

Frédéric Médail & Pierre Quézel

Conséquences écologiques possibles des changements climatiques sur la flore et la végétation du bassin méditerranéen

Résumé

Médail, F. & Quézel, P.: Conséquences écologiques possibles des changements climatiques sur la flore et la végétation du bassin méditerranéen. — *Bocconea* 16(1): 397-422. 2003. — ISSN 1120-4060.

Les écosystèmes du bassin méditerranéen constituent de remarquables ensembles-modèles pour l'étude des changements globaux, car la région méditerranéenne est une zone de transition sur le plan bioclimatique, et selon plusieurs études prospectives récentes les changements climatiques devraient avoir là des effets majeurs. Il est cependant très difficile, voire artificiel, de séparer les effets écologiques engendrés par les changements climatiques et atmosphériques de ceux occasionnés par les modifications du mode d'usage des terres, très variables selon les régions péri-méditerranéennes suite aux pressions anthropiques. Néanmoins, divers signaux climatiques et biologiques montrent que ce réchauffement climatique est déjà bien perceptible en région méditerranéenne. L'extension de végétaux indigènes thermophiles dans la partie septentrionale et d'espèces sahariennes au sud, conjointement à celle d'exotiques doit ainsi s'expliquer en partie par l'amélioration des conditions thermiques, et par l'augmentation des taux de CO₂ et d'azote atmosphériques. Au niveau des populations végétales, des changements phénologiques pourront modifier les interactions insectes-plantes et de nouvelles relations de prédation surviendront. La réponse des communautés végétales face à ces modifications environnementales ne sera pas univoque, mais il est probable que l'emprise spatiale de l'étage de végétation thermoméditerranéenne progressera nettement, surtout au nord. Les habitats a priori les plus menacés sont les secteurs littoraux, les zones humides, et les prairies de basse altitude, tandis que les groupements rupicoles et d'éboulis, très riches en végétaux rares et/ou endémiques, ne devraient subir que des changements modérés. Les formations arborées méditerranéennes connaissent déjà une augmentation significative de leur productivité et les réorganisations de composition floristique surviendront en fonction de la réponse individuelle des essences et de leur structuration génétique. A une échelle plus vaste, sont finalement envisagés l'impact de ces modifications climatiques au niveau des 10 «hotspots» de diversité et d'endémisme végétal du bassin méditerranéen, et les mesures de conservation durable à mettre en œuvre.

Introduction

Depuis plus d'une décennie, les conséquences biologiques des changements climatiques mondiaux ont alerté l'ensemble de la communauté scientifique (ex. Chapin & al. 2000; Hughes 2000; Sala & al. 2000). A la lueur des dernières indications pessimistes fournies

par les experts de l'IPCC (*Intergovernmental Panel on Climate Change*) (McCarthy & al. 2001), il apparaît légitime de s'interroger sur les impacts biologiques et écologiques induits par les modifications climatiques prévues devant affecter la région méditerranéenne. En effet, un récent scénario d'évolution de la biodiversité mondiale (Sala & al. 2000) indique que le bassin méditerranéen représente l'une des écorégions devant subir les changements les plus drastiques de biodiversité à l'aube de l'an 2100, en raison de l'action synergique de divers paramètres-clés (changements des modes d'usage des terres, modifications climatiques, augmentation des dépôts d'azote atmosphérique et de CO₂ atmosphérique). En regard de la grande richesse biologique et de l'originalité biocénotique de cette région, considérée comme un des hotspots mondiaux de biodiversité (Médail & Quézel 1997; Myers & al. 2000), il convient de bénéficier rapidement d'éléments tangibles pour évaluer et limiter l'érosion prévisible de cette biodiversité exceptionnelle. De plus, les écosystèmes du bassin méditerranéen constituent des ensembles-modèles pour l'étude des changements globaux (Lavorel & al. 1998), car cette région représente une zone de transition sur le plan bioclimatique, où les changements climatiques devraient avoir des effets majeurs, mais contrastés selon la latitude (Barbero & Quézel 1995).

En dépit de ces scénarios préoccupants, les impacts possibles des changements globaux sur la richesse spécifique, sur l'organisation de la diversité végétale, sur la structure des écosystèmes et leur répartition n'ont fait l'objet, à notre connaissance, d'aucune tentative de synthèse en région méditerranéenne. En effet, si les conséquences écologiques possibles des changements climatiques ont été abordées dans le détail pour certains écosystèmes de montagnes, notamment dans les Alpes (Ozenda & Borel 1991; Guisan & al. 1995; Beniston 2000), les régions méditerranéennes n'ont fait encore curieusement l'objet que de peu de travaux dans ce domaine (Moreno & Oechel 1995; Raschi & al. 1999; Cheddadi & al. 2001). Un bilan prospectif fouillé avait bien été réalisé par Le Houérou (1991), mais celui-ci exposait principalement les conséquences socio-économiques engendrées par l'augmentation de la démographie péri-méditerranéenne conjointement aux changements globaux.

En fait, parmi les scénarios possibles, il est bien difficile, voire illusoire, de se faire une idée précise de l'impact que pourraient avoir ces transformations sur la flore et la végétation, dans un laps de temps de l'ordre du siècle, c'est-à-dire relativement bref à l'échelle de la restructuration éventuelle des paysages végétaux méditerranéens. Néanmoins, à partir des informations disponibles, certaines tendances peuvent être brossées, que ce soit au niveau de la biologie des populations (interactions plantes-pollinisateurs, processus de dispersion par zoochorie), de l'écologie des communautés (impacts sur la richesse, la composition floristique, la productivité, les cycles de la matière, et les structures de végétation) ou de l'écologie régionale (modifications des conditions de milieu, translation des étages de végétation). Finalement, les implications de ces changements écologiques probables seront examinées dans l'optique d'assurer le plus efficacement possible les opérations pratiques relevant de la biologie de la conservation.

Les tendances générales des changements climatiques en région méditerranéenne

L'accroissement des émissions de gaz à effet de serre et d'aérosols d'origine humaine expliquent les changements climatiques actuels et prévus, dont les conséquences seront

vraisemblablement fortes en région méditerranéenne (Sala & al. 2000). Parmi ces gaz, le CO₂ et le méthane jouent un rôle majeur, sachant que la teneur en CO₂ atmosphérique a augmenté de 31% depuis 1750 à nos jours où elle est de 367 ppm. Les dernières estimations de l'IPCC pour 2100 ont été revues à la hausse, indiquant que le taux de CO₂ serait compris entre 540 et 970 ppm (McCarthy & al. 2001), entraînant une péjoration générale des changements climatiques.

L'augmentation des températures

Du point de vue thermique, les récentes estimations fournies par l'IPCC (McCarthy & al. 2001) sont nettement plus pessimistes que les précédentes, datant de 1995. Il est prévu en effet une augmentation inéluctable des températures, comprise au niveau mondial entre 1,4 et 5,8 °C d'ici 2100.

La température annuelle moyenne a déjà augmenté d'environ 1 °C sur un siècle dans diverses régions méditerranéennes comme à Chypre (Price & al. 1999) et en Espagne orientale (Piñol & al. 1998), soit des valeurs supérieures à l'élévation de 0,6 °C de la température moyenne du Globe depuis 1860. A Marseille, la moyenne des températures minimales du mois le plus froid de l'année a augmenté de 2 °C de 1880 à 1980 (Rathgeber & al. 1999). Dans l'ensemble, le XX siècle a été probablement le plus chaud depuis mille ans, sans que l'on puisse formellement imputer ceci aux seules activités humaines.

En région nord-méditerranéenne, le doublement du taux de CO₂ devrait engendrer une augmentation sensible des températures, comprise entre 2 et 3 °C, selon le modèle ARPEGE développé par Météo-France (Déqué & al. 1998). Une élévation plus forte, de l'ordre de 3 à 4 °C, est localement prévue en Languedoc-Roussillon en été, automne et hiver, tandis que les Alpes méridionales et les Pyrénées orientales connaîtraient un tel réchauffement uniquement en été (Déqué 2000). L'augmentation en cours des températures se répercute en mer Méditerranée occidentale, où un réchauffement de 0,12 °C a été mesuré entre 1959 et 1989 à 400 m de profondeur. Il n'est donc pas étonnant que de nombreux invertébrés marins thermophiles aient été recensés de plus en plus fréquemment ces dernières années dans le bassin nord-occidental (Francour & al. 1994). Le centre et le sud de la péninsule ibérique et l'Afrique du Nord seraient aussi nettement affectés en période estivale, avec une hausse des températures d'environ 3,5 °C. Par contre, la Méditerranée orientale subirait globalement une hausse plus modeste comprise entre 2 et 2,5 °C (Déqué & al. 1998), voire même selon certains modèles une tendance à un rafraîchissement explicable par une baisse de la température de surface de la mer (Pe'er & Safriel 2000).

Les variations de précipitations

Les prévisions concernant les changements des régimes et hauteur de précipitations restent beaucoup plus délicates à interpréter, et varient assez nettement d'un modèle à l'autre (Déqué & al. 1998). En Europe, les moyennes des pluies annuelles ne devraient pas varier beaucoup, sinon augmenter de façon saisonnière en raison du renforcement des phénomènes d'évaporation liés à l'élévation des températures. Tel serait le cas en particulier sur le revers septentrional de la Méditerranée, où les précipitations devraient s'accroître en hiver, faiblement diminuer en automne et au printemps, et rester globalement inchangées en été (Déqué 2000). En Provence, Ozenda & Borel (1991) soulignent qu'une augmentation de

3,8 °C de moyenne annuelle engendrerait une période de sécheresse de 5 mois (contre 3 actuellement) pour les régions côtières, tandis que celle des zones de transition entre les régions méditerranéenne et médio-européenne serait doublée, et même décuplée si les précipitations annuelles diminuent de 10%. Dans certains cas, l'analyse de longues séquences météorologiques comme celle de Montpellier (période 1835-1995) souligne déjà la baisse significative (-0,46 mm/an) des pluies de mai à août et l'avancée sur ces mois de l'isohyète 150 mm de 35 km à l'intérieur des terres en un siècle et demi (Hoff & Rambal 2000). Il est donc probable que la sécheresse estivale risque de s'accroître sur les marges septentrionales, dans des régions actuellement à climat non méditerranéen. Dans l'hypothèse d'un doublement du taux de CO₂, l'augmentation la plus nette des précipitations hivernales (30 à 50 % de pluies en plus selon les modèles) affecterait une grande partie du bassin méditerranéen, notamment une zone principalement maritime, comprise entre les Baléares et les côtes dalmates (Déqué & al. 1998); par contre, le Proche-Orient serait peu affecté et subirait même des pluies hivernales déficitaires (Pe'er & Safriel 2000). Au sud-ouest de la Méditerranée, la nette péjoration des précipitations estivales en Espagne et en Afrique du Nord devrait conduire à une accentuation des phénomènes de continentalité et donc de steppisation, voire de désertification. Ainsi au Maghreb, l'extension des zones désertiques paraît inéluctable, comme sur le revers méridional du Haut-Atlas Oriental où la limite de l'aire de végétation saharienne se superpose assez exactement avec l'isohyète des 150 mm (Quézel & al. 1994) et non plus des 100 mm, comme c'était le cas il y a encore une trentaine d'années. Par contre, la Méditerranée orientale, tout particulièrement la mer Egée et le Moyen-Orient, recevrait des pluies estivales de 30 à 50% supérieures aux actuelles (Déqué & al. 1998).

