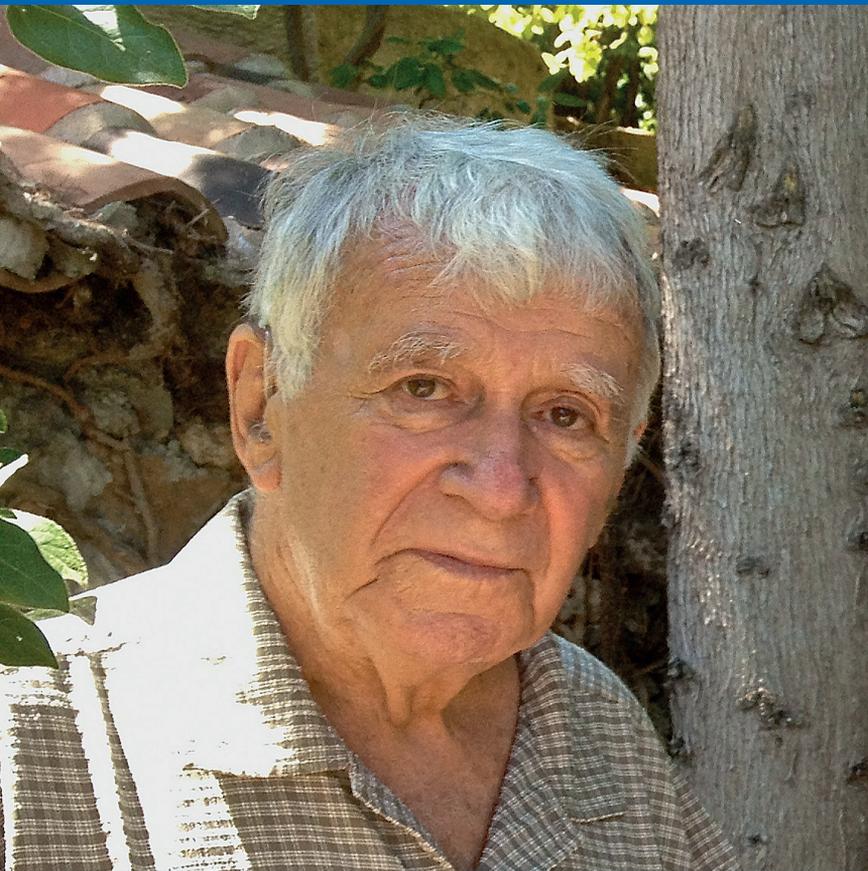


ecologia *mediterranea*

Vol. 44 (2) – 2018

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology



**Hommage
scientifique
au professeur
Pierre Quézel
(1926-2015)**

Éditeur invité : Pr Frédéric Médail

Éditrices en chef : Dr Élise Buisson & Dr Brigitte Talon

Institut méditerranéen de biodiversité et écologie (IMBE)
Mediterranean Institute of Biodiversity and Ecology

Naturalia Publications

Éditrices en chef : Dr Élise Buisson
et Dr Brigitte Talon

UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Comité éditorial

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université
Aix-Marseille, Marseille, France

D^r Marc CHEYLAN, EPHES, Montpellier,
France

D^r Cécile CLARET, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France

P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Grant WARDELL-JOHNSON, Université
Western, Australie

D^r Raphaël Gros, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Frédéric GUITER, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier,
France

D^r Audrey MARCO, École nationale
supérieure du paysage, Marseille,
France

P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r François MESLÉARD, Université
Avignon-Tour du Valat, France

D^r Tom PARKER, San Francisco State
University, États-Unis

D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier,
France

D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomus
University of Barcelona, Espagne

D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle
University of Thessaloniki, Grèce

D^r Éric VIDAL, IRD, France

D^r Mercedes VIVAS, Universidad of
Concepción, Chili

D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University
of Cyprus, Chypre

ISSN 0153-8756

http://ecologia-mediterranea.
univ-avignon.fr

Instructions aux auteurs

ecologia mediterranea publie des articles de recherche originaux sur des sujets se rapportant à l'écologie fondamentale ou appliquée des régions méditerranéennes. La revue exclut les articles purement descriptifs ou de systématique. *ecologia mediterranea* privilégie les domaines scientifiques suivants : bioclimatologie, biogéographie, biologie de la conservation, biologie marine, biologie des populations, écologie des communautés, écologie forestière, écologie génétique, écologie marine, écologie microbienne, écologie du paysage, écologie de la restauration, écologie végétale et animale, écophysiologie, paléoclimatologie, paléoécologie. La revue accepte également des articles de synthèse, des notes/communications courtes, des comptes rendus d'ouvrages, des résumés de thèses, ainsi que des commentaires sur les articles récemment parus dans *ecologia mediterranea*. La revue publie aussi des actes de colloques faisant l'objet d'un numéro spécial. Dans ce cas, prendre contact avec les éditrices.

Les manuscrits sont soumis à des lecteurs spécialistes du sujet. La décision finale d'accepter ou de refuser un article relève des éditrices. L'article proposé doit être envoyé en version électronique à ecologia.mediterranea@imbe.fr (version doc(x) ou rtf). Pour la mise en forme du document, voir les instructions qui suivent. Une fois leur article accepté, les auteurs devront tenir compte des remarques des lecteurs, puis ils renverront leur texte corrigé sous deux mois toujours sous format électronique (doc(x) ou rtf). Passé ce délai, la seconde version sera considérée comme une nouvelle proposition.

TYPES DE MANUSCRIT

À préciser sur la première page lors de la soumission d'un manuscrit.

Article de recherche : contribution inédite découlant d'une étude complète. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Note/communication courte : observation nouvelle ou rapport d'expérience dans un contexte pertinent avec les sujets visés par la revue. Ce type d'article fait typiquement une dizaine de pages et environ 3 000 à 4 000 mots.

Article de synthèse : revue critique et originale de sujets spécifiques d'actualité ou d'un champ de recherche de pointe dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une vingtaine de pages et environ 6 000 à 8 000 mots.

Commentaire : avis sur des sujets déjà publiés dans *ecologia mediterranea* ou réflexion critique sur des problèmes d'intérêt général en écologie méditerranéenne. Ce type d'article fait typiquement une à cinq pages et environ 1 000 à 3 000 mots.

Compte rendu d'ouvrage : revue critique d'ouvrages (livres, monographies, manuels, etc.) dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Les auteurs d'ouvrages souhaitant voir un compte rendu publié dans *ecologia mediterranea* doivent envoyer un exemplaire de l'ouvrage en question aux éditrices en chef.

Résumé de thèse : résumé d'une thèse soutenue récemment dans le domaine de l'écologie méditerranéenne. Auteur, année, titre, spécialité et université (e.g. Thèse de doctorat en écologie soutenue le 3 avril 2012 à l'université de Padoue, Italie, laboratoire xxx), composition du jury, mots clés, résumé de 1 000 mots maximum.

TEXTE

Les articles (dactylographiés en Times 12, double interligne, format A4) doivent être rédigés en anglais ou en français. Si l'article soumis n'est pas rédigé en anglais, il est demandé (en plus des résumés) une version anglaise abrégée ainsi qu'une traduction en anglais des titres des figures et tableaux. L'article doit être complet : type de manuscrit, titres anglais et français, auteur(s) et adresse(s), résumés en anglais et en français (au minimum), version anglaise abrégée (si le texte n'est pas en anglais), mots clés anglais et français, texte, puis remerciements, bibliographie, liste des titres des figures et tableaux puis les figures et tableaux (un(e)/page). Ainsi, pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document et non envoyées séparément.

Le texte des articles de recherche doit comporter quatre parties non numérotées : introduction, méthodes, résultats, discussion. Les sous-titres ne sont pas numérotés. Par exemple :

Introduction
Méthodes
Site d'étude
Plan expérimental
Analyses des données
Résultats
Discussion

L'emploi de mots soulignés est à proscrire. Les noms d'auteurs cités figureront en minuscules dans le texte comme dans la bibliographie. En français, n'utilisez les majuscules que pour les noms propres, sauf exception justifiée. Les ponctuations doubles (; ; !) sont précédées d'un espace, contrairement aux ponctuations simples (, .). En revanche, toutes les ponctuations sont suivies d'un espace. La mise en forme définitive du texte sera assurée par la revue.

PREMIÈRE PAGE

La première page contient :

- 1) le type de manuscrit visé (article de recherche, communication courte, etc.) ;
- 2) le titre de l'article ;
- 3) le nom et prénom des auteurs ;
- 4) l'adresse de chaque auteur sera indiquée avec le courriel de l'auteur pour la correspondance. Dans le cas où la publication est le fait de plusieurs auteurs, il doit être précisé lors du premier envoi la personne à qui doit être retourné l'article après lecture ;
- 5) le nombre total de mots de l'introduction à la bibliographie.

RÉSUMÉS, MOTS CLÉS ET VERSION ABRÉGÉE

Les résumés doivent comporter 300 mots au maximum et la version abrégée (français si le manuscrit est en anglais et anglais si le manuscrit est en français) 1 000 mots (environ une page). Le nombre de mots clés est limité à six, dans la langue des résumés ; ils ne doivent généralement pas figurer dans le titre.

BIBLIOGRAPHIE

La bibliographie regroupera toutes les références citées et elles seules. Les références seront rangées dans l'ordre alphabétique des auteurs et de façon chronologique. Les abréviations internationales des titres des revues doivent être utilisées (ISI Journal Abbreviations Index). Vérifier attentivement le manuscrit pour s'assurer que toutes les références citées dans le texte apparaissent bien en bibliographie et inversement.

Article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

Ouvrage

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 300 p.

Chapitre d'ouvrage

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In: Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public, Oxford: 339-363.

Acte de conférence

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds.), *Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation"*. Ghent, 18 November 1992: 121-141.

Rapport et thèse

Jaouadi W., 2011. *Écologie et dynamique de régénération de l'Acacia tortilis (Forsk.) Hayne subsp. raddiana (Savi) Brenan var. raddiana dans le parc national de Bouhedma (Tunisie)*. Thèse de doctorat de l'Institut national agronomique de Tunisie, 180 p.

CITATIONS ET RENVOIS APPELÉS DANS LE TEXTE

Les mots « figures » et « tableaux » annoncés dans le texte sont écrits en toutes lettres et en minuscules. Indiquer le nom d'auteur et l'année de publication (mais indiquer tous les auteurs dans la bibliographie). Exemples : "Since Dupont (1962) has shown that...", or "This is in agreement with previous results (Durand et al. 1990; Dupond & Dupont 1997) ...". Le numéro de page de la citation n'est mentionné que dans le cas où elle est entre guillemets. Si la publication est écrite par plus de deux auteurs, le nom du premier doit être suivi par *et al.*

ABRÉVIATIONS, NOMENCLATURE ET MOTS LATINS

L'usage d'un acronyme ou d'une abréviation technique doit être précédé de sa signification lors de sa première apparition. Les codes de nomenclature doivent être respectés selon les conventions internationales. Les mots latins doivent être mis en italiques (*et al.*, *a priori*, etc.), et en particulier les noms de plantes ou d'animaux. Lors de la première apparition du nom d'une espèce, il est demandé d'y faire figurer le nom d'auteur (exemple : *Olea europaea* L.).

FIGURES ET TABLEAUX

Pour la soumission du manuscrit, les illustrations seront intégrées au document, à la suite des références bibliographiques (voir la partie « Texte »). Une fois l'article accepté, les illustrations doivent être envoyées séparément du texte, prêtes à l'impression (résolution 300 dpi). Tous les documents devant être insérés doivent être annoncés dans le texte, numérotés dans l'ordre d'apparition et légendés.

TIRÉS À PART

Il n'est plus fourni de tirés à part mais un pdf par article.

ABONNEMENT

(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 an = 2 numéros

	Abonnement	Frais de port	Total
France	60 €	6 €	66 €
Europe	60 €	12 €	72 €
Monde	60 €	16 €	76 €

Abonnement à adresser à :

SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
F-04250 TURRIERS

Code banque	Code guichet	numéro de compte	clé RIB
19106	00839	13995626000	62
Domiciliation : CA SISTERON			
IBAN : FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062			
BIC : AGRIFRPP891			

ecologia mediterranea

Revue internationale d'écologie méditerranéenne
International Journal of Mediterranean Ecology

Vol. 44 (2) – 2018

HOMMAGE SCIENTIFIQUE AU PROFESSEUR PIERRE QUÉZEL (1926-2015)

Sommaire/Contents

<i>Editorial</i> – Éditorial (FM). Hommage scientifique à Pierre Quézel, fondateur d' <i>Ecologia Mediterranea</i>	3
INTRODUCTION	
Pierre Quézel (1926-2015), une vie et une œuvre scientifique entre Méditerranée et Sahara <i>Pierre Quézel (1926-2015), a life and scientific work between the Mediterranean Basin and the Sahara</i> F. MÉDAIL	5
BIOGÉOGRAPHIE MÉDITERRANÉENNE	
Témoignage : Pierre Quézel et les montagnes méditerranéennes <i>Pierre Quézel and Mediterranean mountains</i> M. BARBERO	23
L'importance de la continentalité hydrique dans les montagnes méditerranéennes : l'exemple du Maroc et de la Californie <i>The importance of hydric continentality in Mediterranean mountains: the example from Morocco and California</i> R. MICHALET	31
Cartographie écologique et gestion du territoire : une résistible ascension <i>Ecological mapping and land-use planning: a resistible ascent</i> J. LEPART	45
APPROCHES TEMPORELLES	
Reconstruction of Mediterranean flora, vegetation and climate for the last 23 million years based on an extensive pollen dataset J.-P. SUC, S.-M. POPESCU, S. FAUQUETTE, M. BESSEDIK, G. JIMÉNEZ-MORENO, N. BACHIRI TAOUFIQ, Z. ZHENG, F. MÉDAIL, S. KLOTZ	53
Connaître le passé pour comprendre le présent : histoires d'arbres et d'oiseaux dans l'espace méditerranéen <i>Knowing the past to understand the present: tree and bird stories in the Mediterranean Type Ecosystems</i> J. BLONDEL	87
L'association de la paléoécologie et de la phylogéographie : une autre approche de la biogéographie <i>Associating paleoecology and phylogeography: another approach of biogeography</i> J.-L. DE BEAULIEU	95
FORÊTS MÉDITERRANÉENNES	
La végétation des montagnes d'Italie méridionale et ses caractéristiques biogéographiques <i>The vegetation of southern Italy mountains and its biogeographic characteristics</i> G. BONIN	101

État des connaissances sur les systèmes forestiers d'Algérie <i>State of knowledge on forest systems in Algeria</i>	
M. DAHMANI-MEGREROUCHE	111
Témoignage : Pierre Quézel et l'association Forêt méditerranéenne <i>Pierre Quézel and the NGO Forêt méditerranéenne</i>	
J. BONNIER	119
ÉTUDES EN AFRIQUE DU NORD ET AU SAHARA	
Apport de Pierre Quézel à la floristique et à la phytosociologie au Maroc <i>Contribution of Pierre Quézel to floristics and phytosociology in Morocco</i>	
M. FENNANE	123
eFlore du Maghreb, une flore électronique basée sur la <i>Nouvelle flore d'Algérie</i> de P. Quézel et S. Santa <i>eFlore of Magreb, an electronic flora based on the new flora of P. Quézel & S. Santa</i>	
C. CHATELAIN ET AL.	131
Témoignage : Mes souvenirs de Pierre Quézel (1926-2015), un naturaliste, un saharien, un ami. Un aperçu de son œuvre entomologique <i>My memories of Pierre Quézel (1926-2015), a naturalist, a Saharan, a friend.</i> <i>An overview of his entomological work</i>	
P. BRUNEAU DE MIRÉ	137
ANNEXES	
Liste chronologique (1947-2018) des publications scientifiques du Professeur Pierre Quézel <i>Chronological list (1947-2018) of Professor Pierre Quézel's scientific publications</i>	143

Revue indexée dans Pascal-CNRS et Biosis – *Journal indexed in PASCAL-CBRS and Biosis*
<http://ecologia-mediterranea.univ-avignon.fr/>

Acknowledgments – Remerciements

The editorial committee thanks the associate editors and reviewers who have participated in this volume for their advices, corrections and opinions.

Le comité éditorial de la revue remercie les éditeurs associés et les relecteurs qui ont participé à ce numéro pour leurs conseils, corrections et avis.

Editorial Board – Comité éditorial

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Marc CHEYLAN, EPHES, Montpellier, France
D^r Cécile CLARET, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France
P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Grant WARDELL-JOHNSON, University of Western Australia, Australie
D^r Raphaël GROS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Frédéric GUITER, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier, France
D^r Audrey MARCO, École nationale supérieure du paysage, Marseille, France
P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-Marseille, Marseille, France
P^r François MESLÉARD, Université Avignon-Tour du Valat, France
D^r Tom PARKER, San Francisco State University, États-Unis
D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier, France
D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomous University of Barcelona, Espagne
D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-Marseille, Marseille, France
D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle University of Thessaloniki, Grèce
D^r Éric VIDAL, IRD, France
D^r Mercedes VIVAS, Universidad of Concepción, Chili
D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University of Cyprus, Chypre

© ecologia
mediterranea

Fabrication :
Transfaire,
04250 Turriers

Imprimé en Europe

Éditorial – Editorial

Pr. Frédéric MÉDAIL

Aix-Marseille
Université/IMBE

Hommage scientifique à Pierre Quézel, fondateur d'*Ecologia Mediterranea*

Pierre Quézel, professeur émérite à l'université d'Aix-Marseille, grand expert de la flore et de la végétation de la Méditerranée et du Sahara, s'est éteint le 21 octobre 2015 à l'âge de 89 ans. Né dans les Cévennes méridionales, au Vigan (Gard) le 9 septembre 1926, il était docteur ès sciences et en médecine de l'université de Montpellier. Il fut professeur à l'université d'Alger jusqu'en 1962 puis à l'université d'Aix-Marseille, où il avait fondé en 1966, à la faculté des sciences de Marseille Saint-Jérôme, le Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne qu'il a dirigé jusqu'en 1990. Il fut également le cofondateur de l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP), créé en 1985, unité mixte de recherche à l'origine de l'actuel Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE).

*Pierre Quézel avait fondé en 1975 la revue scientifique *Ecologia Mediterranea*, revue d'écologie terrestre et limnique dont il assura les fonctions de directeur de la publication (éditeur en chef) jusqu'en 1996. Il supervisa la parution de vingt-deux volumes. Cette revue demeure à ce jour la seule qui soit spécifiquement consacrée aux écosystèmes des cinq écorégions méditerranéennes du monde.*

Il était important de pouvoir témoigner des activités de ce scientifique-explorateur hors du commun, qui restera l'un des meilleurs connaisseurs de la flore et de la végétation de l'ensemble de la Méditerranée qu'il avait parcourue dans tous les sens, sans oublier ces multiples expéditions au Sahara centro-occidental. Les élèves qu'il avait formés en France mais aussi en Algérie, au Maroc, en Tunisie, au Liban, en Grèce, en Syrie, en Turquie, en Italie, en Espagne, etc., se souviennent de cet esprit brillant, doté d'une prodigieuse mémoire et d'une vaste culture scientifique et en lettres classiques, mais toujours empreint de discrétion et de modestie.

Un hommage scientifique à Pierre Quézel, réunissant une centaine de participants, famille, amis et collègues, le 16 septembre 2016 à Aix-en-Provence, a permis de fournir des témoignages variés sur son impressionnante œuvre scientifique. Cette journée a été organisée par l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE), avec le soutien du Muséum d'histoire naturelle d'Aix-en-Provence, du Conservatoire botanique national méditerranéen et de l'association Forêt méditerranéenne.

*Les principaux éléments biographiques et les éclairages scientifiques liés aux centres d'intérêt de Pierre Quézel, ainsi que divers témoignages de ses collègues et amis, ont été réunis dans ce numéro spécial d'*Ecologia Mediterranea*.*

Pierre, sachez que les fondements scientifiques et humains que vous avez su si bien établir et nouer forment des jalons et des perspectives qui resteront ancrés dans le développement de nos disciplines, en biogéographie, écologie, paléoécologie, botanique systématique et biologie de la conservation. Votre rôle a été déterminant pour mieux connaître et préserver ces héritages biologiques si variés de Méditerranée et du Sahara ! Nous avons tous besoin de votre héritage humaniste pour continuer à dresser des ponts de collaboration et de connaissance entre les rives méditerranéennes.

Scientific tribute to Pierre Quézel, founder of Ecologia Mediterranea

Pierre Quézel, professor emeritus at Aix Marseille University, a great expert on the flora and vegetation of the Mediterranean Basin and of the Sahara, died on October, 21th 2015 at the age of 89. Born in the southern Cévennes, in Vigan (Gard, France) on September 9th 1926, he was a Doctor of Science and Medicine at the University of Montpellier. He was Professor at the University of Algiers until 1962 and at Aix Marseille University, where he founded in 1966, at the Faculty of Sciences of Marseille St-Jerome, the Laboratory of Botany and Mediterranean Ecology that he led until 1990. He was also the co-founder of the Mediterranean Institute of Ecology and Paleoecology (IMEP), created in 1985, joint research unit at the origin of the current Mediterranean Institute of marine and continental Biodiversity and Ecology (IMBE).

In 1975, Pierre Quézel founded *Ecologia Mediterranea*, a scientific journal of terrestrial and limnic ecology for which he was editor-in-chief until 1996. He supervised the publication of twenty-two volumes. To this day, this journal remains the only one specifically dedicated to the ecosystems of the five Mediterranean ecoregions/Mediterranean Type Ecosystems (MTE) of the world.

It was important to show the activities of this outstanding scientist-explorer, who will remain one of the best connoisseurs of the flora and vegetation of the entire Mediterranean Basin that he traveled in every direction, without forgetting multiple expeditions to the centro-Western Sahara. The students he trained in France but also in Algeria, Morocco, Tunisia, Lebanon, Greece, Syria, Turkey, Italy, Spain, etc., remember his brilliant mind, endowed with a prodigious memory and an outstanding scientific and literary culture, but always marked by discretion and modesty.

A scientific tribute to Pierre Quézel bringing together a hundred participants, family, friends and colleagues, was held September 16, 2016 in Aix-en-Provence. It provided various testimonials on its impressive scientific work. This day was organized by the Mediterranean Institute of marine and continental Biodiversity and Ecology (IMBE), with the support of the Natural History Museum of Aix-en-Provence, the National Mediterranean Botanical Conservatory and the Association Mediterranean Forest.

The main biographical elements and scientific insights related to Pierre Quézel's interests, as well as various testimonials from his colleagues and friends, were gathered in this special issue of *Ecologia Mediterranea*.

Pierre, please be aware that the scientific and human foundations that you established and built up so well are milestones and perspectives that will remain anchored in the development of our disciplines, in biogeography, ecology, paleoecology, systematic botany and conservation biology. Your role has been decisive for better knowing and preserving these varied biological heritages of the Mediterranean and the Sahara! We all need your humanist heritage to continue to build bridges of collaboration and knowledge between the Mediterranean shores.

Pierre Quézel (1926-2015), une vie et une œuvre scientifique entre Méditerranée et Sahara

Frédéric MÉDAIL

Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE.
Technopôle de l'Arbois-Méditerranée, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France.
Auteur correspondant : frederic.medail@imbe.fr

« La description de groupements végétaux n'a jamais été pour moi une fin en soi, mais un des moyens les plus sûrs de comprendre cette végétation, et d'essayer d'en saisir l'origine et les variations au cours des dernières phases géologiques. »

P. QUÉZEL, 1958a. *Notice sur les titres et travaux scientifiques*, p. 31.

Résumé

Cet article dresse un bilan synthétique des activités scientifiques de Pierre Quézel (1926-2015). Écologue et biogéographe, docteur ès sciences et en médecine de l'université de Montpellier, il a été professeur à l'université d'Alger jusqu'en 1962 puis à l'université d'Aix-Marseille, où il avait fondé en 1964 le Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne qu'il a dirigé jusqu'en 1990. Il fut également le cofondateur de l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP) créé en 1985.

Auteur de 406 publications scientifiques dont plusieurs ouvrages, il a travaillé durant une cinquantaine d'années dans le domaine de la flore et de la végétation vasculaires de la région méditerranéenne et du Sahara. Il a considéré de multiples thématiques : biogéographie, paléoécologie, phytosociologie, dynamiques écologiques, impacts de l'homme et conservation de la biodiversité. Expert reconnu sur le plan international, il a joué un rôle majeur dans la connaissance des forêts méditerranéennes et la reconnaissance de

leurs spécificités, tant sur le plan de leurs structures que de leurs dynamiques de succession. De par l'orientation de ses recherches intégrant aussi les aspects paléoécologiques et cytotaxonomiques, et la formation de nombreux chercheurs sur toutes les rives de la Méditerranée, Pierre Quézel a su impulser une dynamique féconde de travaux écologiques et phytogéographiques, afin de mieux comprendre et de préserver ce remarquable point chaud de biodiversité, véritable capital biogéographique et évolutif à l'échelle mondiale.

Abstract

This study provides an overview of the scientific work of Pierre Quézel (1926-2015). Ecologist and biogeographer, twice Doctor of the University of Montpellier, in science and in medicine, he was professor at the University of Algiers until 1962 and thereafter at the University of Aix-Marseille where, in 1964, he set up the Laboratory for Mediterranean Botany and Ecology which he

Mots-clés : Afrique du Nord, biogéographie, histoire de la botanique, région méditerranéenne, Sahara.

Keywords: North Africa, biogeography, botanical history, Mediterranean region, Sahara.

continued to head until 1990. He was also one of the co-founders in 1985 of the Mediterranean Institute for Ecology and Paleoecology (IMEP). Author of 406 scientific publications which include several books, he devoted more than fifty years to the study of the flora and vegetation of the Mediterranean region and the Sahara, working on a wide range of topics : biogeography, palaeoecology, phytosociology, ecological dynamics, human impacts and biodiversity conservation. An internationally-recognised expert, he played a major role in the understanding of Mediterranean forests and woodlands and in obtaining recognition of their specific features, as much for their structure as for the dynamics of their succession over generations. Through the orientation of his research, which also encompassed aspects of paleoecology and cytotaxonomy, and the training of innumerable research scientists from countries all around the Mediterranean Rim, Pierre Quézel succeeded in creating a very fertile dynamic for research in ecology and plant geography, thus enhancing the understanding and preservation of what has become a hotspot of biodiversity, part of the planet's evolving biogeographic capital.

La nature méditerranéenne, une passion devenue un objet d'études approfondies

Pierre Quézel-Ambrunaz est né le 9 septembre 1926, au Vigan (Gard). Fils unique d'une famille paternelle originaire de Savoie, du village de Saint-Alban-des-Villards en Haute Maurienne, ses parents s'étaient établis dans ce gros bourg des Cévennes méridionales,

où son père Louis, tapissier, possédait un magasin de meubles. Sa mère étant décédée quelques années après sa naissance, Pierre fut placé en internat à Montpellier chez les jésuites de l'école libre Saint-François-Régis où il passa la majeure partie de sa scolarité, de la sixième à la première. Il effectua sa terminale au lycée de Nîmes où il passa son bac en septembre 1944. Son intérêt pour la nature est précoce puisque dans une lettre adressée à son père le 27 octobre 1940, en prélude à des vacances cévenoles, il indique : « *Je suis bien content de venir un peu au Vigan et j'espère planter les tulipes à la Vigne.* » Il n'abandonnera d'ailleurs jamais cette passion du jardinage !

En introduction de sa *Notice sur les titres et travaux scientifiques*, il évoque son cheminement scientifique initial : « *Passionné très tôt par les Sciences Naturelles, et tout spécialement par la Botanique, j'ai eu le privilège, dès la fin de mes études secondaires de trouver à Montpellier, aussi bien à la Faculté des Sciences auprès de M. le Professeur Emberger, qu'à la Faculté de Médecine auprès de M. le Professeur Harant, une bienveillante compréhension et des encouragements qui ont certainement déterminé ma carrière scientifique* » (Quézel 1958a, p. 10). Ses deux mentors furent donc Hervé Harant (1901-1986) (figure 1a), titulaire de la chaire d'histoire naturelle, parasitologie et pathologie exotique à la faculté de médecine de Montpellier et directeur du Jardin des plantes de Montpellier, et Louis Emberger (1897-1969), titulaire de la chaire de botanique, célèbre phytogéographe méditerranéen, bioclimatologue et paléobotaniste



Figure 1 – Les débuts de la carrière scientifique de Pierre Quézel : (a) une herborisation dominicale aux environs de Montpellier, avec Mrs Harant (à droite), Laurent et Blanchet (P. Quézel est au centre, en blanc) ; (b) lors d'une séance de travaux pratiques à la Faculté de médecine de Montpellier (collection privée P. Quézel).

et digne successeur de Charles Flahault (1852-1935), son beau-père. Au milieu du xx^e siècle, les liens entre la botanique, la médecine et la pharmacie étaient encore très prégnants, et c'est tout naturellement que Pierre Quézel développa cette double compétence. Nommé en 1947 moniteur au Laboratoire d'histoire naturelle et parasitologie de la faculté de médecine de Montpellier, il fut en parallèle externe des hôpitaux de Montpellier (1948-1950) (figure 1b), et il soutint le 13 juillet 1951 sa thèse de doctorat en médecine consacrée à *Quelques aspects des adaptations parasitaires*.

Mais l'attrait de la nature méditerranéenne était bien trop fort pour Pierre Quézel. Grâce à ses grandes capacités intellectuelles et à un travail acharné, il sut mener de front un cursus médical et des études en licence de sciences naturelles. Cet attrait pour le monde vivant est très vite renforcé par ses participations assidues aux sorties de terrain dominicales organisées par ses deux mentors aux environs de Montpellier (figure 1a) et celles, plus restreintes en nombre de participants, que dirigeait Josias Braun-Blanquet (1884-1980), le dynamique directeur de la Station internationale de géobotanique méditerranéenne et alpine (SIGMA) qui l'initia aux méthodes phytosociologiques (Dayrat 2003). Avec deux condisciples, Paul Verdier et surtout Jean-Antoine Rioux, il consacrait dès 1947 « la majeure partie de ses vacances à la prospection botaniste », notamment dans le massif de l'Aigoual et sur les Causses cévenols, puis aux monts du Cantal et dans les Alpes-Maritimes. Dès lors, il n'est pas vraiment étonnant de constater que pas moins de trente-quatre articles scientifiques en floristique, zoologie et phytosociologie furent publiés entre 1947 et 1951, soit avant sa soutenance de doctorat en médecine !

