltrations des éléments eurasiens dans les forêts nord-méditerranéennes enrichissent significativement les cortèges arborés. Par contre, en Méditerranée orientale, les lignées autochtones contribuent à la forte diversité des phanérophytes. Si l'on considère les divers types de peuplements, les forêts caducifoliées présentent la plus grande richesse floristique totale et en endémiques, en particulier celles de l'étage supra-méditerranéen développées en ambiance humide; la bonne conservation des sols et les phénophases marquées expliquent en grande partie cette haute richesse. De même, les forêts orophiles de pins et sapins méditerranéens, et les cédraies sont remarquables par le haut niveau d'endémovariance. Enfin, certains types de substrats (roches vertes, voire les dolomies) constituent, comme dans la plupart des écosystèmes du monde, des lieux intenses de spéciation et d'endémisme. D'un point de vue sylvo-génétique, l'évolution actuelle de la biodiversité végétale des forêts méditerranéennes est aussi en grande partie déterminée par la nature des usages et non-usages, avec des situations fondamentalement différentes au sud et au nord de la Méditerranée (Barbero & al. 1990).

#### Références bibliographiques

- Abi-Saleh, B., Barbero, M., Nahal, I. & Quézel, P. 1976: Les séries forestières de végétation au Liban; essai d'interprétation schématique. — Bull. Soc. Bot. France **123**: 541-560.
- Aimé S., G. Bonin., A. Chaabane, R. Loisel & H. Saoudi, 1986: Notes phytosociologiques nord-africaines. Contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien. — Ecol. Medit. **12(3/4)**: 113-131.
- Akman, Y. & Quézel, P. 1996: Les steppes centro-anatoliennes; interprétation phytoécologique. 7ème Rencontres de l'Agence Régionale Pour l'Environnement. Journée Scientifique Internationale BIO'MES. A.R.P.E. — Marseille: 127-136.
- Akman, Y., M. Barbero, & Quézel, P. 1978-1979: Contribution à l'étude de la végétation forestière de l'Anatolie Méditerranéenne. Phytocoenologia **5(1)**: 1-79, **5(2)**: 189-276, **5(3)**: 277-346.
- , Quézel, P., Ketenoglu, O. & Kurt, I. 1993: Analyse syntaxonomique des forêts de *Liquidambar orientalis* en Turquie. — Ecol. Medit. **19(1/2)**: 49-57.
- Amaral Franco do J., 1990: *Quercus*. Pp.15-36 in: Flora Iberica. Castroviejo S. & al. (ed.). Vol. 2. Real Jardin Bot., C.S.I.C. — Madrid.
- Assadolahi F., Barbero, M. & Quézel, P. 1982: Les écosystèmes forestiers et préforestiers de l'Iran. — Ecol. Medit. **8(1/2)**: 365-373.
- Barbero, M. 1970: A propos des hêtraies des Alpes maritimes et ligures. — Ann. Fac. Sci. Marseille **44**: 43-78.
- & Loisel, R. 1983: Les chênaies vertes du sud-est de la France méditerranéenne; valeurs phytosociologiques, dynamiques et potentielles. — Phytocoenologia **11(2)**: 225-244.
- & Quézel, P. 1975: Les forêts de sapin sur le pourtour méditerranéen. — Anales Inst. Bot. Cavanilles **32(2)**: 1245-1289.
- & — 1976: Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. — Ecol. Medit. **2**: 3-86.