En fait, les impacts écologiques majeurs devraient provenir d'un changement des rythmes et de l'intensité des précipitations doublé d'une variabilité intra- et inter-annuelle accrue, avec une augmentation notable - qui a sans doute déjà débuté (Alpert & al. *in* Pe'er & Safriel 2000) - des pluies torrentielles, voire de tornades de type sub-tropical.

Les modifications de la couverture neigeuse et la fonte du permafrost

Les modifications de la couverture neigeuse risquent également d'être prononcées, comme le suggèrent deux modèles numériques développés par Météo-France (Martin 2000). Sur les franges des montagnes méditerranéennes françaises, la durée moyenne de l'enneigement à 1500 m serait réduite de plus de 40%, en considérant une augmentation des températures de seulement 1,8 °C; dans ce cas, le Mercantour (Alpes maritimes) ne connaîtrait en moyenne que 59 jours d'enneigement au lieu de 107 actuellement. Dans les Pyrénées orientales, la persistance du manteau neigeux serait réduite de 75 à 44 jours, selon la même modélisation (Martin 2000). Les autres montagnes méditerranéennes devraient subir un scénario semblable, voire aggravé pour les chaînes méridionales (Atlas marocains, Sierra Nevada, montagnes crétoises, Taurus, mont Liban), et les conséquences hydrologiques et écologiques seront sans nul doute importantes.

La fonte des zones gelées en profondeur constituant le permafrost, structure très résistante où la glace agit comme un liant, devrait avoir des conséquences géomorphologiques très importantes. Le permafrost est certes marginal en région méditerranéenne, mais il se rencontre au sommet des montagnes méditerranéennes à partir de 3000 m d'altitude, comme

par exemple sur les sommets de la Sierra Nevada. La sensibilité du permafrost à un réchauffement climatique est très élevée car la température moyenne de cette couche glacée n'est que légèrement inférieure à 0 °C. Ainsi, le réchauffement déjà observé (dans le cadre du projet PACE: *Permafrost And Climate in Europe*) de cette couche glacée pourrait engendrer des catastrophes naturelles importantes en haute montagne méditerranéenne, notamment de vastes glissements de terrain accompagnés de chutes de rochers et de blocs.

L'élévation du niveau de la mer

L'élévation actuelle du niveau moyen des mers, comprise entre 10 et 20 cm au XX siècle, résulte de l'expansion thermique de l'eau de mer et d'une fonte de certains glaciers et des icelandis. La remontée de la ligne des rivages méditerranéens pourrait osciller de 30 à 50 cm au cours du siècle prochain, avec des disparités régionales notables: entre 1992 et 1999 le niveau marin a crû de 5 à 10 mm par an dans le bassin occidental contre 15 à 25 mm dans la partie orientale, soit dans l'ensemble dix fois plus que la moyenne mondiale. L'impact écologique devrait cependant rester assez modeste par rapport à ce qu'a connu le monde méditerranéen au cours des dernières phases glaciaires, notamment celle du Würm où les fluctuations ont été de 100-120 mètres. Cette montée des eaux restant de toutes façons progressive, elle ne devrait pas affecter sensiblement les compositions floristiques des dunes littorales, des marais saumâtres juxta-littoraux, ou des rochers maritimes. Mais la restructuration des cortèges floristiques ne se fera que sur des espaces le plus souvent en régression, ou de surfaces restreintes, ce qui limitera théoriquement les déplacements ou les capacités de résilience des communautés. De plus, une accélération de l'érosion des falaises maritimes est à craindre (Paskoff 2000), or ces biotopes abritent bon nombre de végétaux endémiques (*Limonium, Armeria, Erysimum, Silene, Erodium...*).

Dans les grands deltas (Ebre, Rhône, Po, Nil), les bouleversements écologiques devraient être plus marqués car cette montée des eaux, affectant des zones basses, se combine à une nette diminution de l'apport des sédiments fluviaux; par exemple, le Rhône charriait annuellement 17 millions de tonnes de sédiments en 1850, contre seulement 5 millions de nos jours, ce qui va conduire à une extension des plans d'eau salée sur de vastes territoires camarguais. Ces déficits alluvionnaires accentuent les reculs de côtes, comme à l'extrémité du delta du Nil où le promontoire de Rosette régresse de 150 m par an. Tout ceci entraîne une fréquence accrue des surcotes marines, donc des inondations et de la salinisation des terres et des nappes d'eau douce (Paskoff 2000). Une régression notable des vastes zones humides côtières dulçaquicoles est ainsi à craindre, tout particulièrement sur les côtes alluviales basses des deltas et lagunes (Figure 1).

Les autres phénomènes climatiques

Plus que les variations climatiques moyennes et progressives prévues par les divers modèles, ce sont les événements climatiques extrêmes et abrupts qui conduiront à des modifications profondes, à la fois géomorphologique et écologique, de certains paysages méditerranéens. Ces phénomènes sont encore plus délicats à évaluer et modéliser, qu'il s'agisse de l'accroissement de la force des vents, de la fréquence des tempêtes ou de celle des crues. Malgré tout, la plupart des scénarios s'accordent sur la nature plus impétueuse des événements climatiques sur le proche Atlantique et en Europe (Déqué 2000). En outre,

l'absence de modifications des moyennes climatiques annuelles peut masquer des variabilités saisonnières exacerbées, comme cela a été montré en Israël (Ben-Gai & al. 1999). Plusieurs phénomènes climatiques ont trouvé leur paroxysme lors de la dernière décennie du XX siècle, occasionnant des épisodes de type catastrophique sur le pourtour méditerranéen. Ces événements extrêmes se répercutent au niveau géomorphologique en favorisant les érosions hydriques et éoliennes, déjà particulièrement préoccupantes dans les pays du Maghreb où le tapis végétal est profondément déstructuré.

La constante augmentation des gaz à effet de serre, en particulier de l'ozone lors des périodes estivales, engendre des pollutions atmosphériques sévères dont les effets ont été mis en évidence ces dernières années dans plusieurs peuplements forestiers situés près de grandes agglomérations méditerranéennes (Garrec 1999).

Impacts des changements climatiques sur les structures de végétation méditerranéenne

Conséquences sur l'organisation des étages de végétation

L'impact de l'élévation des températures pourrait se solder par une extension vers le nord de la région méditerranéenne. En effet, une augmentation des températures annuelles moyennes de l'ordre de 3 °C déterminerait un décalage altitudinal d'environ 545 m (3 °C x 100 m / 0,55 °C), soit quasiment l'amplitude d'un étage de végétation. Ozenda & Borel (1991) ont estimé qu'un réchauffement de 1 °C entraînerait un déplacement d'environ 200 km vers le nord des ceintures bioclimatiques et ensembles de végétation, ce qui est compatible avec le déplacement moyen des isothermes climatiques de 120 km constaté au XX siècle en Europe avec un réchauffement de 0,8 °C. Soulignons que retenir ces translations d'écosystèmes constitue uniquement une base de travail simplificatrice puisque, suivant Whittaker (1975), on ne peut pas considérer que les communautés forment des entités fixes de composition spécifique figée qui migrent *in extenso* en réponse aux changements environnementaux. Les données paléocologiques suggèrent d'ailleurs que la réponse des végétaux aux changements du Pleistocène a été surtout individuelle (ex. Huntley 1991; Birks & Line 1993).

Si un réchauffement annuel de 3 °C devait être observé dans la partie nord-méditerranéenne, l'étage méso-méditerranéen céderait donc la place à un étage thermo-méditerranéen sur la quasi-totalité de son aire. Même, si ces valeurs thermiques restaient plus modestes, l'impact serait loin d'être négligeable, le thermo-méditerranéen s'étendant alors en France méridionale, en Catalogne, en Italie centro-septentrionale, entre le bord de mer et 300 m d'altitude en moyenne, ce qui conduit au schéma actuellement en place en Algérie septentrionale sub-humide et humide. Par contre, l'étage méso-méditerranéen devrait dépasser largement les marges méditerranéennes actuelles, notamment en France dans la vallée du Rhône au seuil de Naurouze, mais aussi sur les reliefs où il pourrait atteindre 500 à 600 m d'altitude; des processus analogues s'appliqueront sans doute à la péninsule ibérique, à l'Italie et aux Balkans. Ces modifications devraient permettre une progression altitudinale et latitudinale sensible des lignées méditerranéennes, en particulier des pins et des génévriers méditerranéens, du chêne vert et du chêne pubescent, mais aussi de nombreux végétaux thermophiles de leur cortège. Parallèlement, une remise en activité dynamique de certaines colonies xéothermiques actuellement résiduelles (ex. Luquet 1937), notamment à

Quercus ilex, *Q. coccifera*, *Rhamnus alaternus*, *Phillyrea spp.*, *Juniperus spp.*, doit être envisagée. Plus en altitude, une remontée de la limite supérieure des arbres est probable car la limite actuelle se situe 300 à 400 m plus bas par rapport aux potentialités écophysiologiques des ligneux alticoles qui peuvent croître jusqu'à 2400-2500 m, au moins dans les Alpes méridionales (Barbero & Quézel 1995). Cette limite, abaissée par l'action de l'homme et de ses troupeaux durant des siècles (Talon & al. 1998), tend à nouveau à s'élever, mais cette remontée ne saurait être interprétée comme une résultante climatique seule mais plutôt comme la conséquence de la diminution des pressions pastorale et humaine.

Sur le revers sud, cette élévation des températures ne devrait *a priori* pas modifier profondément les structures de végétation qui continueraient à appartenir à un étage thermoméditerranéen chaud plutôt que tempéré, sans toutefois que les conditions d'apparition d'une flore et d'une végétation de type infra-méditerranéen soient possibles, sauf très localement sur le littoral nord-marocain, en raison d'une trop faible océanité du climat. En montagne, les limites théoriques des étages de végétation devraient aussi s'élever de plusieurs centaines de mètres, mais les variations de la végétation seront surtout déterminées par les critères pluviométriques. Dans ces conditions, il est possible que l'étage le plus alticole des montagnes méditerranéennes, l'alti-méditerranéen, présent en particulier sur les chaînes du Haut-Atlas et du Taurus (Quézel 1974), soit sérieusement affecté par ces changements puisque les possibilités de migration altitudinale des espèces et des communautés seront évidemment fort réduites.

Les conséquences du réchauffement climatique pourraient par ailleurs varier en fonction des régimes thermiques: si cette augmentation des températures moyennes annuelles est la conséquence d'un simple déplacement parallèle des maxima et des minima, son impact sera moins important sur la flore et la végétation, que s'il résulte de leur décalage respectif vers les hautes et les basses températures, ce qui répondrait à une augmentation des phénomènes de continentalité. Ces derniers s'avèrent peu probable dans les zones littorales, mais toujours possibles plus à l'intérieur, où ils conduiront à l'accentuation des phénomènes de steppisation, notamment en Espagne, en Anatolie, au Maghreb et au Proche-Orient. En zone aride, les processus de désertisation s'accroîtront.