De ses premiers travaux, deux aspects majeurs méritent d'être soulignés. Il s'agit tout d'abord de l'étude des groupements de rochers, falaises et balmes calcaires des Alpes-Maritimes où il décrit, grâce à deux campagnes d'exploration en 1950-1951, plusieurs associations végétales synendémiques de l'alliance *Saxifragion lingulatae* Rioux et Quézel (figure 2a), toujours reconnues de nos jours (Quézel 1950a 1951). L'analyse biogéographique le conduit à distinguer un « élément ancien », un « élément mésogéen occidental » et un « élément mésogéen oriental » pour lequel il conclut que « les glaciations n'ont permis son maintien que

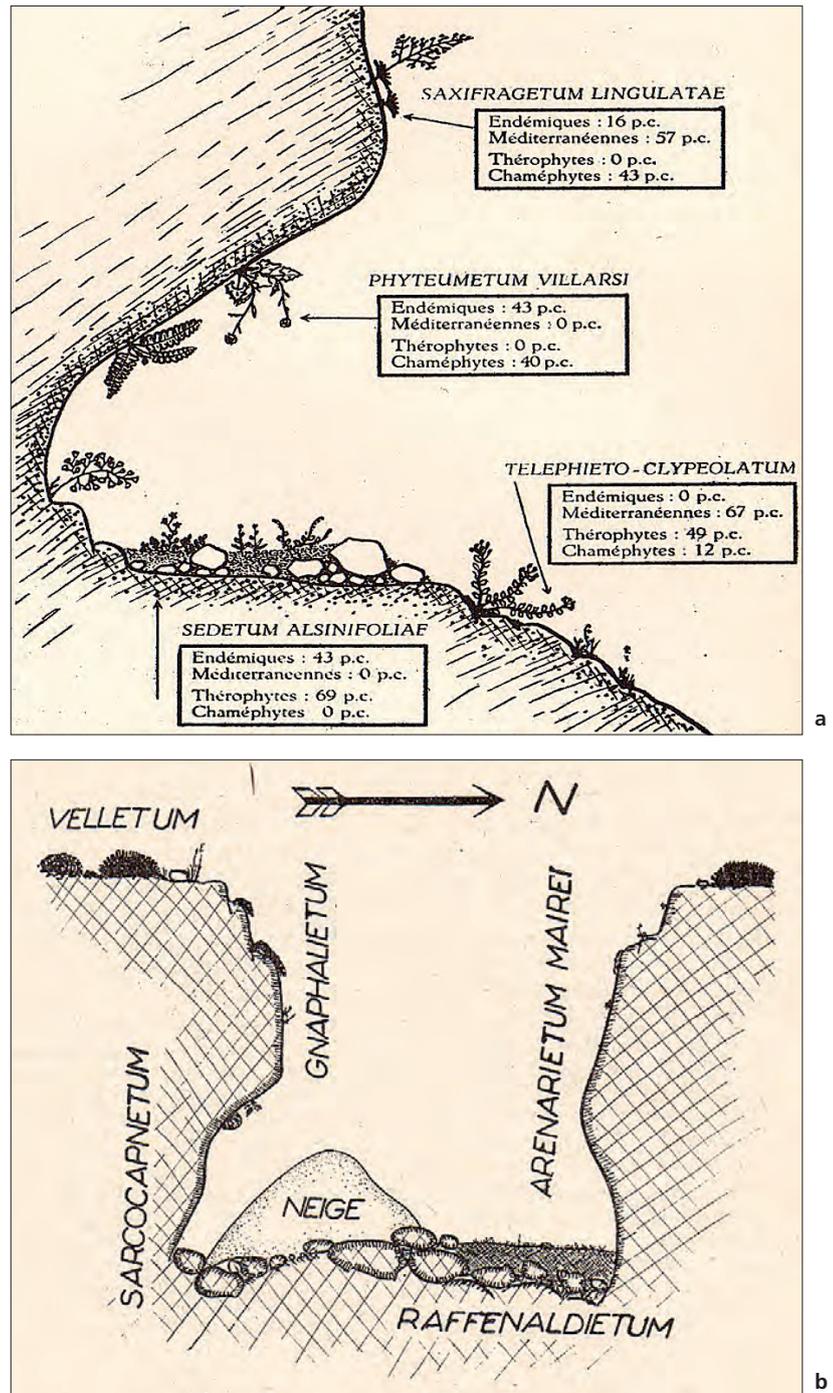


Figure 2 – Les premiers travaux phytosociologiques de Pierre Quézel sont souvent accompagnés de coupes schématiques représentant spatialement les divers groupements végétaux décrits : (a) schéma de l'organisation des associations de balmes et rochers calcaires des Alpes-Maritimes (France) (Quézel 1951) ; (b) coupe schématique verticale des associations liées aux dolines à neige du massif du Ghat (Haut Atlas, Maroc) (Quézel 1952).

dans quelques massifs refuges ». En parallèle, avec son collègue P. Verdier, il teste la possibilité d'appliquer les méthodes de la phytosociologie à l'étude de communautés de coléoptères carabiques le long des ripisylves bordant l'Hérault (Quézel & Verdier 1953), et il étend cette méthode de relevés faunistiques pour définir des groupements de carabiques et



Figure 3 – Campement dans une pozzine sèche à *Trifolium humile* et *Geranium nanum*, été 1951, dans le massif de l’Ayachi (Haut Atlas, Maroc), vers 3 400 m (collection privée P. Quézel).

ténébrionides en Tunisie centrale, tout en mesurant plusieurs paramètres autécologiques clés pour ces espèces (teneur en eau du sol, perméabilité et amplitude thermique) (Quézel 1950b). Preuve de ses intérêts éclectiques, ses travaux entomologiques réalisés entre 1949 et 1957 sont riches d’une vingtaine de publications (Bruneau de Miré 2018).

La plongée dans l’univers floristique nord-africain (1951-1962)

Grâce à l’appui de L. Emberger, il entra en 1950 comme stagiaire au CNRS, et fut rattaché à l’Institut de botanique de Montpellier. Cette affectation ne fut que très provisoire car, dès 1951, on lui proposa un poste d’assistant au Laboratoire de botanique de la faculté des sciences d’Alger dirigé alors par le professeur Marcel Guinochet (1909-1997). Cette nomination « *devait changer radicalement l’orientation de mes travaux [...], séduit d’emblée par la nature Nord-Africaine* » (Quézel, 1958a, p. 10). Son « *amour de la montagne* » et les conseils de L. Emberger le conduisirent à consacrer son second doctorat à l’étude de la végétation des hautes montagnes du Maghreb. Dès lors, Pierre Quézel va arpenter assidûment durant quatre années les massifs du Haut et Moyen Atlas, des Aurès, du Djurdjura et de Petite Kabylie, réalisant au total plus de deux mille relevés phytosociologiques. Au cours de l’été 1951, il étudia tout d’abord la végétation alticole du Haut Atlas oriental (massifs du

Ghat et de l’Ayachi), comprise entre 2 500 m et 3 900 m d’altitude : « *Nous avons pu passer plus de 15 jours dans l’un et l’autre massifs parcourant à pied ou à dos de mulet près de 800 km* » (Quézel 1952, p. 1).

Ce premier travail d’envergure intitulé *Contribution à l’étude phytogéographique et phytosociologique du Grand Atlas calcaire* constitua son diplôme d’études supérieures en botanique qui fut publié dans les *Mémoires de la Société des sciences naturelles du Maroc* (Quézel 1952) (figures 2b, 4a). L’année suivante, en août 1952, il trouve le temps de prospecter la Sierra Nevada, en Andalousie ; en effet, « *il nous était indispensable pour compléter notre connaissance de l’édifice floristique des montagnes du pourtour méditerranéen occidental, d’envisager un séjour sur les hautes montagnes du Sud de l’Espagne* » (Quézel 1953a). Il en tire une importante monographie : *Contribution à l’étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada* qui demeure la base pour la compréhension biogéographique de ce massif emblématique. L’ensemble de ces recherches aboutit à la soutenance de son doctorat ès sciences naturelles, le 14 juin 1955 à la faculté des sciences de Montpellier. Ce travail magistral intitulé *Peuplement végétal des hautes montagnes de l’Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique* fut publié dans la série *Encyclopédie biogéographique et écologique* aux Éditions Lechevalier (Quézel 1957a) (figure 4b). L. Emberger dans son élogieuse préface à ce travail souligne que « *pour la première fois nous avons un exposé coordonné sur*

l'ensemble de la montagne Nord-Africaine. [...] Il fallait pour réaliser cette œuvre une âme passionnée et une volonté brisant tous les obstacles humains et ceux provenant des choses ». De fait, cette monographie marque un tournant majeur car elle fournit une compréhension biogéographique intégrative de la mise en place des flores et des structures de végétation pour les montagnes sud-méditerranéennes, grâce à des approches mêlant analyses écologiques, bioclimatiques, cytologiques et phytogéographiques.

Les moments passés à Alger et sur la façade littorale ne restent pas inemployés, tant s'en faut, et l'activité insatiable de Pierre Quézel se concrétise par l'étude, avec quelques collègues, de diverses structures de végétation rupicole, en Oranie ou sur les rochers maritimes de l'Algérie centro-occidentale et par diverses contributions consacrées aux groupements des riches mares temporaires à *Isoetes* div. sp. En 1956, paraît sa *Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie*, premier travail d'envergure qu'il consacre aux forêts (figure 5), avec la description de remarquables associations à *Abies numidica*, à *Quercus canariensis* et *Epimedium peralderianum*, une rarissime Berberidaceae

endémique de Kabylie (Quézel 1956). Les travaux de floristique ne sont pas oubliés avec diverses contributions améliorant la connaissance de la flore du Moyen et du Haut Atlas marocains. Une première monographie systématique traite des Campanulaceae d'Afrique du Nord (Quézel 1953b) (figure 14) ; d'autres suivront, relatives aux Zygophyllaceae et Nyctaginaceae. L'approche taxonomique et floristique trouvera son point d'orgue avec la réalisation, avec son collègue pharmacien Sébastien Santa (1883-1967), de la fameuse *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales* (Quézel & Santa 1962, 1963), qui demeure à ce jour la seule flore complète de ce pays, incluant une chorologie des taxons basée sur une nouvelle subdivision biogéographique.

Durant ces douze années algériennes, la carrière universitaire de Pierre Quézel connut une progression très rapide : chef de travaux en 1955, puis chargé de cours, il est nommé maître de conférences à la faculté des sciences d'Alger en 1957, et finalement professeur en 1960 – à l'âge de 34 ans seulement – dans cette même université où il occupera la chaire de botanique jusqu'à son départ précipité en 1962, lors de l'indépendance de l'Algérie.



Figure 4 – Pages de garde des deux premiers travaux majeurs de Pierre Quézel consacrés à la végétation des montagnes d'Afrique du Nord : (a) l'étude sur le Grand Atlas calcaire, objet de son diplôme d'études supérieures (Quézel 1952) ; (b) l'étude de l'ensemble des hautes montagnes du Maghreb, objet de son doctorat ès sciences naturelles (Quézel 1957a).

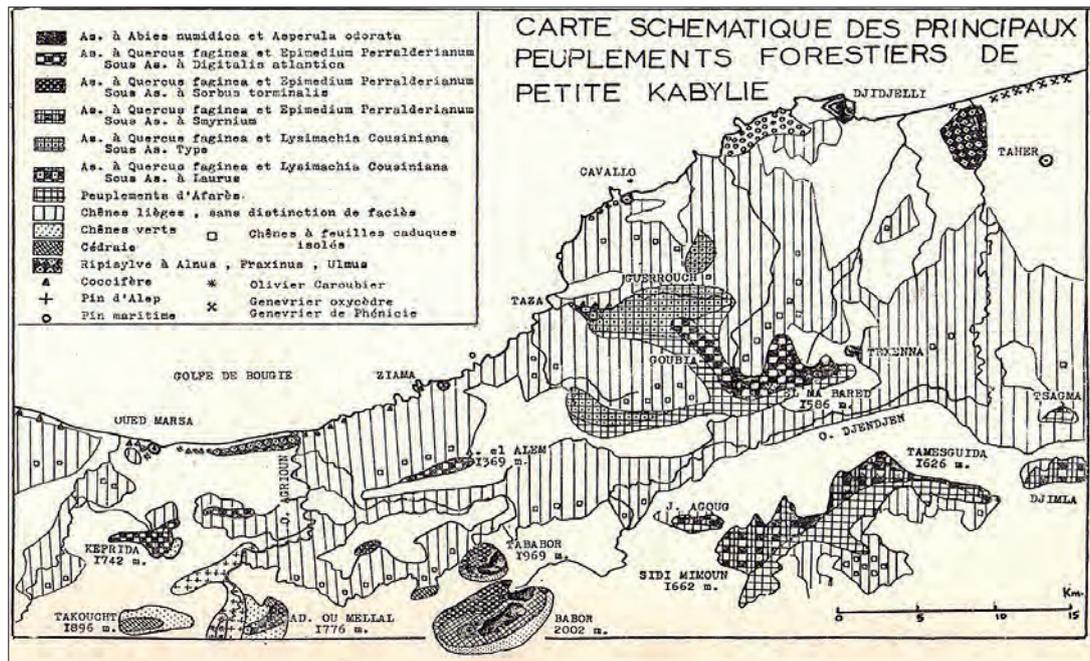


Figure 5 – Carte des forêts de Petite Kabylie (Algérie), parue dans les *Mémoires de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord* (Quézel 1956).

Les recherches au Sahara

Au milieu des années 1950, l'insécurité croissante dans le Tell et les Hauts Plateaux algériens amène Pierre Quézel à s'intéresser à la flore et végétation du Sahara central et occidental. Il y réalisa une vingtaine de missions entre 1953 et 1994 (Médail 2017) (figure 6), dont les résultats sont détaillés et mis en perspective dans notre ouvrage *Biogéographie de la flore du Sahara* (Médail & Quézel 2018).

Son premier contact avec le Sahara eut lieu en novembre 1953, dans le cadre d'une mission au Hoggar à la demande d'un climatologue de l'université d'Alger, le professeur Jean Dubief, qui avait été impressionné par la floraison printanière de ce massif à la suite d'abondantes précipitations. Le contexte administratif était favorable avec la montée en puissance de l'Institut de recherches sahariennes (IRS) créé en 1937, une structure universitaire dirigée par le géographe Robert Capot-Rey qui va fédérer les recherches sahariennes jusqu'en 1968. Depuis Tamanrasset, cette première mission d'un mois financée par l'IRS conduisit Pierre Quézel dans le massif de l'Atakor, jusqu'à Tin Tarabine, avec un retour par le revers sud de ce massif. Il observa que « la végétation à base d'espèces annuelles de petite taille et à court cycle de développement (éphémérophytes) qui germent juste après les pluies sur les limons humides des oueds, se

caractérisait par une composition nettement différente selon la période des précipitations » (Quézel in Médail & Quézel 2018). Les résultats firent l'objet d'une monographie de 164 pages, *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar* publiée par l'IRS (Quézel 1954). Comme beaucoup d'explorateurs naturalistes, Pierre Quézel fut immédiatement fasciné par le Sahara : « Ce fut une découverte inoubliable du désert et surtout de la montagne saharienne, avec une flore abondante et en parfait état. De retour à Tamanrasset, je n'eus plus qu'un désir, retourner au plus vite au Sahara et continuer dans la mesure de mes possibilités à y travailler ! » (Quézel in Médail & Quézel 2018). Dès lors, à partir de 1956, il consacra la majeure partie de ses recherches au domaine saharien. Dans le cadre de ses obligations militaires en tant que médecin-lieutenant de réserve à la base aérienne de Maison Blanche à Alger, durant les années 1955-1956, il fut chargé de dizaines d'évacuations sanitaires sur les bases sahariennes, ce qui lui permit de se familiariser avec les variations du modelé saharien. Une nouvelle mission de l'IRS lui donna l'occasion de parcourir en mars-avril 1956 le massif de la Tefedest, au nord du Hoggar, où il relève la présence « d'une végétation résiduelle de souche méditerranéenne presque aussi importante qu'au Hoggar », en particulier une association à myrte de Nivelles (*Myrtus nivellei*) qui « abonde à partir de



Figure 6 – Trajets des principales missions effectuées par Pierre Quézel au Sahara, entre 1953 et 1994 (in Médail & Quézel 2018).

1 500 mètres, et borde d'une façon ininterrompue le lit humide de l'Oued Ahor sur plus de 15 kilomètres » (Quézel 1957b).

Mais le gros point d'interrogation restait l'immense massif du Tibesti, pour lequel la seule synthèse floristique publiée par René Maire et Théodore Monod en 1950 restait bien incomplète. Aussi fut organisée une première mission de septembre à novembre 1956, toujours avec l'aide de l'IRS. Ce vaste parcours de plus de 850 kilomètres à chameau et le plus souvent à pied, fut effectué avec le géographe Robert Capot-Rey et l'entomologiste Philippe Bruneau de Miré. Il les conduisit de Faya-Largeau aux mares du Borkou, sur le majestueux volcan de l'Emi Koussi, aux vallées de Terrouane et du Miski, puis sur tout le revers sud-occidental du Tibesti jusqu'au Zouarké. Si l'ascension de l'Emi Koussi (3 415 m), sommet du Sahara, fut « particulièrement éprouvante pour les hommes et les bêtes qu'il n'était pas question de monter », la vision depuis le col de Taï-Taï, de la caldera et du fameux Trou au Natron, mille mètres plus bas, firent oublier cette longue montée de quatre jours. Mais le point d'orgue sur le plan phytogéographique reste la découverte vers 3 000 mètres d'altitude d'un lapiaz édifié sur des coulées basaltiques, et dont les étroits couloirs abritent une flore oro-africaine affine de celle des hauts sommets d'Afrique de l'Est, en particulier une magnifique immortelle qu'il dédia à Théodore Monod (*Helichrysum*

monodianum) (Quézel 1958b). Puis durant l'été 1958, Pierre Quézel et les chercheurs de l'Office national anti-acridien réalisèrent un transect depuis Abéché à Bardaï via l'Ennedi qui permit aussi d'étudier la végétation du cône volcanique du Toussidé (3 315 m) et sa flore sommitale. Au niveau des fumerolles, les conduits étaient couverts de fougères, de mousses et de phanérogames tropicales atteintes de nanisme, et dont les populations étaient souvent isolées de plusieurs milliers de kilomètres de leur aire centrale de distribution (Bruneau de Miré & Quézel 1959). En septembre-octobre 1958, il participa à une autre mission avec Ph. Bruneau de Miré et J.-A. Riou qui explora, depuis Zouar, les grands oueds (*enmeris*) du versant



Figure 7 – Retour de la caravane dans les grès du Tibesti lors de la mission de l'automne 1958, avec J.-A. Rioux, professeur de parasitologie à l'université de Montpellier, sur le premier chameau (cliché P. Quézel).

nord-occidental du Tibesti, le Goubone, les Tarso et le Soborom pour retourner à Bardaï (figure 7). Ils y découvrirent de véritables forêts riveraines dominées par les éléments arborés tropicaux (acacias, palmier doum, tamaris, salvadora de Perse, etc), qui serpentaient parfois sur des dizaines de kilomètres.

Pierre Quézel fut invité à un autre long périple en kilomètres, mais bien plus confortable que les précédentes méharées, puisqu'il fut réalisé à bord des camions Gazelle dans le cadre de la mission pluridisciplinaire « Berliet-Tchad » durant l'automne 1960. De N'Djamena à Djanet, cette équipée médiatique à laquelle participait le journaliste et écrivain Roger Frison-Roche – il en publia le récit dans son ouvrage *Sahara de l'aventure* – traversa le Ténéré d'est en ouest pour atteindre en deux jours le pied de l'Aïr septentrional. Ils eurent l'occasion de gravir ensemble le mont Greboun, encore peu connu, et « de trouver quelques individus d'olivier de Laperrine, certainement multimillénaires dans un thalweg du flanc septentrional » (Quézel, in Médail & Quézel 2018). Plusieurs autres missions plus ponctuelles furent réalisées dans les années 1950-1960 au Sahara septentrional algérien, mais aussi au Sahara occidental dans l'Adrar et le Zemmour. Il faudra attendre les années 1993-1994 pour que Pierre Quézel revienne sur les marges septentrionales du grand désert, dans le but d'analyser le passage de la végétation méditerranéenne à la celle du Sahara sur les revers méridionaux marocains du Haut Atlas oriental et de l'Anti-Atlas.

Il ne faut pas oublier également ses contributions pionnières à la connaissance

paléoécologique du grand désert réalisées avec son collègue palynologue Armand Pons (1931-2012) qu'il retrouvera à Marseille quelques années plus tard (Pons & Quézel 1956, 1957). Les études palynologiques de paléosols sahariens et d'un guano fossile de daman des rochers ont suggéré une migration significative de divers ligneux méditerranéens au cœur du Sahara lors des phases humides du début de l'Holocène (ca 11 000 – 6 000 ans avant le présent). Si de nouvelles analyses ont tempéré la magnitude de ce front migratoire (Thinon *et al.* 1996), des résultats phylogéographiques montrent que des migrations depuis la région méditerranéenne ont bien existé dans quelques cas, comme avec le myrte de Nivelles (Migliore *et al.* 2013).

La plupart des missions sahariennes de Pierre Quézel firent l'objet de publications, au total 72 articles et 4 ouvrages. L'exploration de secteurs peu connus lui a permis de décrire 67 nouveaux taxons végétaux dont 55 espèces ou sous-espèces et 12 variétés (Médail & Quézel 2018). Parmi les espèces et sous-espèces décrites, 28 sont encore retenues de nos jours selon la *Base de données des plantes d'Afrique*, soit un taux très honorable de 51 % si l'on songe à l'indigence des flores africaines disponibles au milieu du xx^e siècle devant servir de références. Un genre de crucifère *Quezeliantha tibestica* (H. Scholz) H. Scholz ex Rauschert découvert en février 1965 au nord-ouest du massif du Tibesti lui a été dédié (Scholz 1966), mais ce taxon n'a plus été revu depuis sa description. Pierre Quézel a su aussi individualiser de nombreuses structures de végétations, et tous les enseignements

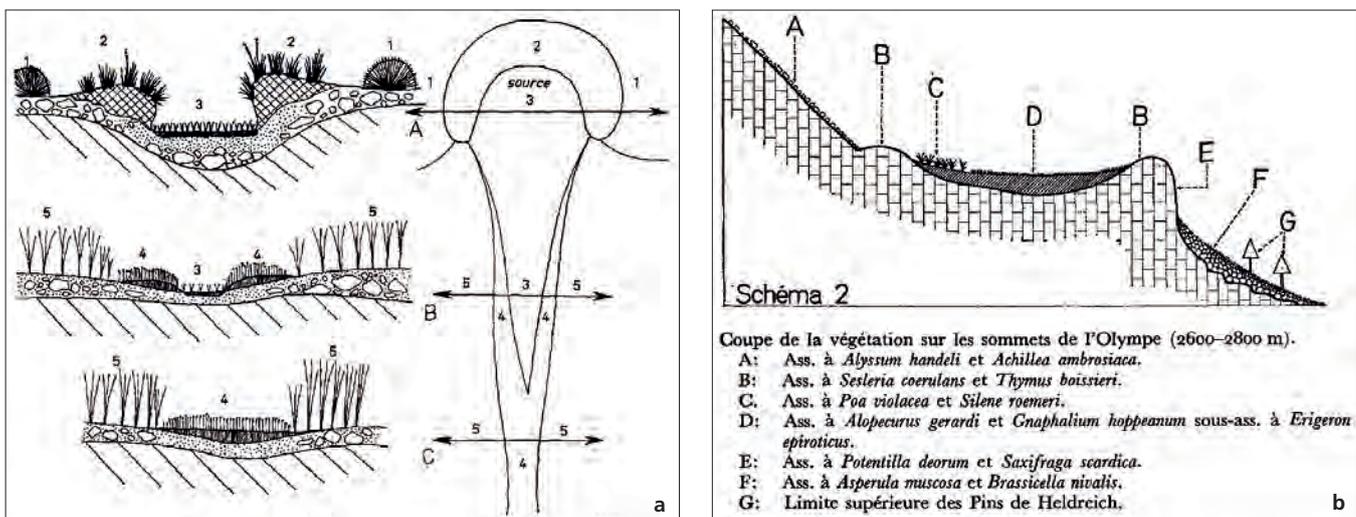


Figure 8 – Représentations schématiques de l'organisation de la végétation dans les hautes montagnes de Grèce ; (a) coupe de la végétation à trois niveaux différents dans les pozzines du massif de Giona (Quézel 1964) ; (b) coupe de la végétation au sommet de l'Olympe de Thessalie (Quézel 1967).

biogéographiques et phytosociologiques issus de cette expérience unique de terrain ont servi de socle à l'ouvrage *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie* (Quézel 1965), une monographie qui reste le fondement des études phytocénologiques sahariennes. Il a aussi réalisé une synthèse majeure, qui fait toujours autorité (*Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa*) où il détaille les grandes modalités du peuplement végétal de l'Afrique du Nord et du Sahara (Quézel 1978).

De nouveaux champs d'étude en Méditerranée orientale, puis au Maroc et en France (1964-1989)

À son retour en France en 1962, Pierre Quézel est accueilli et hébergé dans le laboratoire du professeur René Molinier (1899-1975), phytosociologue à la faculté des sciences de Marseille, la seule existante alors, située sur le site de Saint-Charles. Preuve de sa reconnaissance, il lui dédia en 1966 une très rare armoise (*Artemisia molinieri*), endémique du centre-Var. Peu après, il fonde en 1966, dans la nouvelle faculté des sciences de Marseille Saint-Jérôme, le Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne qu'il a dirigé jusqu'en 1990. Son arrivée à Marseille va le conduire à amorcer une nouvelle trajectoire de recherches. Cette réorientation est d'abord géographique puisque les travaux en Afrique du Nord vont être mis en sommeil dans un

premier temps, en raison notamment des difficultés politiques engendrées par la décolonisation en Algérie.

Ainsi, dès l'été 1963, il entreprend des recherches en Méditerranée orientale avec l'active participation de sa collègue Juliette Contandriopoulos (1922-2011), chargée de recherche au CNRS (faculté des sciences de Marseille Saint-Charles), une spécialiste de caryologie et de cytotaxonomie et auteure en 1962 d'une thèse remarquée sur l'endémisme de la flore corse. Leurs missions épiques, réalisées en voiture depuis Marseille durant la période estivale, grâce à plusieurs subventions du CNRS, ont conduit ces deux biogéographes de talent à étudier, entre 1963 et 1975, la flore encore bien peu connue de diverses régions montagneuses de Grèce, de Crète, de Turquie et d'ex-Yougoslavie. Ces recherches en systématique et cytotaxonomie leur ont permis de décrire une soixantaine de taxons nouveaux pour la science et de mieux comprendre les processus biogéographiques à l'origine de l'endémisme est-méditerranéen. En parallèle, Pierre Quézel va progressivement s'intéresser aux structures de végétations de Grèce et il publie dans la revue internationale *Vegetatio* deux monographies très détaillées sur la végétation des hautes montagnes de Grèce méridionale (Quézel, 1964), puis du Pinde et de l'Olympe (Quézel 1967) (figure 8). Ces missions seront aussi l'occasion d'analyser plus finement l'influence microclimatique des xérophytes épineux en coussinet, un élément fonctionnel déterminant de ces habitats de haute montagne méditerranéenne (figure 9) (Quézel 1966).

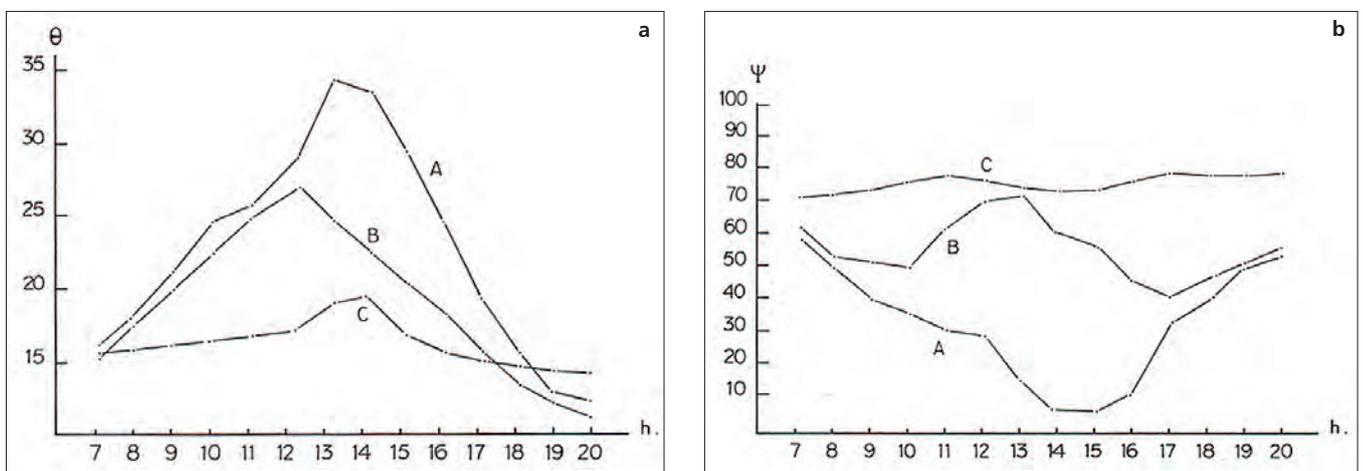


Figure 9 – Influence des xérophytes épineux en coussinet sur les variations microclimatiques (moyenne de 15 mesures effectuées au cours de la journée durant les mois de juillet-août) en haute montagne méditerranéenne ; (a) température ; (b) humidité relative ; mesures effectuées soit entre les coussinets, au sol (A), soit au centre des coussinets, au sol (C), soit à la surface supérieure des coussinets (B) (Quézel 1966).

Au début des années 1970, le laboratoire de Pierre Quézel s'étoffe avec le recrutement de divers jeunes chercheurs (Beaulieu & Bonin 2014) (cf. *infra*). Il fonde en 1975 la revue internationale *Ecologia Mediterranea*, revue d'écologie terrestre et limnique, dont il assure les fonctions de directeur de la publication (éditeur-en-chef) jusqu'en 1996, ce qui correspond à la parution de vingt-deux volumes. Cette revue demeure à ce jour la seule qui soit spécifiquement consacrée aux écosystèmes des cinq écorégions méditerranéennes du monde.

Durant ces années 1970, Pierre Quézel va aussi commencer à étudier les structures de végétations forestières de Grèce et de Turquie méridionale, avec A. Pamukcuoglu pour ce dernier pays. Ces premiers travaux forestiers sont consacrés aux hêtraies grecques du Pinde et de Macédoine, et aux remarquables forêts de conifères du Taurus. À partir de 1976, il implique son équipe dans un vaste programme de recherches financé par le CNRS (RCP 427) relatif à la structure des écosystèmes forestiers en Méditerranée orientale. De ces missions déboucheront plusieurs synthèses qui font toujours autorité, consacrées aux forêts de Grèce centro-méridionale (Barbero & Quézel 1976), de Crète (Barbero & Quézel 1980) ou de Chypre (Barbero & Quézel 1979). Pour

la Turquie, deux études très détaillées de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (Akman *et al.* 1978-1979) (figure 10), puis septentrionale (Quézel *et al.* 1980) seront publiées dans la revue *Phytocoenologia*. Le Proche-Orient n'est pas oublié et plusieurs travaux et thèses seront consacrés aux forêts du Liban, notamment la thèse de Bernadette Abi-Saleh qui fournit une structuration détaillée de la végétation de ce pays, et de Syrie. Ces multiples recherches typologiques, écologiques et biogéographiques serviront de socle aux premières synthèses sur la végétation est-méditerranéenne, dont la notice de la *Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne ; feuille 1. Méditerranée orientale* (Quézel & Barbero 1985).

Au début des années 1980, les travaux de Pierre Quézel et de ses élèves vont se poursuivre activement au Maroc, toujours dans le cadre du programme CNRS/RCP 427 mais aussi du projet MAB 2 de l'UNESCO et d'accords de coopération franco-marocains. Plusieurs thèses seront consacrées aux végétations forestières du Rif occidental (Benabid 1982), aux cédraines du Rif (M'Hirit 1982) et aux formations à *Tetraclinis articulata* (Fennane 1987) ; ces trois chercheurs deviendront les spécialistes reconnus des recherches phytoécologiques au Maroc.

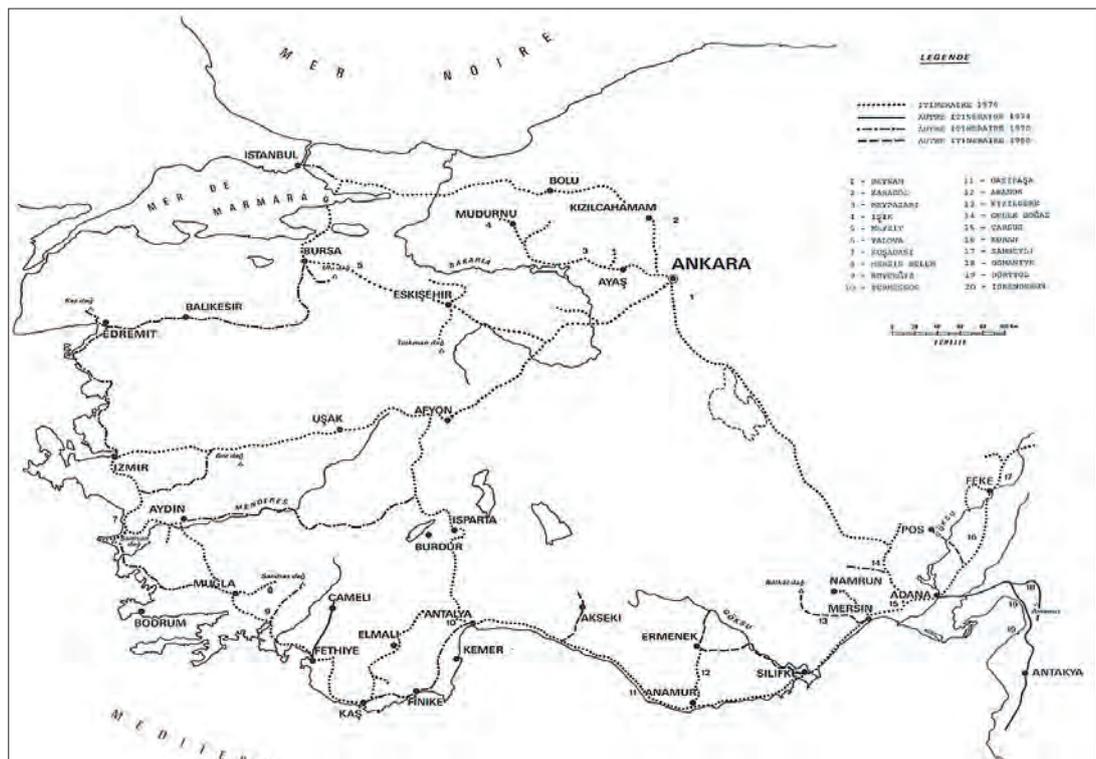


Figure 10 – Carte des principaux itinéraires réalisés en Turquie par P. Quézel et ses collaborateurs entre 1968 et 1976 lors de leurs études consacrées à la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (Akman *et al.* 1978-1979).