- & Quézel, P. 1979: Contribution à l'étude des groupements forestiers de Chypre. — Doc. phytosociol., nouv. ser. **4**: 9-34.
- & — 1980: La végétation forestière de Crète. — Ecol. Medit. **5**: 175-210.
- & — 1986: Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du Sud. — Lazaroa **9**: 255-275.
- & — 1989: Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. — Bull. Ecol. **20**(1): 7-14.
- & — 1994: Place, rôle et valeur historique des éléments laurifoliés dans les végétations préforestières et forestières ouest-méditerranéennes. — Ann. Bot. **52**: 81-133.
- , Benabid, A., Peyre, C. & Quézel, P. 1981a: Sur la présence au Maroc de *Laurus azorica* (Seub.) Franco. — Act. III Congr. OPTIMA. — Anal. Jard. Bot. Madrid **37**(2): 467-472.
- , —, Quézel, P., Rivas-Martinez, S. & Santos, A. 1982: Contribution à l'étude des Acacio-Arganietalia du Maroc sud-occidental. — Doc. phytosociol., nouv. ser. **6**: 311-338.
- , Bonin, G., Loisel, R., & Quézel, P. 1989: Sclerophyllous *Quercus* forests of the mediterranean area: ecological and ethological significance. — Bielefelder Ökol. Beitr. **4**: 1-23.
- , —, — & — 1990: Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the mediterranean basin. — Vegetatio **87**: 151-173.
- , Chalabi, N., Nahal, I. & Quézel, P. 1976: Les formations à conifères méditerranéens en Syrie littorale. — Ecol. Medit. **2**: 87-99.
- , Gruber M. & Loisel, R. 1971: Les forêts caducifoliées de l'étage collinéen de Provence, des Alpes maritimes et de la Ligurie occidentale. — Ann. Univ. Provence **45**: 157-202.
- , Hammoud, A. & Quézel, P. 1988: Sur la découverte dans les Alpes maritimes italiennes du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.). — Webbia **42**(1): 49-55.
- , Lebreton P. & Quézel, P. 1994: Sur les affinités biosystématiques et phytoécologiques de *Juniperus thurifera* L. et *Juniperus excelsa* Bieb. — Ecol. Medit. **20**: 21-37.
- , Loisel, R. & Quézel, P. 1991: Sclerophyllous *Quercus* forests in the Eastern Mediterranean area: ethological significance. — Flora Veg. Mundi **9**: 189-198.
- , — & Quézel, P. 1992: Biogeography, ecology and history of mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. — Vegetatio **99/100**: 19-34.
- Barbero M., R. Loisel & P. Quézel, 1995: Les essences arborées des îles méditerranéennes: leur rôle écologique et paysager. Ecol. Medit., **20** (1/2): 53-69.
- , —, —, Richardson, D. M. & Romane, F. 1998: Pines of the Mediterranean Basin. Pp. 153-170 in: Richardson D.M. (ed.) Ecology and biogeography of *Pinus*. — Cambridge.
- , Quézel, P. & Rivas-Martinez, S. 1981b: Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. — Phytocoenologia **9**(3): 311-412.
- Benabid, A. & Cuzin, F. 1997: Populations de dragonnier (*Dracaena draco* L. subsp. *ajgal* Benabid et Cuzin) au Maroc: valeurs taxinomique, biogéographique et phytosociologique. — C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences **320**: 267-277.
- Blondel, J. 1995: La dynamique de la forêt naturelle. — Forêt médit. **16**: 239-246.
- Boyer, A., Gamisans, J., Gruber, M. & Quézel, P. 1983: Les chênaies à feuillage caduc de Corse. — Ecol. Medit. **9**(2): 41-58.
- Braun-Blanquet, J. 1932: Plant sociology. — New-York,
- Chalabi, N. 1980: Aperçu phytosociologique, phytoécologique, dendrométrique et dendroclimatologique des forêts de *Quercus cerris* subsp. *pseudocerris* en Syrie. — Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III. — Marseille
- Daget, P. 1977: Le bioclimat méditerranéen: caractères généraux, modes de caractérisation. — Vegetatio **34**: 1-20.