Conséquences sur les divers types d'écosystèmes méditerranéens

Même s'il survient des changements climatiques conséquents, les transformations des paysages resteront sans doute longtemps minimes, du fait des phénomènes de résilience caractéristiques du capital biologique méditerranéen. Sauf cas très exceptionnels, les éventuelles modifications climatiques prévues ne paraissent pas devoir être assez brutales pour affecter sensiblement les cortèges floristiques en place, tout à fait capables en quelques décades, de migrer vers des territoires plus favorables, notamment sur le plan thermique. Mais les conséquences du «changement global» seront bien entendu différentes selon le type d'écosystème considéré. La sensibilité des communautés végétales variera en fonction des situations géographiques et topographiques, des compositions floristiques et de la magnitude des nouvelles interactions trophiques. Les changements seront donc vraisemblablement complexes et subtils, car les diverses variables climatiques n'auront pas les mêmes effets d'un site à l'autre, puisqu'il existe généralement un facteur climatique limitant principal pour un type de communauté végétale donné.

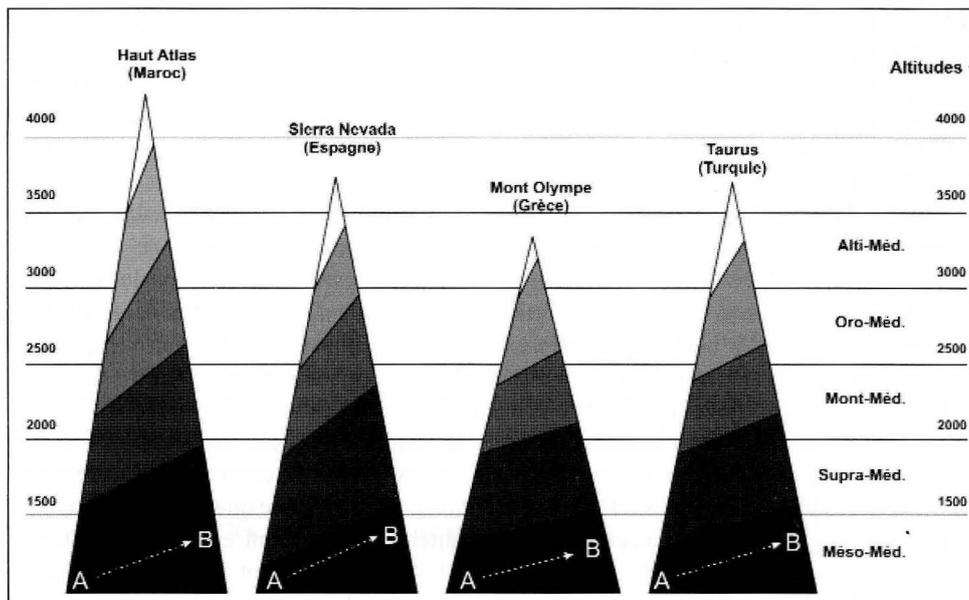


Fig. 1. Représentation schématique des décalages altitudinaux possibles pour les étages de végétation du versant sud de quelques hautes montagnes méditerranéennes, dans le cas d'une élévation des moyennes thermiques annuelles de 3 à 4°C. A : situation actuelle ; B : situation en cas de l'élévation des températures.

Les formations arborées méditerranéennes

Les forêts méditerranéennes présentent un intérêt certain du point de vue de leur richesse spécifique, autant au niveau des essences qui les constituent que des espèces qui participent au cortège des habitats qu'elles individualisent (Quézel 1974; Barbero & al. 2001). C'est ainsi, que ces forêts sont constituées par près de 290 espèces arborescentes, dont 201 exclusives ou très largement préférentielles de ces forêts, contre 135 en région européenne (Quézel & Médail 2003), avec 14 genres qui lui sont particuliers. Un nombre non négligeable de ces phanérophyles sont actuellement rares, vulnérables ou menacés, plus de 60 si l'on se rapporte aux bilans récemment publiés par l'U.I.C.N. (Oldfield & al. 1998) et complétés par Quézel & Médail (2003). Quel pourrait donc être le devenir de la biodiversité de ces forêts au cours des décennies à venir en fonction des changements climatiques globaux?

Les modifications susceptibles de se produire au niveau des écosystèmes forestiers risquent de se manifester de façon bien différente au nord et au sud de la Méditerranée. Dans les pays industrialisés du nord, l'intensification des phénomènes de remontée biologique, qui va souvent déterminer la maturation des structures de végétation, et la transformation des formations préforestières en formation franchement forestières (Barbero & al. 1990) devraient être facilitées par les changements climatiques. Une augmentation des tempéra-

tures sans grandes modifications des précipitations globales, favorisera plutôt le développement d'un certain nombre d'espèces rares, liées à l'ombre et aux sols humifères comme diverses géophytes (*Orchidaceae*, *Cyclamen*, *Cephalorhynchus*...). *A contrario*, elle contribuera à une perte de la diversité végétale, tant en milieu forestier où les espèces plus héliophiles, notamment de lisière, se verront progressivement éliminées, qu'au niveau paysager en raison de l'étouffement progressif des fruticées et des pelouses, où précisément se trouvent le plus souvent les végétaux les plus remarquables.

L'élévation des températures risque aussi, sur un certain pas de temps, de modifier la structuration générale des écosystèmes forestiers. Le passage d'un étage méso-méditerranéen à un étage thermo-méditerranéen devrait progressivement entraîner la chute du dynamisme d'essences sclérophylles, à l'exception du chêne liège, et à plus forte raison des caducifoliés, et au contraire le développement des formations thermophiles à pins (*Pinus halepensis*, *Pinus brutia*, *Pinus pinaster*, *Pinus pinea*) et genévriers (surtout *Juniperus phoenicea*) ou des brousses à *Olea europaea* et *Pistacia lentiscus*; ceci devrait conduire à terme dans la portion nord-occidentale du bassin à l'installation de paysages proches de ceux que connaît actuellement le monde méditerranéen nord-oriental (Quézel & Barbero 1985). De même, l'extension de l'étage méso-méditerranéen sur ce qui actuellement correspond à un étage supra-méditerranéen, devrait déterminer la progression vers le nord des sclérophylles et de leur cortège. Plus en altitude, là où apparaîtra une période notable de sécheresse estivale, les conifères méditerranéens où les races locales des conifères eurasiatiques (*Pinus sylvestris*, *P. mugo*, *P. uncinata*) devraient connaître un développement important, sans exclure toutefois une présence localement importante de caducifoliés.

Dans les pays du sud, dont les forêts resteront encore longtemps surexploitées par l'homme, la transformation drastique des habitats forestiers et de leurs cortèges floristiques associés deviendra un phénomène d'une acuité encore plus évidente. Dans un premier stade, les ensembles forestiers ou pré-forestiers, riches en espèces végétales généralement fort exigeantes du point de vue écologique et très appréciées par les troupeaux, continueront à se raréfier puis disparaîtront. Leur remplacement par des matorrals ou des formations de type herbacé, beaucoup plus tolérantes au stress climatique estival, constituées essentiellement par des espèces nitrophiles à large distribution, le plus souvent annuelles, s'accélérera, pour céder peu à peu la place à leur tour en raison du surpâturage, à des paysages dominés par les végétaux toxiques ou épineux refusés par le bétail (Barbero & al. 1990). Les formations thermo- et méso-méditerranéennes encore en place connaîtront, comme précédemment, une remontée en altitude. Aux étages supra- et montagnard-méditerranéens, il est à craindre une nette régression, et même des disparitions locales, des rares structures caducifoliées ainsi que des cédraies; par contre, pourrait se manifester une extension éventuelle - si l'homme leur en laisse le loisir - des formations à *Quercus ilex*. Le phénomène le plus dramatique devrait être associé à une chute appréciable des précipitations sur les lisières sahariennes et les Hauts Plateaux, conduisant inéluctablement à la destruction progressive et rapide des structures pré-forestières et pré-steppiques, surtout à conifères (*Pinus halepensis*, *Juniperus thurifera*, *Tetraclinis articulata*), mais aussi à *Pistacia atlantica* et *Ziziphus lotus* (Quézel 2000). Ces modifications drastiques épargneront probablement la portion la plus occidentale du Maghreb, où la persistance des influences océaniques devrait limiter ces changements.

Enfin, certaines ripsilves, qui jouent actuellement un rôle de refuge de flore en raison

de mésoclimats particuliers, paraissent menacées en premier chef; tel est le cas des ripisylves d'Anatolie à *Liquidambar orientalis* et de certains vallons profonds de l'extrême sud de l'Andalousie (secteur d'Algeciras) qui abritent un contingent remarquable de taxa d'origine tertiaire dont *Rhododendron ponticum* subsp. *baeticum*. et *Frangula alnus* subsp. *baetica*.

Impact sur les autres structures de végétation

Afin de tenter une première synthèse des conséquences possibles induites par les changements globaux, nous avons tenté de définir la vulnérabilité des principaux habitats méditerranéens grâce à la combinaison de trois critères (Tableau 1): (I) la sensibilité ou degré d'exposition de l'habitat face aux changements climatiques, (II) l'adaptabilité de l'habitat qui intègre la capacité de la communauté et de ses espèces à faire face à ces changements, (III) le type de rareté de l'habitat, à l'échelle circum-méditerranéenne, en suivant la classification d'Izco (1998) qui considère l'extension géographique totale, l'occurrence absolue au sein de l'aire de distribution et la taille de l'habitat à l'échelle locale. Bien entendu, ces résultats ne peuvent être qu'approximatifs en raison même de l'étendue du champ géographique couvert et de la profonde diversité intra-habitat, mais certaines tendances générales se dégagent.

Parmi les communautés végétales potentiellement les plus menacées par les changements climatiques, les zones humides littorales devraient subir de profondes modifications, en raison de la montée du niveau de la mer et des changements de salinité afférents. Le fragile équilibre de certaines biocénoses très particulières telles que les résurgences d'eau douce froide de Crau et de Camargue, les laurons, qui abritent de rares espèces reliques glaciaires géographiquement fort isolées (Molinier & Tallon 1949-1950), risquent rapidement d'être mis à mal, provoquant des extinctions en cascade de la flore et de l'entomofaune associée. Tel sera aussi le cas, sur les hautes montagnes méditerranéennes, d'écosystèmes liés à l'eau comme les tourbières, pozzines et dolines à neige (Figure 1) qui recèlent de nombreux endémovariants d'origine eurasiatiques ou des espèces arctico-alpines à aires de distribution fort disjointes (Quézel 1957), dépendant de subtiles conditions hydriques liées aux durées et hauteurs d'enneigement (Egli 1991).

Plus généralement, les communautés végétales orophiles de type pelouse ou fruticée, situées au-dessus de la limite supérieure des arbres, seront vraisemblablement parmi les plus menacées car les potentialités de migration dans des zones plus favorables seront spatialement restreintes. Une extinction majeure des orophytes méditerranéens qui les individualisent est donc à craindre, sachant que la quasi-totalité de ce contingent se compose de taxons endémiques souvent localisés sur une aire réduite au sein de plus vastes massifs (ex. chaînes des Atlas, Sierra Nevada, Taurus, montagnes de Grèce méridionale, mont Liban...).