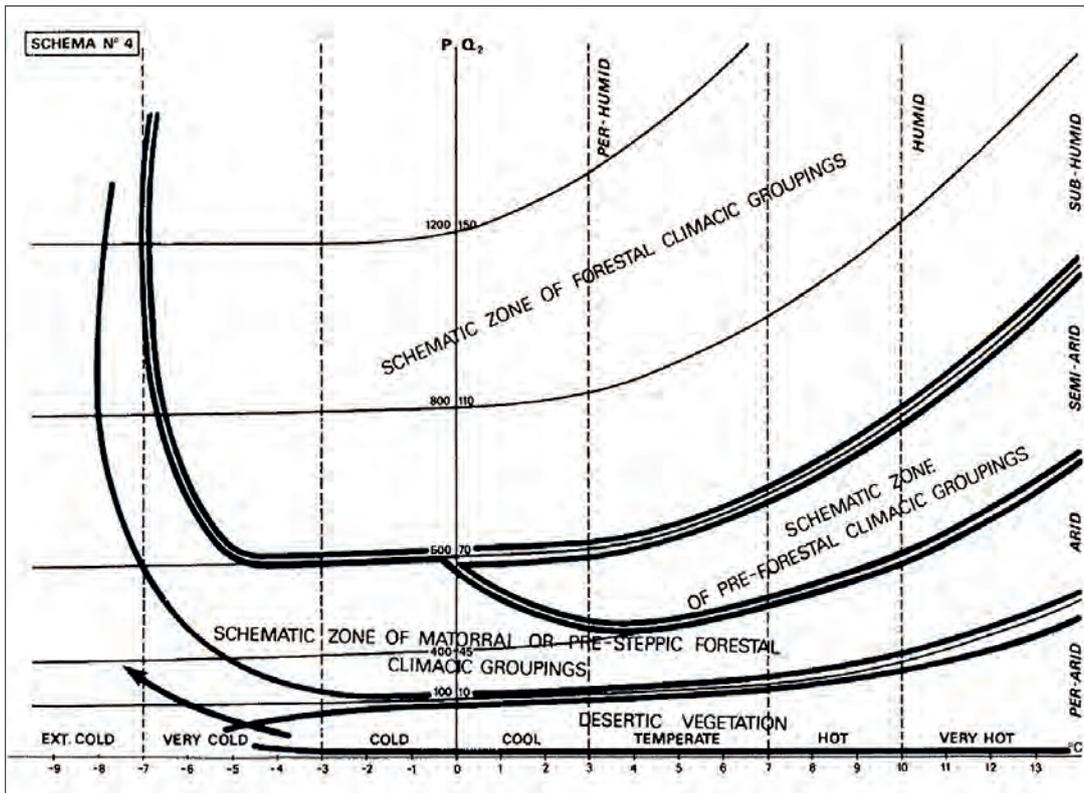


Figure 11 – Représentation schématique des grands ensembles de végétation méditerranéenne selon le climagramme d'Emberger défini en fonction des variantes thermiques (m , moyenne des minima du mois le plus froid de l'année, en abscisse) et du bioclimat (coefficient pluviothermique Q_2 , en ordonnée) (Quézel & Barbero 1982).

Les groupements forestiers, préforestiers ou présteppiques de ce pays si contrasté sur le plan écologique ont fait l'objet de plusieurs analyses typologiques, par exemple les formations à *Juniperus thurifera* (Barbero *et al.* 1981) ou celles à *Argania spinosa* (Barbero *et al.* 1982). Ces travaux marocains auront permis de mieux comprendre la position bioclimatique de divers ensembles de végétations et des essences forestières principales, de proposer des schémas phytodynamiques généraux et d'évaluer les conséquences des impacts anthropiques sur les écosystèmes (ex. Achhal *et al.* 1980). Le corpus de résultats obtenus, tant au Maghreb qu'en Méditerranée orientale, va servir de socle comparatif aux premières synthèses pan-méditerranéennes des grands ensembles de végétations (Quézel & Barbero 1982) (figure 11) ou, plus spécifiquement, au domaine des hautes montagnes (Quézel 1981).

En France, Pierre Quézel fut le responsable d'importants programmes, financés par le ministère de la Recherche : contrat DGRST : « Structures, dynamique et utilisation des formations à chêne pubescent en zone bioclimatique méditerranéenne », et Action thématique programmée (ATP) « Écosystèmes

forestiers » consacrée aux chênaies sclérophylles. Il a été codirecteur du Groupe de recherches coordonnées (GRECO 43) « Écologie des forêts méditerranéennes » du CNRS et de l'INRA qui a fédéré toute une communauté de spécialistes des sciences écologiques (Beaulieu & Bonin 2014). Ces travaux vont conduire à des analyses approfondies relatives aux structures et successions des systèmes forestiers, grâce en particulier à des approches conduites sur un site-atelier commun, le mont Ventoux (Vaucluse), et à diverses collaborations, notamment avec le laboratoire URFM de l'INRA d'Avignon. La distribution, la niche écologique et la signification biogéographique de ligneux rares comme le genévrier thurifère dans les Alpes du Sud ou le pin de Salzmann dans les Cévennes méridionales firent aussi l'objet d'études détaillées.

Dans le cadre du GRECO, Pierre Quézel a réalisé deux missions dans d'autres écorégions méditerranéennes : l'une, en Afrique du Sud dans la région du Cap (janvier 1982), lui a permis de comparer les structures de matorrals méditerranéens et de fynbos sud-africains (Quézel & Taylor 1984) (figure 12) ; l'autre en Californie (juin 1981) l'a conduit à proposer

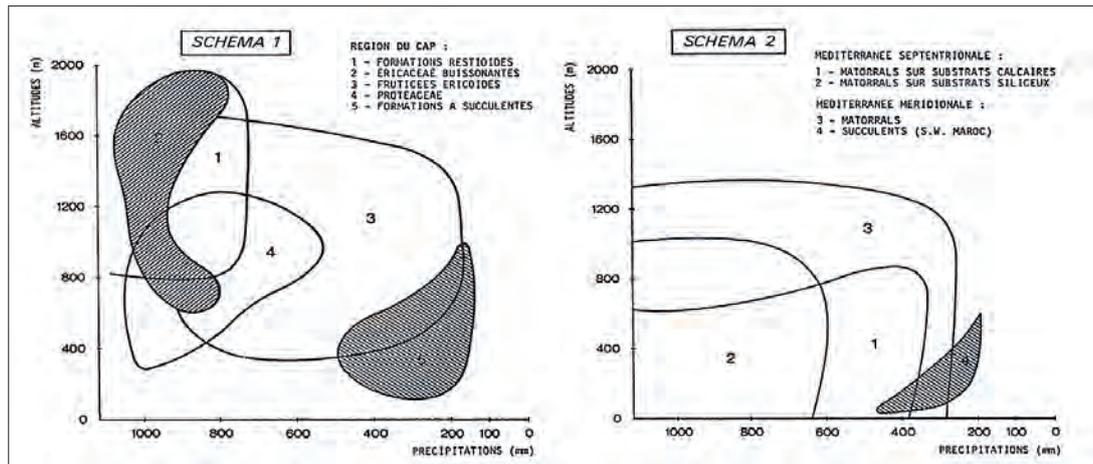


Figure 12 – Positionnement schématique, selon les exigences altitudinales et les précipitations annuelles moyennes, des principales structures de fruticées et matorrals dans la région du Cap en Afrique du Sud (schéma 1) et en région méditerranéenne (schéma 2) (Quézel & Taylor 1984).

une première correspondance typologique de l'étagement altitudinal des végétations forestières de l'hémisphère nord : « *Il paraît donc possible de proposer, pour la région méditerranéenne californienne, une zonation de la végétation tout à fait superposable à celle qui est le plus souvent utilisée en région circum-méditerranéenne* » (Quézel & Barbero 1989). À la fin de cette période très productive, riche de 178 articles publiés, Pierre Quézel et son équipe commencent à analyser les conséquences des stress écologiques liés au climat méditerranéen et celles des perturbations causées par les incendies de forêts (ex. Barbero *et al.* 1987 ; Barbero & Quézel 1989). En 1985, il fonde, avec Armand Pons, l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP), une unité mixte de recherche du CNRS qui regroupe à l'origine le Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne et le Laboratoire de botanique historique et palynologie fondé par A. Pons, avant que cet institut ne se développe avec l'arrivée d'hydrologues et de zoologues (Beaulieu *et al.* 2001 ; Beaulieu & Bonin 2014). Il codirigea l'IMEP jusqu'à sa retraite prise en 1991.

Le temps des synthèses (1990-2015)

Si le début des années 1990 sonne la fin de la carrière universitaire « officielle » de Pierre Quézel, son activité scientifique ne faiblit pas, tant s'en faut, puisqu'il publiera pas moins de 88 articles entre 1990 et 2003. Ses travaux se focalisent alors sur la signification écologique

et biogéographique des structures forestières, considérées à l'échelle de la région méditerranéenne. Cela conduit à distinguer la part des contraintes environnementales, des perturbations, des impacts de l'homme dans les dynamiques sylvigénétiques chez les principaux types forestiers (pinèdes de pin d'Alep ou pin brutia, pineraies de pin noir, chênaies vertes, chênaies caducifoliées, sapinières, cédraies) (ex. Quézel 2004 ; Quézel *et al.* 1990). Cette approche globale a permis de définir trois grands ensembles écologiques et dynamiques de signification différente : groupements forestiers, préforestiers ou présteppiques. En considérant les fonctions de réponse des ligneux structurant les écosystèmes forestiers méditerranéens face aux perturbations, il a été aussi possible de définir, d'un point de vue théorique, trois grands modèles d'occupation spatiale : le modèle expansionniste, le modèle de résistance et le modèle de stabilisation, qui sont contraints par les traits d'histoire de vie des ligneux clés de voûte caractérisant chaque modèle (Barbero *et al.* 1990 ; Quézel *et al.* 1990).

Ces approches synthétiques vont aussi concerner la conservation des écosystèmes méditerranéens face aux perturbations et aux impacts de l'homme (incendies, reboisements, débroussaillages, invasions biologiques), ou, *a contrario*, les effets de la déprise sylvo-pastorale en région nord-méditerranéenne. Des premières réflexions sur les conséquences écologiques possibles des changements climatiques sont avancées, et le cas de la progression du palmier nain (*Chamaerops humilis*) dans le sud-est de la France est discuté (Médail & Quézel 1996).

Divers travaux ont mis en relief l'intérêt biogéographique ou fonctionnel de certains écosystèmes à haute valeur conservatoire : ripisylves, forêts des îles méditerranéennes, forêts laurifoliées, steppes anatoliennes, mares temporaires, végétation serpentinicole, etc. L'étude écologique de certains ligneux reliques d'origine tropicale (liquidambar d'Orient en Turquie, olivier et dragonnier du Maroc sud-occidental, zélkova de Sicile), qui l'ont bien sûr passionné sur le plan biogéographique, a aussi été entreprise.

Son expertise biogéographique fut aussi sollicitée dans les questionnements paléo-écologiques qui l'ont toujours intéressé car l'approche historique de la mise en place des flores méditerranéennes demeure un point central en phytogéographie. Les discussions avec ses collègues paléoécologues de l'IMEP, notamment Armand Pons, Jacques-Louis de Beaulieu et Maurice Reille, furent fréquentes, mais peu de travaux communs furent réalisés. Une exception notable est l'article de mise au point du caractère anthropogénique de la végétation actuelle : « *La prépondérance des sclérophylles dans la végétation du Nord-Ouest de la Méditerranée, attribue faussement à la seule évolution climatique ce qui, pour l'essentiel, est imputable à l'action de l'homme* » (Pons & Quézel 1998). Mais il va surtout collaborer avec les paléoécologues du Tertiaire et l'équipe de Jean-Pierre Suc, directeur de recherche au CNRS à Lyon, qui avait besoin pour ses reconstructions paléo-environnementales et paléoclimatiques durant le Néogène d'indications précises sur l'autécologie et la niche climatique des principaux ligneux périméditerranéens (« taxons-guides ») (Fauquette *et al.* 1998). Ces utilisations croisées des données paléo-environnementales et biogéographiques servirent aussi à expliquer, sous un prisme nouveau, les mises en place à vaste échelle des structures de végétation postglaciaires de Méditerranée (ex. Quézel 2004).

Au terme de cette très riche carrière scientifique, Pierre Quézel a publié trois ouvrages de synthèse qui résument et développent les thèmes scientifiques et les champs géographiques qui lui étaient chers. Le premier ouvrage publié chez Ibis Press concerne des *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen* (Quézel 2000). Le deuxième, *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen* paru aux éditions Elsevier (Quézel & Médail 2003), dresse un bilan approfondi et

une mise en perspective des connaissances acquises sur ces ensembles forestiers si diversifiés et complexes. Le dernier ouvrage, *Biogéographie de la flore du Sahara. Une biodiversité en situation extrême*, débuté en 2008 mais publié dix ans après (Médail & Quézel 2018), présente une synthèse de l'histoire biogéographique des végétaux du plus vaste désert du monde, depuis les premières explorations du XIX^e siècle jusqu'aux enjeux actuels de conservation de ce patrimoine naturel unique.

Un savoir au service d'une expertise scientifique et appliquée

Dès l'orée de sa carrière, Pierre Quézel fut sensible à la préservation de la biodiversité, bien que la protection de la nature méditerranéenne n'en fût qu'à ses balbutiements. Dans l'un de ses tout premiers articles, consacré au bois de Salbous (Gard), il indiquait avec son collègue J.-A. Rioux : « *Le relevé floristique systématique [...] montre bien l'intérêt botanique de cette station. Dès lors, nous ne pouvons que regretter de voir la hêtraie livrée à une destruction progressive. Pour conserver sa flore et juger ainsi de son devenir, il serait nécessaire d'effectuer une réserve forestière de ce joyau botanique [...]* » (Quézel & Rioux 1948). En septembre 1958 à Athènes, il participa à la septième réunion technique de l'Union internationale pour la conservation de la nature (UICN), créée dix ans plus tôt, où il présenta une communication intitulée *Quelques aspects de la dégradation du paysage végétal au Sahara et en Afrique du Nord* (Quézel 1959). Avec l'accroissement des impacts anthropiques en Méditerranée dans les années 1980, Pierre Quézel va amplifier ses actions en faveur de la préservation de la biodiversité. Plusieurs travaux traiteront de l'impact de l'homme sur les milieux fragiles ou menacés : mares temporaires, pelouses calcaricoles, agrosystèmes traditionnels, sans oublier les systèmes forestiers (cf. *supra*). L'analyse des zones de plus forte richesse en espèces et en endémiques, les plus menacées par les altérations anthropiques, se traduira par la définition de dix points chauds (*hotspots*) régionaux de biodiversité végétale en Méditerranée et Macaronésie (Médail & Quézel 1997), une sectorisation toujours retenue par l'ONG américaine Conservation International.

Ainsi, l'accumulation de cette expertise irremplaçable, à la fois théorique et de terrain, fit de Pierre Quézel un scientifique reconnu et estimé par diverses instances internationales (UNESCO, FAO, Conseil de l'Europe, etc.), nationales (expert du ministère de l'Environnement pour le réseau Natura 2000 ; membre du Conseil national de la protection de la nature, CNPN), ou régionales comme le Conseil scientifique régional du patrimoine naturel (CSRPN) qu'il avait intégré dès sa création formelle en 1992, après avoir activement participé à la définition des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistique et floristique (ZNIEFF) de la région Provence-Alpes-Côte d'Azur, dès le début (1985) de cette démarche nationale. À partir des années 1980, il siégea aussi dans plusieurs conseils scientifiques de parcs nationaux (Écrins, Cévennes), réserves naturelles ou conservatoires botaniques nationaux. Il a fortement contribué à la création du Conservatoire botanique national de Porquerolles en 1979 dont il fut le premier président du conseil scientifique. Il s'est également beaucoup investi au plan international en faveur de la conservation de la flore méditerranéenne, en participant au Joint Plant Advisory Group de l'UICN et du WWF – World Wide Fund for Nature.

L'enseignant passionné

Acteur majeur dans l'acquisition d'un vaste corpus de connaissances sur la flore et les écosystèmes méditerranéens, Pierre Quézel a naturellement joué un rôle de premier plan dans la transmission de ce savoir. Il a ainsi formé à la faculté des sciences d'Alger puis à celle de Marseille Saint-Jérôme de très nombreux étudiants, tout en recevant aussi dans son laboratoire des stagiaires ou doctorants venant du Maroc, de Tunisie, du Liban, de Grèce, de Syrie, de Turquie, d'Iran, d'Italie ou d'Espagne. Par son aura, il a su créer des vocations auprès des jeunes générations.

À la fin des années 1960, la montée en puissance de son Laboratoire de botanique et d'écologie méditerranéenne s'est traduite par le recrutement d'un contingent d'étudiants qui vont réaliser leur doctorat ès sciences sous sa direction (Beaulieu & Bonin 2014). Ces thèses vont combler certaines lacunes géographiques ou thématiques dans la connaissance des types de végétation, notamment des montagnes méditerranéennes : Marcel Barbero dans les Alpes-Maritimes, thèse en 1972 ; Jacques Gamisans en Corse, thèse en 1975 ; Gilles Bonin en Italie du Sud, thèse en 1978 ; Michel Gruber dans les Pyrénées centrales,

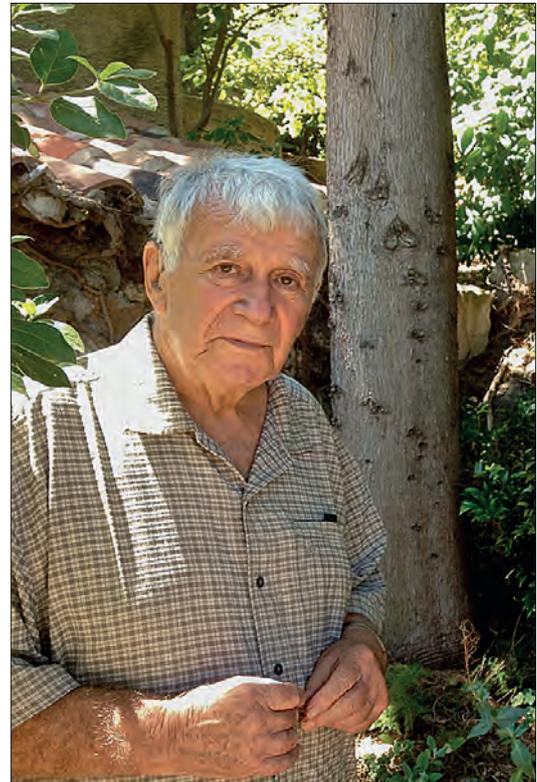


Figure 13 – Pierre Quézel, (a) lors d'un congrès international dans les années 1970 (collection privée P. Quézel), et (b) dans son jardin de Roquevaire en juillet 2015 (cliché F. Médail).

thèse en 1978 ; Henri Sandoz sur les conifères subalpins, thèse en 1987 ; Michel Thinon sur l'analyse pédoanthracologique, thèse en 1992 ; tandis que Roger Loisel et Guy Aubert soutiennent chacun leur thèse en 1976, sur les végétations de l'étage méditerranéen du sud-est de la France. Pierre Quézel fut aussi le responsable du diplôme d'études approfondies (DEA) Écosystèmes méditerranéens continentaux de l'université d'Aix-Marseille III.

Tous ses étudiants se rappellent cet esprit brillant, doté d'une prodigieuse mémoire et d'une culture hors du commun, mais toujours empreint de discrétion et de modestie. L'enseignant étonnait par sa prodigieuse capacité à projeter son auditoire sur ses thèmes de recherche, et il donnait toute la mesure de son savoir dans ses fameux cours de biogéographie en dressant à main levée au tableau noir les cartes de distribution des taxons évoqués. Plusieurs ont gardé le souvenir mémorable de jurys de thèses auxquels participait Pierre Quézel : « *Le plus souvent, une fois passées les discussions techniques sur la thèse, il ne manquait pas de la situer dans son contexte, et alors explosait son immense connaissance de la biogéographie méditerranéenne et on s'envolait avec lui : on survolait tous les territoires qu'il avait arpentés, avec leurs spécificités et leurs*

connexions, et le travail de thèse se révélait dans sa finalité ultime, la finalité de l'institut qu'il avait fondé : comprendre l'origine et l'évolution de nos écosystèmes méditerranéens » (J.-L. de Beaulieu, *in litt.* nov. 2016).

Un humaniste au bilan scientifique impressionnant

Auteur de 406 publications scientifiques, dont presque un tiers (120) dédiées aux forêts (Médail 2016), Pierre Quézel a œuvré durant plus d'un demi-siècle à la connaissance de la flore et de la végétation du bassin méditerranéen et du Sahara, avec une passion jamais éteinte. Il a poursuivi ses activités scientifiques bien au-delà de la fin officielle de sa carrière, soit durant une vingtaine d'années (figure 13).

Son apport systématique et taxonomique est très important puisqu'il a décrit, seul ou associé, 192 taxons végétaux (dont 44 variétés) – soit 67 au Sahara *sensu lato* (Médail & Quézel 2018) et 125 en région méditerranéenne – dont 56 espèces et sous-espèces retenues par les référentiels taxonomiques actuels (F. Médail, *inéd.*) (figure 14).



Figure 14 – Deux campanules d'Afrique du Nord décrites par P. Quézel (1953b) ; (a) *Campanula baborensis*, endémique d'Algérie ; (b) *Campanula guinochetii*, endémique du Maroc.

Pierre Quézel laisse donc un héritage scientifique immense, et il a su tisser un réseau extrêmement riche de collaborations sur toutes les rives méditerranéennes où sa curiosité du terrain biogéographique s'alliait à un profond humanisme. Dans les années 1970, il a par exemple accueilli chez lui une jeune étudiante libanaise, Bernadette Abi-Saleh, et sa famille qui fuyaient la guerre dans leur pays, en la soutenant sans relâche dans la réalisation de son doctorat d'État consacré aux peuplements forestiers du Liban. Celle-ci est devenue professeure puis vice-rectrice d'université à Beyrouth, et les liens scientifiques et amicaux ont permis à une dizaine de chercheurs libanais d'approfondir leur cursus au sein de son laboratoire à Marseille, un bel exemple de coopération trans-méditerranéenne !

Soucieux de perpétuer l'héritage scientifique de son mentor Louis Emberger, Pierre Quézel fut pendant plusieurs années le président de la Fondation Louis-Emberger, créée en 1971 pour soutenir les recherches en écologie méditerranéenne et organiser des colloques scientifiques. Il fut à ce titre l'un des instigateurs de manifestations qui ont fourni des états de l'art remarquables, édités sous forme de volumes spéciaux : *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéenne* (colloque de Montpellier en avril 1980, publié dans *Naturalia Monspeliensia*), et *Bioclimatologie méditerranéenne* (colloque de Montpellier en mai 1983, publié dans le *Bulletin de la Société botanique de France*).

L'importance de son œuvre et ses qualités pédagogiques ont été reconnues par ses pairs, puisque Pierre Quézel fut nommé chevalier des Palmes académiques le 26 juin 1965, puis chevalier de la Légion d'honneur le 25 mai 1992 lors de son jubilé à la faculté des sciences de Marseille Saint-Jérôme où il reçut l'éloge suivant : « *Au Mozart de l'écologie, à l'humaniste qui a toujours su garder la simplicité qui est la marque des grands.* »

Ainsi, de par l'orientation de ses recherches qui intègrent aussi les aspects paléoécologiques et cytotaxonomiques, et la formation de nombreux chercheurs sur toutes les rives de la Méditerranée, Pierre Quézel a su impulser une dynamique féconde de travaux écologiques et phytogéographiques, afin de mieux comprendre et préserver ce remarquable point chaud de biodiversité, véritable capital biogéographique et évolutif à l'échelle mondiale. Il resta toujours fasciné

par les milieux extrêmes, avec en premier lieu l'« *amour de la montagne* » (Quézel 1958a, p. 10) puis, on l'a vu, des zones désertiques, et plus généralement des écosystèmes à fortes contraintes environnementales (rochers, falaises, crêtes, pelouses écorchées, etc.). C'est là en effet que s'expriment le mieux les signatures biogéographiques des flores qu'il a cherchées à déceler et à analyser avec un intérêt jamais démenti.

En dehors de son champ de recherche, il manifestait un vif intérêt pour les arts et les lettres, fruit d'une culture classique acquise lors de sa scolarité chez les jésuites, et il partageait volontiers son expertise botanique avec ses collègues des sciences humaines. Pour l'helléniste Suzanne Amigues, professeure à l'université de Montpellier et traductrice des sept tomes parus de l'œuvre de Théophraste (*Recherches sur les plantes* et *Les causes des phénomènes végétaux*, aux éditions Les Belles Lettres), il fut ainsi un « *réviseur inlassable, jamais avare de son temps ni de son savoir* ». Il était aussi en contact avec des archéologues du Laboratoire d'archéologie médiévale méditerranéenne à Aix-en-Provence, et il aida par exemple à l'identification de toponymes phytonymiques dans le cadre d'une thèse sur une église monastique byzantine du XII^e siècle à Chypre (A. Nicolaidès, *in litt.*). Il fut aussi en contact régulier avec l'ethnologue Marceau Gast qui travaillait sur l'utilisation traditionnelle des plantes par les populations des Touaregs du Sahara central. Autant de témoignages de son étonnant éclectisme !

Pierre Quézel s'est éteint brutalement dans son jardin de Roquevaire (Bouches-du-Rhône), le mercredi 21 octobre 2015, tout près d'un tapis de cyclamens en fleurs et d'un bel exemplaire de cyprès du Tassili qu'il avait planté il y a quelques décennies...

En guise de conclusion, et parmi les très nombreux hommages reçus après sa disparition, celui de Max Debussche, directeur de recherche émérite au CEFV/CNRS de Montpellier me paraît très bien refléter l'approche scientifique de Pierre Quézel : « *Sa très grande culture en sciences de la vie et en sciences humaines et son incomparable expérience de terrain lui permettaient de décrypter la complexité de la nature et d'en analyser la structure, la dynamique et les particularités avec clairvoyance et pragmatisme. Il était d'une génération où culture et science, multiples, se mêlaient, et où l'exploration et la*

découverte du monde au plus près du terrain étaient reconnues à leur juste valeur ».

Pierre Quézel restera bien l'un des meilleurs connaisseurs de la flore et de la végétation de Méditerranée et du Sahara, terres ô combien fascinantes qu'il avait parcourues avec passion.

Merci Pierre, pour nous avoir si bien montré toute la diversité et la singularité des héritages biologiques du monde méditerranéen, source et carrefour majeurs des espèces végétales du Paléarctique.

Remerciements

Je remercie la famille de Pierre Quézel qui m'a permis d'accéder librement à ses archives personnelles conservées dans sa maison de Roquevaire (Bouches-du-Rhône). Ma gratitude va aussi aux nombreux collègues et amis qui ont bien voulu témoigner sur les divers aspects de la vie scientifique de Pierre Quézel. Je remercie ma collègue Brigitte Talon pour sa relecture critique et ses corrections apportées au manuscrit initial. Merci enfin à Guillaume Médail pour la réalisation des nombreux scans de documents anciens illustrant cet article.

Références

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

Akman Y., Barbero M. & Quézel P., 1978-1979. Contribution à l'étude de la végétation forestière de l'Anatolie méditerranéenne. *Phytocoenologia* 5 : 1-79 + 1 carte h.-t. ; 5 : 189-276 + & tabl. h.-t. ; 5 : 277-346.

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

Barbero M. & Quézel P., 1979. Contribution à l'étude des groupements forestiers de Chypre. *Documents phytosociologiques*, 4 : 9-34 + 1 tabl. h.-t.

Barbero M. & Quézel P., 1980. La végétation forestière de Crète. *Ecologia Mediterranea*, 5 : 175-210.

Barbero M. & Quézel P., 1989. Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bulletin d'écologie*, 20 : 7-14.

Barbero M., Quézel P. & Rivas-Martínez S., 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, 9 : 311-412.

Barbero M., Benabid A., Quézel P., Rivas-Martínez S. & Santos A., 1982. Contribution à l'étude des

Acacio-Arganietalia du Maroc sud-occidental. *Documents phytosociologiques*, 6 : 311-338.

Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1987. Impact of forest fire on structures and architectures of Mediterranean ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, 13 : 39-50

Barbero M., 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.

Beaulieu de J.-L. & Bonin G., 2014. L'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie et son apport à la connaissance des forêts méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne*, 35 : 3-16.

Beaulieu de J.-L., Pons A. & Quézel P., 2001. Quand l'écologie rencontre la paléoécologie. Origine et histoire d'une unité marseillaise, l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie. *La Revue pour l'histoire du CNRS*, 4 : 55-65.

Benabid A., 1982. *Études phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif occidental (Maroc)*. Thèse de doctorat d'État, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 199 p. + 1 vol. annexe.

Bruneau de Miré P., 2018. Mes souvenirs de Pierre Quézel (1926-2015), un naturaliste, un saharien, un ami. Un aperçu de son œuvre entomologique. *Ecologia Mediterranea*, ce volume.

Bruneau de Miré P. & Quézel P., 1959. Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Tibesti : les fumerolles du Toussidé et les lappiaz volcaniques culminaux de l'Emi Koussi. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 126-145.

Dayrat B., 2003. Pierre Quézel (né en 1926). In : *Les botanistes et la flore de France, trois siècles de découvertes*. Publications scientifiques du Muséum national d'histoire naturelle, Paris : 575-581.

Fauquette S., Quézel P., Guiot J. & Suc J.-P., 1998. Signification bioclimatique de taxons-guides du Pliocène méditerranéen. *Geobios*, 31 : 151-169.

Fennane M., 1987. *Étude phytoécologique des tétracliniaies marocaines*. Thèse de doctorat d'État, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 147 p.

M'Hirit O., 1982. *Étude écologique et forestière des cédraies du Rif marocain*. Thèse de doctorat d'État Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 436 p. + annexes.

Médail F., 2016. Pierre Quézel (1926-2015) et ses recherches sur les forêts méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne*, 37 : 3-16.

Médail F., 2017. Pierre Quézel. Ses recherches sur la flore et la végétation du Sahara. *Le Saharien*, 221 : 60-71.

Médail F. & Quézel P., 1996. Signification climatique et phytoécologique de la redécouverte en France méditerranéenne de *Chamaerops humilis* L. (Palmae). *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Sciences de la vie/Life Sciences*, 319 : 139-145.

Médail F. & Quézel P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84 : 112-127.

Médail F. & Quézel P., 2018. *Biogéographie de la flore du Sahara. Une biodiversité en situation extrême*. IRD Éditions & Conservatoire et jardin botaniques de Genève, Marseille, 366 p.

Migliore J., Baumel A., Juin M., Fady B., Roig A., Duong N. & Médail F., 2013. Surviving in mountain climate refugia : new insights from the genetic

- diversity and structure of the relict shrub *Myrtus nivellei* (Myrtaceae) in the Sahara desert. *Plos One*, 8 (9) : e73795. doi : 10.1371/journal.pone.0073795.
- Pons A. & Quézel P., 1956. Premiers résultats de l'analyse palynologique de quelques paléosols sahariens. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 243 : 1656-1658.
- Pons A. & Quézel P., 1957. Première étude palynologique de quelques paléosols sahariens. *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 16 : 15-40 + 1 pl. h.-t.
- Pons A. & Quézel P., 1998. À propos de la mise en place du climat méditerranéen. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Series IIA, Earth and Planetary Science*, 327 : 755-760.
- Quézel P., 1950a. Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique. *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 181-192.
- Quézel P., 1950b. De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. Essai sur les groupements de Ténébrionidés et de Carabiques dans la région de Sidi Bou Zid, Tunisie centrale. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Annales du Service botanique et agronomique de Tunisie*, 23 : 125-138.
- Quézel P., 1951. À propos de quelques associations végétales obscuricoles des Alpes-Maritimes. *Lejeunia*, 15 : 29-33 + 1 pl. h.-t.
- Quézel P., 1952. Contribution à l'étude phytogéographique et phytosociologique du Grand Atlas calcaire. *Mémoires de la Société des sciences naturelles du Maroc*, 52 : 1-57 + 9 pl. & 1 tab. h.-t.
- Quézel P., 1953a. Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Memórias da Sociedade Broteriana*, 9 : 5-77 + 5 pl. h.-t.
- Quézel P., 1953b. Les Campanulacées d'Afrique du Nord. *Feddes Repertorium*, 56 : 1-65.
- Quézel P., 1954. Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar. *Institut de Recherches sahariennes. Monographies régionales*, 2 : 164 p. + 10 pl. h.-t.
- Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des forêts de chêne à feuilles caduques d'Algérie. *Mémoire de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord*, nouv. série, 1 : 1-57.
- Quézel P., 1957a. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique*. Encyclopédie biogéographique et écologique, 10. Lechevalier, Paris, 464 p. + 4 cartes h.-t.
- Quézel P., 1957b. Les groupements végétaux du massif de la Téfedest (Sahara central). *Travaux de l'Institut de recherche saharienne*, 15 : 43-63.
- Quézel P., 1958a. *Notice sur les titres et travaux scientifiques de Pierre Quézel, maître de conférences à la faculté des sciences d'Alger*. Document ronéotypé, 31 p.
- Quézel P., 1958b. Mission botanique au Tibesti. *Mémoire de l'Institut de recherches sahariennes*, 4 : 1-357 + 15 pl. h.-t.
- Quézel P., 1959. *Quelques aspects de la dégradation du paysage végétal au Sahara et en Afrique du Nord*. Septième réunion technique, Athènes 11-19 septembre 1958. UICN, Bruxelles, 7 p.
- Quézel P., 1964. Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale. *Vegetatio*, 12 : 289-385 + 32 tabl. h.-t.
- Quézel P., 1965. *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie*. G. Fischer, Stuttgart, 333 p.
- Quézel P., 1966. À propos des xérophytes épineux en coussinet. *Mémoires de la Société botanique de France*, 1966 : 109-120.
- Quézel P., 1967. La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. *Vegetatio*, 14 : 127-228 + 19 tabl. h.-t.
- Quézel P., 1978. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65 : 479-534.
- Quézel P., 2000. *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen*. Ibis Press, Paris, 117 p.
- Quézel P., 2004. Large-scale post-glacial distribution of vegetation structures in the Mediterranean region. In: Mazzoleni S., Di Pascale G., Di Martino P., Rego F. & Mulligan M. (eds.). *Recent dynamics of Mediterranean vegetation and landscape*. John Wiley & Sons, London : 3-12.
- Quézel P. & Barbero M., 1982. Definition and characterization of Mediterranean-type ecosystems. *Ecologia Mediterranea*, 8 : 15-29.
- Quézel P. & Barbero M., 1985. *Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne ; feuille n° 1 : Méditerranée orientale*. CNRS, Paris, 69 p. + 1 carte h.-t.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Zonation altitudinale des structures forestières de végétation en Californie méditerranéenne : leur interprétation en fonction des méthodes utilisées sur le pourtour méditerranéen. *Annales des sciences forestières*, 46 : 233-250.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (collection Environnement), Paris, 573 p.
- Quézel P. & Rioux J.-A., 1948. Le bois de Salbouz (Gard). *Bulletin de la Société botanique de France*, 95 : 319-326.
- Quézel P. & Santa S., 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. CNRS, Paris. Tome I : pp. 1-570 + 65 planches h.-t. Tome II : pp. 571-1170 + 70 planches h.-t.
- Quézel P. & Taylor H.C., 1984. Les fruticées sempervirentes des régions méditerranéennes de l'ancien monde. Essai comparé d'interprétations des structures biologiques et des données historiques. *Botanica Helvetica*, 94 : 133-144.
- Quézel P. & Verdier P., 1953. Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations rupicoles de Carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4 : 165-181 + 2 pl. & 1 tabl. h.-t.
- Quézel P., Barbero M. & Akman Y., 1980. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, 8 : 365-519.
- Quézel P., Barbero M. & Loisel R., 1990. Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt méditerranéenne*, 12 : 194-215.
- Scholz H., 1966. *Quezelia*, eine neue Gattung aus der Sahara (Cruciferae, Brassiceae, Vellinae). *Willdenowia*, 4 : 205-207.
- Thinon M., Ballouche A. & Reille M., 1996. Holocene vegetation of the Central Saharan mountains : the end of a myth. *The Holocene*, 6 : 457-462.