- Davis, P. 1982: Flora of Turkey and the East Aegean. Vol. 7. — Edimburgh  
 — 1984: Flora of Turkey and the East Aegean. Vol. 8. — Edimburgh.
- Dahmani-Megrerouche M., 1998: Les chênaies vertes en Algérie. Approche syntaxonomique, bioclimatique et syndynamique. — Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III, Marseille.
- Di Pasquale G., Garfi, G. & Quézel, P. 1992: Sur la présence d'un *Zelkova* nouveau en Sicile sud-orientale (*Ulmaceae*). — Biocosme Méditerranéen **8(4)**-**9(1)**: 401-409.
- Dilger, J. L. 1991: Ecologie, sylviculture et production des sapinières du pays de Sault. — Pp. 269-281 in: Ducrey, M. & Oswald, H. (éd.). Sapins méditerranéens: adaptation, sélection et sylviculture. — Luxembourg.
- Ducci, 1991: Silver fir (*A. alba* Miller) of central and southern Apennines. — Pp. 87-102 in: Ducrey, M. & Oswald, H. (ed.). Sapins méditerranéens: adaptation, sélection et sylviculture. — Luxembourg.
- El Hamrouni, A. 1994: Végétation forestière et préforestière de la Tunisie. Typologie et éléments pour la gestion. — Rev. Régions Arides **6**: 1-299.
- & Loisel, R. 1979: Notes phytosociologiques nord-africaines. Contribution à l'étude de la tétraclinaie tunisienne. Les groupements des djebels Bou Kornine et Ressay. — Ecol. Medit. **4**: 133-139.
- Emberger, L. 1939: Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique du Maroc 1: 1.500.000. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel Zürich **14**: 40-157.
- Fennane, M. 1987: Etude phytoécologique des tétraclinaies marocaines. — Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III. — Marseille.
- Gamisans, J. 1976-1978: La végétation des montagnes corses. I-V. — Phytocoenologia **3(4)**: 425-498, **4(1)**: 35-131, **4(2)**: 133-179, **4(3)**: 317-376, **4(4)**: 377-432.
- 1979: Remarques sur quelques groupements végétaux assurant la transition entre les étages montagnards et subalpin en Corse. — Ecol. Medit. **4**: 33-43.
- 1988 ("1986"): Les forêts de *Quercus ilex* de Corse: étude phytosociologique et place dans la végétation. — Doc. phytosociol., nouv. ser. **10(1)**: 425-435.
- 1991: La végétation de la Corse. Pp. 1-391 in: Jeanmonod D. & H.M. Burdet (ed.). Compléments au Prodrome de la Flore Corse, annexe 2. — Genève.
- , Jeanmonod, D., Regato, P. & Gruber, M. 1994: Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) en Corse. Pp. 600-607 in: Jeanmonod D. & H.M. Burdet (ed.): Notes et contributions à la flore corse, X. — Candollea **49**: 600-607.
- Garfi, G. 1997: Première contribution à l'étude de *Zelkova sicula* (*Ulmaceae*) nov. sp., une relique de la flore tertiaire, endémique de la Sicile sud-orientale (systématique, caryologie, dynamique de la croissance, dendroécologie). — Thèse Doct. Sci., Univ. Aix-Marseille III. — Marseille.
- Greuter W., 1967: Beiträge zur Flora der Südägäis, 8-9. — Bauhinia **3**: 243-254.
- , Burdet, H. M. & Long, G. 1984-1989: Med-Checklist. 3 vol. — Genève & Berlin.
- Gruber, M. 1967: *Ostrya carpinifolia* Scop. dans le secteur préligurien. — Bull. Soc. bot. France **115**: 207-218.
- 1986: *Juniperus thurifera* L. à la montagne de Rié (Haute-Garonne). — Rev. Comminges **99**: 229-235.
- Horvat, I., Glavac, V. & Ellenberg, H. 1974: Vegetation Südosteuropas. Geobot. Selecta IV. — Stuttgart.
- Loisel, R. 1976: La végétation de l'étage méditerranéen dans le Sud-Est continental français. — Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III. — Marseille.
- Maire, R. 1961: Flore de l'Afrique du Nord. vol. 7. — Paris.