Les matorrals, pelouses et steppes, occupant aujourd'hui entre 50 et 60 % de la région méditerranéenne, constituent des structures de végétation normalement à haute résilience avec la dominance des végétaux stress-tolérants *sensu* Grime (1977), et dont la mise en place est bien antérieure aux grands épisodes glaciaires du Quaternaire (Pons & Quézel 1985). Il est donc peu probable que les modifications climatiques *per se* soient susceptibles de perturber notablement leurs structures, hormis sur les marges méridionales où les

Tableau 1. Degré de vulnérabilité des divers habitats méditerranéens vis à vis des changements climatiques prévus

3 niveaux d'adaptabilité ont été retenus: faible (3), moyenne (2), forte (1)

3 niveaux de sensibilité ont été retenus : fort (3), moyenne (2), faible (1)

La rareté est maximale pour les coefficients les plus élevés

Habitats	Adaptabilité	Sensibilité	Rareté	DEGRE DE VULNERABILITE
Tourbières, dolines à neige, pozzines	3	3	9	15
Rochers et falaises suintants	3	3	9	15
Mares et cours d'eau temporaires	2	3	9	14
Rochers et falaises de haute altitude	3	3	7	13
Marais saumâtres, prairies maritimes, "sansouires"	3	3	7	13
Lacs et étangs d'eau douce	3	3	7	13
Dunes, sables maritimes	2	3	7	12
Pelouses sablonneuses de basse altitude	2	2	8	12
Pelouses d'altitude	2	3	7	12
Pelouses rocailleuses siliceuses de basse altitude	2	2	7	11
Pelouses rocailleuses siliceuses de moyenne et haute altitudes	2	2	7	11
Rochers et falaises maritimes	2	1	7	10
Pelouses rocailleuses calcaires de basse altitude	2	2	6	10
Pelouses rocailleuses calcaires de moyenne et haute altitudes	2	2	6	10
Agroécosystèmes traditionnels	2	1	7	10
Prairies mésophiles	3	2	5	10
Ripisylves, berges des cours d'eau	2	2	6	10
Rochers et falaises de moyenne altitude	1	1	6	8
Eboulis	1	1	7	8
Forêts de basse altitude	1	2	5	8
Forêts de moyenne et haute altitudes	2	2	4	8
Matorrals	1	2	4	7
Friches, zones rudéralisées	1	1	4	6

processus d'aridification seront exacerbés. Ces transformations devraient être de toutes façons sans commune mesure par rapport à l'impact bien réel que subissent actuellement ces écosystèmes, soit en raison des phénomènes de «remontée biologique» dans les pays du nord de la Méditerranée, soit à cause des contraintes anthopo-zoologiques qu'elles supportent au sud (Barbero & al. 1990; Quézel 2000). Les pelouses et steppes seront aussi menacées par les conséquences indirectes des changements globaux : augmentation de la productivité et de la biomasse des ligneux, mais aussi invasions par les végétaux exotiques à fort pouvoir compétiteur.

Les communautés rupicoles, mais aussi les éboulis mouvants et les crêtes ventées, subiront probablement le moins d'impacts directs car ces habitats très drastiques constituent les refuges de flore les plus propices (ex. Vogel & al. 1999; Larson & al. 2000) vis à vis des modifications climatiques. Les chasmophytes, souvent de haut intérêt patrimonial car relictuels et/ou endémiques, présentent en effet généralement une haute tolérance aux stress environnementaux.

Impacts sur l'endémisme, la richesse et la composition floristique

La région méditerranéenne se caractérise par une grande richesse floristique et une profonde originalité puisque environ 50 % des quelques 25000 espèces (Quézel 1985), ou 30000 espèces et sous-espèces (Greuter 1991), présentes dans la zone climatique méditerranéenne (Emberger 1930), et à plus forte raison dans la zone isoclimatique méditerranéenne (Daget 1977), sont endémiques.

Cette région écologique et biogéographique constitue donc un centre majeur d'endémisme et une des portions les plus riches du point de vue floristique des zones émergées (Médail & Quézel 1997). En fait la flore endémique méditerranéenne, en particulier les paléoendémiques, est surtout développée dans des habitats échappant en grande partie aux conditions climatiques générales, étant plutôt inféodée à des méso- ou des micro-climats très stables. De même, l'endémisme prononcé lié à des facteurs édaphiques (substrats de roches vertes, de dolomies, de gypses en particulier) paraît en général assez peu menacé en raison des conditions de milieu très sévères qui règnent. En outre, les endémiques méditerranéens sont essentiellement des espèces très adaptées aux stress climatiques, et l'écrasante majorité (90 %) d'endémiques stress-tolérants *sensu lato* dénombrée en Corse et en Provence (Médail & Verlaque 1997) peut sans doute être généralisée à l'ensemble de la région circum-méditerranéenne.

Les changements éventuels de richesse et de composition floristiques des communautés végétales sont plus délicats à prévoir car ils dépendent non seulement des forçages climatiques et de leurs interactions avec les changements éventuels des modes d'usage des terres, mais aussi des multiples interactions intra- et inter-spécifiques. Par exemple, Sternberg & al. (1999) indiquent que des parcelles expérimentales de pelouses calcaires soumises à un réchauffement ne montrent aucune différence significative de richesse spécifique et de recouvrement par rapport aux témoins, alors que l'addition d'eau a un effet positif sur ces deux paramètres. Dans une récente synthèse, Brown & al. (2001) aboutissent à la conclusion que la richesse spécifique, qu'ils considèrent comme une propriété émergente de l'écosystème, demeure remarquablement constante au cours du temps, les modifications environnementales «normales» affectant plus la composition spécifique par le biais d'événements d'extinction-colonisation. Mais si des changements drastiques surviennent, comme une élévation rapide de la fertilisation azotée, richesse et composition floristiques diminueront sensiblement en raison de la colonisation par quelques végétaux rudéraux-compétiteurs. Enfin, la réaction différentielle des plantes selon leur système de photosynthèse favorisera, avec une élévation du CO₂, les végétaux C₃ au détriment des plantes C₄, ce qui pourra engendrer des changements importants dans la composition floristique des communautés herbacées (Bazzaz & Fajer 1992).

Une étude diachronique préliminaire récemment menée sur plusieurs zones d'altitude en Haute-Tinée (Mercantour) par Mathieu (2001) et visant à comparer l'évolution du cortège floristique chez diverses communautés herbacées montre qu'il est bien difficile de séparer les effets possibles des changements climatiques de ceux induits par d'autres facteurs, ici l'abandon du pastoralisme. Globalement, une forte dynamique de la végétation a été observée, mais dans un seul cas, celui de la pelouse à *Sesleria coerulea* et *Helictotrichon montanum*, l'augmentation de la richesse spécifique pourrait s'expliquer par le réchauffement du climat (Mathieu 2001).

Quelles réactions des végétaux méditerranéens face aux changements climatiques ?

Face aux changements globaux, la réponse des végétaux méditerranéens ne sera évidemment pas univoque, et les espèces réagiront de façon individuelle à ces changements (Huntley 1991). Trois possibilités non mutuellement exclusives doivent être envisagées: (I) une extinction locale ou totale de l'espèce, (II) une migration ou une modification de l'aire de répartition, ou (III) une adaptation aux nouvelles conditions de milieu par une réponse évolutive adéquate.

Phénomènes d'extinction ou de régression des populations végétales

La spirale évolutive menant à l'extinction (Olivieri & Vitalis 2001) commence à être bien mieux connue avec les progrès de la biologie et de la génétique des populations. Aux causes intrinsèques à l'espèce s'ajoute tout le fardeau des bouleversements anthropiques qui menacent particulièrement les petites populations isolées. Dans des environnements fortement fragilisés par l'homme, les modifications climatiques peuvent représenter le «coup de grâce» pour nombre de populations ou d'espèces.

Pour ce qui est des phanérophytes, les nouvelles contraintes qu'elles auront à subir paraissent dans l'ensemble assez réduites pour les essences majeures, en raison de leur dynamisme, notamment chez les ligneux expansionnistes au nord de la Méditerranée (Barbero & al. 1990), et par rapport aux impacts anthropiques intenses qui leurs sont imposés à peu près partout sur le revers méridional. Les récentes évaluations de l'U.I.C.N. (Oldfield & al. 1998) estiment à plus d'une soixantaine le nombre d'essences arborées vulnérables ou menacées sur le pourtour méditerranéen, sur un total de 250 environ, soit pratiquement une sur quatre. Il est probable que les variations climatiques devraient accroître ces risques, en particulier pour plusieurs espèces emblématiques à haute valeur biogéographique. L'élévation du niveau de la mer risque de détruire la quasi-totalité des populations de *Phoenix theophrasti*, notamment en Crète, et les remarquables peuplements littoraux de *Liquidambar orientalis* de Koycegiz (Anatolie sud-occidentale). L'augmentation des températures risque de perturber, voire de détruire localement, certaines forêts naturelles de type montagnard-méditerranéen, surtout au sud de la Méditerranée. Cela pourrait être le cas de certaines localités de *Pinus heldreichii* et *P. peuce* et de divers sapins aux populations isolées et fragmentées: *Abies maroccana*, *A. pinsapo*, *A. numidica*, et tout particulièrement *A. nebrodensis* dont l'effectif total ne comprend que 29 individus adultes (Morandini & al. 1994). C'est toutefois l'assèchement surtout estival du climat, qui pourrait être à l'origine de diverses réductions d'aires voire d'extinctions, notamment au Maroc pour *Laurus azorica*, *Betula fontqueri*, *Dracaena draco* subsp. *ajgal*, ou encore au sein du genre *Zelkova* hautement résiduel en Sicile (*Z. sicula*) et en Crète (*Z. abelicea*). Dans les ripisylves thermo-méditerranéennes, plusieurs saules endémiques (*Salix antiatlantica*, *S. gussonei*, *S. arrigonii*, *S. ionica*) semblent également en péril.

Chez les chaméphytes et les herbacées, les cas d'extinction imputables aux seuls changements climatiques concerneront en premier lieu les espèces à aire de répartition exiguë ou résiduelle, à potentialité de reproduction limitée, localisées dans des habitats hautement vulnérables comme certaines zones humides ou dans des biotopes très spécialisés: dolines à neige ou pozzines des hautes montagnes méditerranéennes. Le cas d'*Erodium paularense* illustre bien les menaces encourues chez une plante très rare, car cet endémique

d'Espagne centrale, restreint à deux petites populations sur andésite et dolomie, dépend d'un régime très précis de pluies pour sa reproduction et sa germination (Albert & al. 2001).

Phénomènes de migration des végétaux

Face à de brusques changements de climats, la réponse immédiate des végétaux consistera plus en une stratégie de migration que d'évolution adaptative (Huntley 1991). Ainsi, Clark & al. (1998) ont souligné les vitesses rapides de migrations post-glaciaires (de l'ordre de 100 à 1000 m par an) de nombreux ligneux des régions tempérées "*well beyond that expected from the average dispersal distance*"; ces vitesses sont en accord avec les données paléoécologiques holocènes et avec les modèles prédictifs actuels mettant en exergue le rôle important des événements discrets et aléatoires de dispersion à longue distance (Clark 1998).