Pierre Quézel et les montagnes méditerranéennes

Marcel BARBERO

480 chemin du docteur Félix Reynaud, 83500 La Seyne-sur-Mer
Auteur correspondant : marcelbarbero@gmail.com

Introduction

C'est avec beaucoup de plaisir que, pendant près de quarante-quatre ans de ma carrière universitaire, j'ai eu la chance d'apprendre, de me former puis de collaborer activement avec le professeur Pierre Quézel.

Je retiens de lui avant tout l'image d'un humaniste, pénétré par une grande culture héritée des valeurs du siècle des Lumières. Humaniste à l'égard de ses amis et de ses collaborateurs proches, il savait toujours mettre un soupçon de tendresse dans les cœurs.

J'ai eu la chance, grâce aux fils qu'ont tissés les ans, de trouver auprès de lui une affectueuse amitié. En septembre 2016, lors de la journée d'hommage scientifique organisée par l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie (IMBE), dont le directeur est le professeur Thierry Tatoni, j'avais ces pensées que j'ai oralement exprimées pour Pierre Quézel, qui a été l'un des créateurs de l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP), et auquel j'ai succédé à mon tour dans la responsabilité du département « biodiversité et écologie des milieux méditerranéens ».

Le professeur Frédéric Médail a su retracer l'histoire de vie de Pierre Quézel depuis le Vigan, village du Gard où il a passé sa jeunesse, jusqu'à l'université de Montpellier puis d'Alger et enfin de Marseille où il a posé ses valises, le plus longtemps, près du village de Roquevaire, au pied ouest de la Sainte-Baume où il repose désormais.

Je veux maintenant saluer l'œuvre de Pierre Quézel en ouvrant le grand livre, en premier lieu des hautes montagnes méditerranéennes.

L'exploration des montagnes ouest-méditerranéennes

D'abord, son activité commença par une exploration des Alpes-Maritimes où déjà se dessinaient les premières réflexions sur leur *hotspot* floristique, mais aussi avec des approches entomologiques consacrées aux coléoptères endogés des milieux karstiques du massif du Marguareis.

Mais les véritables investigations floristico-écologiques commencent à Alger, sur les montagnes d'Afrique du Nord où il bénéficiait d'une double expérience, à la fois floristique grâce aux travaux du professeur René Maire (université d'Alger), qu'il n'a toutefois pas connu, et bioclimatique grâce au professeur Louis Emberger (université de Montpellier). Pour explorer les Atlas marocains (figure 1), son camp de base était l'Institut scientifique chérifien à Rabat. C'est d'ailleurs de là qu'ayant pratiqué quelques tournées dans le Rif, lui est venu le penchant tout naturel pour aller explorer les chaînes bétiques, et plus particulièrement la Sierra Nevada.

Après les événements d'Algérie puis sa venue en France, il a pu structurer une équipe de jeunes chercheurs. À Marseille, comme un



Figure 1 – (a) Paysage du Haut Atlas oriental (Maroc) ; (b) *Campanula guinochetii*, une campanule endémique du Haut Atlas décrite par Pierre Quézel, Adrar n'Iloughmane vers 2 300 m d'altitude (photos M. Charrier, juillet 2017).

laboureur patient, il a su ouvrir des sillons et des vocations en confiant à ses élèves des travaux de doctorat.

J'ai moi-même hérité de la chaîne du Mercantour et des Alpes ligures, tout en militant après ma thèse pour la création d'un parc national qui n'a pas pu hélas, pour des raisons politiques, franchir la rive gauche de la Roya vers le massif du Marguareis, ni la ligne frontière italienne où néanmoins existe désormais le Parco Naturale Alpi Marittime.

Puis feu Jacques Gamisans, avec une application rigoureuse qui correspondait à la discrétion de son caractère, explorait tous les recoins des massifs de la Corse, du nord au sud, de l'ouest à l'est, en recherchant bien sûr les affinités biogéographiques de l'île avec la Sardaigne, la Sicile, l'Apennin et aussi les Alpes maritimes et ligures. *Viola nummulariifolia* n'est-elle pas commune à la Corse, où elle est associée dans le paysage culminant à l'immortelle des frimas (*Castroviejoa frigida*), et aux Alpes-Maritimes où elle illumine les sommets avec le bleu ciel de l'éritriche nain (*Eritrichium nanum*) et le bleu plus pâle d'un thlaspi (*Noccaea rotundifolia* var. *limosellaefolium*) ?

Je n'oublierai pas non plus le challenge du professeur Gilles Bonin qui partageait ses étés dans les Apennins lucanien et calabrais, dans un pays très difficile d'accès, où les massifs pourtant proches les uns des autres sont séparés par de puissantes vallées : Pollino, Dolcedorne, Sila ont été explorées.

Michel Gruber quant à lui avait préféré se réfugier dans les Pyrénées ariégeoises où il étudia la confrontation entre les

structures de végétation oro-mésogéenne et alpino-pyrénéenne.

Cela ne pouvait que me rappeler ce séjour mémorable où je partis avec André Baudière, plus de deux décennies après le fameux phytosociologue Josias Braun-Blanquet, étudier la végétation du Canigou et des massifs de Cerdagne avec toujours le même objet : comprendre les mécanismes biogéographiques qui ont fondé sur ces montagnes les ensembles d'affinités méditerranéennes présents sur les adrets et caractérisés par des xérophytes épineux associés à de puissantes graminées sclérophylles, alors que les ubacs sont typiquement alpiens. Ce fut un des résultats majeurs de ma thèse, où je démontrerais que l'étude détaillée des structures de végétation sur les adrets des Alpes-Maritimes me permettait d'identifier un étage alpin comparable aux Alpes du Nord qu'à partir d'une altitude de 2 500 mètres. Au-dessous prospéraient les espèces de l'ordre phytosociologique des *Astragaletales sempervirentis*, avec bien sûr les grandes pelouses à *Helictotrichon* et aussi à *Festuca dimorpha* rappelant celles de l'Apennin. Dans le Mercantour siliceux, l'alliance du *Festucion scabriculumis* et l'endémique *Potentilla valderia* rappelaient le *Festucion eskiae* des Pyrénées-Orientales et le *Festucion pseudo-eskiae* de Sierra Nevada en Andalousie. Concluant à un étage alpin physiologique, et non structural, je pouvais, j'en conviens, apparaître comme bousculant les bonnes vieilles habitudes qui consistaient à interpréter la biogéographie des Alpes méridionales toujours à partir du Nord et jamais du Sud ! J'ai fait le contraire, et c'est d'une façon tout à fait heureuse qu'ultérieurement

un autre élève de Pierre Quézel, Michel Thinon, l'inventeur de la pédoanthracologie, allait démontrer que les paysages d'altitude des Alpes du Sud devaient en grande partie leur structuration actuelle à l'action anthropique. Mon ami Henri de Lumley jubilait et pouvait toujours rappeler à nos réflexions communes la période du Chalcolithique des Alpes-Maritimes, lorsque vivaient les pasteurs, auteurs des gravures rupestres du mont Bego et de Fontanalba et défricheurs des végétations forestières.

Des collaborations avec Gilles Bonin sur l'Apennin, mes travaux sur les Alpes apuanes et les bases ressources des Pyrénées-Orientales devaient nous permettre de caractériser et définir un nouveau concept, celui de montagnes sub-méditerranéennes. Elles frangent sur l'Adriatique nord les montagnes de Croatie, l'Apennin, et plus à l'ouest les Alpes-Maritimes, les Pyrénées-Orientales et aragonaises. Ces montagnes se caractérisent par des périodes de sécheresse estivales courtes ou par des mois sub-secs, environnements que l'on retrouve surtout dans les vallées steppiques duranciennes des Alpes internes, mais avec davantage de taxons méditerranéens de basse altitude.

Les montagnes méditerranéennes telles que décrites par P. Quézel étaient drastiquement affectées par plusieurs mois de sécheresse estivale. Présentes sur les cordillères ibériques, elles atteignent en Europe leur optimum sur la Sierra Nevada, et plus au sud en Afrique, sur le Rif, le Djurdjura dans les bioclimats humide et subhumide. Bien entendu, des successions plus élargies se retrouvent au Sud, dans les Atlas marocains, en bioclimats sub-humide, semi-aride et aride sur les adrets du Haut Atlas oriental et sur l'Atlas saharien qui rejoint les massifs de la Tébessa algéro-tunisiens.

J'ai eu l'occasion, lors d'une longue tournée que P. Quézel voulait refaire comme un pèlerinage, de traverser l'Atlas depuis le Haut Daddès pour rejoindre le M'Goun à 3 700 m d'altitude. J'ai pu être au contact de ces véritables garrigues altimontaines où dominaient les paysages composés de xérophytes épineux. Mais j'assistais avec tristesse à l'export à dos d'ânes de ces espèces, seul combustible que les bergers avaient à leur disposition pour faire cuire leur *harira* et manger quelques œufs, sans oublier le thé à la menthe qu'ils offraient avec une générosité accomplie à leurs hôtes d'un instant. À jamais j'ai banni le racisme ! La descente vers l'Assif Goun allait montrer le

contact avec les pozzines à *Gentiana ciliata* et *Botrychium lunaria*, les milieux des steppes à *Artemisia atlantica*, et les pelouses mélangées à alfa et hautes fétuques sclérophylles. Il existe bien une steppe semi-aride montagnarde-méditerranéenne. Cette traversée de plus de sept jours s'est achevée dans les peuplements de genévrier thurifère et de buis, rappelant ceux de nos Préalpes françaises, mais il y avait aussi *Prunus prostrata* et *Berberis hispanica*. L'Assif Goun réservait d'autres trésors de la montagne atlasique, et j'y reviendrai dans un autre article. Puis nous sommes arrivés au marabout de la Zaoui Ahansal où une voiture est venue nous accueillir.

J'ai d'autres souvenirs émus de sorties organisées sur le Djurdjura, véritables Dolomites d'Afrique du Nord, et les Babors où, en bioclimat subhumide, les xérophytes épineux s'effiloquent dans le paysage altimontain. Seuls les plus généralistes d'entre eux émaillent le paysage où le thurifère est absent, remplacé par des individus rampants ou semi-arborescents de *Juniperus communis* subsp. *hemisphaerica* associés à quelques patches de *Juniperus sabina*, seule station d'Afrique du Nord.

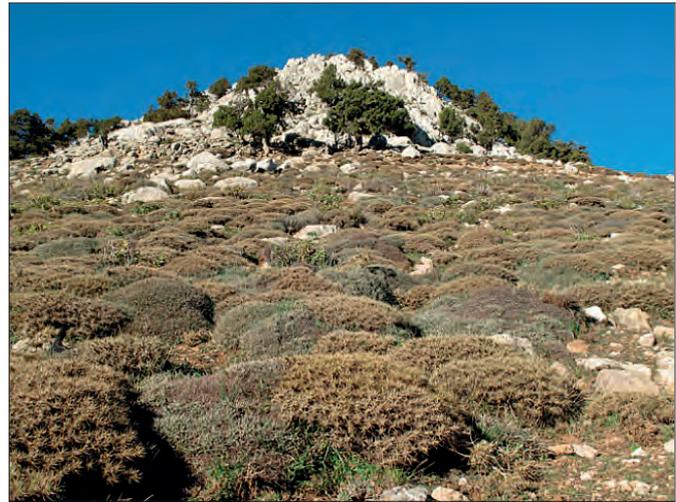
Je n'oublierai pas non plus cette course effrénée avec le professeur Salvador Rivas Martínez sur les cordillères ibériques pour y visiter les structures mélangées à divers genévriers (*Juniperus thurifera*, *J. communis* subsp. *hemisphaerica* et *J. sabina*) associés à *Pinus sylvestris* var. *iberica*, et où *Astragalus alopecuroides* venait rappeler les relations avec les structures du Guillemois et du Briançonnais, dans les Alpes du Sud, où se rencontre aussi une astragale steppique, *Astragalus alopecurus*.

L'exploration des montagnes est-méditerranéennes

Au cours des années 1970, durant ma thèse dans les Alpes-Maritimes et ligures, il fallait que chaque année je consacre une quinzaine de jours pour des missions sur les montagnes est-méditerranéennes avec Pierre Quézel. Ce fut d'abord en Grèce, avec Juliette Contandriopoulos, puis en Turquie avec le professeur Yildirim Akman, dans le Taurus. Le retour à Ankara permettait aussi d'étudier les grandes steppes anatoliennes dans leur diversité écologique et bioclimatique.



a



b

Figure 2 – Paysages végétaux du massif du Taurus occidental, au nord d’Antalya (Turquie) : (a) forêt présteppe à *Juniperus excelsa*, (b) formation à xérophytes épineux en coussinet, notamment des astragales (photos F. Médail/IMBE, mars 2010).

La Grèce et deux séjours en été naissant nous avaient ainsi permis de retrouver nos humanités sans oublier la botanique : *Juniperus drupacea* dans le Parnon et sur les sommets du Taygète, le Parnasse avec *Juniperus excelsa* et ses diverses espèces d’astragales en coussinet, le massif du Vardousia plus au nord... J’avais fait par ailleurs l’ascension du fameux mont Olympe avec le professeur Bogumił Pawłowski de l’université de Cracovie, un ami proche du pape Jean-Paul II. L’Olympe, vers 2 700 m d’altitude, est typiquement alpin. C’est dans ses falaises qu’en 1971 B. Pawłowski a dévissé, tué sur le coup...

Que dire aussi de ces innombrables sorties sur le Taurus en Turquie, en trois étés. D’ouest en est, nous avons exploré, dans le Taurus occidental et central humide, les successions montagnardes-méditerranéennes et oroméditerranéennes (figure 2), où xérophytes épineux et graminées sclérophylles faisaient jeu égal dans le tapis végétal. Mais la véritable prise de conscience sur les relations avec la montagne marocaine semi-aride, voire aride, se fit jour dans la Taurus oriental où, mis à part quatre espèces d’astragales reconnaissables dans la strate herbacée, se trouvait une multitude de types introgressés, nous faisant perdre notre latin ! Heureusement qu’*Onobrychis cornuta* était plus facile à reconnaître, de même que les nombreuses espèces d’*Acantholimon* réparties à la fois dans les formations à *Quercus infectoria* et *Juniperus excelsa* et dans les zones asylvatiques.

Jacques Zaffran, quant à lui, engageait une exploration des montagnes de Crète, sans que pour autant les données accumulées

aboutissent à un doctorat d’État. C’est pourquoi, plus tard, lors de nos recherches sur les écosystèmes forestiers de cette île, Pierre Quézel m’a entraîné pendant près d’une semaine pour étudier ces structures de végétation oro-méditerranéenne qui succèdent à un étage montagnard-méditerranéen où cohabitent jusqu’à deux mille mètres d’altitude le cyprès toujours vert (*Cupressus sempervirens*) et un zelkova endémique (*Zelkova abelicea*). Ensemble, et avec Bernadette Abi Saleh, nous avons aussi prospecté le Liban, contrée de paix et de cohabitation des différentes ethnies et religions ; mais la guerre a hélas marqué notre troisième séjour ; l’incompréhension succédait à la tolérance. Il a fallu partir du port maronite de Jounieh pour rejoindre Chypre. Mais sur cette île, l’insatiable Pierre a voulu connaître les forêts de *Quercus alnifolia*, beau chêne sclérophylle au revers foliaire doré et lié aux roches vertes, comme d’ailleurs le cèdre endémique de l’île (*Cedrus brevifolia*) (figure 3). Que dire du Troodos avec ses ophiolithes et serpentines portant les forêts culminales d’un pin noir endémique (*Pinus nigra* subsp. *caramanica*) et du *Juniperus excelsa* et une flore de sous-bois caractérisée par plus de 50 % d’espèces endémiques ; voilà ce qu’était l’infatigable professeur Pierre Quézel !



Figure 3 – Végétation forestière endémique de l'île de Chypre, dans le massif du Troodos : (a) *Quercus alnifolia* ; (b) cédraie à *Cedrus brevifolia* (photos F. Médail/IMBE, juin 2017).

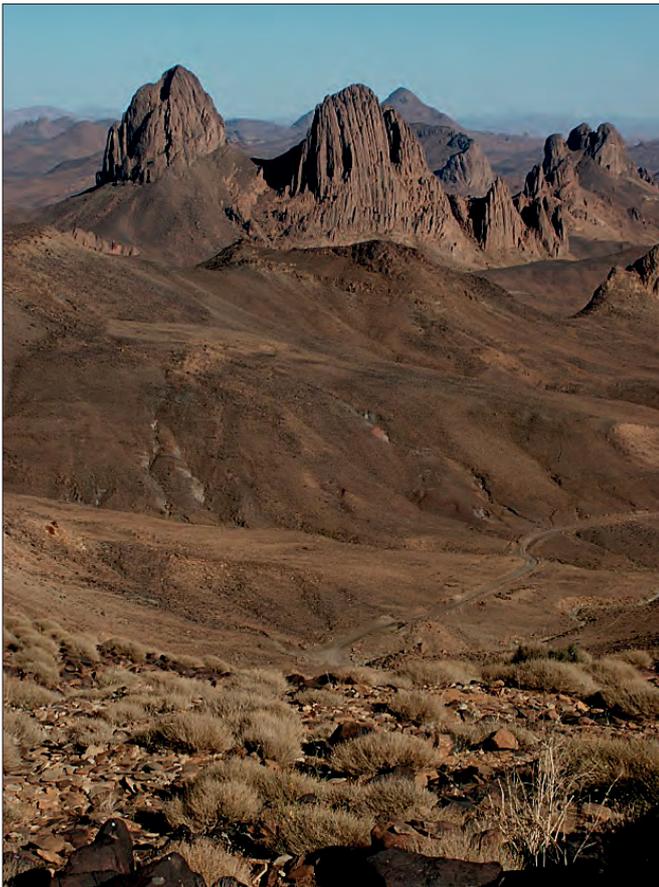
Liens biogéographiques avec les massifs irano-touraniens

Par la suite, fut fort instructive pour comprendre les structures de végétation montagnardes-méditerranéennes et oro-méditerranéennes, la mission que j'ai effectuée avec mon élève Fahrang Assadollahi sur les montagnes du Zagros, surtout arides, et de l'adret de la zone hyrcanienne semi-aride. Les moyennes des minima du mois le plus froid de l'année sont glaciales et les xérophytes épineux comportent de nombreuses espèces du genre *Cousinia* qui se rapproche des *Catananche*, du genre *Astragalus* et du genre *Acantholimon* qui compte plus d'une dizaine de taxons différents entre le Zagros et l'adret de l'Hyrcanie. Puis, grâce à une mission de l'UNESCO à Kaboul (j'étais membre de la commission de la République française pour les sciences de l'environnement), j'ai pu visiter les parties occidentale et centrale de l'Hindou Kouch. La partie centrale, au mont Zadran, porte jusqu'à 2 100 m des forêts « méditerranéennes-supérieures » de *Quercus baloot*, vicariant du chêne vert, tandis que les pinèdes de *Pinus gerardiana*, vicariantes de celles à *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* et associées à *Fraxinus xanthoxyloides* dans les parties plus froides, présentent en sous-bois plusieurs espèces spinescentes : *Berberis turcomanica*, *Prunus prostrata*, *Juniperus semiglobosa* voisin de *J. excelsa*, et diverses espèces d'*Acantholimon*, *Cousinia* et *Astragalus* ; ces niveaux ressemblent à ceux des étages montagnard-méditerranéen

et oro-méditerranéen des Atlas et du Taurus, même s'il existe un décalage vers des tonalités plus tropicales. J'ai ainsi pu comprendre dans ces secteurs à sécheresse estivale de mi-printemps à mi-été, en raison des tendances tropicales, pourquoi Louis Emberger avait prolongé la zone bioclimatique méditerranéenne jusqu'à l'Hindou Kouch, ce dont témoignent d'ailleurs plusieurs structures de végétation. C'est précisément dans la partie centrale de ce massif, au Zadran, que s'opèrent les transitions vers les ensembles forestiers à laurifoliés himalayens souvent surmontés par les cédraies à *Cedrus deodara*.

Signification des forêts présteppeuses

Nous avons ainsi pu progresser sur la connaissance des forêts méditerranéennes quant à leurs potentialités selon les divers bioclimats. Nous avons pu, en compagnie de Bernadette Abi-Saleh, définir après plusieurs transects ouest-est sur la chaîne du mont Liban orientée nord-sud, le concept de forêt présteppeuse pour les ensembles à *Juniperus excelsa*, *Quercus calliprinos*, *Quercus infectoria*, *Quercus brantii* et *Quercus baloot*. Ces forêts présentent le même cortège que les matorrals à *Amygdalus div. sp.*, *Prunus*, *Berberis*, *Cotoneaster*. Elles s'opposent aux forêts typiques à cèdre du Liban et sapin de Cilicie caractérisées par des espèces qualifiées de sylvatiques car intimement liées à l'évolution et à la maturation sylvigénétiques.



a



b

Figure 4 – Végétation des hautes montagnes du Sahara central, dans le massif de l’Asekrem (Hoggar, Algérie) : (a) steppe à *Pentzia monodiana* ; (b) population d’olivier de Laperrine (photos F. Médail/IMBE, mars 2007).

La succession des forêts présteppiques, surtout semi-arides, a permis de parachever pour le bioclimat aride la compréhension bioclimatique des différents types de steppes s’organisant dans les variantes fraîche, tempérée d’un côté, à froide, très froide et même glaciale où dominent quasi exclusivement les xérophytes épineux. Les steppes tempérées caractérisent par exemple les reliefs méridionaux de l’Atlas saharien, tandis que sur son ubac les nappes alfatières (*Stipa tenacissima*) et à armoises des hauts plateaux répondent au bioclimat froid de l’aride.

Liens biogéographiques avec le Sahara

Je veux *in fine* faire aussi référence à l’œuvre de Pierre Quézel au Sahara, aussi bien par la connaissance qu’il a apportée aux végétations des ergs, des regs et des oueds, et aussi à cette montagne magique du Hoggar qui culmine à 2 919 m (Asekrem), avec un secteur per-aride (50-60 mm de précipitations annuelles)

et sous un bioclimat froid (m compris entre -3 °C et -5 °C), alors qu’un peu plus au sud, Tamanrasset, à 1 400 m d’altitude, se situe dans la variante fraîche du climat désertique. Le Hoggar fait aussi partie de l’histoire méditerranéenne puisque environ 25 % de sa flore au cœur de la zone désertique du Grand Sahara est d’origine méditerranéenne. On y retrouve parmi les ligneux, des espèces aussi originales que le *Myrtus nivellei*, *Olea europaea* subsp. *laperrinei* (figure 4b), endémiques qui peuvent voisiner avec *Periploca angustifolia*, *Ephedra altissima*, *Capparis* agg. *spinosa*, *Osyris alba*, *Phagnalon purpurascens*, et autour de 2 000 avec des buissons d’*Ephedra major* qui parsèment la steppe à *Pentzia monodiana* et *Artemisia herba-alba* (figure 4a) qui rappellent par leur abondance les paysages à *Cladanthus scariosus* et *Artemisia atlantica* de l’Atlas. *Piptatherum coeruleascens*, *Teucrium helichrysoides*, *Campanula bordesiana* viennent s’associer à ce cortège, ainsi que *Centaurea foucauldiana*, qui est voisine de *Centaurea tougourensis* présente dans les garrigues à xérophytes des sommets de l’Aurès. *Centaurea foucauldiana*

me rappelle que j'ai bu, en mars 2007, avec Frédéric Médail à la source où le père Charles de Foucauld s'abreuvait régulièrement à partir de son ermitage de l'Asekrem.

Je ne peux, en ce moment d'émotion, que penser à l'œuvre scientifique de Pierre Quézel dans ce vaste désert, prolongée depuis par une dernière collaboration avec le professeur Frédéric Médail sur ce monument naturel que constitue le Sahara.

Conclusion

En conclusion de cet hommage, je relaterai l'engagement que j'avais pris d'écrire sur les montagnes méditerranéennes. Je l'ai fait avec un grand plaisir puisque ma plume m'a transporté de l'Atlas à l'Hindou Kouch. Un manuscrit de plus de cent pages, où j'aborderai aussi la biodiversité de l'étage alti-méditerranéen à travers ses structures d'hémicryptophytes et de géophytes, et qui détaillera les diverses structures de végétation évoquées de manière synthétique dans le présent article.

Lors des efforts engagés pour atteindre les sommets des nombreuses montagnes parcourues, j'ai retrouvé en plus des magnifiques taxons et paysages végétaux, l'humanisme, la tolérance, la simplicité de Pierre Quézel.

Repose en paix Pierre, à quelques encablures de ta maison où toute l'année, sauf lors de la saison estivale, les cyclamens que tu as plantés te rendent encore hommage.

L'importance de la continentalité hydrique dans les montagnes méditerranéennes : l'exemple du Maroc et de la Californie

Richard MICHALET

Université de Bordeaux, UMR CNRS 5805, allée Geoffroy Saint-Hilaire,
CS 50023, 33615 Pessac cedex, France.

Auteur correspondant : richard.michalet@u-bordeaux.fr

Résumé

Le stress hydrique est traditionnellement quantifié, notamment en région méditerranéenne, pendant la saison de la végétation, aussi bien en écophysiologie qu'en bioclimatologie ou dans les études sur le changement climatique. Néanmoins, des études réalisées dans les Alpes ont très tôt mis en évidence l'importance de la continentalité hydrique et donc des précipitations hivernales dans la répartition des espèces végétales. Dans cette étude nous rappelons en introduction l'importance de la continentalité hydrique pour la distribution des végétaux en climat méditerranéen, à travers l'exemple du Maroc septentrional. Nous présentons ensuite les résultats d'une étude bioclimatique réalisée sur les onze états de l'ouest des États-Unis où nous avons corrélié par analyse canonique des correspondances 500 relevés de végétation de type biogéographique à quatre variables climatiques majeures, la moyenne des températures minimales du mois le plus froid, la longueur de la saison de végétation, la continentalité hydrique mesurée par l'angle de Gams (1932) hivernal et l'aridité estivale. Les résultats de cette étude mettent en évidence une importance

primordiale de la continentalité hydrique corrélée également aux températures minimales, suivie de la longueur de la saison de végétation et de l'aridité estivale. Cette étude met donc en évidence la nécessité de distinguer, en particulier dans le contexte de la bioclimatologie méditerranéenne, la continentalité hydrique de l'aridité estivale, notamment si l'on veut améliorer notre pouvoir prédictif de l'effet du changement climatique sur la distribution des espèces végétales.

Abstract

In ecophysiology, bioclimatology and global change studies water stress has been generally quantified, during the growing season, in particular in Mediterranean climate. However, early research conducted in the Alps has shown the importance of rainfall continentality and, thus, of winter rainfall for plant species distribution. In this study, we first present in introduction the importance of rainfall continentality for vegetation distribution in Mediterranean climate, through the example of Northern Morocco. We, then, present the results of a bioclimatic study

Mots-clés : aridité estivale, bioclimatologie méditerranéenne, Californie, changement climatique, continentalité hydrique, effets d'abris, étages de végétation, Maroc.

Keywords: California, climate change, Mediterranean bioclimatology, Morocco, rainfall continentality, rainshadow effects, summer aridity, vegetation belts.

conducted on the eleven states of western USA, in which we used Canonical Correspondence Analysis to analyse the correlations existing between 500 vegetation plots and four climatic variables, the average minimum temperature of the coldest month, the length of the growing season, the rainfall continentality quantified using the Gams (1932) winter index and the summer water deficit. The main results showed the overwhelming importance of rainfall continentality and cold stress, before the length of the growing season and the summer water deficit. This study highlights the importance to distinguish in Mediterranean climate, rainfall continentality from summer water deficit, if we want to improve our predictions of changes in plant species distribution with climate change.

Introduction

La continentalisation hydrique d'un climat peut induire à une même latitude des changements importants et parfois même spectaculaires de végétation dans une variété de climats et dans divers continents. C'est le cas en Amérique du Nord avec l'opposition remarquable existant entre les forêts tempérées pluviales bordant l'océan Pacifique et les formations présteppiques des montagnes Rocheuses (Brown *et al.* 1998), mais également en Europe entre les hêtraies-sapinières ensoleillées des Alpes externes et les mélézins ensoleillés des Alpes internes (Ozenda 1985, Michalet *et al.* 1998). En Amérique du Nord cette opposition est d'ailleurs une des bases majeures de la classification des communautés (Brown *et al.* 1998). D'autres contrastes aussi remarquables ont été décrits sur de courtes distances dans les climats tempérés du Chili ou de la Nouvelle-Zélande, de par l'imposante nature des chaînes montagneuses surplombant les océans dans ces territoires (Wardle 1991, Leathwick 1995, Veblen *et al.* 1992, Grabherr 1999). Sous climat méditerranéen, des contrastes similaires sont également observables, par exemple en Afrique du Nord avec l'opposition entre les forêts laurifoliées des îles Canaries et les formations présteppiques des Atlas marocains (Quézel & Barbero 1981, Peyre 1983, Michalet 1991, Quézel 1995, Quézel & Médail 2003). Les travaux de Lecompte (1969) et Peyre (1979) dans le Moyen Atlas marocain ont très tôt montré la relation étroite existant entre ces gradients de végétation et les gradients d'océanité quantifiée par l'intensité de la nébulosité et de l'enneigement.

Du point de vue climatique, la continentalité hydrique se caractérise climatiquement par une baisse principalement des précipitations hivernales liée à un éloignement d'une source dépressionnaire survenant lors de la pénétration d'une masse d'air maritime au sein d'un continent (Schermerhorn 1967, Bach *et al.* 2013). La source dépressionnaire peut être de nature océanique mais il existe aussi des sources dépressionnaires libérant d'importantes précipitations hivernales au niveau de mers comme par exemple la mer Méditerranée, la mer Noire ou la mer Caspienne. Ainsi, l'océanité, par opposition à la continentalité, n'est pas propre aux façades océaniques (Michalet 1991, Pache *et al.* 1996a, Caccianiga *et al.* 2008). L'effet de continentalisation hydrique est très accentué dans le cas des chaînes montagneuses côtières, de par l'accroissement des précipitations avec l'altitude coté au vent (effet dit orographique, Browning & Hill 1981) et leur diminution sous le vent par effet d'abri (Roe 2005). C'est particulièrement le cas le long de l'océan Pacifique dans les deux continents américains et en Nouvelle-Zélande. De par la diminution de l'humidité de l'air accompagnant la continentalité hydrique, les contrastes thermiques augmentent dans les climats continentaux en relation avec les variations d'ensoleillement, avec des nuits et des hivers plus froids et des jours et des étés plus chauds que dans les climats océaniques (Michalet *et al.* 2001, Bach *et al.* 2013). Cette augmentation des températures journalières explique l'élévation en altitude des étages de végétation et de la limite supérieure des arbres dans les massifs montagneux continentaux (Ozenda 1985, Michalet 1991, Rolland *et al.* 1998, He *et al.* 2016).