- Marchand, H. 1990: Les forêts méditerranéennes. Enjeux et perspectives. P.N.U.E., Plan d'Action pour la Méditerranée. — Les fascicules du Plan Bleu, 2. — Paris.
- McNeely, J. A. 1994: Lessons from the past: forests and biodiversity. — *Biodiv. Conserv.* **3(1)**: 3-20.
- Médail, F. & Quézel, P. 1996: Signification climatique et phytoécologique de la redécouverte en France méditerranéenne de *Chamaerops humilis* L. (*Palmae*). — *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences* **319**: 139-145.
- & — 1997: Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. — *Ann. Missouri Bot. Gard.* **84**: 112-127.
- Morandini, R. 1969: *Abies nebrodensis* (Lojac) Mattei. Publ. Inst. Sperim. Selvicoltura. — Arezzo
- Pons, A. & Quézel, P. 1985: The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the mediterranean region. — Pp. 25-43 in: Gomez-Campo C. (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. — *Geobotany* **7**.
- Quézel, P. 1976: Les forêts du pourtour méditerranéen. Pp. 9-33 In: *Note Techn. M.A.B., 2, UNESCO, Forêts et maquis méditerranéens: écologie, conservation et aménagements*. — Paris.
- 1979: La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. — *Forêt médit.* **1(1)**: 7-18.
- 1980: Biogéographie et écologie des Conifères méditerranéens. — Pp. 201-255 in: Pesson P. (ed), *Documents d'Ecologie Forestière*. — Paris.
- 1985a: Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. — Pp. 9-24 in: Gomez-Campo C. (ed.), *Plant conservation in the Mediterranean area*. — *Geobotany* **7**.
- 1985b: Les sapins du pourtour méditerranéen. — *Forêt médit.* **8(1)**: 27-34.
- 1988: Esquisse phytogéographique de la végétation climacique potentielle des grandes îles méditerranéennes. — *Bull. Ecol.* **19(2/3)**: 121-127.
- 1995: La flore du bassin méditerranéen: origine, mise en place, endémisme. — *Ecol. Medit.* **20(1/2)**: 19-39.
- & Barbero, M. 1982: Definition and characterization of mediterranean type ecosystems. — *Ecol. Medit.* **8(1/2)**: 15-29.
- & — 1985: Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n° 1, Méditerranée Orientale. C.N.R.S. — Paris.
- & — 1986: A propos des forêts de *Quercus ilex* dans les Cévennes. — *Bull. Soc. Linn. Provence* **38**: 101-117.
- & — 1988: Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de pin de Salzmann en France. — *Ecol. Medit.* **14(1/2)**: 41-63.
- & — 1990: Les forêts méditerranéennes. Problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. — *Acta Bot. Malacitana* **15**: 145-178.
- , — & Akman, Y. 1980: Contribution à l'étude de la végétation forestière de l'Anatolie septentrionale. — *Phytocoenologia* **8(3/4)**: 365-519.
- , — & Benabid, A. 1987: Contribution à l'étude des groupements forestiers du Haut Atlas oriental (Maroc). — *Ecol. Medit.* **13(1/2)**: 107-117.
- , — & Rivas-Martinez, S. 1992: Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-forestiers du Maroc Oriental. — *Studia Bot.* **10**: 57-90.
- Raimondo, F. M. 1979: *Rhamnus lojaconoi* nuova specie endemica della Sicilia. — *Giorn. Bot. Italiano* **113(5)**: 369-377.
- Rameau, J. C. & Olivier, L. 1991: La biodiversité forestière et sa préservation. Intérêt patrimonial de la flore, de la végétation et des paysages forestiers. — *Rev. For. France* **43** num. sp. 1991: 19-27.
- Reille, M. 1975: Contribution pollenanalytique à l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène de la montagne corse. — Thèse Doct. Etat, Univ. Aix-Marseille III. — Marseille.

- 1992: New pollen-analytical researches in Corsica: the problem of *Quercus ilex* L. and *Erica arborea* L., the origin of *Pinus halepensis* Miller forests. — *New Phytol.* **122**: 359-373.
- Santos-Guerra, A. 1990: Evergreen forests in the Macaronesian region. — *Nature Envir. Ser.* **49**. — Strasbourg.
- Seigue, A. 1985: La forêt circumméditerranéenne et ses problèmes. — Paris.
- Thirgood, J. V. 1981: Man and the Mediterranean forest. — New-York.
- Yaltirik F. & Boydak, M. 1991: Distribution and ecology of the palm *Phoenix theophrasti* (*Palmae*) in Turkey. — *Bot. Chron.* **10**: 869-872.

Adresse des auteurs:

Marcel Barbero, Roger Loisel, Frédéric Médail & Pierre Quézel, Institut Méditerranéen d'Ecologie et de Paléoécologie (C.N.R.S.), Université d'Aix-Marseille III, Faculté des sciences et techniques de Saint-Jérôme, Case 461, F-13397 Marseille Cedex 20, France.