Mais prévoir les nouvelles aires de distribution des végétaux n'est pas aisé et ne doit pas seulement reposer sur des extrapolations basées sur l'examen des «enveloppes climatiques» car les capacités intrinsèques de dispersion des espèces et les interactions biologiques jouent un rôle de premier plan (Davis & al. 1998). Ces progressions devraient sans doute se heurter à la résistance des flores actuellement en place, et il est fort difficile d'en prévoir l'importance. Les végétaux anémochores et ornithochores seront *a priori* les moins affectés par les changements climatiques puisque ce sont ceux qui se dispersent à plus longue distance. Chez les anémochores, une fois implantées sur le site de colonisation, les pressions de sélection peuvent rapidement (moins d'une décennie chez des *Asteraceae* selon Cody & Overton 1996) favoriser les individus à pappus réduit, gage d'une sédentarisation dans ce nouvel environnement favorable. En région méditerranéenne, plusieurs cas de progression de végétaux au-delà de leur aire de répartition initialement connue seront évoqués ci-dessous, mais il est le plus souvent très difficile, voire artificiel, de vouloir séparer les effets des changements climatiques ou des modifications de régime de perturbations anthropiques afin d'expliquer ces migrations.

Extension vers le nord de végétaux thermophiles méditerranéens

Plusieurs cas indiscutables de déplacements vers le nord de l'aire de distribution d'espèces thermophiles semblent indiquer que le réchauffement climatique est déjà apparent. Par exemple, certains végétaux thermo-méditerranéens (*Brassica procumbens*, *Emex spinosa*, *Diploaxis catholica*, *Magydaris pastinacea*) normalement présents en Afrique du Nord sont signalés en Corse depuis quelques années. Le cas du palmier-nain (*Chamaerops humilis*) constitue une bonne illustration de ce phénomène puisque de nombreux jeunes individus ont été découverts depuis 1990, dispersés le long des côtes de Provence (Médail & Quézel 1996); ces petites populations dynamiques sont bien établies sur le plan écologique au sein des matorrals thermo-méditerranéens, et leur expansion s'explique en grande partie par l'amélioration des conditions thermiques car les températures minimales moyennes du mois le plus froid de l'année ont augmenté de 0,5 à 1 °C en une vingtaine d'années sur le littoral provençal. La découverte récente dans la basse vallée du Gardon (Gard) de colonies très isolées, mais en pleine extension, de *Stipa parviflora* et de *S. tenacissima* plaide dans le même sens. Plusieurs orchidées indigènes thermophiles progressent aussi nette-

ment vers le nord de la France (*Barlia robertiana*), ou semblent s'implanter plus fréquemment dans le sud de ce pays (*Ophrys speculum* et *O. tenthrenidifera*), ces deux dernières ne formant pas encore de populations stables en raison de la grande rareté des hyménoptères pollinisateurs (Saatkamp & Vela 2000). L'extension massive d'*Euphorbia dendroides* en Grèce méridionale et en Crète depuis une vingtaine d'années pourrait aussi témoigner d'un réchauffement climatique.

Extension de végétaux sahariens ou sahéliens dans la partie méridionale de la région méditerranéenne

La désertisation est un phénomène drastique qui se rencontre notamment en Afrique du Nord et en Syrie-Jordanie-Israël. Dans les secteurs d'interface entre la région méditerranéenne et la région saharienne, les récentes tendances biologiques indiquent l'occurrence d'un climat plus aride avec des contrastes thermiques plus marqués. Si l'on considère le climagramme d'Emberger, certaines localités d'Oranie (Algérie) se caractérisent par un changement d'un étage bioclimatique, *i.e.* le passage d'un bioclimat sub-humide à un bioclimat semi-aride, avec une prolongation de la période de sécheresse estivale d'un à trois mois (Barbero & Quézel 1995). Ceci induit l'extension vers le nord de plusieurs espèces bioindicatrices du climat saharien comme *Fredolia aretioides* et *Zilla spinosa* subsp. *macroptera* qui progressent actuellement dans les vallées et piedmonts du Haut-Atlas central et oriental, et du Moyen-Atlas oriental. Les communautés végétales connaissent le même phénomène puisque localement les dunes à *Retama retam* et *Aristida pungens*, les steppes à *Rhantherium adpressum* ou *Hammada scoparia* s'étendent en zone méditerranéenne, dans le bioclimat aride supérieur. La remontée vers le nord du climat saharien et des espèces qui lui sont liées est indéniable, mais les phénomènes de modification du paysage, et tout spécialement la régression des paysages de steppes arborées comme ceux à *Pistacia atlantica*, resteront infiniment plus sous la dépendance des puissants impacts anthropiques.

Réponses évolutives des végétaux

Les changements évolutifs des végétaux méditerranéens face aux modifications climatiques sont encore peu documentés, à l'exception de quelques résultats concernant des espèces situées à proximité de sources géothermales de Toscane riches en CO₂ (Andalo & al. 1999; Woodward 1999); chez *Plantago lanceolata* et *Tussilago farfara*, existent des différences génétiques entre populations développées sous des teneurs normale ou élevée de CO₂, qui se manifestent par une capacité compétitive plus élevée chez les individus issus des sources riches en CO₂ (Woodward 1999). Les variations des teneurs en CO₂ paraissent donc susceptibles d'influencer le génotype des végétaux, et ceci est confirmé par d'autres travaux ayant utilisé des enrichissements artificiels en CO₂ (ex. Curtis & al. 1994; Leadley & Stöcklin 1996).

Les arbres, dont la durée de vie est le plus souvent élevée, ne seront sans doute pas capable d'évoluer parallèlement au rythme des changements prévus qui surviendront au cours d'une seule génération. Par contre, les espèces à cycle de vie court comme les annuelles peuvent théoriquement subir des changements génétiques sur une période courte de quelques générations en réponse aux pressions environnementales nouvelles, et donc faire

preuve d'une grande adaptabilité génétique. De plus, les thérophytes méditerranéennes sont essentiellement des espèces stress-tolérantes (Madon & Médail 1997), ce qui favorisera aussi leur maintien dans des environnements aux conditions climatiques imprévisibles. Cependant, les résultats portant sur *Arabidopsis thaliana* (Andalo & al. 1999) n'indiquent pas une adaptation génétique ou un meilleur *fitness* de plants croissant près des sources toscanes de CO₂ qui existent pourtant depuis *ca.* 10000 ans. Par contre, en conditions d'enrichissement artificiel en CO₂, cette espèce présente un accroissement de la biomasse sèche mais une diminution de la surface foliaire (SLA), une élévation de la production et de la masse des graines, une augmentation du taux de germination et une accélération de la période de floraison (Andalo & al. 1999). Des études complémentaires s'imposent donc pour mieux cerner les conséquences évolutives des changements globaux en prenant des modèles chez les divers types biologiques et chez des végétaux strictement méditerranéens.

Conséquences fonctionnelles des changements climatiques

Conséquences sur l'écophysologie et la productivité des végétaux

L'«effet de fertilisation» représente la principale conséquence de l'élévation du CO₂ atmosphérique chez les végétaux, mais le meilleur rendement photosynthétique qui l'explique diminue souvent avec le temps. Malgré tout, une accumulation de biomasse est fréquemment observée. Ainsi, les effets positifs de l'augmentation du CO₂ sur la productivité ont récemment été mis en exergue chez plusieurs ligneux méditerranéens. Pour *Quercus ilex*, Hättenschwiler & al. (1997) ont montré l'accroissement de la production de biomasse des troncs s'accompagnait d'une diminution de la surface foliaire. La baisse de l'indice foliaire du chêne vert (-5 % en un siècle) a aussi été simulée par Hoff & Rambal (2000) qui soulignent les possibilités d'adaptation de l'espèce mais excluent pour la yeuseraie «l'embranchement vers une nouvelle dynamique». En un siècle (de 1880 à 1980), la productivité, mesurée à partir de l'épaisseur des cernes, de 16 populations provençales de *Quercus pubescens* a connu une augmentation de 100 % (Rathgeber & al. 1999), par contre, le gain de productivité de 21 peuplements de *Pinus halepensis* reste beaucoup plus discret (Rathgeber & al. 2000), les conifères semblant moins réagir aux changements globaux que les arbres décidus.

Pour des ligneux eurasiatiques moins adaptés au climat méditerranéen, les gains de productivité risquent d'être plus contrastés. Ainsi, la modélisation réalisée par Keller & al. (1997) montre clairement que parmi les divers peuplements de *Pinus sylvestris* étudiés, seule la population très méridionale du massif de l'Etoile (environs de Marseille) en situation marginale sur le plan écologique, serait significativement affectée: un doublement du taux de CO₂ réduirait dans ce cas de moitié la croissance radiale du pin. En effet, dans l'hypothèse d'un réchauffement de 2-3 °C sans modification des précipitations, les réserves hydriques du sol diminueraient par réduction de l'évapotranspiration, ce qui affecterait principalement les populations les plus méridionales en freinant la croissance et en allongeant la dormance estivale.

La plupart des études ont mis en évidence une diminution de la densité des stomates

conjointement à l'augmentation des concentrations en CO₂, et une baisse de la conductivité stomatique, aussi bien chez des herbacées géophytes ou hémicryptophytes (Bettarini & al. 1999) que chez des ligneux comme *Arbutus unedo* (Jones & al. 1995). Cette conductivité plus réduite des stomates engendre des conséquences écophysiologiques non négligeables puisqu'elle accentue les capacités de résistance des plantes au stress hydrique. Plusieurs analyses effectuées en atmosphère naturellement enrichie en CO₂ ont ainsi montré une meilleure économie de l'eau chez divers ligneux (*Quercus ilex*, *Q. pubescens*) - ce qui constitue un avantage indéniable en région méditerranéenne - mais ceci concernerait surtout les jeunes arbres (Tognetti & al. 1999).

Relations animaux-plantes: vers une modification de certaines modalités de pollinisation, dispersion ou prédation

En dépit de l'importance des interactions plantes-animaux dans l'organisation des populations et écosystèmes soumis aux changements climatiques (Lincoln & al. 1993; Harrington & al. 1999; Coviella & Trumble 1999; Ayres & Lombardero 2000), il n'existe pas, à notre connaissance, d'expérimentation spécifique à la région méditerranéenne concernant ce sujet complexe. Cependant le bilan synthétique des changements de cycle de vie de populations animales et végétales en Espagne, récemment dressé par Penuelas & al. (2002), montre précisément pour la première fois l'importance de ces modifications biotiques.

En affectant la coïncidence temporelle et/ou spatiale entre les organismes, les changements de climat pourraient modifier trois grands types d'interactions: la pollinisation par les insectes, la dispersion des graines, et la prédation par les herbivores. Il est probable en effet qu'une élévation rapide du taux de CO₂ perturbera fortement les interrelations entre les divers protagonistes qui réagiront individuellement, par adaptation ou migration, à ces changements. Cependant, des variations climatiques graduelles pourraient autoriser une certaine co-adaptation entre espèces.