Mais quels facteurs de stress pour une plante peuvent être induits par la continentalité hydrique ? C'est une question qui interroge souvent les écologues étant donné que les manifestations de ce processus climatique sont plus particulièrement quantifiables pendant l'hiver et donc en dehors de la saison de végétation dans les climats extratropicaux. Parmi les stress multiples induits par la continentalité hydrique, on peut citer notamment le déficit d'humidité de l'air, contrôlant l'ouverture stomatique et donc la photosynthèse et l'alimentation hydrique (Guicherd 1994, Simonin *et al.* 2009), la rigueur thermique hivernale (Bach *et al.* 2013) et la photo-inhibition liée au rayonnement excessif (Manuel *et al.* 1999, Chaves *et al.* 2003). Plusieurs

de ces facteurs sont cependant physiologiquement perceptibles pendant la saison de végétation, car essentiellement contrôlés par la nébulosité persistante même en été dans les climats océaniques (Peyre 1979), comme le montre par exemple la distribution directement corrélée à cette nébulosité de *Sequoia sempervirens* dans le nord de la Californie (Barbour *et al.* 2014).

Cependant les précipitations hivernales ont rarement retenu l'attention des biogéographes, notamment dans les études récentes sur les effets potentiels du changement climatique sur la distribution des espèces (*e.g.* Barros *et al.* 2018). Par exemple, dans l'étude de Rehfeldt *et al.* (2006) concernant la prédiction des changements d'aires de distribution de 25 communautés des États-Unis définies par Brown *et al.* (1998), parmi la vingtaine de variables climatiques sélectionnées ne figurent pour le stress hydrique que les précipitations de la saison de végétation et un indice d'aridité calculé sur cette même saison. De façon intéressante, la corrélation majeure avec la végétation est pourtant observée dans leur étude pour un indice de saisonnalité pluviale (*i. e.* rapport entre les précipitations estivales et les précipitations annuelles). Cela montre ainsi, de manière indirecte, l'importance des précipitations hivernales dans la distribution régionale des principales formations végétales des États-Unis.

Cette absence de prise en compte par les biogéographes de l'influence directe des précipitations hivernales et donc de la continentalité hydrique sur la distribution de la végétation est certainement à rechercher, au moins pour l'Europe, dans les études anciennes de bioclimatologie réalisées de part et d'autre de la Méditerranée (Emberger 1930, Bagnouls & Gaussen 1953). Deux écoles peuvent être distinguées :

- l'école septentrionale qui s'intéressait à la recherche des facteurs climatiques déterminant le passage dans le sud de l'Europe de la végétation tempérée à la végétation méditerranéenne (Bagnouls & Gaussen 1953) ;
- l'école méridionale qui s'intéressait aux facteurs climatiques déterminant les différences de végétation méditerranéenne au sein du climat méditerranéen très accentué d'Afrique du Nord (Emberger 1930).

Dans les deux cas l'accent a été mis sur l'importance première du stress hydrique pour les plantes et donc sur la notion d'aridité du climat, mais avec des définitions et

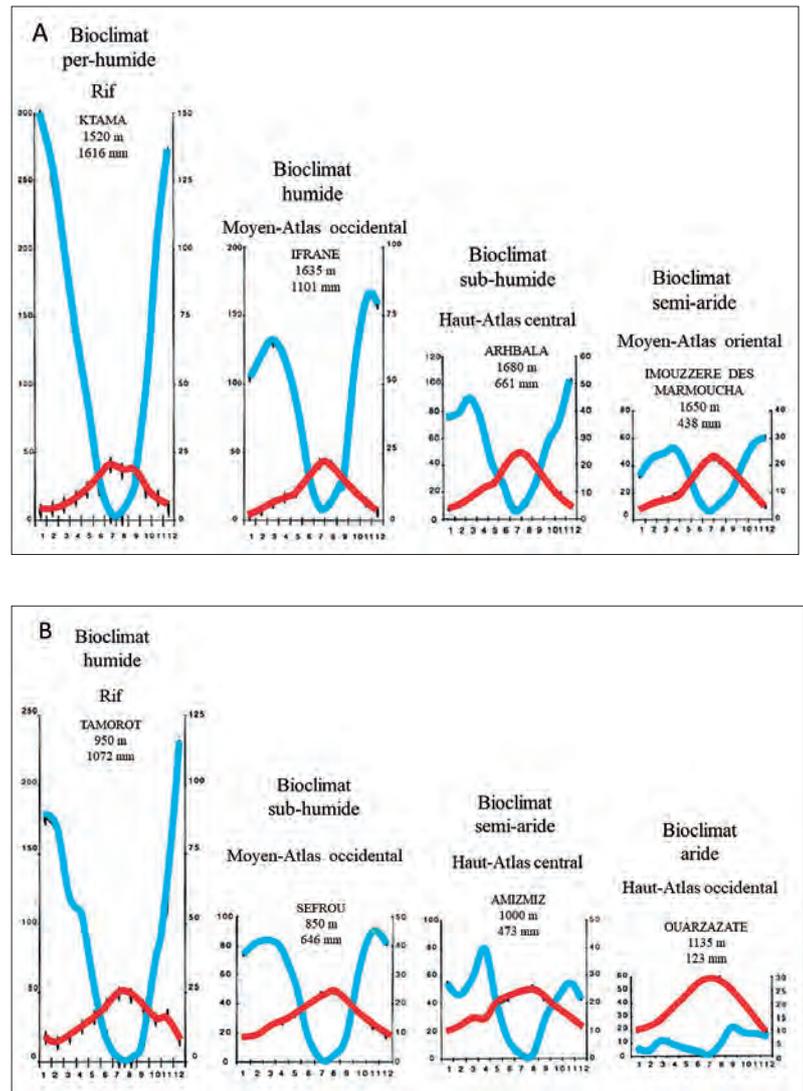


Figure 1 – Décroissance des précipitations hivernales accompagnant l'accroissement de l'aridité selon Emberger (1930) au sein d'un même étage de végétation au sens de Quézel (1974), pour des stations climatiques du Maroc septentrional localisées : (A) à l'étage supra-méditerranéen (1 500-1 700 m), (B) à l'étage thermo-méditerranéen supérieur (850-1 150 m). Les courbes bleues représentent les précipitations mensuelles et les courbes rouges les températures moyennes mensuelles selon la méthode de Bagnouls et Gaussen (1953). Notez que l'échelle des précipitations et des températures est constante au sein de chaque sous-figure.

quantifications de la sécheresse très différentes. Pour l'école septentrionale la sécheresse est quantifiée à l'aide des diagrammes ombrothermiques (figure 1), par différence entre les précipitations essentiellement estivales et l'évaporation potentielle indirectement prise en compte par la moyenne des températures de la même période (Bagnouls & Gaussen 1953). Des méthodes similaires furent proposées après Thornthwaite (1940) et Thornthwaite et Mather (1955) pour calculer l'évapotranspiration réelle et le déficit hydrique (Stephenson 1990, 1998, Lutz *et al.* 2010). La méthode de Bagnouls et Gaussen

(1953) s'est avérée très efficace pour comprendre le passage de la végétation tempérée à la végétation méditerranéenne au nord de la Méditerranée en Europe mais également dans d'autres continents (Walter & Lieth 1960). Par contre cette quantification de la sécheresse principalement pendant la période estivale ne s'est pas avérée pertinente pour comprendre la distribution de la végétation au sein du climat méditerranéen très accentué du sud de la Méditerranée, étant donné que cette sécheresse estivale y est toujours présente et peu variable en intensité, si ce n'est avec l'altitude (Anonyme 1963, Michalet 1991, Quézel & Médail 2003). La méthode qui s'est avérée la plus efficace dans cette partie méridionale du climat méditerranéen, c'est la méthode du quotient pluviométrique d'Emberger (1930). Elle utilise les précipitations annuelles diminuées également de l'évaporation quantifiée par la moyenne des températures annuelles et la continentalité thermique, elle-même quantifiée par l'amplitude existant entre les maxima journaliers d'été et les minima nocturnes d'hiver. Emberger (1930) différencie ainsi le climat méditerranéen en zones, appelées improprement étages bioclimatiques (Quézel 1974, Ozenda 1975), de plus en plus arides en allant du per-humide au saharien (figure 1). Cette méthode a par la suite été simplifiée en remplaçant le quotient pluviométrique par les précipitations annuelles, tout en donnant des résultats très équivalents (Quézel & Médail 2003). Si cette méthode est très efficace pour expliquer la distribution de la végétation au sein du climat méditerranéen méridional accentué des différents pays d'Afrique du Nord, son application généralisée à l'ensemble du bassin méditerranéen (Emberger 1930, Quézel & Médail 2003) s'est avérée beaucoup plus problématique. Il existe en effet une perte de signification écologique des indices basés sur des précipitations annuelles lorsque qu'on les applique à des échelles très vastes (Pache *et al.* 1996a, Stephenson 1998, Michalet *et al.* 2003).

Quel est le facteur de stress concerné par l'aridité d'Emberger (1930) dans le sud du bassin méditerranéen, étant donné que l'aridité mesurée sur l'année n'a nécessairement pas le même sens physiologique que celle mesurée pendant la période estivale ? À une position latitudinale donnée, comme au nord de l'Afrique, les variations de bioclimats d'Emberger (1930) sont obliques dans le paysage comme l'a représenté graphiquement Benabid (1982) dans le Rif (Maroc),

car déterminées par les variations altitudinales verticales (les bioclimats devenant de plus en plus humides en s'élevant en altitude à continentalité égale) et les effets d'abri (*i. e.* continentalité hydrique, les bioclimats devenant de plus en plus humides en augmentant l'océanité à altitude égale, figure 1) (Michalet 1991). L'examen des diagrammes ombrothermiques de la figure 1 montre clairement que ces variations des bioclimats d'Emberger (1930), déterminées à altitude égale par la continentalité hydrique, sont en très grande partie induites par les variations de précipitations hivernales, étant donné que les variations des précipitations des autres saisons et en particulier celles de l'été sont beaucoup plus faibles.

Cette démonstration nous amène à nous interroger sur l'absence de prise en compte directe par les bioclimatologues pionniers de ces précipitations hivernales et donc de la continentalité hydrique pour expliquer la diversité et la distribution des grands ensembles de végétation méditerranéenne au sud de la Méditerranée. Il est fort probable que cela soit dû au fait que traditionnellement en climatologie française la continentalité hydrique a été définie par le rapport entre les précipitations des six mois les plus chauds et celles des six mois les plus froids (Angot 1906, Daget 1977). Ce rapport est supérieur à 1 dans les climats continentaux et inférieur à 1 dans les climats méditerranéens et tempérés océaniques. Cette définition relative de la continentalité implique que la continentalité hydrique et l'aridité méditerranéenne sont deux concepts antinomiques.

Cependant une méthode permettant la quantification directe des effets d'abris et de la continentalité hydrique fut conçue dans les Alpes par Gams (1932). Il proposa pour les Alpes centrales (Suisse et Italie) un indice dit de Gams, qui est un angle basé sur le rapport entre les précipitations annuelles et l'altitude et qui prend des valeurs inférieures à 40° dans les massifs alpins périphériques (dits externes), supérieures à 50° dans les massifs du cœur des Alpes (dits internes) et des valeurs comprises entre 40 et 50° dans les situations intermédiaires. L'indice, initialement proposé pour délimiter l'aire (externe) du hêtre commun, a été ensuite appliqué à l'ensemble des Alpes et utilisé avec les étages de végétation comme bases de l'organisation du système alpin (Ozenda 1985). L'intérêt majeur de l'indice, qui quantifie en fait la vitesse d'augmentation des précipitations

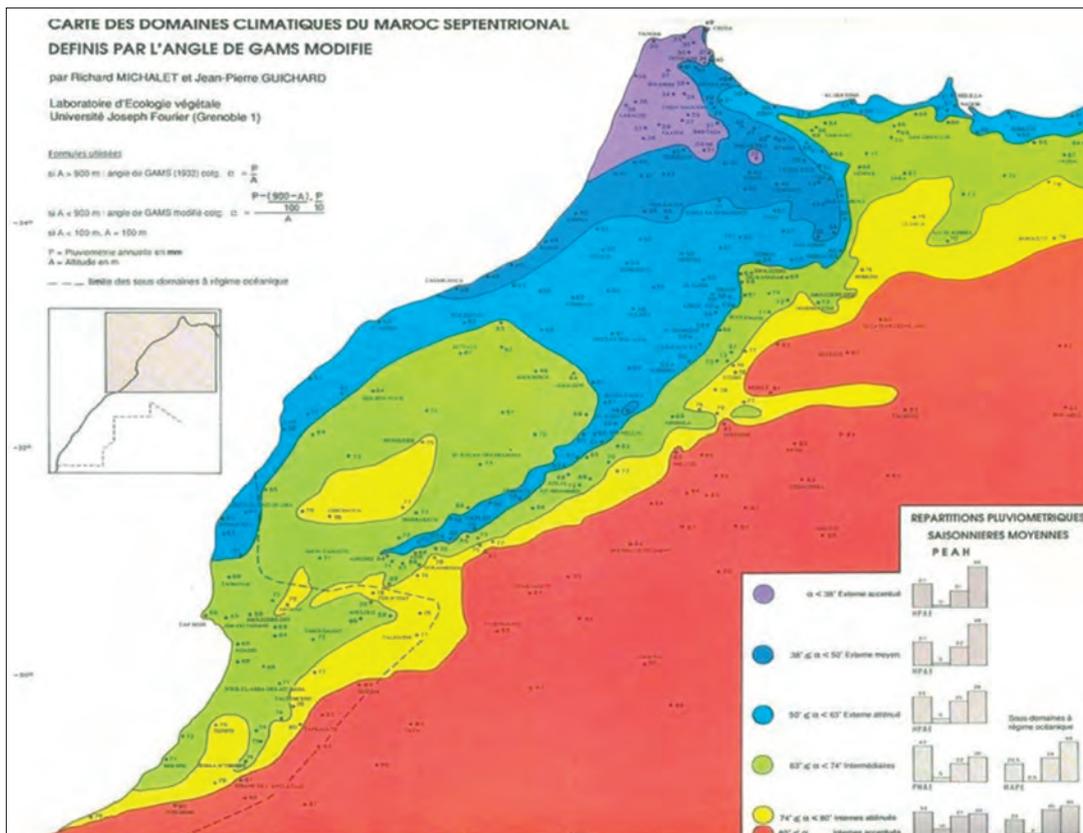


Figure 2 – Carte des domaines de continentalité hydrique délimités par l’angle de Gams modifié Michalet 1991 pour le Maroc septentrional (Michalet 1991).

avec l’altitude, c’est de permettre en situations complexes de montagnes de s’affranchir des variations pluviométriques liées à l’augmentation altitudinale pour seulement quantifier les variations liées à la continentalité hydrique. Cependant, comme l’indiquait son créateur, cet indice n’est corrélé avec exactitude à la continentalité hydrique qu’à l’étage montagnard, étant donné la disparition de la linéarité de l’augmentation des précipitations avec l’altitude en dessous de 900 m d’altitude et au-dessus de 1 600 m. En s’éloignant de cette zone de linéarité les valeurs de l’indice deviennent de plus en plus corrélées à l’altitude, comme le montre la carte de l’angle de Gams (1932) dressée par Richard (1985) pour l’ensemble de l’arc alpin où les zones côtières de très basse altitude ont des angles excessivement faibles (nettement inférieurs à 10°) et les zones de très haute altitude des angles excessivement élevés (nettement supérieurs à 60°). Comme les premières sont généralement situées à l’extérieur des Alpes et les dernières au cœur des Alpes, la corrélation avec la position géographique au sein des Alpes devient très élevée mais bien sûr la signification climatique et écologique de l’indice (continentalité hydrique) a disparu.

Michalet (1991) appliqua cet indice au climat méditerranéen du Maroc septentrional en prenant soin de modifier préalablement la formule pour la rendre applicable en dessous de 900 m (figure 2). On peut remarquer sur cette carte que la distorsion croissante de l’indice vers des valeurs anormalement basses en descendant en dessous de 900 m a disparu par rapport à la carte de Richard (1985), car on peut trouver sur les côtes (très basses altitudes) des valeurs élevées de l’indice indicatrices de forte continentalité hydrique, comme c’est le cas par exemple au sud-ouest de la carte au bord de l’océan Atlantique ou au nord-est au bord de la mer Méditerranée. Pache *et al.* (1996b) proposèrent au Tyrol (Suisse et Italie) une nouvelle modification de l’indice pour le rendre également applicable au-dessus de 1 600 m ; mais cette modification ne s’est pas avérée nécessaire au Maroc où les stations climatiques de très haute altitude sont rares.

Au Maroc septentrional, où la saison sèche estivale est, à altitude égale, relativement peu variable avec la latitude, les variations de l’indice modifié calculé sur les précipitations annuelles sont très bien corrélées aux variations de précipitations hivernales et donc à

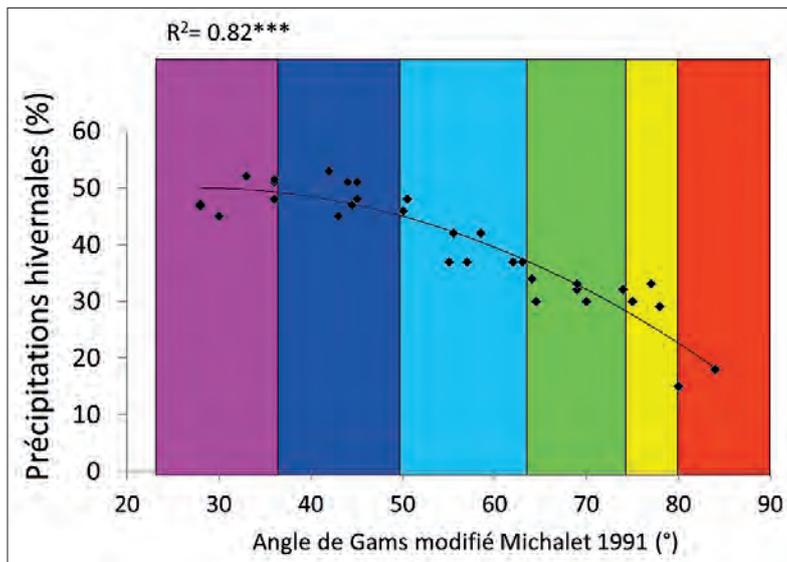


Figure 3 – Importance des précipitations hivernales en fonction de la continentalité hydrique mesurée par l'indice de Gams annuel modifié Michalet 1991 au Maroc septentrional. En arrière-plan est représenté le climagramme de Michalet (1991).

la continentalité hydrique (figure 3), comme le sont les variations du quotient pluviothermique d'Emberger (1930) dans la même zone (figure 1). C'est le cas également au sein des Alpes centrales où cette méthode fut initialement proposée par Gams (1932). Par contre, une utilisation généralisée à l'ensemble des Alpes (Ozenda 1985, Richard 1985) ou du bassin méditerranéen a les mêmes travers que ceux décrits préalablement pour la méthode d'Emberger (1930), étant donné la grande variabilité de distribution saisonnière des précipitations existant à cette échelle plus vaste. En conséquence, Pache *et al.* (1996a) ont proposé pour le sud de la France et Michalet (2001) pour l'arc alpin une application saisonnière de l'indice, avec un indice hivernal quantifiant la continentalité hydrique et un indice estival montrant les changements d'aridité estivale notamment induits par la continentalisation du climat. L'utilisation de ces deux indices s'est avérée très utile, notamment pour comprendre les différences de distribution du sapin blanc et de l'épicéa commun dans les Alpes internes, le premier ne tolérant pas la continentalité hydrique excessive des Alpes internes centrales et le second l'aridité estivale excessive des Alpes internes et intermédiaires sud-occidentales (Pache *et al.* 1996a, Michalet *et al.* 2003).

L'objectif de cette étude est de montrer l'intérêt primordial de cette distinction conceptuelle et méthodologique entre la continentalité hydrique et l'aridité estivale pour

comprendre la distribution de la végétation au sein de zones climatiques complexes, c'est-à-dire là où se combinent des variations d'aridité estivale, de continentalité hydrique et d'altitude. Pour répondre à cet objectif nous avons choisi de rechercher les déterminants climatiques de la distribution de la végétation de l'ouest des États-Unis, de par l'existence dans cette zone très montagneuse de gradients très marqués de continentalité hydrique se croisant avec des gradients d'aridité estivale existant entre des climats tempérés, méditerranéens et subtropicaux.

Matériels et méthodes

La zone d'étude

La zone étudiée correspond aux onze États de l'ouest des États-Unis (figure 4). C'est un ensemble géographique occidental relativement bien circonscrit par rapport à la prairie américaine située plus à l'est et à la zone orientale forestière des États-Unis centrée sur les Appalaches. Elle peut se subdiviser géographiquement en trois sous-ensembles : (1) les chaînes occidentales bordant le Pacifique dans les parties occidentales des États du Washington State, de l'Oregon et de la Californie (en bleu sur la figure 4 et comportant les chaînes côtières, les Cascades et la Sierra Nevada), (2) la zone centrale du Grand Bassin, du plateau du Colorado et des déserts Mojave et du Sonora, essentiellement dans les parties orientales des trois États précédents, au sud-est de l'Idaho, au Nevada, en Utah et en Arizona, (3) les montagnes Rocheuses à l'est de la zone (en rouge sur la figure 4), dans les états du Montana, du Wyoming, du Colorado et de New Mexico. Cinq grands types de climats peuvent être distingués sur la zone, le climat tempéré au nord-ouest (essentiellement Washington State et Oregon), le climat méditerranéen au sud-ouest (Californie occidentale), le climat subtropical au sud-est (Arizona et New Mexico), le climat continental à l'est (Idaho, Montana, Wyoming et Colorado) et le climat désertique au centre (Utah, Nevada) et au sud (Californie, Arizona et New Mexico). Néanmoins, sans vouloir anticiper sur les résultats, on peut considérer que les deux derniers climats ne sont que des formes continentales des trois premiers, d'où la distinction de quatre déserts, en Californie sud-orientale le désert Mojave de type



Figure 4 – Orographie de la zone d'étude avec délimitation des chaînes montagneuses océaniques en bleu et des chaînes continentales en rouge.

méditerranéen (désert chaud et à pluies d'hiver dominantes), en Arizona le désert du Sonora de type subtropical chaud (désert à pluies d'été dominantes), au New Mexico le désert de Chihuahua de type subtropical froid (désert à pluies d'été dominantes) et au Nevada le Grand Bassin (désert subméditerranéen froid et à pluies d'hiver dominantes) (Brown 1982).

Les données climatiques et l'échantillonnage de la végétation

Dans un premier temps nous avons collecté les données climatiques de 800 stations météorologiques publiées par le Western Regional Climate Center (<https://wrcc.dri.edu/>) pour les onze États de la zone d'étude. Nous avons utilisé les normales 1971-2000 de températures minimales, températures maximales et précipitations des 12 mois de l'année, ainsi que l'altitude des stations. Nous avons choisi de sélectionner un nombre minimal de variables climatiques ayant une pertinence biologique, la rigueur de l'hiver quantifiée par la moyenne des minima du mois le plus froid (Tmin. Jan., intégrant la tolérance au froid des espèces), la longueur de la saison de végétation quantifiée par le nombre de mois à température maximale supérieure à 12 °C (Sais. Vég.), la continentalité hydrique (Gh) calculée sur la saison

hivernale par l'indice de Gams (1932) et ses indices modifiés, et l'humidité estivale calculée par le rapport entre les précipitations estivales et les températures maximales des mois correspondants (Hum. Est.). Pour la continentalité hydrique nous avons utilisé la formule originelle de Gams (1932) pour les altitudes comprises entre 900 et 1 600 m, la formule modifiée par Michalet (1991) pour les altitudes inférieures à 900 m et la formule modifiée par Pache *et al.* (1996b) pour les altitudes supérieures à 1 600 m (voir Michalet *et al.* 2003 pour le détail de ces formules).

Nous avons ensuite sélectionné (voir analyses statistiques), parmi ces 800 stations, 500 stations représentatives de la diversité climatique et géographique de la zone. Chacune de ces 500 stations a été visitée sur le terrain entre les années 2000 et 2010 pour y échantillonner la végétation environnante. Les relevés ont été réalisés sur des surfaces d'environ 25 km² aux alentours de chaque station météorologique, en prenant bien soin de ne pas échantillonner à plus de 100 m de dénivelé de part et d'autre de la station. Par contre tous les types de sols et toutes les expositions ont été échantillonnés aux alentours de cette station. Dans ces 500 relevés de type biogéographique, la présence de toutes les espèces arborescentes a été notée ainsi que celle des espèces arbustives et herbacées dominantes.

Analyses statistiques

La sélection préalable des 500 stations climatiques a été réalisée à l'aide d'une analyse en composantes principales (ACP) conduite sur les quatre variables climatiques préalablement citées (Tmin. Jan., Sais. Vég., Gh et Hum. Est.) des 800 stations présélectionnées, suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH). Les stations ont été choisies au sein de chaque groupe de la CAH en prenant soin de bien intégrer l'ensemble de la diversité géographique de la zone. Nous avons ensuite utilisé l'analyse canonique des correspondances (ACC) pour rechercher pour les 500 stations sélectionnées les corrélations existant entre la matrice floristique et la matrice climatique en éliminant les espèces à fréquence inférieure à 5. Toutes les analyses ont été réalisées avec le logiciel ADE-4 (Thioulouse *et al.* 1991).

Résultats

L'axe 1 de l'ACC est en premier lieu très significativement positivement corrélé à la continentalité hydrique quantifiée par l'angle de Gams (1932) hivernal (Gh : $r = 0.99^{***}$) et secondairement très significativement négativement corrélé à la douceur hivernale (Tmin. Jan. : $r = -0.69^{***}$, figure 5). L'axe 2 est lui très significativement négativement corrélé à la longueur de la saison de végétation (Sais. Vég. : $r = -0.96$). En conséquence le diagramme 1-2 relevés de l'ACC représente assez fidèlement la géographie de l'ouest des États-Unis avec, en bleu à gauche de l'axe 1, les chaînes océaniques bordant l'océan Pacifique et, en rouge à droite de l'axe 1, les montagnes Rocheuses très continentales (figure 5). Également on trouve en haut de l'axe 2 les plus hautes altitudes de la partie nord de la zone au contact avec le Canada en climat boréal (*i. e.* étage subalpin) et en bas de l'axe 2 les plus basses altitudes de la partie sud de la zone au contact avec le Mexique en climat tropical froid et subtropical chaud *stricto*

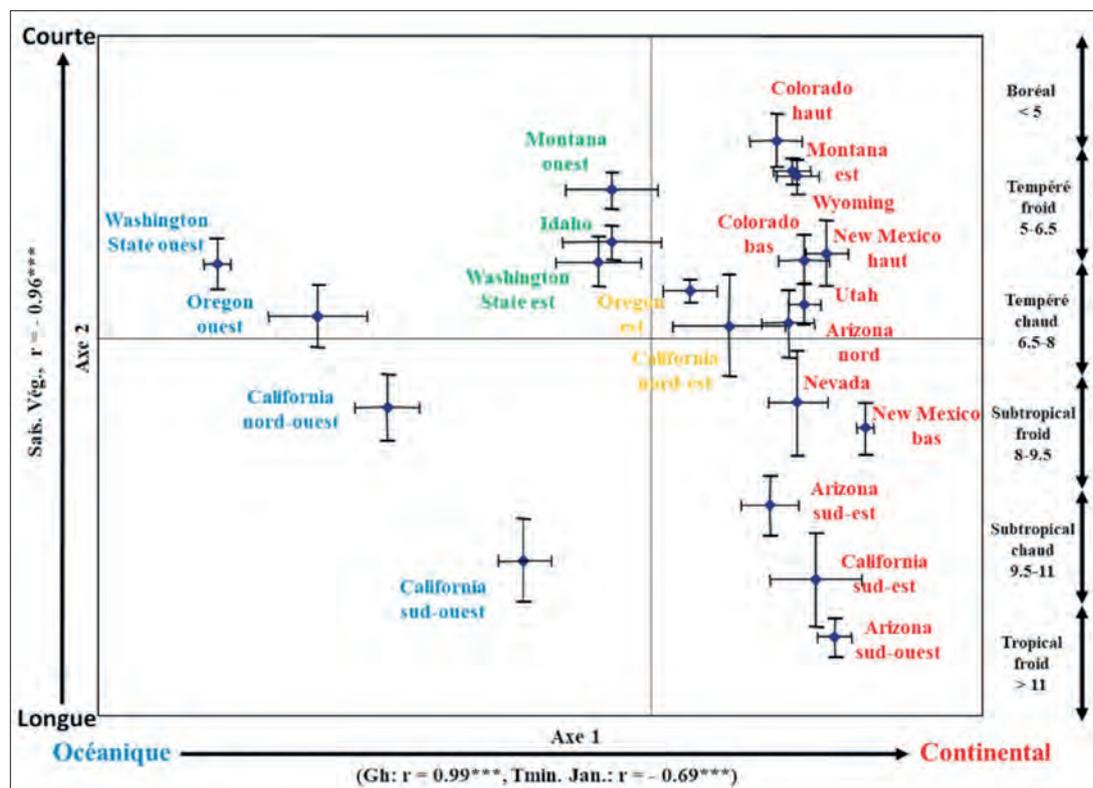


Figure 5 – Représentation des points moyens (\pm SE) de stations climatiques contrastées des différents états de l'ouest des États-Unis dans le diagramme 1-2 de l'analyse canonique des correspondances (ACC). Les stations externes très océaniques sont représentées en bleu, les stations intermédiaires semi-océaniques en vert, les stations internes très continentales en rouge. Les corrélations avec les variables climatiques sont indiquées le long des deux axes de l'ACC. Les correspondances entre d'une part les positions des stations le long de l'axe 2 et d'autre part les différents biomes latitudinaux (et altitudinaux) et la longueur en mois de la saison de végétation sont représentées sur la droite de la figure.

sensu ou méditerranéen (*i. e.* étages infra- et thermo-méditerranéens). Le contraste biologique est excessivement marqué entre la flore des deux extrémités de l'axe 1, notamment au niveau des biomes thermiquement intermédiaires sur l'axe 2 (subtropicaux et tempéré chaud), avec très peu d'espèces positionnées entre ces deux zones, et donc l'absence d'une réelle spécificité biologique de la zone intermédiaire (si ce n'est peut-être la présence d'*Abies concolor*, *Pinus ponderosa* var. *ponderosa* et *Larix occidentalis*, espèces affines des régions climatiques intermédiaires représentées en vert et orange dans la figure 5). Les seules espèces largement présentes dans les deux zones sont représentées chacune par des variétés différentes dans chaque zone. C'est le cas pour *Pinus ponderosa*, représenté à l'ouest par la variété *ponderosa* et à l'est par la variété *scopulorum*, *Pseudotsuga menziesii*, représenté à l'ouest par la variété *menziesii* et à l'est par la variété *glauca*, et *Pinus contorta*, représenté à l'ouest par la variété *muryana* et à l'est par la variété *latifolia* (figure 6). Il faut d'ailleurs noter que ces trois espèces sont

par ailleurs les trois espèces d'arbres les plus communes de l'Ouest américain.

L'axe 3, non représenté ici par soucis de simplification, est très significativement corrélé à l'humidité estivale (Hum. Est. : $r = 0.70^{***}$). Dans la zone océanique (partie négative de l'axe 1) et froide (partie positive de l'axe 2), il oppose les forêts montagnardes méditerranéennes (étés secs) à *Abies magnifica* et *Sequoiadendron giganteum* du versant ouest de la Sierra Nevada (Californie) aux forêts montagnardes tempérées pluviales (étés humides) à *Picea sitchensis*, *Pseudotsuga menziesii* var. *menziesii* et *Tsuga heterophylla* de la côte nord de l'océan Pacifique (Washington State et Oregon). Dans la zone océanique (partie négative de l'axe 1) et chaude (partie négative de l'axe 2), seule la partie négative de l'axe 3 (étés secs) est occupée par un type de végétation, le chaparral et les chênaies sclérophylles (*Quercus agrifolia*, *Quercus wislizeni*) ou décidues (*Quercus douglasii*) thermo- et méso-méditerranéennes de Californie, alors que la partie positive (étés humides) n'est pas représentée

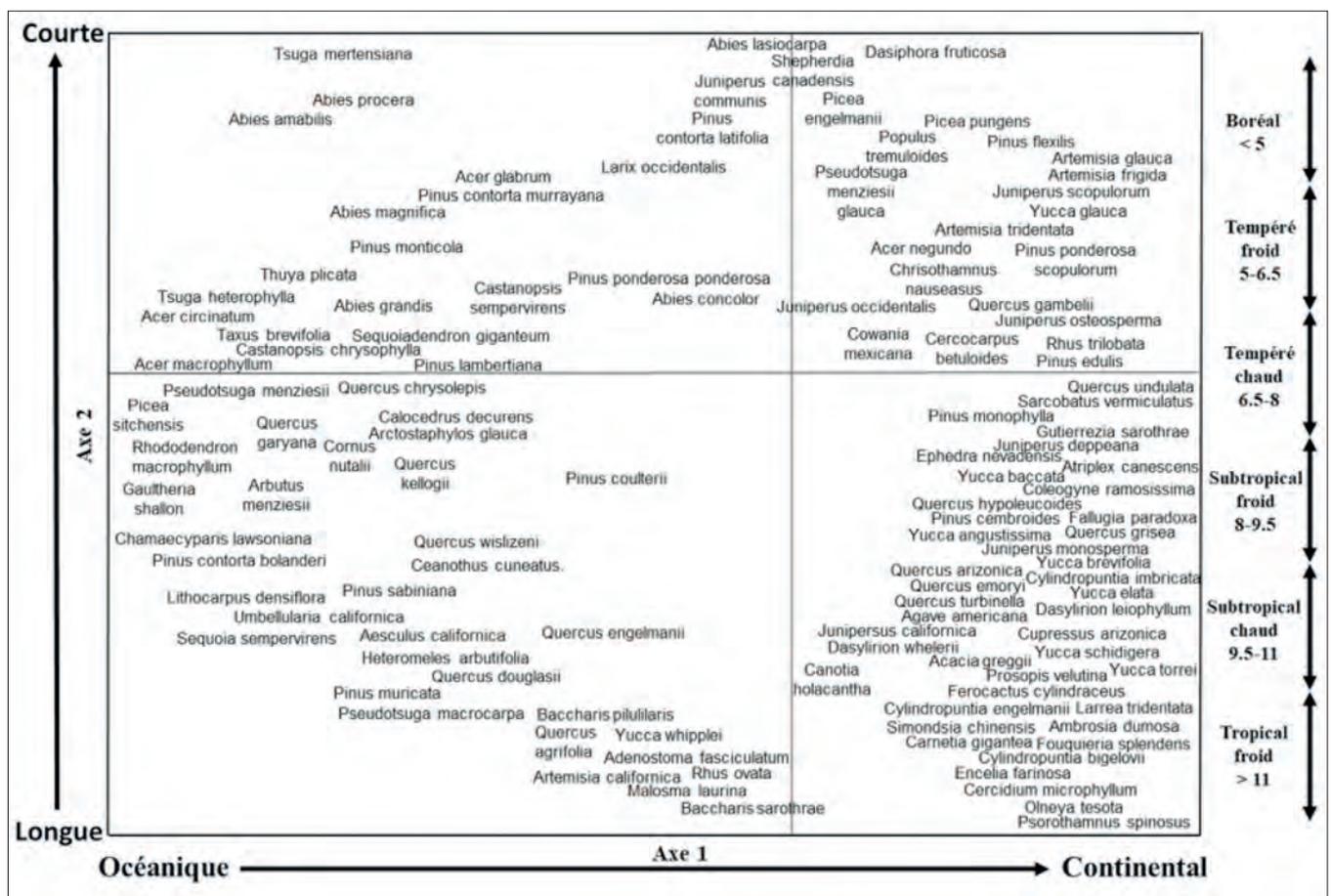


Figure 6 – Position des principales espèces végétales dans le diagramme 1-2 de l'analyse canonique des correspondances (ACC) réalisée sur les relevés effectués dans l'ouest des États-Unis.

dans la zone de l'ouest des États-Unis. Dans la zone continentale (partie positive de l'axe 1) et chaude (partie négative de l'axe 2), l'axe 3 oppose les chênaies sclérophylles subtropicales (*Quercus emoryi*, *Quercus arizonica*) à yuccas (*Yucca angustissima*, *Yucca elata*) du sud-est de l'Arizona (étés humides) aux formations arbustives du désert Mojave du sud-est de la Californie (étés secs). Dans la zone continentale (partie positive de l'axe 1) et froide (partie positive de l'axe 2), de nouveau seule la partie négative de l'axe 3 (étés secs) est occupée par un type de végétation, les forêts de conifères montagnardes et subalpines des montagnes Rocheuses (*Pinus ponderosa* var. *scopulorum*, *Pseudotsuga menziesii* var. *glauca*, *Pinus contorta* var. *latifolia*, *Abies lasiocarpa* et *Picea engelmannii*), alors que la partie positive (étés humides) n'est pas représentée dans la zone de l'ouest des États-Unis.

Discussion

Deux résultats majeurs ressortent de cette étude du déterminisme climatique des formations végétales de l'ouest des États-Unis. D'une part, nous avons montré que la continentalité hydrique et la sécheresse estivale sont deux variables de stress très différentes pour les végétaux car déterminant des gradients orthogonaux de répartition biogéographique des espèces. D'autre part, dans la zone d'étude la continentalité hydrique s'avère avoir une importance primordiale dans la distribution des végétaux, avant la longueur de la saison de la végétation et l'aridité estivale. Ces résultats sont d'une importance considérable, non seulement pour comprendre le fonctionnement hydrique des végétaux, mais aussi pour prédire la réponse des espèces végétales au changement climatique et notamment à l'augmentation du stress hydrique dans les moyennes à basses latitudes.

La continentalité hydrique, une dimension peu étudiée du stress hydrique pour les végétaux

Le stress hydrique, contrainte climatique majeure pour les végétaux et important déterminant de leur distribution géographique, a traditionnellement été quantifiée par la mesure de la balance entre les apports pluviométriques et l'évapotranspiration, soit par la

méthode des diagrammes ombrothermiques (Bagnouls & Gaussen 1953, Walter & Lieth 1960), soit par calcul de l'évapotranspiration réelle (AET) et du déficit hydrique (Stephenson 1990, 1998 ; Lutz *et al.* 2010). Dans toutes ces approches l'accent est mis sur la quantification de l'alimentation hydrique d'origine climatique pendant la saison de végétation, éventuellement modulée par la réserve utile des sols (Prentice *et al.* 1992, Butterfield *et al.* 2016).

Les précipitations hivernales ont par contre très peu intéressé les écologistes étudiant le stress hydrique, notamment dans les zones extratropicales, très probablement parce que dans ces biomes les plantes ne sont pas en activité photosynthétique pendant la saison froide. Cependant, les études utilisant directement les précipitations annuelles ou des coefficients de saisonnalité des précipitations se sont parfois révélées plus efficaces pour expliquer la distribution biogéographique des végétaux dans le cas de corrélations importantes avec les variations de précipitations hivernales induites par des effets d'abris orographique (Emberger 1930, Gams 1932, Michalet 1991, Rehfeldt *et al.* 2006). Toutefois, ce n'est le cas que de régions climatiques ayant une surface limitée, caractérisées par la répartition saisonnière peu variable des précipitations. En effet, la signification climatique et biologique d'indices climatiques annuels s'amoindrit fortement lorsqu'ils sont appliqués à de plus vastes surfaces (Stephenson 1998). C'est le cas par exemple dans les études réalisées sur l'ensemble de l'arc alpin ou du bassin méditerranéen, où se juxtaposent des climats tempérés et des climats méditerranéens avec des saisons sèches estivales plus ou moins importantes (Richard 1985, Aussenac 2002).

Intérêt biologique et écologique de distinguer continentalité hydrique et déficit hydrique estival

Dans notre étude, l'utilisation hivernale de la méthode de quantification de la continentalité hydrique de Gams (1932) s'est avérée très efficace pour différencier la végétation océanique des montagnes côtières des trois États de l'ouest américain de celles des massifs continentaux. Ce gradient climatique spectaculaire déterminé par les effets d'abris des montagnes côtières est totalement indépendant du gradient d'aridité estivale opposant, d'une part dans les montagnes occidentales océaniques

le climat tempéré du Washington State et de l'Oregon (été humide) au climat méditerranéen de Californie (été sec), et d'autre part dans la partie orientale continentale le climat subtropical de l'Arizona (été humide) au climat méditerranéen désertique du désert Mojave en Californie (été sec). Cette séparation de ces deux gradients climatiques le long d'axes différents de l'ACC montre clairement l'existence de deux types de facteurs de stress liés aux précipitations, la continentalité hydrique et l'aridité estivale. Sur l'axe 1 de l'ACC, la continentalité hydrique est fortement corrélée à la rigueur de l'hiver et donc à la continentalité thermique, étant donné le lien étroit existant entre la sécheresse de l'air (déterminée par la faible nébulosité des climats continentaux), le rayonnement et les amplitudes thermiques entre le jour et la nuit et entre l'été et l'hiver (Bach *et al.* 2013). Le stress de continentalité hydrique apparaît ainsi comme un stress hydrique de type atmosphérique, alors que le stress induit par la sécheresse estivale est un stress hydrique diminuant l'alimentation en eau des plantes dans les sols (Pache *et al.* 1996a, Michalet 2001, Michalet *et al.* 2001 et 2003). Le premier stress est un stress perceptible en toute saison car déterminé par le rayonnement et la nébulosité (Simonin *et al.* 2009), bien qu'il s'avère être le plus aisément quantifiable en hiver avec le taux d'accroissement des précipitations avec l'altitude (méthode de Gams 1932), alors que le deuxième stress est perceptible et quantifiable uniquement pendant la saison de végétation par la balance entre les précipitations et l'évaporation (méthodes de Thornthwaite 1948 et de Bagnouls & Gaussen 1953).

Pache *et al.* (1996a) et Michalet (2001) ont montré que la répartition du sapin commun dans les Alpes était étroitement corrélée à l'océanité quantifiée par l'angle de Gams (1932) hivernal. On peut noter également qu'autour du bassin méditerranéen tous les taxons de sapins méditerranéens sont clairement inféodés aux zones les plus océaniques ; tel est le cas au moins des sapins méridionaux pour lesquelles l'indice annuel d'Emberger (1930) a valeur de continentalité hydrique, qui ont une grande dépendance des bioclimats perhumide et humide. C'est le cas pour *Abies pinsapo* en Andalousie occidentale (Espagne), *A. pinsapo* subsp. *maroccana* dans le Rif (Maroc), *A. numidica* dans les monts Babors (Algérie), *A. nebrodensis* en Sicile (Italie) et *A. cilicica* au Liban. Dans l'ouest des États-Unis on retrouve certaines

similitudes avec l'Europe et le bassin méditerranéen, notamment pour les sapins. Parmi les six espèces présentes sur la zone d'étude, quatre d'entre elles sont très exigeantes vis-à-vis de l'océanité (*Abies magnifica*, *A. spectabilis*, *A. procera* et *A. grandis*), alors que les deux autres (*A. concolor* et *A. lasiocarpa*) peuvent atteindre les massifs orientaux semi-continentaux (figure 1), comme c'est le cas du cèdre de l'Atlas au Maroc (Michalet 1991). Les deux espèces de tsuga (*Tsuga heterophylla* et *T. mertensiana*) et les séquoias (*Sequoia sempervirens* et *Sequoiadendron giganteum*) sont également très dépendants de l'océanité. De façon très intéressante les deux espèces de mélèze (*Larix occidentalis* et *L. lyalii*) se rencontrent dans les zones intermédiaires au niveau continentalité (figure 1), alors qu'en Europe *Larix decidua* colonise aisément les massifs les plus continentaux, ce qui est cohérent avec la plus grande continentalité des Rocheuses. Comme en Europe, les épicéas sont très dépendants de l'humidité estivale car absents de la Californie méditerranéenne (mis à part *P. breweriana*, espèce très localisée endémique des Siskyou Mountains au nord de la Californie, à la frontière avec l'Oregon). Par contre parmi les cinq espèces présentes, deux d'entre elles sont très océaniques (*Picea sitchensis* et *P. breweriana*) alors que les trois autres sont franchement continentales (*P. engelmannii*, *P. pungens* et *P. glauca*).

Un autre intérêt écologique majeur de cette distinction entre continentalité hydrique et aridité estivale réside dans la relation existant avec la réponse des espèces aux effets des voisins dans les communautés forestières. Saccone *et al.* (2008) ont montré dans les Alpes intermédiaires pendant la canicule de 2003 que le sapin commun, espèce océanique mais relativement tolérante de la sécheresse estivale, était facilité par l'ombrage de la forêt, alors que l'épicéa commun, espèce intolérante de la sécheresse estivale mais supportant une forte continentalité hydrique, subissait une compétition accrue dans les forêts sèches. Ils ont montré que la facilitation du sapin par l'ombrage de la forêt s'expliquait par son intolérance aux forts rayonnements caractéristiques des climats continentaux alors que l'intolérance à la compétition pour l'eau du sol de l'épicéa s'expliquait par son intolérance du déficit d'alimentation hydrique pendant la saison de croissance. Ces résultats sont cohérents avec les résultats de Valladares *et al.* (2008) qui ont montré que l'ombrage facilitait

Quercus rotundifolia dans l'Espagne centrale continentale en augmentant l'humidité de l'air et diminuant la rigueur thermique pendant l'hiver alors que l'humidité du sol était pourtant réduite sous les voisins pendant la saison de végétation. Des résultats similaires ont été trouvés par Muhamed *et al.* (2013) pour une autre espèce océanique méditerranéenne, le pin maritime (*Pinus pinaster*), facilité dans les communautés dunaires d'Aquitaine (France) par la diminution du déficit en vapeur d'eau de l'atmosphère à l'ombre d'arbustes, bien que l'humidité du sol soit plus élevée en dehors des arbustes.

Distinguer continentalité hydrique et déficit hydrique pour mieux prédire la réponse des espèces au changement climatique

La distinction de ces deux types de stress hydrique est cruciale pour augmenter la qualité de nos prédictions vis-à-vis de la réponse des espèces végétales au changement climatique et en particulier à l'augmentation du stress hydrique. Mais la majeure partie des études concernant la réponse des espèces au changement climatique s'intéresse en priorité à l'augmentation du stress hydrique estival (Ciais *et al.* 2005, Breda *et al.* 2006, Rehfeldt *et al.* 2006, Barros *et al.* 2018). Si les prédictions des climatologues semblent s'accorder sur une augmentation très probable du stress hydrique estival dans les latitudes moyennes (IPCC 2013), certaines études indiquent également une tendance à l'augmentation des précipitations hivernales dans certaines régions, comme en Écosse (Malby *et al.* 2007). Néanmoins très peu d'écologues se sont intéressés à l'effet direct des variations d'intensité des précipitations hivernales induites par le changement climatique sur la distribution des espèces et le fonctionnement des écosystèmes. Munson *et al.* (2013) ont par exemple montré que l'augmentation probable des précipitations hivernales dans les déserts de l'ouest des États-Unis pourraient favoriser les espèces arbustives au dépens des graminées plus exigeantes en précipitations estivales. Ce résultat est tout à fait en cohérence avec les nôtres, qui montrent l'opposition sur l'axe 3 de l'ACC entre les déserts méditerranéens à pluies d'hiver dominés par les arbustes et les déserts subtropicaux à pluies d'été où les graminées et cactées sont très abondantes. En général nos résultats suggèrent clairement que dans les États de l'ouest des États-Unis des

différences très importantes dans les prédictions peuvent être faites au sujet des changements de distribution des espèces selon que l'on simule une augmentation de continentalité hydrique ou d'aridité estivale.

Importance relative de la continentalité hydrique et du déficit hydrique estival

Dans notre étude aux États-Unis la continentalité hydrique s'est avérée avoir une importance prédominante par rapport à l'aridité estivale. C'est le cas également au Maroc où les variations d'aridité estivale sont bien inférieures aux variations de précipitations hivernales (Michalet 1991). La cartographie des angles de Gams (1932) hivernaux et estivaux du sud de la France par Pache *et al.* (1996a) semble indiquer que ce serait moins le cas dans cette partie de l'Europe. C'est en effet sans doute l'absence de chaînes côtières d'importance dans les latitudes tempérées de l'Europe par rapport aux États-Unis, et même au Maroc, qui pourraient expliquer cette égale importance de l'aridité estivale et de la continentalité hydrique dans notre continent. À l'ouest des États-Unis, nos résultats ont par ailleurs montré l'existence d'un contraste très intense et très rapide entre la zone océanique et la zone continentale, avec une zone intermédiaire peu individualisée aussi bien au niveau biologique que géographique. Au bord du Pacifique, les valeurs d'angle de Gams (1932) hivernal sont excessivement faibles, notamment au nord de San Francisco (entre 10 et 15° en moyenne), alors que très rapidement à l'est de la Sierra Nevada et des Cascades, soit à moins de 300 km de la côte, on atteint très rapidement des valeurs supérieures à 80°. En comparaison, dans les parties les plus océaniques des Alpes ou des Pyrénées, les valeurs d'angle hivernal ne descendent jamais en dessous de 20° et on atteint difficilement les 60° dans les parties les plus continentales des Alpes françaises (Pache *et al.* 1996a). Pour atteindre des valeurs de continentalité équivalentes à celles existant dans les Rocheuses, il faut s'enfoncer à plusieurs milliers de kilomètres au centre de l'Asie au niveau des massifs de l'Altai et du Tien-Shan. Ces contrastes majeurs expliquent sans doute la très faible représentation aux États-Unis des espèces caractéristiques des zones de continentalité intermédiaire, comme c'est le cas de *Tetraclinis articulata* ou de *Quercus rotundifolia* au Maroc (Michalet 1991).

Remerciements

Je remercie Ragan M. Callaway de l'University of Montana (États-Unis) et Thomas Whitham de la Northern Arizona University (États-Unis) pour avoir facilité et soutenu cette recherche en m'accueillant dans leur laboratoire en 1999-2000 et 2008-2009. Je remercie Edith Schaffter, Gilbert Billard et Camille Peyre pour leur contribution aux relevés de végétations et Philippe Choler pour les discussions importantes concernant la climatologie de l'ouest des États-Unis.

Références

- Angot A., 1906. Étude sur le régime pluviométrique de la Méditerranée. *C. R. Congr. Soc. sav. Paris* : 120-134.
- Anonyme, 1963. Étude écologique de la zone méditerranéenne. Carte bioclimatique de la zone méditerranéenne. Notice explicative. In : *Recherches sur la zone aride*, XXI. UNESCO - FAO, Paris & Rome.
- Aussenac G., 2002. Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. For. Sci.* 59: 823-832.
- Bach A.J., Price L.W., Dorn R., Liu T. & Phillips F., 2013. *Mountain climate, mountain geography: physical and human dimensions*. University of California Press, Berkeley.
- Bagnouls F. & Gaussen H., 1953. Saison sèche et indice xéothermique. *Bull. Soc. hist. Toulouse* 88 : 193-239.
- Barbour M., Loidi J., Garcia-Baquero G., Meyer R. & Whitworth V., 2014. The composition and physiognomy of forest types are strongly linked to distance inland along the northern California coast. *Phytocoenologia* 44: 165-173.
- Barros C., Thuiller W. & Munkemüller T., 2018. Drought effects on the stability of forest-grassland ecotones under gradual climate change. *PLoS One* 13: e0206138.
- Benabid A., 1982. *Études phytoécologique, biogéographique et dynamique des associations et séries sylvatiques du Rif occidental (Maroc). Problèmes posés par la reforestation et l'aménagement des peuplements forestiers actuels*. Thèse doct. ès sciences, Univ. Aix Marseille III, Marseille.
- Breda N., Huc R., Granier A. & Dreyer E., 2006. Temperate forest trees and stands under severe drought: a review of ecophysiological responses, adaptation processes and long-term consequences. *Ann. For. Sci.* 63: 625-644.
- Brown D.E., 1992. *Biotic communities southwestern United States and northwestern Mexico*. University of Utah Press, Salt Lake City.
- Brown D.E., Reichenbacher F. & Franson S.E., 1998. *Classification of North American biotic communities*. University of Utah Press, Salt Lake City.
- Browning K.A. & Hill F.F., 1981. Orographic rain. *Weather* 36: 326-329.
- Butterfield B.J., Bradford J.B., Armas C., Prieto I. & Pugnaire F.I., 2016. Does the stress-gradient hypothesis hold water? Disentangling spatial and temporal variation in plant effects on soil moisture in dryland systems. *Funct. Ecol.* 30: 10-19.
- Caccianiga M., Andreis C., Armiraglio S., Leonelli G., Pelfini M. & Sala D., 2008. Climate continentality and treeline species distribution in the Alps. *Plant Biosystems* 142: 66-78.
- Chaves M.M., Maroco J.P. & Pereira J.S., 2003. Understanding plant responses to drought –from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30: 239-264.
- Ciais P. *et al.*, 2005. Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature* 437: 529-533.
- Daget P., 1977. Le bioclimat méditerranéen : caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetatio* 34: 1-20.
- Emberger L., 1930. La végétation de la région méditerranéenne, essai d'une classification des groupements végétaux. *Rev. gén. Bot.* 42 : 641-662 et 705-721.
- Gams H., 1932. Die Klimatische Begrebzung von Pflanzenarealen und die Verteilung der hygrischen Kontinentalität in den Alpen. *Zeitschr. d. Ges. f. Erkunde* 56-68, 178-198.
- Grabherr G., 1999. *Ecosystèmes de la terre*. Ulmer, Paris.
- Guicherod P., 1994. Water relations of European silver fir (*Abies alba* Mill.) in two natural stands in the French Alps subject to contrasting conditions. *Ann. Sci. For.* 51: 599-611.
- He W., Zhang B., Zhao F., Zhang S., Qi W., Wang J. & Zhang W., 2016. The mass elevation effect of the Central Andes and its implications for the Southern Hemisphere's highest treeline. *Mt. Res. Dev.* 36: 213-221.
- IPCC, 2013. *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of Working Group I to the fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press, Cambridge, UK and New York, USA.
- Leathwick J.R., 1995. Climatic relationships of some New Zealand forest tree species. *J. Veg. Sci.* 6: 237-248.
- Lecompte M., 1969. La végétation du Moyen Atlas central (esquisse phytoécologique et carte des séries de végétation au 1/200 000). *Trav. Inst. scient. sér. botanique, Rabat* 31: 1-34.
- Lutz J.A., van Wagtenonk J.W. et Franklin J.F., 2010. Climatic water deficit, tree species ranges, and climate change in Yosemite National Park. *J. Biogeogr.* 37: 936-950.
- Malby A.R., Whyatt J.A., Timmis R.J., Wilby R.L. & Orr H.G., 2007. Long-term variations in orographic rainfall: analysis and implications for upland catchments. *Hydrolog. Sci. J.* 52: 276-291.
- Manuel N., Cornic G., Aubert S., Choler P., Bligny R. & Heber U., 1999. Protection against photoinhibition in the alpine plant *Geum montanum*. *Oecologia* 119: 149-158.
- Michalet R., 1991. Nouvelle synthèse bioclimatique des milieux méditerranéens. Application au Maroc septentrional. *Rev. écol. alp.* 1 : 45-60.
- Michalet R., 2001. *Facteurs abiotiques et traits biologiques déterminant les interactions biotiques, la répartition des populations dominantes et la structuration des communautés terrestres : application à quelques écosystèmes de l'arc alpin*. Mémoire HDR, Université Joseph Fourier, Grenoble.

- Michalet R., Cadel G., Joud D., Pache G., Pautou G. & Richard L., 1998. Synthèse phytocécologique des forêts de l'Arc Alpin. *Ecologie* 29 : 99-104.
- Michalet R., Gandoy C., Cadel G., Girard G., Grossi J.-L., Joud D. & Pache G., 2001. Modes de fonctionnement d'humus des forêts sempervirentes des Alpes internes françaises. *C. R. Acad. sci. biol.* 324 : 59-70.
- Michalet R., Rolland Ch., Joud D., Gafta D. & Callaway R.M., 2003. Associations between canopy and understory species increase along a rainshadow gradient in the Alps: habitat heterogeneity or facilitation? *Plant Ecol.* 165: 140-160.
- Muhamed H., Le Bagousse-Pinguet Y., Touzard B. & Michalet R., 2013. The role of biotic interactions for the early establishment of oak seedlings in coastal dune forest communities? *Forest Ecol. Manag.* 297: 67-74.
- Ozenda P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. cartogr. écol.* 16 : 1-32.
- Ozenda P., 1985. *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson, Paris.
- Pache G., Michalet R. & Aimé S., 1996a. A seasonal application of the Gams (1932) method, modified Michalet (1991): the example of the distribution of some important forest species in the Alpine chain. *Diss. Bot.* 258: 31-54.
- Pache G., Aimé S. & Michalet R., 1996b. A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the Tyrolian orographic complex. *Rev. écol. alp.* 3: 13-20.
- Peyre C., 1979. *Recherches sur l'étagement de la végétation dans le massif du Bou-Iblane (Moyen Atlas oriental, Maroc)*. Thèse 3^e cycle, Univ. Aix-Marseille III, Marseille.
- Peyre C., 1983. Étagement de la végétation et gradients climatiques dans le système atlasique marocain. Le bassin de l'Oued Rdat et le versant sud de l'Atlas au méridien du Tizi N'Tichka. *Bull. Fac. sci. Marrackech* sect. sci. vie 2 : 87-139.
- Prentice I.C., Cramer W., Harrison S.C., Leemans R., Monserud R.A. & Solomon A.M., 1992. A global biome model based on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *J. Biogeogr.* 19: 117-134.
- Quézel P., 1974. Les forêts du pourtour méditerranéen. In : *Forêts et maquis méditerranéens : écologie, conservation et aménagement*. Note techn. MAB, 2, Unesco, Paris : 9-33.
- Quézel P., 1995. La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecol. Medit.* 21 : 19-39.
- Quézel P. & Barbero M., 1981. Contribution à l'étude des formations présteppiques à genévriers au Maroc. *Boll. Soc. Broteriana* 53, (2^e sér.) : 1137-1160.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- Rehfeldt G.E., Crookston N.L., Warwell M.V. & Evans J.S., 2006. Empirical analyses of plant-climate relationships for the western United States. *Int. J. Plant Sci.* 167: 1123-1150.
- Richard L., 1985. Contribution à l'étude bioclimatique de l'arc alpin. *Doc. cartogr. écol.* 28 : 33-64.
- Roe G.H., 2005. Orographic precipitation. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 33: 645-671.
- Rolland C., Petitcolas V. & Michalet R., 1998. Changes in radial tree-growth for *Picea abies*, *Larix decidua*, *Pinus cembra* and *Pinus uncinata* near the Alpine timberline since 1750. *Trees Struct. Funct.* 13: 40-53.
- Schermerhorn V.P., 1967. Relations between topography and annual precipitation in Western Oregon and Washington. *Water Resources Res.* 3: 707-711.
- Simonin K.A., Santiago L.S. & Dawson T.E., 2009. Fog interception by *Sequoia sempervirens* (D. Don) crowns decouples physiology from soil water deficit. *Plant Cell Envir.* 32: 882-892.
- Stephenson N.L., 1990. Climatic control of vegetation distribution, the role of the water-balance. *Am. Nat.* 135: 649-670.
- Stephenson N.L., 1998. Actual evapotranspiration and deficit: biologically meaningful correlates of vegetation distribution across spatial scales. *J. Biogeogr.* 25: 855-870.
- Thioulouse J., Devillers J., Chessel D. & Auda Y., 1991. Graphical techniques for multidimensional data analysis. In: Devillers J. & Karcher W. (eds), *Applied multivariate analysis in SAR and environmental studies*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Thornthwaite C.W., 1948. An approach towards a rational classification of climate. *Geogr. Rev.* 38: 55-102.
- Thornthwaite C.W. & Mather J.R., 1955. The water balance. *Pubs Clim.* 8: 1-104.
- Valladares F., Zaragosa-Castells J., Sanchez-Gomez D., Matesanz S., Alonso B., Portsmouth A., Delgado A. & Atkin O.K., 2008. Is shade beneficial for Mediterranean shrubs experiencing periods of extreme drought and late-winter frosts? *Ann. Bot.* 102: 923-933.
- Veblen T.T., Kitzberger T. & Lara A., 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain-forest to Patagonian shrubland. *J. Veg. Sci.* 3: 507-520.
- Walter H. & Lieth H., 1960. *Klimadiagramm Weltatlas*. G. Fischer, Jena.
- Wardle P., 1991. *Vegetation of New Zealand*. Cambridge University Press, Cambridge.

Cartographie écologique et gestion du territoire : une résistible ascension

Jacques LEPART

CEFE-CNRS Montpellier

Auteur correspondant : jacques.lepart@cefe.cnrs.fr

Résumé

Le redémarrage de la recherche française en écologie après la Seconde Guerre mondiale s'est réalisé en grande partie autour de la cartographie écologique appliquée à l'aménagement du territoire. Ce thème a tenu une place importante pendant un quart de siècle, puis a presque disparu pour être remplacé par un foisonnement de problématiques scientifiques. Cet épisode, a posteriori un peu surprenant, s'explique pourtant assez bien par les orientations de la phytogéographie depuis le début du xx^e siècle et par les conditions politiques et économiques de cette guerre mondiale.

Abstract

The restart of ecology research in France after the Second World War largely focused on ecological mapping applied to land-use planning. This theme has held an important place for a quarter of century and has almost disappeared to be replaced by a proliferation of scientific issues. This episode, today a bit surprising, can be explained quite well by the orientations of phytogeography since the beginning of the 20th century and by the political and economic conditions of this world war.

Introduction

Pierre Quézel a été l'un des témoins et acteurs du redémarrage de l'écologie scientifique en France, après la Seconde Guerre mondiale. Il a été à l'Institut de botanique de Montpellier assez proche de Louis Emberger (1897-1969), son directeur de thèse en écologie, mais dans une position d'extériorité par rapport à l'équipe de ce dernier, puisque P. Quézel se situait dans le groupe des médecins-naturalistes montpelliérains, avec J.-A. Rioux, H. Harant et D. Jarry (Médail, 2018).

Intéressé par l'histoire de l'écologie, je l'avais rencontré chez lui, en 2012, en compagnie de Jacques Blondel et de Frédéric Médail. Outre la gentillesse de son accueil, j'ai surtout retenu, et ce sera mon point de départ, ses critiques et son scepticisme vis-à-vis d'une des grandes orientations que L. Emberger avait donnée à l'écologie, à savoir l'accent mis sur la cartographie des groupements végétaux, l'aménagement du territoire, l'écologie appliquée. Cette position qu'il a exprimée de manière très claire était en grande partie la mienne : il me semblait que (1) l'écologie appliquée était

Mots-clés : cartographie, histoire de l'écologie, phytogéographie, région méditerranéenne.

Keywords: cartography, history of ecology, phytogeography, Mediterranean region.

en décalage avec les orientations de recherche fondamentale du CNRS, donc difficile à faire vivre dans ce contexte, (2) que les questions posées n'étaient pas très fécondes pour la recherche et (3) que les réalisations, pour des raisons très variées, n'étaient pas toujours à la hauteur des enjeux de développement. Mais j'ai été étonné que quelqu'un de sa génération ait le même genre de position.

J'ai essayé de comprendre les raisons de cette orientation vers l'écologie appliquée à l'aménagement du territoire et trouvé qu'il y avait eu des raisons très fortes d'aller dans cette direction de recherche et que ce choix avait eu un rôle globalement positif pour le développement de l'écologie. Cela fera l'objet des trois premières parties. Pourtant, cette forme d'écologie présentait des limites importantes et les critiques de P. Quézel étaient tout à fait justifiées. C'est ce que nous aborderons dans la discussion de cet article.

L'héritage de Charles Flahault

La première raison de cette orientation vers l'écologie appliquée, c'est la reconnaissance, l'acceptation d'un héritage, celui de Charles Flahault (1852-1935), professeur à l'université de Montpellier. Celui-ci avait commencé, en particulier en Scandinavie avec Gaston Bonnier, des recherches novatrices en écologie, mais il n'a pas pu les poursuivre à Montpellier faute de données de base (absence d'une description de la végétation en particulier) et surtout faute d'infrastructure de recherche. Cela l'a conduit à s'intéresser, dans une première phase, à la systématique des algues puis à la cartographie des associations végétales et à la gestion de l'environnement (Flahault 1917, Marres 1935).