Le succès reproducteur des végétaux entomogames risque d'être modifié pour plusieurs raisons: (I) les principaux insectes pollinisateurs (Lépidoptères, Hyménoptères, Diptères), très sensibles comme la plupart des insectes aux variations des conditions du milieu et de température, migreront à des allures suffisamment rapides pour s'affranchir des changements locaux, tandis que la vitesse plus réduite de migration des végétaux pourra engendrer un déficit de pollinisateurs; (II) des décalages phénologiques d'un des partenaires pourront altérer ou augmenter la fécondité du végétal. Ces effets se manifesteront principalement chez les plantes rares ou isolées qui dépendent d'un unique pollinisateur comme la plupart des *Ophrys* méditerranéens. En région méditerranéenne, plusieurs cas de progression vers le nord et de sédentarisation d'insectes thermophiles sud-méditerranéens ont été signalés ces dernières années, notamment chez les papillons non-migrateurs puisque les deux-tiers des espèces étudiées par Parmesan & al. (1999) ont migré de 35 à 240 km vers le nord en un siècle; toutefois, les Lépidoptères méridionaux présentent une plus forte stabilité de leur aire de répartition globale, ce qui peut s'expliquer par des compensations altitudinales facilitées dans ces régions plus montagneuses que l'Europe du Nord.

Les variations des modalités de dispersion concerneront les végétaux dispersés par les vertébrés, que ce soit par épizoochorie, dyszoochorie, ou endozoochorie. La modification

des guildes de disséminateurs, en particulier chez les oiseaux dont plusieurs espèces progressent vers le nord (Thomas & Lennon 1999), va changer les patrons de dispersion qui dépendent du pool local des vertébrés disséminateurs et de la puissance des interactions coévolutives, comme l'a montré Jordano (1993) étudiant les relations entre grives et génévriers dans le sud de l'Espagne.

Concernant l'herbivorie, l'augmentation de la photosynthèse et la réduction de la photorespiration sous une atmosphère riche en CO_2 modifient la balance en nutriments (diminution de l'azote total, augmentation du ratio C/N et des carbohydrates) et donc potentiellement l'appétence du végétal qui peut alors receler des teneurs accrues en métabolites secondaires toxiques. Sous de telles conditions, la qualité nutritionnelle des végétaux s'avère plus réduite pour les insectes herbivores qui doivent augmenter leur consommation alimentaire de 20-80 % (Lincoln & al. 1993). Toutefois, les données expérimentales *in situ* sont encore très minces et aucun végétal typiquement méditerranéen n'a été étudié de ce point de vue (Coviella & Trumble 1999).

Conséquences sur les phénomènes de perturbations

Modification des régimes de perturbations

Une modification de la variabilité des paramètres climatiques engendrera des conséquences écologiques plus fortes qu'un changement de la valeur moyenne de ces paramètres (Hoff & Rambal 2000). L'exacerbation d'événements climatiques rares et imprévisibles (tempêtes, inondations, chutes importantes de neige) augmentera les phénomènes d'érosions et se répercutera sur la dynamique à moyen terme des écosystèmes méditerranéens, en créant localement d'importants dégâts (chablis, coulées boueuses, glissements de terrain). Ces phénomènes temporellement discrets constituent pourtant un des moteurs essentiels des trajectoires successionales des écosystèmes (Franklin & al. 2000).

L'élévation des températures semble déjà être en partie responsable de l'intensité accrue des incendies et de l'ampleur croissante des surfaces brûlées en région méditerranéenne (Piñol & al. 1998). D'ores et déjà, ce sont les épisodes extrêmes de sécheresse qui déterminent les feux les dramatiques. Des conditions climatiques plus chaudes et plus sèches engendreront donc des incendies de fréquence et violence plus marquées dans les forêts méditerranéennes soumises à des stress hydriques accrus, d'autant que cela ira de pair avec l'augmentation de la productivité des ligneux et, dans les régions nord-méditerranéennes, avec la diminution de l'hétérogénéité paysagère (Baudry & Taton 1993).

Augmentation des cas d'invasions par les végétaux exotiques

Une des conséquences majeures des changements climatiques sera la montée en puissance des cas d'invasions biologiques causées par des végétaux allochtones (D'Antonio & Vitousek 1992; Dukes & Mooney 1999). En effet, des expérimentations récentes ont montré que sous des taux élevés de CO_2 , les xénophytes tireraient mieux parti de la disponibilité en eau que les plantes indigènes et auraient une meilleure productivité (Smith & al. 2000). L'augmentation de la fertilisation azotée favorisera les végétaux rudéraux-compéti-

teurs, soit une majorité de xénophytes, au détriment des espèces indigènes stres-tolérantes. La plupart des plantes envahissantes possèdent des attributs biologiques (reproduction végétative, autogamie, clonalité, polyploïdie), une physiologie de croissance et une phénologie particulière qui devraient favoriser leur dominance sous des environnements changeants et instables. De plus, ces nouvelles conditions climatiques pourraient créer des niches écologiques vacantes, pour lesquelles les végétaux du pool local ne seraient pas forcément adaptés; ces niches seraient alors occupées de façon privilégiée par des xénophytes compétitrices. Mais si en situation expérimentale de monoculture, les plantes envahissantes sont le plus souvent favorisées par de fortes concentrations en CO₂, leur réponse est beaucoup moins prévisible dans les systèmes complexes et diversifiés (Dukes & Mooney 1999), comme le sont les écosystèmes méditerranéens.

La région méditerranéenne constitue un ensemble écologique et biologique théoriquement bien structuré et peu propice, au moins dans ses biotopes non ou peu perturbés, à l'implantation d'espèces non autochtones (Quézel & al. 1990). L'accroissement actuel des naturalisations et invasions végétales dans cette région s'explique surtout par des impacts anthropiques accrus ou une modification des régimes de perturbations, et il est bien malaisé d'en extraire la part imputable aux seuls changements climatiques. Cependant, la progression de certaines xénophytes thermophiles devrait être facilitée par le réchauffement du climat, comme *Senecio inaequidens* en France méridionale, *Acacia* spp, *Nicotiana glauca*, *Opuntia* spp., *Oxalis pes-caprae*, *Ricinus communis*, sur le pourtour méditerranéen, et *Carpobrotus* spp dans la partie ouest du bassin. Suite à leur introduction par les services forestiers, l'extension de certains ligneux risque d'être spectaculaire C'est le cas de *Cedrus atlantica* qui ne pourra que bénéficier d'une augmentation des températures, en particulier en France méridionale où sa progression déjà bien réelle notamment au mont Ventoux et sur le Grand Luberon devrait intéresser la majeure partie de l'étage supra-méditerranéen; cette essence y jouera un rôle paysager mais aussi économique de plus en plus important à l'avenir. A moindre titre, le cas des sapins méditerranéens dont la régénération naturelle à partir des plantations est déjà aujourd'hui évidente, sera à surveiller car ils s'introgressent fréquemment avec les populations locales. Chez les feuillus, la naturalisation et l'extension de diverses essences surtout thermo-méditerranéennes, susceptibles de jouer un rôle physionomique de plus en plus important particulièrement dans les ripisylves, sont probables, notamment pour le frêne à fleur (*Fraxinus ornus*), l'arbre de Judée (*Cercis siliquastrum*), le platane oriental (*Platanus orientalis*) et l'aulne cordé (*Alnus cordata*).

Là encore, les résultats font défaut pour mieux comprendre les mécanismes d'invasibilité des xénophytes dans les communautés méditerranéennes soumises aux changements globaux; signalons toutefois les expérimentations en cours menées par l'équipe de J. Roy (CEFE-Montpellier) concernant le comportement de trois exotiques envahissantes (*Senecio inaequidens*, *Conyza bonariensis*, *Dichanthium saccharoides*) dans des communautés artificielles à herbacées annuelles ou pérennes soumises à deux niveaux de CO₂.

Quelles stratégies de conservation développer?

Face à la complexité des phénomènes climatiques et biologiques liés aux changements globaux et à la grande variabilité spatio-temporelle de la réponse des individus, popula-

tions, et écosystèmes, il n'existe pas de solution miracle pour prévenir une possible crise d'extinction biologique sur le pourtour méditerranéen. Seules des opérations de conservation à plusieurs niveaux permettront de faire face à ces changements dont la magnitude demeure largement méconnue.

Au niveau global, il peut être utile de considérer en priorité les «points chauds» (*hotspots*) de diversité végétale qui recoupent des secteurs à concentration exceptionnelle en espèces, avec un taux élevé d'endémisme, mais soumis à de grandes menaces de destruction (Myers & al. 2000). Les 10 hotspots délimités sur le pourtour méditerranéen et en Macaronésie (Médail & Quézel 1997) abritent environ 5500 végétaux endémiques (soit 44% de la diversité méditerranéenne) sur 22% des terres. Les hotspots méridionaux (Haut et Moyen Atlas, zone bético-rifaine, Crète, Anatolie et Chypre, ensemble Syrie-Liban-Israël, Cyrénaïque méditerranéenne) seront surtout menacés par la désertisation, et plus généralement par l'extension des conditions d'aridité. Par contre, les hotspots plus septentrionaux (Alpes maritimes et ligures, îles tyrrhéniennes, sud et centre de la Grèce) devraient être favorisés par l'extension latitudinale des communautés et végétaux méditerranéens, mais subir des incendies de plus grande ampleur.

Au niveau du paysage, le maintien des connectivités biologiques doit être assuré, notamment en favorisant la persistance des corridors (ripisylves, haies), mais aussi des habitats naturels isolés, car ils peuvent être des territoires-relais de premier ordre lors des migrations de végétaux dispersés par zoochorie ou hydrochorie. De tels corridors biologiques sont d'ores et déjà préconisés en Israël pour relier les zones méridionales désertiques à la région méditerranéenne (Pe'er & Safriel 2000).

Au niveau spécifique, les informations relatives à la vulnérabilité des végétaux méditerranéens face aux changements globaux sont inexistantes et les capacités des espèces endémiques ou rares à persister sous ces nouvelles conditions fluctuantes sont quasiment inconnues. Dans ces conditions, seul le développement de recherches en biologie des populations, concernant un panel suffisamment vaste de végétaux possédant des traits d'histoire de vie différents, des situations de rareté contrastées dans des habitats divers, apportera des enseignements pratiques pour une gestion dynamique des végétaux. La détection des seuils critiques de persistance (populations minimales viables) et la présence ou non de régime de métapopulations, constituent des paramètres clés, encore bien peu connus chez les végétaux à valeur patrimoniale de la région méditerranéenne (Petit & al. 2001). A la lumière de trop rares exemples, Safriel & al. (1994) suggèrent que les populations situées en périphérie de l'aire de répartition d'un végétal seront généralement plus résistantes aux changements climatiques que les populations du centre de l'aire. En effet, ces populations périphériques, généralement isolées et de taille réduite, s'avèrent souvent plus diversifiées entre elles sur le plan génétique (même si la variabilité intra-populationnelle est réduite), car les conditions variables de milieu induisent une sélection fluctuante et stochastique (par effet fondateur, dérive génétique...) qui pourra favoriser certains génotypes lors des changements globaux. Dans ce cas, la conservation des populations en limite d'aire serait à privilégier, conclusion partagée par Channell & Lomolino (2000) qui montrent que la plupart des espèces examinées persistent au cours du temps à la lisière de leur aire de distribution historique.

Conclusion

Il ne fait maintenant guère de doute que les changements climatiques globaux ont commencé à affecter les écosystèmes méditerranéens depuis quelques décennies. Cependant, en raison des caractères même de la flore et de la végétation méditerranéennes dont les capacités de résilience ont souvent été soulignées, les modifications relatives aux bilans floristiques et aux paysages végétaux ne devraient pas être, dans l'ensemble, dramatiques. Elles seront *a priori* inférieures à l'impact des processus climatiques que cette région a connus lors des glaciations de l'Holocène, mais pourraient être du même type que celles qui se sont produites entre le milieu du glacial terminal (Bölling) et la période sub-actuelle (Quézel 1989). Paradoxalement, l'avancée des lignées thermophiles au nord de la Méditerranée, pourrait déterminer un enrichissement notable de la diversité végétale régionale, puisque les espèces en place persisteront de toute évidence encore pendant au moins certain laps de temps dans des biotopes refuges. Par contre, cet impact sera sans doute le plus important sur les marges méridionales du monde méditerranéen, avec une progression des déserts vers le nord de 100 à 300 km suivant les situations. Les relations de prédation, dispersion et pollinisation sont en cours de modification, mais il est probable que ces changements se manifesteront avec plus d'acuité dans les paysages uniformes, alors que la multiplicité des niches écologiques possibles dans les régions aux reliefs contrastés offrira davantage d'échappatoires aux végétaux, comme cela s'est déjà produit dans ces zones-refuges lors des glaciations du Pleistocène.

Mais l'importance de tous ces changements reste encore difficile à établir en raison (I) de la difficulté à séparer les effets des modifications de climat *sensu stricto* de ceux imputables aux multiples impacts anthropiques, et (II) du nombre très restreint d'études spécifiques concernant la réaction des espèces, populations et communautés méditerranéennes face à ces changements. Hormis les conséquences écophysiologicals qui commencent à être mieux circonscrites, les modifications génétiques, les effets sur les interactions plantes-animaux, les processus d'invasibilité et les changements de régime de perturbation des écosystèmes demeurent des domaines quasiment méconnus en bioclimat méditerranéen, et tout un corpus de recherches devrait rapidement être développé (Lavorel & al. 1998).

Le suivi des modifications d'aire de répartition nécessite la mise en place d'observations de terrain précises, alors que nous manquons actuellement d'informations fiables sur la répartition de la quasi-totalité des végétaux méditerranéens. Les dates précoces de floraison ou de fructification observées chez de nombreux végétaux méditerranéens ne restent malheureusement que des données inexploitable, en l'absence de suivi phénologique à long terme. S'impose donc la mise en place d'un réseau pan-méditerranéen de placettes permanentes pour une étude diachronique des modifications biologiques et écologiques en cours. De tels sites-ateliers devraient surtout être positionnés au sein de zones de transition climatique qui possèdent un nombre élevé de populations végétales et communautés en périphérie d'aire de répartition (Safriel & al. 1994). Ainsi, l'étude de la réponse de tels systèmes biologiques sensibles dans ces écotones bioclimatiques devrait fournir des éléments précieux pour gérer au mieux cette crise environnementale majeure.

Références bibliographiques

- Albert, M. J., Escudero, A. & Iriondo, J. M. 2001: Environmental range of narrow endemic *Erodium paularense* Fern. Gonz. & Izco and its vulnerability to changing climatic conditions. — *Bocconea* **13**: 549-556.
- Andalo, C., Godelle, B. & Mousseau, M. 1999: Are *Arabidopsis thaliana* from a natural CO₂ spring adapted to elevated CO₂? — Pp. 158-167 in: Raschi A., Vaccari F. P. & Miglietta F. (eds.), Ecosystem response to CO₂; the MAPLE project results. European Commission, Research Directorate-General. — Luxembourg .
- Ayres, M. P. & Lombardero, M. J. 2000: Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. — *Sci. Total Environ.* **262**: 263-286.
- Barbero, M. & Quézel, P. 1995: Desertification, desertisation, aridification in the Mediterranean region and "global change". — Pp. 549-569 in: D. Bellan, G. Bonin & C. Emig (eds.), Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems.
- , Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1990: Changes and disturbances of forest ecosystems caused by human activities in the western part of the Mediterranean basin. — *Vegetatio* **87**: 151-173.
- , —, Médail F. & Quézel P. 2001: Signification biogéographique et biodiversité des forêts du bassin méditerranéen. — *Bocconea* **13**: 11-25.
- Baudry, J. & Taton, T. 1993: Changes in landscape patterns and vegetation dynamics in Provence, France.— *Landscape Urban Plann.* **24**: 153-159.
- Bazzaz, F. A. & Fajer, E. D. 1992: Plant life in a carbon dioxide rich world. *Sci. Am.* **266**: 68-74.
- Ben-Gai, T., Bitan, A., Manes, A., Alpert, P. & Rubin, S. 1999: Temporal and spatial trends of temperature patterns in Israel.— *Theor. Appl. Clim.* **46**: 209-217.
- Beniston, M. 2000. Environmental change in mountains and uplands. — London.
- Bettarini, I., Vaccari, F. P., Miglietta, F. & Raschi, A. 1999: Stomatal physiology and morphology of calcareous grasslands in a future CO₂-enriched world. — Pp. 39-52 in: Raschi, A., Vaccari, F. P. & Miglietta, F. (eds.), Ecosystem response to CO₂; the MAPLE project result. European Commission, Research Directorate-General. — Luxembourg.
- Birks, H. J. B. & Line, J. M. 1993: Glacial refugia of European trees, a matter of chance? — *Dissert. Bot.* **196**: 283-291.
- Brown, J. H., Morgan, E. S. K., Parody, J. M. & Haskell, J. P. 2001: Regulation of diversity: maintenance of species richness in changing environments. — *Oecologia* **126**: 321-332.
- Clark, J. S. 1998: Why trees migrate so fast: confronting theory with dispersal biology and the paleorecord. — *Am. Nat.* **152**: 204-224.
- , Fastie, C., Hurr, G., Jackson, S.T., Johnson, C., King, G. A., Lewis, M., Lynch, J., Pacala, S., Prentice, C., Scupp, E. W., Webb, III T. & Wyckoff, P. 1998: Reid's paradox of rapid plant migration. Dispersal theory and interpretation of paleoecological records. — *BioScience* **48**: 13-24.
- Channell, R. & Lomolino, M. V. 2000: Trajectories to extinction: spatial dynamics of the contraction of geographical ranges. — *J. Biogeogr.* **27**: 169-179.
- Chapin, F. S. III, Zavaleta, E. S., Eviner, V. T., Naylor, R. L., Vitousek, P. M., Reynolds, H. L., Hooper, D. U., Lavorel, S., Sala, O. E., Hobbie, S. E., Mack, M. C. & Diaz, S. 2000: Consequences of changing biodiversity. — *Nature* **405**: 234-242.
- Cheddadi, R., Guiot, J. & Jolly, D. 2001: The Mediterranean vegetation: what if the atmospheric CO₂ increased? — *Landscape Ecol.* **16**: 667-675.
- Cody, M. L. & Overton, J. Mc C. 1996: Short-term evolution of reduced dispersal in island plant populations. — *J. Ecol.* **84**: 53-61.

- Coviella, C. E. & Trumble, J. T. 1999: Effects of elevated atmospheric carbon dioxide on insect-plant interactions. — *Conserv. Biol.* **13**: 700-712.
- Curtis, P. S., Snow, A. A. & Miller, A. S. 1994: Genotype-specific effects of elevated CO₂ on fecundity in wild radish (*Raphanus raphanistrum*). — *Oecologia* **97**: 100-105.
- Daget, P. 1977: Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. — *Vegetatio* **34**: 1-20.
- D'Antonio, C. M. & Vitousek, P. M. 1992: Biological invasions by exotic grasses, the grass/fire cycle, and global change. — *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **23**: 63-87.
- Davis, A. J., Jenkinson, L. S., Lawton, J. H., Shorrocks, B. & Wood, S. 1998: Making mistakes when predicting shifts in species range in response to global warming. — *Nature* **391**: 783-786.
- Déqué, M. 2000: Modélisation numérique des impacts climatiques. — Pp. 22-45 in: Mission Interministérielle de l'Effet de Serre & Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI^e siècle. — Paris.
- , Marquet, P. & Jones, R. G. 1998: Simulation of climate change over Europe using a global variable resolution general circulation model. — *Clim. Dyn.* **14**: 173-189.
- Dukes, J. S. & Mooney, H. A. 1999: Does global change increase the success of biological invaders? — *Trends Ecol. Evol.* **14**: 135-139.
- Emberger, L. 1930: La végétation de la région méditerranéenne, essai d'une classification des groupements végétaux. — *Rev. Gén. Bot.* **42**: 641-662, 705-721.
- Egli, B. R. 1991: The special flora, ecological and edaphic conditions of dolines in the mountains of Crete. — *Bot. Chron.* **10**: 325-335.
- Francour P., Boudouresque C. F., Harmelin J. G., Harmelin-Vivien M. L. & Quignard J. P. 1994: Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators. — *Mar. Pollut. Bull.* **28**: 523-526.
- Franklin, J. F., Lindenmayer, D., MacMahon, J. A., McKee, A., Magnuson, J., Perry, D. A., Waide, R. & Foster, D. 2000: Threads of continuity. — *Conserv. Biol. Pract.* **1**: 9-16.
- Garrec, J. P. 1999: Les forêts méditerranéennes en 2030 face à la pollution atmosphérique. — *Forêt médit.* **20**: 17-20.
- Greuter, W. 1991: Botanical diversity, endemism, rarity, and extinction in the Mediterranean area: an analysis based on the published volumes of Med-Checklist. — *Bot. Chron.* **10**: 63-79.
- Grime, J. P. 1977: Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. — *Am. Nat.* **111**: 1169-1194.
- Guisan, A., Holten, J. I., Spichiger, R. & Tessier, L. (eds.) 1995: Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. *Conserv. Jard. bot. Genève. Publication hors-série*, **8**. — Genève.
- Harrington, R., Woiwod, I. & Sparks, T. 1999: Climate change and trophic interactions. — *Trends Ecol. Evol.*, **14**: 146-150.
- Hättenschwiler, S., Miglietta, F., Raschi, A. & Körner C. 1997: Morphological adjustments to elevated CO₂ in mature *Quercus ilex* trees growing around natural CO₂ springs. — *Acta Oecol.* **18**: 361-365.
- Hoff, C. & Rambal, S. 2000: Les écosystèmes forestiers méditerranéens face aux changements climatiques. — Pp. 88-98 in: Mission Interministérielle de l'Effet de Serre & Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI^e siècle. — Paris.
- Huntley, B. 1991: How plants respond to climate change: migration rates, individualism and the consequences for plant communities. — *Ann. Bot.* **67(suppl. 1)**: 15-22.
- Hughes, L. 2000: Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? — *Trends Ecol. Evol.*, **15**: 56-61.