Son orientation vers la cartographie s'est inspirée de la carte géologique (les cartes de la France au 1/80 000 sont alors en cours de réalisation). Cette carte fournissait le cadre dans lequel des données très variées, les types de roches, les fossiles, l'histoire de la Terre, pouvaient être combinées d'une façon très éclairante. La carte géologique a servi de modèle à Ch. Flahault ou de référence pour une carte de la végétation à petite échelle (1/200 000) dans la réalisation de laquelle il s'est lancé. Cette activité de cartographie l'amène à se rapprocher de la géographie comme en

témoigne les noms de géobotanique ou de phytogéographie et des publications nombreuses dans les revues de géographie (par exemple, Flahault 1896, 1897, 1899). Il initie une réflexion internationale sur la nomenclature phytogéographique qu'il conduit avec Schröter (1910). Le souhait clairement affiché que soit adoptée une nomenclature facilement compréhensible, en langage vernaculaire et non pas en latin ou à base de préfixes et de suffixes grecs, témoigne que la cartographie n'est pas seulement un moyen de représenter la végétation ; elle doit fournir, à tout utilisateur potentiel, des indications fiables et compréhensibles sur les possibilités de développement agricole et forestier. Il propose ainsi la notion très normative de vocation des terres qu'il utilisera tout au long de sa carrière (Flahault 1934) : chaque parcelle du territoire a un mode d'utilisation adaptée : agricole, forestier ou rarement pastoral (étage alpin, terrains salés). Ch. Flahault a aussi été très impressionné par les opérations de reboisement des terrains de montagne réalisées par les forestiers auxquelles il s'est associé, au point d'être qualifié par des forestiers d'apôtre du reboisement. Il a convaincu de nombreux forestiers de l'importance de la géobotanique pour choisir rationnellement les terrains à reboiser et les espèces à installer (Guinier 1950). Il considère que les bergers sont largement responsables de la déforestation, ce qui se situe dans le droit-fil de l'interprétation des élites rurales de son époque (Chalvet 2016), et il condamne vigoureusement leurs pratiques. Il lui semble nécessaire pour le développement agricole ou forestier d'avoir des cartes précises, ce que deux de ses collaborateurs essaient de réaliser au 1/20 000 dans la région de Montpellier (Hardy 1903, Blanc 1905, Blanc & Hardy 1905). Inspiré par A.-P. de Candolle, il a ainsi le projet d'une sorte de cadastre écologique, sans véritablement trouver de bases convaincantes pour le faire. Il n'obtient pas le soutien du ministère de l'Agriculture qui aurait été nécessaire à la réalisation de ses projets. Malgré un très fort investissement personnel, la carte au 1/200 000 n'est ébauchée que pour un dixième de la France et seule la feuille de Perpignan est publiée (Flahault 1897). Son œuvre est donc restée largement inachevée et ses objectifs ont été repris, dans un contexte plus favorable, par son principal disciple H. Gaussen (carte au 1/200 000) et par son gendre L. Emberger, en association avec J. Braun-Blanquet (carte au 1/20 000).

Les orientations du Centre national pour la recherche scientifique (CNRS)

Le projet de cartographie écologique pour l'aménagement du territoire a été développé dans le cadre du Centre national pour la recherche scientifique (CNRS) par L. Emberger et H. Gaussen, ce qui rétrospectivement apparaît comme un défi impossible à relever dans un organisme de recherche fondamentale. Pourtant, L. Emberger, qui a participé au comité national de sa création en 1938 jusqu'en 1966 dans les commissions Sciences naturelles puis Biologie végétale où il a fréquenté beaucoup des personnes qui ont compté au CNRS (dont au moins deux de ses directeurs, Charles Jacob et Georges Teissier), était bien placé pour savoir ce qu'il était possible ou non de faire. Le CNRS a été créé en 1939 en fusionnant la Caisse nationale de la recherche scientifique, dont il conserve le sigle, le CNRSA (A pour « appliquée », créé en 1938) dont le directeur était Henri Longchambon et un haut comité de la recherche scientifique. Henri Laugier devint le directeur du CNRS mais le CNRSA a conservé une partie de son autonomie. Il était en fait difficile pour le CNRS de faire sa place dans le domaine de la recherche fondamentale : les laboratoires prestigieux des universités ou des grandes écoles étaient jaloux de leur indépendance et continuaient à considérer le CNRS comme une agence de moyens. Par ailleurs, Henri Laugier était en même temps chef de cabinet du ministre de l'Éducation nationale, Yvon Delbos, ce qui lui laissait sans doute peu de temps libre. Même s'il était très entreprenant et très impliqué dans la création du CNRS, il lui était difficile de faire bouger les lignes. Dans le domaine appliqué, celui du CNRSA, les choses étaient plus faciles : Henri Longchambon est directeur à plein temps, les autres acteurs sont moins prestigieux et, surtout, il y a, avec la « mobilisation scientifique », un investissement alors nécessaire dans la recherche militaire ou dans des recherches liées à la préparation de la Seconde Guerre mondiale. Il s'agit de se mettre au niveau de la recherche allemande et, plus tard, d'apporter des réponses aux nouvelles conditions économiques créées par l'Occupation. La voie était libre et le CNRS a été à ses débuts, par nécessité, surtout un organisme de recherche appliquée. L'existence du CNRS est menacée dans les mois qui suivent

l'armistice : H. Laugier et H. Longchambon rejoignent la France libre et assez rapidement le principal opposant à la création du CNRS, Charles Jacob, professeur de géologie à la Sorbonne et membre de la même commission que L. Emberger, est nommé directeur du CNRS. Il change alors brutalement de position et œuvre au développement du CNRS.

La création du service de la carte phytogéographique

Il y avait ainsi durant la Seconde Guerre mondiale une opportunité pour lancer un projet de cartographie et d'écologie appliquée. L. Emberger trouve des arguments dans un article de Braun-Blanquet (1941) qui fournit des exemples de ce que la phytosociologie pourrait apporter pour la mise en valeur des terres. La phytosociologie fournit des bases rigoureuses pour la mise en place d'une cartographie à grande échelle de la végétation, bases que Ch. Flahault avait cherchées sans véritablement les trouver.

Le projet de service de la carte phytogéographique est en fait plus ambitieux, avec la création de deux services, d'une part à Toulouse, le Service de la carte de la végétation, consacré à la réalisation d'une carte au 1/200 000 des étages ou des séries de végétation dont H. Gaussen est en charge (ce projet est la continuation du projet de carte botanique forestière et agricole de Ch. Flahault) et, d'autre part, le Service de la carte des groupements végétaux, consacré à la réalisation de cartes des groupements végétaux au 1/20 000 dans laquelle L. Emberger s'associe à J. Braun-Blanquet et mobilise René Molinier, professeur à la faculté des sciences de Marseille, qui en deviendra la véritable cheville ouvrière pour la France méditerranéenne. Le projet est présenté en commission du CNRS en mai 1943, avec la participation de L. Emberger, H. Gaussen, J. Braun-Blanquet et R. Molinier (Braun-Blanquet 1944b). La présentation se fait sans doute en présence de Charles Jacob qui connaît aussi Gaussen pour l'avoir eu comme étudiant en géologie à Toulouse alors que ce dernier hésitait entre les carrières de géologue ou de géobotaniste. La décision de création de ces deux services est prise rapidement et elle commencera à avoir des conséquences en 1945,

avec le recrutement de J. Braun-Blanquet et de quelques autres agents et le début des travaux cartographiques de R. Molinier. La création du Service de la carte des groupements végétaux n'est officialisée qu'en janvier 1947, et les deux directeurs de ces deux entités, L. Emberger et H. Gaussen, sont dans une « amicale » rivalité. J. Braun-Blanquet est le directeur technique de la carte des groupements végétaux jusqu'en 1961. En fait, il y a eu un partage géographique et thématique entre J. Braun-Blanquet et L. Emberger : l'Europe et la phytosociologie pour le premier et l'Afrique du Nord, les groupes écologiques et l'aménagement du territoire pour le second. Le projet avance de manière très inégale. En France métropolitaine, il bénéficie de l'investissement très important de R. Molinier mais se heurte aux difficultés des aménageurs pour comprendre la nomenclature phytosociologique, à la taille du territoire et au coût de publication des cartes. En Afrique du Nord, des collaborations sont mises en place avec des agronomes et le projet se développe assez vigoureusement au Maroc et en Tunisie mais il échoue en Algérie. Par ailleurs, avec le remplacement à la tête du CNRS de Frédéric Joliot-Curie par Georges Teissier, le CNRS perd progressivement ses orientations appliquées. Mais le comité national du CNRS continue cependant à soutenir L. Emberger jusqu'en 1966, date de la création d'une commission d'écologie regroupant botanistes et zoologues.

Il existe aussi des difficultés en interne. En 1961, J. Braun-Blanquet prend sa retraite du CNRS à l'âge de 72 ans. Il est remplacé comme directeur technique par Gilbert Long, qui a travaillé en Tunisie et qui est accompagné d'écologues ayant commencé leur carrière en Afrique du Nord et qui doivent rentrer en métropole dans le contexte de la décolonisation ; ils utilisent souvent la notion de groupe écologique. Le Centre d'études phytosociologiques et écologiques (CEPE) est créé et il cherche à se démarquer de l'école de J. Braun-Blanquet. L. Emberger reste au-dessus des partis en continuant à soutenir financièrement J. Braun-Blanquet par des vacances du CNRS et en accompagnant l'évolution du CEPE, avec en particulier l'accent mis sur l'utilisation des groupes écologiques. La Sologne et la Tunisie font, sur cette base, l'objet de travaux particulièrement importants. Par ailleurs, le recrutement de généticiens, d'écophysiologistes, de pédologues..., d'abord pour intervenir en soutien

des écologues généralistes puis pour conduire des recherches propres, permet de répondre partiellement aux attentes du CNRS. Il y a, à cette époque, un éloignement thématique avec les phytosociologues et en particulier avec l'école marseillaise de R. Molinier, dont P. Quézel ne faisait pas partie bien qu'il ait été accueilli par celui-ci après son rapatriement d'Algérie (Médail 2018).

L'urgente nécessité d'un développement régional équilibré

Un troisième élément important est la place croissante accordée à cette époque à l'aménagement du territoire, que j'illustrerai par l'exemple de la création, à Montpellier, d'une commission départementale de propagande régionaliste en 1940 (il y en a en principe une dans chaque département). Son objectif premier est un objectif de propagande ; il s'agit de trouver des relais d'opinion et d'identifier des thèmes mobilisateurs pour les populations du département. Un autre objectif, mis en avant par le préfet, est de redynamiser les capacités de production dans un contexte où le département est isolé par les conditions créées par la Seconde Guerre mondiale et où il doit acquérir plus d'autonomie dans l'acquisition de matières premières ou de produits alimentaires. La situation est particulièrement grave dans l'Hérault, où la « monoculture » de la vigne ne laisse que peu de place aux cultures vivrières et où, compte tenu de la durée de vie et des coûts de plantation de la vigne, le taux de conversion est très faible. En fait, des cultures vivrières sont surtout installées en intercalaire dans la vigne et dans les parties les plus fertiles des garrigues.

Il existait alors six commissions interdisciplinaires qui traitent d'aspects historiques, culturels, économiques, sociaux... Lors des journées de synthèse régionaliste organisées à Montpellier en novembre 1942, le géobotaniste Georges Kuhnholz-Lordat fait une présentation très appréciée au sujet des garrigues. La création d'un comité d'études de la garrigue est alors décidée en 1943, et il sera effectif de la fin de l'année 1943 au mois de mai 1944. Ce comité vise à améliorer la gestion de la garrigue (protection et exploitation) ; il est interdisciplinaire et regroupe les grands noms des chercheurs de l'époque,

par exemple pour la phytosociologie ou l'écologie J. Braun-Blanquet, L. Emberger, G. Kuhnholz-Lordat, H. Harant, Susplugas, pour la géographie la géologie ou la pédologie, Marres, Marcelin, Denizot, Gèze, Montarlot (Lepart & Marty manuscrit en préparation). Il comprend aussi des agronomes, des chimistes, des juristes, des directeurs de services administratifs, des forestiers... Jamais la garrigue n'a fait l'objet d'une attention aussi poussée et d'une activité aussi soutenue ; c'est aussi, à notre connaissance, la première opération de recherche interdisciplinaire en France méditerranéenne. La plupart de ces personnes ont, du fait de la guerre, moins d'obligations administratives ou de charges d'enseignement et donc plus de temps pour travailler sur ce sujet. La cartographie de la végétation, des sols ou du substrat géologique tient une place importante dans leurs discussions. La garrigue, qui n'avait suscité que très peu de travaux universitaires, devient à cette époque le sujet de nombreuses études comme le remarque Billange (1945). Mais les publications se multiplient surtout après la guerre ; quelques-unes font référence au comité d'études de la garrigue (Marres 1944, 1947, 1948 ; Braun-Blanquet 1944a ; Kuhnholz-Lordat 1945, 1956) dont l'existence semble avoir été occultée par les péripéties de la Libération et de l'après-guerre. Le comité connaît cependant des prolongations dans l'après-guerre. La plus importante est l'opération pilote d'aménagement du Bas-Rhône qui est très influencée par les réalisations de la Tennessee Valley Authority (Lilienthal 1945, Pitte 2003). Le conseil scientifique de l'opération pilote est présidé par Marcelin et compte de nombreux membres du comité d'études de la garrigue (Marcelin 1949-1952). G. Kuhnholz-Lordat, qui a été très actif dans ce comité d'études où il a développé de nouvelles conceptions (Kuhnholz-Lordat 1945), y trouve les moyens de les mettre en œuvre de la fin des années 1940 à la fin des années 1950 (Kuhnholz-Lordat 1949, 1949-1952). Deux points méritent d'être soulignés. Le premier concerne l'histoire et la dynamique de la végétation de la région des garrigues qu'il renouvelle de façon notable en mettant en évidence l'importance des mises en culture passées sur l'état actuel de la végétation. Alors que Ch. Flahault et les phytosociologues travaillant avec J. Braun-Blanquet ne voyaient dans les garrigues que des successions régressives sous l'effet du pâturage, des coupes de bois et des incendies, G. Kuhnholz-Lordat

met en évidence l'importance des successions progressives après la mise en culture. C'est particulièrement bien étudié par Barry (1960) et par Barry et Le Roy Ladurie (1962). Le second point concerne une approche du paysage en fonction de ses modes d'utilisation ; il utilise les notions latines d'*ager*, de *saltus* et de *sylva*. C'est le passage d'une écologie centrée sur la caractérisation des stations où le mode d'utilisation est presque imposé par leurs caractéristiques (notion de vocation forestière ou agricole de Ch. Flahault) à une écologie centrée sur le paysage où les modes d'utilisation d'une parcelle dépendent du paysage et de la structure ou du fonctionnement de chaque exploitation (Kuhnholz-Lordat 1945). G. Kuhnholz-Lordat parle d'équilibre agro-sylvo-pastoral. Ces deux notions sont combinées dans la cartographie parcellaire qui cherche à représenter l'histoire de l'utilisation humaine et la dynamique de la végétation en s'appuyant sur des espèces ayant un rôle particulièrement important dans cette dynamique. Il a le soutien de H. Gaussen qui, comme lui, est en opposition avec J. Braun-Blanquet. Les propositions de G. Kuhnholz-Lordat sont novatrices mais un peu confuses. La notion d'équilibre agro-sylvo-pastoral a connu un grand mais bref succès, sans doute du fait de ses ambiguïtés (Nougarède 1994) : s'agit-il d'un équilibre naturel plus ou moins intangible ou d'un équilibre mobile en relation avec des conditions socio-économiques dynamiques ? Elles manquent aussi parfois de réalisme : la cartographie parcellaire est très contraignante puisqu'il faut réunir beaucoup de données sur chaque parcelle et il est presque impossible, avec les moyens de l'époque, de la pratiquer sur des espaces plus vastes qu'une commune. Un autre prolongement du comité d'études de la garrigue pourrait avoir été le fait d'Emberger, qui n'a pourtant été informé des travaux du comité que par l'intermédiaire de J. Braun-Blanquet. En effet, quelques-uns des thèmes abordés par le nouvel institut CEPE sont dans le prolongement des thèmes abordés par le comité des garrigues. Ainsi, les bases écologiques de l'aménagement du territoire, la dynamique des garrigues et les possibilités de leur mise en valeur, l'importance du pastoralisme ont tenu une grande place dans les recherches, depuis la création du Service de cartographie des groupements végétaux jusqu'au milieu des années 1970.

Discussion

La cartographie associée à la nomenclature phytogéographique a joué un rôle considérable dans le développement de l'écologie méditerranéenne et elle a contribué dès ses débuts à l'aménagement du territoire. Les conceptions de départ, celles de Ch. Flahault, étaient très normatives, voire radicales : c'est le géobotaniste qui est le mieux à même de déterminer la vocation des terres, de dire ce qui doit être reboisé et ce qui doit être cultivé, quelles essences forestières utiliser et, à la limite, quelles plantes cultiver. Ch. Flahault a fortement contribué à la reconnaissance de la géobotanique européenne par les forestiers et par les géographes. J. Braun-Blanquet et L. Emberger sont restés assez proches des conceptions de Ch. Flahault, même si le premier a adopté une nomenclature phytosociologique « savante » des groupements végétaux alors que Ch. Flahault militait pour une nomenclature aussi proche que possible du langage vernaculaire, et si le second a évolué vers une approche plus interdisciplinaire et plus ouverte.

À l'autre extrémité du champ conceptuel, se rencontre une approche « paysagère », développée autour de G. Kuhnholz-Lordat qui analyse l'utilisation des sols dans ses dimensions spatiales et historiques. Elle est interdisciplinaire et se structure dans les conditions de la Seconde Guerre mondiale, avec une grande importance accordée au niveau local, à la région (ce qui est imposé par les limitations des échanges) et par la nécessité d'une recherche appliquée susceptible d'apporter des réponses aux problèmes de l'époque (difficulté de ravitaillement...). Elle est concrètement mise en œuvre dans l'immédiat après-guerre. Cette approche « paysagère » a aussi contribué à l'émergence de l'écologie du paysage.

Le lien avec l'aménagement du territoire a été, sur ces bases, fort pendant les années 1950 et 1960. Il se distend ensuite pour des raisons diverses. Certaines sont techniques comme la difficulté pour les aménageurs à comprendre les concepts utilisés par les phytogéographes, phytosociologues ou écologues. La nomenclature latine des phytosociologues (associations végétales...) et celle des phytocologues (groupes écologiques) n'est pas directement assimilable par les aménageurs. S'y ajoute pour la phytosociologie un lien insuffisant avec les disciplines concernées par

le développement agricole. Les propositions de G. Kuhnholz-Lordat restent complexes et relativement floues (notion d'équilibre agrosylvo-pastoral) ou extrêmement complexes à mettre en œuvre, voire irréalistes (cartographie parcellaire à l'échelle cadastrale, historique de l'utilisation d'un ensemble de parcelles...). Aussi, les aménageurs qui n'accordaient pas beaucoup d'importance aux questions environnementales, autres que l'aptitude des terres, ont eu tendance à mettre en place des façons plus simples, plus routinières de caractériser les parcelles agricoles. La pédologie, qui a développé une approche cartographique après celle de la géobotanique, était sans doute mieux à même de faire comprendre ses concepts...

Mais il y a d'autres raisons liées à l'évolution du monde de la recherche et de la société qui sont sans doute plus importantes :

- l'orientation du CNRS vers la recherche fondamentale et le développement d'instituts de recherche appliquée, en particulier en agronomie et en sciences forestières ont rendu difficile la persistance d'une écologie appliquée dans le cadre du CNRS ;
- l'économie libérale et l'ouverture de plus en plus importante sur le monde ont réduit l'intérêt pour les démarches de planification régionale.

Toutes ces difficultés expliquent la « disparition » de cette forme d'écologie appliquée caractérisée par une sorte d'instrumentalisation de l'écologie qui se réduisait à la détermination de l'aptitude des terres. Mais les évolutions de la société depuis les années 1980 ont donné un rôle plus important à l'écologie appliquée. L'importance en principe reconnue de l'environnement, l'intérêt pour le développement durable, la conservation de la biodiversité ou la réduction des effets du changement global ont amené à reconsidérer la place de l'écologie. Cette évolution est encore renforcée par des changements plus techniques : développement de l'agriculture biologique, de l'agro-écologie, de l'agroforesterie, de systèmes courts de commercialisation, etc. L'écologie scientifique s'est elle-même considérablement diversifiée. Elle se caractérise par un spectre d'intervention beaucoup plus vaste, mais cela ne veut pas dire qu'elle doit s'impliquer dans les problèmes de développement. Son rôle peut en effet se limiter à l'analyse de questions conceptuelles innovantes ou à des expertises sur un champ thématique plus limité. Il existe aujourd'hui dans ce domaine de nombreux autres acteurs

que ceux de l'université et de la recherche et la question est plutôt celle de la coordination des recherches au sein des sciences de l'environnement.

Références

- Barry J.-P., 1960. Contribution à l'étude de la végétation de la région de Nîmes (Gard). *Annales de biologie*, 36 : 309-558.
- Barry J.-P. & Le Roy Ladurie E., 1962. Histoire agricole et phytogéographie. *Annales, Économies, Sociétés, Civilisations*, 17 : 434-447.
- Billange A., 1945. Au sujet des garrigues languedociennes. *Études rhodaniennes*, 20 : 125-126.
- Blanc L., 1905 La végétation aux environs de Montpellier. *Bulletin de la Société botanique de France*, 52 : 203-214.
- Blanc L. & Hardy M., 1905. La cartographie botanique détaillée sur les environs de Montpellier pris comme exemple. *Bulletin de la Société languedocienne de géographie*, 28 : 5-14.
- Braun-Blanquet J., 1941. *Sur le rôle de la géobotanique dans le retour à la terre*. Communication de la SIGMA 77. Imprimerie Lavit, Montpellier, 6-13.
- Braun-Blanquet J., 1944a. *La Station internationale de géographie botanique méditerranéenne et alpine en 1942-43*. Communication de la SIGMA 86. Imprimerie La Charité, Montpellier, 1-5.
- Braun-Blanquet J., 1944b. *Sur l'importance pratique d'une carte détaillée des associations végétales de la France*. Communication de la SIGMA 86. Imprimerie La Charité, Montpellier, 6-18.
- Chalvet M., 2016. La vulnérabilité de la forêt provençale face aux incendies. Naissance d'une notion (fin XIX^e siècle). *Vertigo*, 16 : URL : <http://journals.openedition.org/vertigo/18012> ; DOI : 10.4000/vertigo.18012
- Flahault Ch., 1896. Au sujet de la carte botanique forestière et agricole de France et des moyens de l'exécuter. *Annales de géographie*, 5 : 449-457.
- Flahault Ch., 1897. Essai d'une carte botanique et forestière de la France. *Annales de géographie*, 6 : 289-312
- Flahault Ch., 1899. La géographie des plantes avec la physiologie pour base. *Annales de géographie*, 8 : 193-206.
- Flahault Ch., 1917. *Notice sur les travaux scientifiques de Charles Flahault*. Imprimerie Firmin et Montane, Montpellier, 77 p.
- Flahault Ch., 1934. Vocation des terres. Restauration des ruines. Les Frênes. *Le Chêne*, 27 : 4-28.
- Flahault Ch. & Schröter C., 1910. Nomenclature phytogéographique. In : *III^e Congrès international de botanique*, Bruxelles, 29 p.
- Guinier P., 1950. Botanique et économie rurale en montagne. *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 224-234.
- Hardy M., 1903. La géographie et la végétation du Languedoc entre l'Hérault et le Vidourle. *Bulletin de la Société languedocienne de géographie*, 26 : 121-152, 268-304.
- Kuhnholz-Lordat G., 1945. La sylvia, le saltus et l'ager de garrigue. *Annales de l'École nationale d'agriculture de Montpellier*, 26 : 1-82.
- Kuhnholz-Lordat G., 1949. *La cartographie parcellaire de la végétation ; ses principes et ses applications agronomiques*. INRA.
- Kuhnholz-Lordat G., 1949-1952. La végétation de la Costière et sa cartographie. In : Bordas J. et al., *Contribution à la mise en valeur de la Costière du Gard. Mémoire de la Société d'étude et de sciences naturelles de Nîmes*, n° 8. Collection de la région pilote du Bas Rhône, 2 : 61-226.
- Kuhnholz-Lordat G., 1956. Influence des feux pastoraux dans la région méditerranéenne. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, 3 : 785-791.
- Lilienthal D.E., 1945. *Construit pour le peuple. TVA, une expérience de la démocratie américaine*. Les Editions transatlantiques, 247 p.
- Marcelin P., 1949-1952. Avant-propos. La commission scientifique du Bas-Rhône. In : Bordas J. et al., *Contribution à la mise en valeur de la Costière du Gard. Mémoire de la Société d'étude et de sciences naturelles de Nîmes*, n° 8. Collection de la région pilote du Bas Rhône, 2 : 15-38.
- Marres P., 1935. Charles Flahault, 1852-1935. *Bulletin de la Société languedocienne de géographie*, 6 : 1-15.
- Marres P., 1944. La garrigue, son utilisation à travers les âges. *Revue du Languedoc*, 178-190 : 380-393.
- Marres P., 1947. L'utilisation de la garrigue par l'homme. *Recueil des travaux de l'Institut de botanique*, 3 : 31-37.
- Marres P., 1948. La garrigue languedocienne. *Annales de l'Institut d'Etudis Occitans*, 1 : 89-93.
- Médail F., 2018. Pierre Quézel (1926-2015), une vie et une œuvre scientifique entre Méditerranée et Sahara. *Ecologia mediterranea*, 44 : sous presse.
- Nougarède O., 1994. L'équilibre agro-sylvo-pastoral, premier essai de conciliation entre l'agriculture et la forêt. *Revue forestière française*, 46 (n° sp.) : 165-178.
- Pitte J.R., 2003. *Philippe Lamour, 1903-1992. Père de l'aménagement du territoire en France*. Fayard, Paris, 369 p.

Reconstruction of Mediterranean flora, vegetation and climate for the last 23 million years based on an extensive pollen dataset

Jean-Pierre SUC^{1*}, Speranta-Maria POPESCU², Séverine FAUQUETTE³,
Mostefa BESSEDIK⁴, Gonzalo JIMÉNEZ-MORENO⁵, Naima BACHIRI TAOUFIQ⁶,
Zhuo ZHENG⁷, Frédéric MÉDAIL⁸, Stefan KLOTZ⁹

1. Sorbonne Universités, UPMC Univ. Paris 06, CNRS, Institut des Sciences de la Terre Paris (iSTeP), 4 place Jussieu, 75005, Paris, France.
2. GeoBioStratData Consulting, 385 route du Mas Rillier, 69140 Rillieux-la-Pape, France.
3. ISEM, CNRS, Univ. Montpellier, IRD, EPHE, Montpellier, France.
4. Université d'Oran 2 Mohamed Ben Ahmed, Département des Sciences de la Terre, Laboratoire de Paléontologie stratigraphique et Paléoenvironnement, BP 1015, El M'Naouer, Oran, Algeria.
5. Departamento de Estratigrafía y Paleontología, Universidad de Granada, Fuente Nueva S/N, 18002 Granada, Spain.
6. University Hassan II-Mohammedia, Faculty of Sciences Ben M'Sik, Casablanca, Morocco.
7. Department of Earth Sciences, Sun Yat-sen University, Guangzhou 510275, China.
8. Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE. Technopôle de l'Arbois-Méditerranée, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France.
9. Institut für Geowissenschaften, Universität Tübingen, Sigwartstrasse 10, 72070 Tübingen, Germany.

* Corresponding author: jeanpierre.suc@gmail.com

Abstract

In the last 46 years extensive effort has been devoted to the botanical identification of pollen grains from Neogene deposits. This robust approach is the only reliable way to reconstruct past flora and vegetation from pollen archives, additionally allowing fruitful comparisons with plant macroremains. Rich peri-Mediterranean fossil pollen data provide a comprehensive history of plant ecosystems during the last 23 million years. Successive disappearance of thermophilous-hygrophilous taxa has occurred. Severe changes affected the North Mediterranean vegetation which varied from prevalent forests to dominant open environments. Avicennia mangrove progressively perished from North to South and was replaced by Glyptostrobus swamps which

in turn disappeared too in a diachronous way. Subtropical evergreen forests left room for Mediterranean sclerophyllous communities, and finally to Artemisia steppes which alternated with mesophilous forests during glacial-interglacial cycles. The South Mediterranean plant ecosystems contrasted with open subdesertic associations where Avicennia persisted up to the early Pliocene before the steppes invaded the lowlands. Neogene climate changes benefited the Mediterranean sclerophyllous plants that were already present in the early Miocene. Their subsequent fluctuations relate not only to temperature variations but maybe also to phases with high instability in seasonality and low variability in warmth. When present, Microtropis fallax is a serious candidate for identifying the primary Mediterranean sclerophyllous assemblages. Interpretation and climate quantification of the pollen data show a well-marked latitudinal contrast in the Mediterranean area both in temperature and humidity/dryness. The thermic latitudinal gradient is characterized

Keywords: palynology and botany, history of taxa and plant ecosystems, climate quantifications.

by a significant increase in the late Miocene towards its modern value. In the late Pliocene, climate evolved from overall warm temperatures and dry seasons to cooler winters and dry summers. General dryness and colder conditions developed during glacial periods, alternating with moister and warmer conditions during interglacials. Present refuges of *Zelkova* and *Pterocarya* are discussed. Desiccation of the Mediterranean led subdesertic plants and cedar to migrate in opposite ways. The present distribution of *Cedrus* illustrates its weakness against coolings although it seems to have been saved by geodynamic events.

Version abrégée

Cette synthèse, qui repose sur l'analyse de plus de 220 flores polliniques (figure 1), résume trente-sept années de collaboration avec Pierre Quézel (1926-2015), Professeur à l'université d'Aix-Marseille, qui ont été marquées par vingt-huit travaux académiques (table 1). Après un effort unique en vue de l'identification botanique des grains de pollen du Néogène, plus de 260 taxa (dont 74 nouveaux) sont aujourd'hui inventoriés dans le Cénozoïque supérieur de Méditerranée (table 2). Il est désormais démontré qu'il s'agit de la meilleure approche à même de retracer l'histoire de la flore et de la végétation des derniers 23 millions d'années (Ma), favorisant en plus la comparaison avec les macroflores. Cet article se veut un plaidoyer pour l'abandon par quelques palynologues d'une approche inadaptée et dont on devrait mettre en cause la forte homogénéité des résultats incompatible avec l'hétérogénéité des paléoenvironnements.

Le caractère diachrone des extinctions de taxa thermophiles et hygrophiles est détaillé selon la latitude et la longitude. Les flores polliniques de Méditerranée nord-occidentale fournissent un exemple significatif des remplacements successifs des écosystèmes végétaux (figures 2 & 3) : la mangrove appauvrie à *Avicennia* remplacée sur les littoraux du Serravallien par les marécages à *Glyptostrobus* qui disparaîtront à leur tour au Pliocène ; le relais des forêts sclérophylles par les groupements xérophytiques au Pliocène supérieur ; l'invasion par les steppes à *Artemisia* signant les premières glaciations de l'hémisphère nord à 2,6 Ma qui désormais alterneront avec les forêts mésophiles des interglaciaires. Le diachronisme latitudinal-longitudinal de ces remplacements est illustré à l'échelle de toute la région méditerranéenne

(figure 4). Le domaine sud-méditerranéen était différent avec des environnements ouverts, subdésertiques (avec *Lygeum*, *Calligonum*, *Neurada*, *Nitraria*, *Ziziphus*), où *Avicennia* persista jusqu'au Pliocène inférieur avant l'invasion généralisée par les steppes à *Artemisia*. Les xérophytes méditerranéennes (*Olea*, *Phillyrea*, *Ceratonia*, *Pistacia*, *Nerium*, *Quercus* type *ilex*, etc.), présentes dès le début du Miocène, bénéficièrent de cette évolution puis, lors de refroidissements, tirèrent peut-être partie de certaines phases de grande instabilité dans la saisonnalité et de faible variabilité de la chaleur reçue en relation avec certains paramètres astronomiques (respectivement, forte amplitude de l'obliquité et faible amplitude de l'excentricité) (figures 5-7). Avant sa disparition du domaine nord-méditerranéen, *Microtropis fallax* (Celastraceae), vivant aujourd'hui dans la forêt sempervirente à larges feuilles du Viêt-Nam mais sous sécheresse estivale, doit être considéré pour illustrer les groupements xérophytiques primitifs. En Camargue, l'expansion des xérophytes méditerranéennes est intervenue plus de 2 000 ans avant les premiers signes d'activité anthropique, apportant un nouvel argument dans le débat sur le rôle respectif du climat et de l'action humaine dans leur récente expansion qui, comme pour les steppes, peut être due d'abord au climat avant d'être encouragée par la pression anthropique (figure 8).

L'évolution climatique déduite des flores polliniques peut être subdivisée en trois phases majeures :

- du Miocène au début du Pliocène supérieur (23 – 3,37 Ma), un certain rythme climatique existait avec une saison sèche (avec des variantes selon l'âge et la situation géographique) dans un contexte subtropical à faible saisonnalité thermique ;
- la période 3,37 – 2,6 Ma peut être regardée comme une phase de transition au cours de laquelle un rythme saisonnier méditerranéen (à sécheresse estivale et froids hivernaux) a été expérimenté ;
- la mise en place des glaciations de l'hémisphère Nord à 2,6 Ma entraînent la généralisation de la xéricité et du froid avec des saisons très contrastées tandis que les interglaciaires étaient plus doux et plus humides.

Les quantifications confirment l'existence dès le Miocène moyen d'un gradient latitudinal très marqué, à la fois en température et en sécheresse-humidité (figure 9). Peu après le gradient thermique latitudinal connut une augmentation vers sa valeur actuelle. La

dessiccation quasi totale de la Méditerranée à la fin du Miocène (5,6 – 5,46 Ma) ne s'est pas traduite par des bouleversements climatiques drastiques dans cette région et, du point de vue de la végétation, semble se résumer en l'état de nos connaissances encore partielles (1) à la migration des éléments subdésertiques vers des milieux septentrionaux moins défavorables et (2) à l'opportunité offerte à *Cedrus atlantica* d'un passage en Afrique du Nord.