- Izco, J. 1998: Types of rarity of plant communities. — *J. Veg. Sci.* **9**: 641-646.
- Jones, M. B., Clifton Brown, J., Raschi, A. & Miglietta, F. 1995: The effects of *Arbutus unedo* L. of long-term exposure to elevated CO₂. — *Global Change Biol.* **3**: 463-471.
- Jordano, P. 1993: Geographical ecology and variation of plant-seed disperser interactions: southern Spanish junipers and frugivorous thrushes. — *Vegetatio* **107/108**: 85-104.
- Keller, T., Guiot, J. & Tessier, L. 1997: Climatic effect of atmospheric CO₂ doubling on radial tree growth in south eastern France. — *J. Biogeogr.* **24**: 857-864.
- Larson, D. W., Matthes, U., Gerrath, J.A., Larson, N. W. K., Gerrath, J. M., Nekola, J. C., Walker, G. L., Porembski, S. & Charlton, A. 2000: Evidence for the widespread occurrence of ancient forests on cliffs. — *J. Biogeogr.* **27**: 319-331.
- Lavorel, S., Canadell, J., Rambal, S. & Terradas, J. 1998: Mediterranean terrestrial ecosystems: research priorities on global change effects. — *Global Ecol. Biogeogr. Letters* **7**: 157-166.
- Leadley, P. W. & Stöcklin, J. 1996: Effect of elevated CO₂ on model calcareous grasslands: community, species, and genotype level responses. — *Global Change Biol.* **2**: 389-397.
- Le Houérou, H. N. 1991: La Méditerranée en l'an 2050: Impacts respectifs d'une éventuelle évolution climatique et de la démographie sur la végétation, les écosystèmes et l'utilisation des terres. — *La Météorologie*, **3-1991**: 4-37.
- Lincoln, D. E., Fajer, E. D. & Johnson, R. H. 1993: Plant-insect herbivore interactions in elevated CO₂ environments. — *Trends Ecol. Evol.* **8**: 64-68.
- Luquet, A. 1937: Recherches sur la géographie botanique du Massif Central. Les colonies xéothermiques de l'Auvergne.
- Madon, O. & Médail, F. 1997: The ecological significance of annuals on a Mediterranean grassland (Mt Ventoux, France). — *Plant Ecol.* **129**: 189-199.
- Mathieu, J. 2001: Essai d'évaluation de l'impact des changements climatiques sur la végétation par ré-échantillonnage de relevés phytosociologiques. Cas des pelouses alpines et subalpines en Haute Tinée (Alpes-Maritimes, France). Mémoire DEA «Biosciences de l'environnement, chimie et santé». — Marseille.
- Martin, E. 2000: Modification de la couverture neigeuse. — Pp. 54-57 in: Mission Interministérielle de l'Effet de Serre & Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI^e siècle. — Paris.
- McCarthy, J. J., Canziani, O. F., Leary, N. A., Dokken, D. J. & White, K. S. 2001: Climate change 2001: impacts, adaptation and vulnerability. — Cambridge.
- 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.
- & Verlaque, R. 1997: Ecological characteristics and rarity of endemic plants from southeast France and Corsica: implications for biodiversity conservation. — *Biol. Conserv.* **80**: 269-281.
- Molinier, René & Tallon, G. 1949-1950: La végétation de la Crau (Basse-Provence). — *Rev. Gén. Bot.* **56**: 525-540; **57**: 48-61, 97-127, 177-192, 235-251, 300-318.
- Morandini, R., Ducci, F., & Menguzzato, G. 1994: *Abies nebrodensis* (Lojac.) Mattei, inventario 1992. — *Ann. Ist. Sperim. Selvic. Arezzo*, **22**: 5-51.
- Moreno, J. & Oechel, W. C. (eds.) 1995: Global change and Mediterranean-Type Ecosystems. Ecological Studies, **117**. — Berlin & Heidelberg.
- Myers, N., Mittermeier, R. A., Mittermeier, C. G., Da Fonseca, G. A. B. & Kent, J. 2000: Biodiversity hotspots for conservation priorities. — *Nature* **403**: 853-858.
- Oldfield, S., Lusty, C. & McKinven, A. 1998: The World list of threatened trees. IUCN, World Conservation. — Cambridge.

- Olivieri, I. & Vitalis, R. 2001: La biologie des extinctions. — *Médecine/Sciences* **17**: 63-69.
- Ozenda, P. & Borel, L. 1991: Les conséquences écologiques possibles des changements climatiques dans l'Arc alpin. Rapport Futuralp, **1**.
- Parmesan, C., Ryrholm, N., Stefanescu, C., Hill, J. K., Thomas, C. D., Descimon, H., Huntley, B., Kaila, L., Kullberg, J., Tammaru, T., Tennent, W. J., Thomas, J. A. & Warren, M. 1999: Poleward shifts in geographical ranges of butterfly species associated with regional warming. — *Nature* **399**: 579-583.
- Paskoff, R. 2000: Impacts à attendre d'une élévation du niveau de la mer sur les côtes françaises. — Pp. 46-53 in: Mission Interministérielle de l'Effet de Serre & Ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement, Impacts potentiels du changement climatique en France au XXI siècle. — Paris.
- Péer, G. & Safriel, U. N. 2000: Climate change Israel's national report under the United Nations Framework Convention on climate change; impact, vulnerability and adaptation.
- Penuelas, J., Filella, I. & Comas, P. 2002: Changed plant and animal life cycles from 1952 to 2000 in the Mediterranean region. — *Global Change Biol.* **8**: 531-544.
- Petit, C., Fréville, H., Mignot, A., Colas, B., Riba, M., Imbert, E., Hurtez-Boussés, S., Virevaire, M. & Olivieri, I. 2001: Gene flow and local adaptation in two endemic plant species. — *Biol. Conserv.* **100**: 21-34.
- Piñol, J., Terradas, J. & Lloret, F. 1998: Climate warming, wildfire hazard, and wildfire occurrence in coastal Eastern Spain. — *Clim. Change* **38**: 345-357.
- 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**.
- Price, C., Michaelides, S., Pashiardis, S. & Alpert, P. 1999: Long term changes in diurnal temperature range in Cyprus. — *Atmos. Res.* **51**: 85-98.
- Raschi, A., Vaccari, F. P. & Miglietta, F. (eds.) 1999: Ecosystem response to CO₂: the MAPLE project results, **8**. — Luxembourg.
- Quézel, P. 1957: Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique. *Encyclopédie biogéographique et écologique*, **10**. — Paris.
- 1974: Les forêts du pourtour méditerranéen. — Pp 9-34 in: UNESCO, Forêts et maquis méditerranéens, écologie, conservation et aménagement., Notes techniques du MAB, **2**.
- 1989: Mise en place des structures de végétation circum-méditerranéennes actuelles. — Pp. 16-32 in: W. J. Clawson (ed.), *Man and Biosphere Symposium, XVI International Grasslands Congress, Landscape ecology.* — Nice.
- 2000: Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen. — Paris.
- & Barbero, M. 1985: Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n° 1 : Méditerranée Orientale. — Paris.
- , —, Bonin, G. & Loisel, R. 1990: Recent plant invasions in the circum-mediterranean region. — Pp. 51-60 in: Di Castri, F., Hansen, A. J. & Debussche M. (eds.), *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin.* — Dordrecht.
- , —, M., Benabid, A. & Rivas-Martinez, S. 1994: Le passage de la végétation méditerranéenne à la végétation saharienne sur le revers méridional du Haut Atlas oriental (Maroc). — *Phytocoenologia* **22(4)**: 537-582.
- & Médail, F. 2003. *Ecologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen.* — Elsevier, Paris, sous presse.
- Rathgeber, C., Guiot, J., Roche, P. & Tessier, L. 1999: Augmentation de productivité du chêne pubescent en région méditerranéenne française. — *Ann. For. Sci.* **56**: 211-219.

- , Nicault, A., Guiot, J., Keller, T., Guibal, F. & Roche, P. 2000: Simulated responses of *Pinus halepensis* forest productivity to climatic change and CO₂ increase using a statistical model. — *Global Planet. Change* **26**: 405-421.
- Saatkamp, A. & Vela, E. 2000: Nouvelles stations provençales de deux *Ophrys* protégés et rarissimes en France. — *Le Monde des Plantes* **469**: 10-11.
- Safriel, U. N., Volis, S. & Kark, S. 1994: Core and peripheral populations and global climate change. — *Israel J. Plant Sci.* **42**: 331-345.
- Sala, O. E., Chapin, III F.S., Armesto, J. J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., Jackson, R. B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D. M., Mooney, H. A., Oesterheld, M., Leroy Poff, N., Sykes, M. T., Walker, B. H., Walker, M., & Wall D. H. 2000: Global biodiversity scenarios for the year 2100. — *Science* **287**: 1770-1774.
- Smith, S. D., Huxman, T. E., Zitzer, S. F., Charlet, T. N., Housman, D. C., Coleman, J. S., Fenstermaker, L. K., Seemann, J. R. & Nowak, R. S. 2000: Elevated CO₂ increases productivity and invasive species success in an arid ecosystem. — *Nature* **408**: 79-82.
- Sternberg, M., Brown, V. K., Masters, G. J. & Clarke, I. P. 1999: Plant community dynamics in a calcareous grassland under climate change manipulations. — *Plant Ecol.* **143**: 29-37.
- Talon, B., Carcaillet, C. & Thion, M. 1998: Etudes pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. — *Géogr. Phys. Quatern.* **52**: 195-208.
- Thomas, C. D. & Lennon, J. J. 1999: Birds extend their ranges northwards. — *Nature* **399**: 213.
- Tognetti, R., Longobucco, A. & Raschi, A. 1999: Water relations of *Quercus ilex* and *Quercus pubescens* trees grown close by a natural carbon dioxide spring in a Mediterranean environment. — Pp. 53-81 in: Raschi A., Vaccari F.P. & Miglietta F. (eds.), *Ecosystem response to CO₂: the MAPLE project results.* — Luxembourg.
- Vogel, J. C., Rumsey, F. J., Schneller, J. J., Barrett, J. A. & Gibby M. 1999: Where are the glacial refugia in Europe? Evidence from pteridophytes. — *Biol. J. Linn. Soc.* **66**: 23-37.
- Whittaker, R. H. 1975: *Communities and ecosystems.* — New York.
- Woodward, F. I. 1999: Adaptation by *Plantago lanceolata* and *Tussilago farfara* to CO₂ enrichment. — Pp. 133-142 in: Raschi A., Vaccari F.P. & Miglietta F. (eds.), *Ecosystem response to CO₂: the MAPLE project results.* — Luxembourg.

Adresse des auteurs:

F. Médail & P. Quézel, Institut Méditerranéen D'écologie Et De Paleoécologie (C.N.R.S., U.M.R. 6116), Université D'aix-Marseille Iii, Faculté Des Sciences Et Techniques De Saint-Jerome, Case 461. F-13397 Marseille Cedex 20, France.
E-mail: f.medail@univ.u-3mrs.fr