L'aire relictuelle actuelle de *Zelkova* (Ulmaceae) est en adéquation complète avec les derniers témoignages polliniques recensés dans le golfe du Lion et en Adriatique centrale. Au contraire, celle de *Pterocarya* (Juglandaceae) est sujette à discussion. La distribution très disjointe de *Cedrus* (Pinaceae) est le résultat des vicissitudes climatiques sur le continent eurasiatique où, semble-t-il, trois événements géodynamiques ont permis sa survie (figure 10) : le soulèvement du Tibet pendant l'orogénèse himalayenne pour *C. deodara*, l'extrusion de la péninsule anatolienne pour *C. libani*, la dessiccation momentanée de la Méditerranée pour *C. atlantica*. L'extinction du Cèdre sur le continent nord-américain demeure par contre très insuffisamment documentée et sans explication si ce n'est à cause des péjorations climatiques qui, pourtant, n'en ont pas éliminé *Tsuga*.

Introduction

This paper summarizes 37 years of collaboration with Pierre Quézel, former Professor at Aix-Marseille University and famous specialist of ecology and biogeography of plants in the Mediterranean region (Médail, 2018), marked by several important papers aiming to decipher the onset of the modern Mediterranean flora, vegetation and climate on the basis of pollen records from the last 23 million years (Ma). Resulting from a new approach to Neogene palynology (Suc & Bessedik, 1981), this synthesis considers more than 220 localities (figure 1) studied within the frame of 29 analytic major analytical works (10 Master theses; 15 PhD theses; 4 State theses) (table 1; see also: Suc *et al.*, 1999; Suc & Popescu, 2005; Jiménez-Moreno & Suc, 2007; Jiménez-Moreno *et al.*, 2007; Popescu *et al.*, 2010; Suc *et al.*, 2010). Collected data has increased in recent years (e.g.: Jiménez-Moreno *et al.*, 2009, 2013, 2015; Bertini, 2010; Combourieu-Nebout *et al.*, 2015; Suc & Popescu, studies in progress), making this school unquestionably the most suitable one for past reconstructions of the Neogene Mediterranean flora and vegetation. In addition, most of the data are quantified climatically by applying a method based on

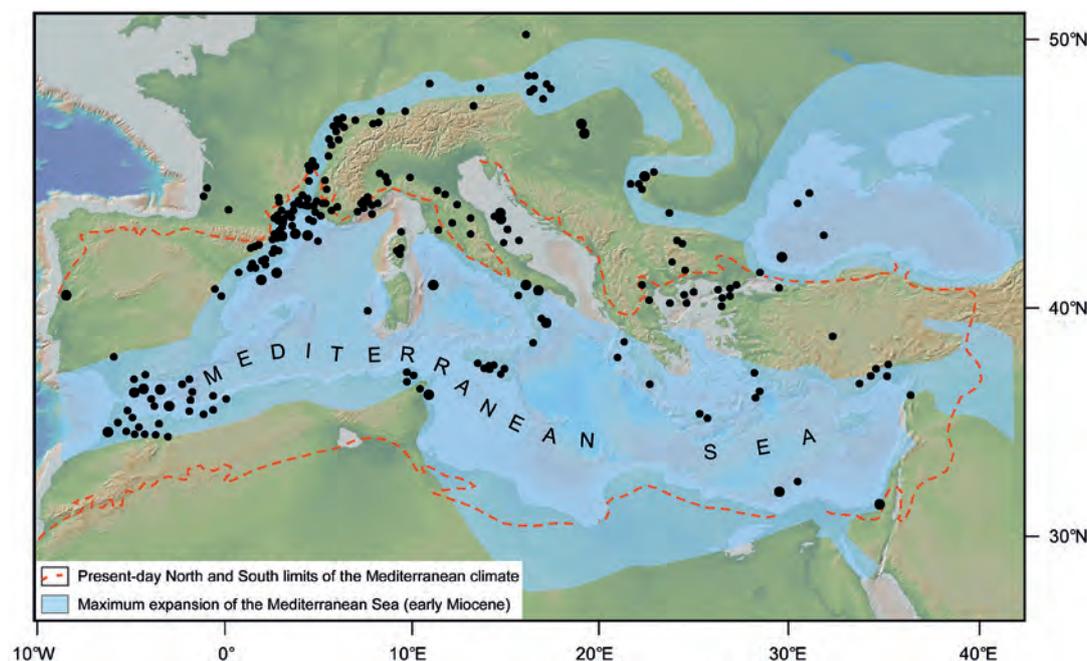


Figure 1 – Geographic location of the studied Late Cenozoic pollen floras in the Mediterranean region considered in this paper.

Larger dots correspond to long pollen records.

The present-day limits of the Mediterranean climate are from Quézel & Médail (2003).

The maximum expansion of the Mediterranean Sea (early Miocene) is from Meulenkamp & Sissingh (2003).

All the maps are elaborated using GeoMapApp from Ryan *et al.* (2009).

present-day pollen records and plant distribution (Fauquette *et al.*, 1998a & b, 2007). This paper does not aim to provide a complete review of all the available pollen data from the Late Cenozoic in the Mediterranean region. The displayed pollen records are all characterized by the same level of quality in identifying pollen grains and can be statistically analyzed as we have all the detailed counts. In particular, the Pleistocene and Holocene times are represented by only few (often long) records, covering the last 2.6 Ma. Overall, these data are the results of our intense collaboration with Pierre Quézel that justifies this synthesis in the issue dedicated to his memory.

After a recap of the main aspects of the methods used, we synthesize the most significant results at the whole Mediterranean scale with focus on (1) floral – vegetation changes, (2) quantified climatic evolution, and (3) biogeographical history of selected taxa.

Methods

Following Zagwijn (1960) and Pons (1964), the most impressive palaeoecological progress reached in the 1970's lies in the botanical identification of fossil pollen grains, which was possible due to detailed morphological analyses and accurate comparisons with modern taxa. In this way, identifications are usually done at the genus level for tree pollen with some examples at the species level, and at the family level for herb pollen except for some genera and species. This successful botanical approach severely contrasts with the previously used artificial nomenclature, which unfortunately is still considered by some palynologists for the Neogene (e.g. Bruch, 2004; Barron *et al.*, 2016). This artificial nomenclature supports the myth of a superficial morphological analysis of the pollen while the botanical approach is based on accurately documented pollen morphology. In addition, the artificial nomenclature keeps alive the faith in species level identification by using a pseudo-binomial such as *Subtriporopollenites simplex* (Pot.) Th. & Pf. or *Tetracolporopollenites manifestus* (Pot.) Th. & Pf. This method evokes only one simple morphological character (triporate pollen and tetracolporate pollen, respectively) so far from the complex morphological description of any one pollen grain. Sometimes, the used

binomial directly recalls a botanical genus, for example *Caryapollenites simplex* Pot. or *Sciadopityspollenites tuberculatus* (Zakl.) W.Kr.: why attach the *pollenites* suffix plus useless pseudo-species name as the pollen is easily identifiable at the genus level and only at this level? In fact, the out-dated artificial nomenclature denotes an inadequate expertise in pollen morphology, especially the non-practice of the effective L.O. analysis of Erdtman (1952) and shows a lack of experience in pollen grains from the various modern vegetation realms of the Earth.

More than 260 axa (determined to family and/or genus and/or sometimes species levels) are now identified in the Late Cenozoic (i.e. the last 23 Ma) of the Mediterranean region are listed in table 2 with respect to their epochs of occurrence (Miocene, Pliocene or Quaternary) and their major chronostratigraphic subdivisions. Thanks to this unrivalled effort, 74 taxa have been indicated for the first time in the Mediterranean Late Cenozoic (table 2). Any pollen analyst wishing to develop a robust botanical approach can find a complete documentation on fossil and modern pollen descriptions and photographs in the theses mentioned in table 1 and following papers (Lobreau-Callen & Suc, 1972; Suc, 1973, 1974, 1976a, 1976b, 1978a, 1978b; Naud & Suc, 1975; Julià Bruguès & Suc, 1980; Cravatte & Suc, 1981; Bessedik, 1983; Suc *et al.*, 1986; Bessais & Cravatte, 1988; Zheng, 1990; Suc *et al.*, 2004; Jiménez-Moreno & Suc, 2007; Popescu *et al.*, 2010; Biltekin *et al.*, 2015).

For building synthetic pollen diagrams, taxa are mostly grouped according to a global “ecological niche” corresponding to the mean annual temperature (MAT) under which their present-day representatives are living (Nix, 1982) plus other climatic (mainly linked to xericity) or edaphic considerations, and their status that can be deduced from variations in their pollen records over time (table 2):

- Megatherm plants inhabiting equatorial and tropical forests: $\text{MAT} > 24^\circ\text{C}$;
- Mega-mesotherm plants living in subtropical forests: $24^\circ\text{C} > \text{MAT} > 20^\circ\text{C}$;
- Mesotherm plants corresponding to warm-temperate forests: $20^\circ\text{C} > \text{MAT} > 14^\circ\text{C}$;
- Meso-microtherm plants growing in cool-temperate forests, including *Cathaya*, a relictuous altitudinal conifer in subtropical China: $14^\circ\text{C} > \text{MAT} > 12^\circ\text{C}$;
- Microtherm plants constituting the boreal coniferous forests: $\text{MAT} < 12^\circ\text{C}$;

Table 1 – Listing of the 29 pollen analytic theses that contributed to establish the Mediterranean flora during the Late Cenozoic. Authors of Master theses are underlined, those of PhD theses are in normal characters, those of State theses are in bold characters.

Thesis N°	Name	Year	Title	University
1	Acherki N.	1997	Analyse palynologique de quatre carottes du golfe du Lion. Application à la restitution de la végétation et du climat du midi de la France pendant le dernier cycle climatique et à la stratigraphie marine	Montpellier II, France
2	Bachiri Taoufiq N.	2000	Les environnements marins et continentaux du corridor rifain au Miocène supérieur d'après la palynologie	Casablanca, Morocco
3	Beaudouin C.	2003	Effets du dernier cycle climatique sur la végétation de la basse vallée du Rhône et sur la sédimentation de la plate-forme du golfe du Lion d'après la palynologie	Lyon I, France
4	Bertini A.	1992	Palinologia ed aspetti ambientali del versante adriatico dell'Appennino centro-settentrionale durante il Messiniano e lo Zancleano	Florence, Italy
5	<u>Bessais E.</u>	1984	Étude palynologique du Pliocène du sondage Tarragone E2	Montpellier II, France
6	Bessedik M.	1985	Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie	Montpellier II, France
7	Biltekin D.	2006	Vegetation and climate of North Anatolian and North Aegean region since 7 Ma according to pollen analysis	Lyon I, France Istanbul, Turkey
8	<u>Brenac P.</u>	1983	Analyse pollinique des dépôts lacustres de Camerota (Plio-Pléistocène inférieur) - Italie méridionale	Montpellier II, France
9	<u>Chikhi H.</u>	1992	Palynoflore du Messinien infra-évaporitique de la série marno-diatomitique de Sahaouria (Beni-Chougrane) et de Chabet Bou Seter (Tessala), bassin du Chelif, Algérie	Oran, Algeria
10	Combourieu-Nebout N.	1987	Les premiers cycles glaciaires-interglaciaires en région méditerranéenne d'après l'analyse palynologique de la série plio-pléistocène de Crotona (Italie méridionale)	Montpellier II, France
11	<u>Cuinet J.</u>	2007	Végétation, climat, incendies dans le Bas-Rhône depuis 12 000 ans. Étude palynologique de la carotte SF (Cacharel)	Lyon I, France
12	<u>Dalibard M.</u>	2007	Végétation et climat du dernier cycle climatique en Italie centrale. Analyse pollinique de la carotte PRAD1-2 (mer Adriatique)	Lyon I, France
13	Diniz F.	1984	Apports de la palynologie à la connaissance du Pliocène portugais. Rio Maior : un bassin de référence pour l'histoire de la flore, de la végétation et du climat de la façade atlantique de l'Europe méridionale	Montpellier II, France
14	<u>Drivaliari A.</u>	1986	Sédimentation pollinique dans le paléogolfe de l'Orb : corrélations avec la végétation et le climat	Montpellier II, France
15	Drivaliari A.	1993	Images polliniques et paléoenvironnements au Néogène supérieur en Méditerranée orientale. Aspects climatiques et paléogéographiques d'un transect latitudinal (de la Roumanie au delta du Nil)	Montpellier II, France
16	<u>Dubois J.-M.</u>	2001	Cycles climatiques et paramètres orbitaux vers 1 Ma. Étude de la coue de Monte San Giorgio (Caltagirone, Sicile) : palynologie, isotopes stables, calcimétrie	Lyon I, France
17	Jiménez-Moreno G.	2005	Utilización del análisis polínico para la reconstrucción de la vegetación, clima y estimación de paleoaltitudes a lo largo de arco alpino europeo durante el Mioceno (21 – 8 Ma)	Granada, Spain Lyon I, France
18	Joannin S.	2007	Changements climatiques en Méditerranée à la transition Pléistocène inférieur-moyen : pollens, isotopes stables et cyclostratigraphie	Lyon I, France
19	Leroy S.	1990	Paléoclimats plio-pléistocènes en Catalogne et Languedoc d'après la palynologie de formations lacustres	(Roman) Louvain, Belgium
20	<u>Mrioo Z.</u>	2010	La végétation et le climat du golfe d'Hammamet (Tunisie) du Miocène terminal au Pliocène supérieur d'après l'analyse pollinique	Casablanca, Morocco
21	Popescu S.-M.	2001	Végétation, climat et cyclostratigraphie en Paratéthys centrale au Miocène supérieur et au Pliocène inférieur d'après la palynologie	Lyon I, France
22	Russo Ermoli E.	1995	Analyse pollinique des dépôts lacustres pléistocènes du Vallo di Diano (Campanie, Italie) : cyclicités et quantification climatiques	Liège, Belgium
23	Sachse M.	1997	Die Makrilia-flora (Kreta, Griechenland) - Ein Beitrag zur Neogenen Klima- und vegetationsgeschichte des Östlichen Mittelmeergebietes	Zurich, Switzerland
24	<u>Safra A.</u>	2007	Flore et climat de la Tunisie nord-orientale au Messinien et Pliocène	Tunis, Tunisia
25	Suballyova D.	1997	Expression palynologique en Méditerranée des cycles glaciaires-interglaciaires arctiques anciens et cyclostratigraphie	Lyon I, France
26	Suc J.-P.	1980	Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène supérieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (sud de la France) et de la Catalogne (nord-est de l'Espagne)	Montpellier II, France
27	<u>Tinacci D.</u>	2005	La registrazione pollinica in un sistema prodeltaico come strumento per la ricostruzione paleoambientale della bassa valle del Rodano durante l'Olocene	Florence, Italy
28	Warny S.	1999	Mio-Pliocene palynology of the Gibraltar Arc: A new perspective on the Messinian Salinity Crisis	(Roman) Louvain, Belgium
29	Zheng Z.	1986	Contribution palynologique à la connaissance du Néogène du Sud-Est français et de Ligurie	Montpellier II, France

Table 2 – Listing of taxa (at the family, genus and sometimes species level) identified at the Mediterranean scale according to pollen grains from the Late Cenozoic deposits, distributed according to the main chronostratigraphic subdivisions. Taxa identified for the first time in the Mediterranean Late Cenozoic are underlined in grey.

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary		
			early	middle	late	early	late	early	middle	late
Megatherm plants:										
Acanthaceae			+	+	+	+	+	+		
	<i>Avicennia</i>		+	+	+	+		+		
	<i>Blepharis</i>							+		
Bombacaceae	<i>Bombax</i>		+	+	+	+		+		
Buxaceae	<i>Buxus</i>	<i>bahamensis</i> -type	+	+	+	+				
Cucurbitaceae						+				
Euphorbiaceae			+	+	+	+	+			
	<i>Alchornea</i>		+	+	+	+	+			
	<i>Amanoa</i>				+	+				
	<i>Claoxylon</i> -type		+	+						
	<i>Croton</i>		+	+	+	+	+	+		
	<i>Jatropha</i>		+	+						
	<i>Phyllanthus</i> -type			+	+					
Leguminosae			+	+	+					
Caesalpinioideae	<i>Sindora</i>			+	+	+				
Mimosoideae			+	+	+	+				
	<i>Acacia</i>		+	+						
	<i>Prosopis</i>	<i>cf. farcta</i>	+	+	+	+	+	+		
Hamamelidaceae	<i>Altinghia</i>				+					
	<i>Fothergilla</i>		+	+	+	+				
Icacinaceae			+	+	+	+				
	<i>Mappianthus</i>		+	+						
Malpighiaceae			+	+	+			+		
	<i>Malpighia</i>		+	+						
Malvaceae	<i>Grewia - Corchorus</i>		+	+	+					
Melastomataceae			+	+	+					
Meliaceae			+	+	+	+				
Passifloraceae			+	+	+	+	+			
Rubiaceae			+	+	+					
	<i>Canthium</i> -type				+		+			
Rutaceae			+	+	+	+				
Simaroubaceae	(<i>Pentapollenites</i> : fossil genus)		+	+	+					
	<i>Picrasma</i>		+	+						
Mega-mesotherm plants:										
Asparagaceae				+	+	+				
	<i>Cordyline</i>		+	+						
	<i>cf. Dracaena</i>					+				
	<i>Nolina</i>				+	+		+		
Alangiaceae	<i>Alangium</i>			+		+				
Anacardiaceae			+	+	+	+	+	+	+	

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary			Holocene
			early	middle	late	early	late	early	middle	late	
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	<i>floribunda</i> -type			+	+		+			
Araliaceae			+		+	+	+	+			
Arecaceae			+	+	+	+	+	+			
Berberidaceae			+		+	+					
Bignoniaceae			+								
Celastraceae			+	+	+	+	+	+			
	<i>Microtropis</i>	<i>fallax</i>	+	+	+	+	+	+			
		<i>cf. fokiensis</i>			+	+					
Chloranthaceae			+	+							
Convolvulaceae	<i>Ipomoea</i>		+	+							
Coriariaceae	<i>Coriaria</i>				+			+	+		
Cornaceae			+								
	<i>Cornus</i>		+	+		+		+	+		+
	<i>Nyssa</i>	<i>cf. sinensis</i>	+	+		+	+	+			
Cupressaceae	Unidentified 'taxodioid' pollen		+	+	+	+	+	+			
	<i>Sequoia</i> -type		+	+	+	+	+	+			
	<i>Taxodium</i> -type (<i>Glyptostrobus</i>)		+	+	+	+	+	+	+		+
Cyrtaceae - Clethraceae			+	+	+	+	+	+			
Euphorbiaceae	<i>Mallotus</i>			+	+						
	<i>Ricinus</i>		+	+	+	+	+	+			
Gingkoaceae	<i>Gingko</i>			+	+	+	+				
Hamamelidaceae			+	+	+	+	+	+			
	<i>Corylopsis</i>		+	+	+						
	<i>Dicoryphe</i> -type				+						
	<i>Disanthus</i>		+								
	<i>Distylium</i>	<i>cf. chinensis</i>	+	+	+	+	+	+			
	<i>Embolanthera</i>		+		+	+	+				
	<i>Eustigma</i>		+	+							
	<i>Exbucklandia</i>		+		+						
	<i>Hamamelis</i>	<i>cf. mollis</i>	+	+	+	+	+	+			
	<i>Loropetalum</i>		+		+	+		+			
	<i>Rhodoleia</i>		+	+	+						
	<i>cf. Trichocladus</i>		+	+							
Iteaceae	<i>Itea</i>				+						
Juglandaceae	<i>Engelhardia</i>		+	+	+	+	+	+	+		
	<i>Platycarya</i>		+	+	+	+	+	+			
Loranthaceae			+	+	+	+	+	+			
Lythraceae	<i>Decodon</i>				+	+	+				
Magnoliaceae					+	+		+			
	<i>Liriodendron</i>				+	+					
Malvaceae	<i>Craigia</i>				+	+		+			
Menispermaceae tribe Cocculae			+	+	+	+	+	+			
Myricaceae	<i>Myrica</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Poaceae	<i>cf. Bambusa</i>		+		+						
Rhoipteleaceae	<i>Rhoiptelea</i>		+	+	+	+	+	+			
Rubiaceae	<i>Mussaenda</i> -type		+	+	+	+					
	<i>Uncaria</i> -type		+			+					
Sapindaceae			+	+	+	+		+			
	<i>Dodonaea</i>		+	+	+						

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary			Holocene
			early	middle	late	early	late	early	middle	late	
Sapotaceae			+	+	+	+	+	+			
Symplocaceae	<i>Symplocos</i>		+	+	+	+	+	+	+		
		<i>cf. paniculata</i>	+	+		+	+	+			
Sciadopityaceae	<i>Sciadopitys</i>		+	+	+	+	+	+			
Theaceae			+	+	+						
Vitaceae	<i>Leea</i>		+	+	+	+	+	+			
Mesotherm plants:											
Aceraceae	<i>Acer</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Anacardiaceae	<i>Rhus</i>		+	+	+	+		+			+
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>		+	+	+	+	+	+	+		+
Araliaceae	<i>Hedera</i>	<i>cf. helix</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Betulaceae	<i>Alnus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Betula</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Carpinus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>cf. betulus</i>	+		+	+	+	+	+	+	+
		<i>cf. orientalis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Corylus</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Buxaceae	<i>Buxus</i>	<i>cf. sempervirens</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cannabaceae	<i>Celtis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
Caprifoliaceae	<i>Lonicera</i>		+	+	+	+		+	+		+
		<i>Sambucus</i>			+	+		+	+	+	+
		<i>Viburnum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Celastraceae	<i>Evonymus</i>			+	+		+	+	+	+	
Cornaceae	<i>Nyssa</i>	<i>cf. aquatica</i>			+	+	+	+			
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus</i>		+	+	+			+	+		
Ericaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	
Eucommiaceae	<i>Eucommia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
Fagaceae	<i>Castanea</i> -type (<i>Castanopsis</i> ?)		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Quercus</i> (<i>deciduous</i>)	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hamamelidaceae	<i>Liquidambar</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Parrotia</i>	<i>cf. persica</i>	+	+	+	+	+	+	+	
		<i>Parrotiopsis</i>	<i>cf. jacquemontiana</i>	+		+	+	+	+		
Juglandaceae	<i>Carya</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>Juglans</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			<i>cf. cathayensis</i>	+	+	+	+	+	+		
		<i>Pterocarya</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Malvaceae	<i>Tilia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
Oleaceae	<i>Fraxinus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
		<i>Ligustrum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Platanaceae	<i>Platanus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
Salicaceae	<i>Populus</i>		+		+	+	+	+	+	+	
		<i>Salix</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	
Santalaceae	<i>Arceuthobium</i>		+		+						

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary			Holocene
			early	middle	late	early	late	early	middle	late	
Sapindaceae	<i>Aesculus</i>	<i>cf. hippocastanum</i>	+			+				+	+
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Taxaceae			+		+	+	+	+			+
Ulmaceae	<i>Ulmus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Zelkova</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Vitaceae	<i>Cissus</i>		+	+	+						
	<i>Parthenocissus</i>	<i>cf. henryana</i>	+	+	+	+	+	+	+		
		<i>cf. quinquefolia</i>				+			+	+	
	<i>Vitis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Meso-microtherm plants:											
Fagaceae	<i>Fagus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Pinaceae	<i>Cathaya</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Cedrus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Keteleeria</i>			+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Tsuga</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Microtherm plants:											
Pinaceae	<i>Abies</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Picea</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Cupressaceae	<i>Cupressus-Juniperus pollen-type</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Aquatic plants:											
?	<i>Aglaoreidia: fossil genus</i>		+								
Alismataceae	<i>Alisma</i>				+	+		+	+	+	+
Gunneraceae	<i>Gunnera</i>			+							
Haloragaceae	<i>Myriophyllum</i>		+		+	+	+	+	+	+	+
Lentibulariaceae	<i>Utricularia</i>					+					
Lythraceae	<i>Trapa</i>		+		+	+		+	+		+
Menyanthaceae									+		
Nymphaeaceae			+	+	+	+	+	+	+		+
Onagraceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Potamogetonaceae	<i>Potamogeton</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Restionaceae			+	+	+	+	+	+	+		
	<i>Restio</i>		+	+	+	+					
Rubiaceae	<i>Cephalanthus</i>				+	+	+	+			
Ruppiaceae	<i>Ruppia</i>		+	+							+
Typhaceae	<i>Sparganium</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Typha</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Mediterranean sclerophyllous plants:											
Anacardiaceae	<i>Pistacia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Rhus</i>	<i>cf. cotinus</i>	+		+	+	+	+	+		+
Apocynaceae	<i>Nerium</i>		+		+	+	+	+	+		
Cistaceae	<i>Cistus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		<i>cf. monspeliensis</i>				+	+	+	+		
		<i>cf. salvifolius</i>			+	+		+	+		+
Ericaceae	<i>Erica</i>	<i>cf. arborea</i>				+	+	+	+		+
Fabaceae	<i>Ceratonia</i>		+	+	+	+		+	+	+	+
Caesalpinioideae											
Fagaceae	<i>Quercus</i>	<i>ilex-type</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Lamiaceae	<i>Phlomis</i>	<i>cf. fruticosa</i>	+		+	+	+	+	+	+	+

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary			Holocene
			early	middle	late	early	late	early	middle	late	
Myrtaceae			+	+	+	+	+	+			
Oleaceae	<i>Olea</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Phillyrea</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rhamnaceae	<i>Rhamnus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Herbs:											
Acanthaceae	<i>Acanthus</i>							+	+		
Amaranthaceae (including the former Chenopodiaceae)			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Apiaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Eryngium</i>		+	+	+	+			+		
Apocynaceae	<i>Periploca</i>				+	+					
Asteraceae Asteroideae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Ambrosia</i>				+	+		+			+
	<i>Centaurea</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Echinops</i>				+				+	+	+
	<i>Xanthium</i>							+			+
Asteraceae Cichorioideae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Boraginaceae					+	+	+	+	+	+	+
	cf. <i>Anchusa</i>							+			+
	<i>Borago</i>			+	+	+	+		+		
	<i>Echium</i>				+						
	<i>Lithospermum</i>							+			
	<i>Symphytum</i>				+	+					
Brassicaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Campanulaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Campanula</i>					+			+		
Cannabaceae					+	+	+	+	+	+	+
Caprifoliaceae	<i>Centranthus</i>			+				+	+		
	<i>Knautia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Scabiosa</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Caryophyllaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Polycarpha</i>					+	+	+			
Cistaceae	<i>Helianthemum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Convolvulaceae	<i>Calystegia</i>			+		+		+	+		
	<i>Convolvulus</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Crassulaceae			+		+	+	+	+	+	+	+
Cyperaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Euphorbiaceae			+	+	+	+	+	+			+
	<i>Euphorbia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Mercurialis</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Leguminosae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Papilionoidaeae											
Gentianaceae					+	+	+	+	+	+	+
Geraniaceae	<i>Erodium</i>		+	+	+	+	+	+	+		+
	<i>Geranium</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Globulariaceae							+				

Family	Genus	Species	Miocene			Pliocene		Quaternary			Holocene
			early	middle	late	early	late	early	middle	late	
Grossulariaceae	<i>Ribes</i>		+			+		+	+	+	+
Iridaceae					+						
Lamiaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Liliaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Colchicum</i>								+		+
Linaceae	<i>Linum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	
		<i>usitatissimum</i>									+
Malvaceae			+	+	+	+	+			+	+
Papaveraceae			+		+	+		+	+	+	+
Plantaginaceae	<i>Plantago</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Plumbaginaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Poaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Cerealia										+
Polygalaceae			+	+	+	+		+			
Polygonaceae	<i>Polygonum</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Rumex</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Primulaceae					+	+			+		+
Ranunculaceae	<i>Thalictrum</i>		+	+	+	+		+	+	+	+
Resedaceae			+	+	+	+	+			+	+
Rosaceae	<i>Filipendula</i>		+	+		+	+		+		+
	<i>Sanguisorba</i> -type		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rubiaceae	<i>Galium</i>		+	+	+	+		+	+	+	+
Saxifragaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Scrophulariaceae						+	+	+	+	+	+
Solanaceae			+	+	+	+		+	+	+	+
Thymelaeaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Urticaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Valerianaceae			+	+	+	+		+			
Xanthorrhoeaceae	<i>Asphodelus</i>		+	+	+	+	+	+	+		+
Steppe plants:											
Arecaceae	<i>Chamaerops</i>	<i>cf. humilis</i>			+	+					
Asteraceae	<i>Artemisia</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Elaeagnaceae	<i>Hippophae</i>	<i>rhamnoides</i>		+	+	+	+	+	+	+	+
Ephedraceae	<i>Ephedra</i>		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Neuradaceae	<i>Neurada</i>				+		+	+			
Nitrariaceae	<i>Nitraria</i>		+	+	+	+	+	+	+		
Poaceae	<i>Lygeum</i>	<i>cf. spartum</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polygonaceae	<i>Calligonum</i>			+	+	+	+	+		+	+
Rhamnaceae	<i>Ziziphus</i>				+	+			+		
Plants without signification:											
Pinaceae	Pinus diplostellate-type		+	+	+	+	+	+	+	+	+
	Pinus haplostellate-type		+		+	+	+	+	+	+	
	Pinus haploxylon-type		+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ranunculaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rosaceae			+	+	+	+	+	+	+	+	+
Rutaceae			+	+	+				+	+	
?	<i>Gymnocardioidites</i> : fossil genus	<i>subrotunda</i> : fossil species			+	+	+	+			
?	<i>Tricolporopollenites</i> : fossil genus also called: <i>Fupingopollenites</i>	<i>sibiricum</i> : fossil species <i>wackersdorfensis</i> : fossil species	+	+	+	+	+	+	+		

- Cupressaceae: genera showing the *Cupressus-Juniperus* pollen-type cannot be identified, and cover a large temperature range;
- Aquatic plants living in freshwater environments;
- Mediterranean sclerophyllous plants, i.e. the trees, shrubs and herbs today characteristic of the thermo- and meso-Mediterranean ecosystems;
- Herbs that cannot be referred to the Mediterranean sclerophyllous plants with respect to the insufficient level of their pollen identification or by inhabiting different open environments;
- Steppe plants, i.e. *Artemisia*, *Ephedra* and *Hippophae*, characterizing the Mediterranean steppes and also including some subdesertic plants (*Neurada*, *Nitraria*, *Calligonum*, *Lygeum*, *Ziziphus*);
- Plants without significance because they live under various environmental conditions or by considering the low potential of their pollen identification.

Additional improvements also contribute to an optimal achievement of pollen analysis such as gentle techniques in processing sediments, mounting of the residue between cover-slip and microscope slide in glycerol (allowing examination of all the pollen faces by rotation and thus its reliable botanical identification), development of extensive photographic databases and modern pollen collections, use of modern pollen atlases, and when necessary examination of the pollen using scanning electron microscope (SEM).

Finally, counting of at least 100-150 pollen grains, excluding *Pinus* because it is often over-represented in marine or lacustrine sediments, makes our palynological approach fully comparable to that performed for late Quaternary studies. The results are shown in synthetic pollen diagrams (with the above mentioned groups), which suitably illustrate the vegetation changes (Suc, 1984).

Most of the studied localities correspond to coastal marine (often prodeltaic) sediments supplied by rivers, which, in addition to their independent dating by marine microplankton, are very appropriate to record the Mediterranean sclerophyllous plants as they inhabited the nearby hinterland.

The “Climatic Amplitude Method” was developed to specifically quantify climatic parameters of the Mediterranean lowlands during the Late Cenozoic (Fauquette *et al.*,

1998a). The method which also takes into account the modern bioclimatic requirements of taxa (Fauquette *et al.*, 1998b), is built on the statistical comparison between each past pollen assemblage and a database of more than 8,000 modern pollen records from various latitudes and longitudes in the Northern Hemisphere, thus allowing the transposition of the relative abundances of each taxon into climatic values. The most probable climate (mean annual temperature, mean annual precipitation, temperature of the coldest and warmest months, available moisture) for a set of taxa corresponds to the climatic range suitable for the maximum number of taxa. The climatic estimate is obtained as a climatic range and a “most likely value”, which corresponds to a weighted mean. The “Climatic Amplitude Method” has been successfully tested several times on modern pollen records. Benefiting from high-quality pollen identifications (see above), the method is advantageous in comparison with another widely applied method, the “Coexistence Approach” (Mosbrugger & Utescher, 1997; Utescher *et al.*, 2014) because of its dual traits, qualitative-quantitative consideration for each taxon allowing delimitation of thresholds, and statistical treatment allowing processing of large numbers resulting from pollen counts. Inadequacies, inconsistencies and errors of the “Coexistence Approach” are stressed by Grimm & Denk (2012) and Grimm *et al.* (2016) who notice the surprising uniformity of the climatic reconstructions for the Eurasian Cenozoic, continuously and everywhere qualified as “subtropical, per-humid or monsoonal conditions”. Such a matter is explainable: (1) supremacy of good quality macrofloras used by this approach is obvious although they are restricted to almost similar humid palaeoenvironments; (2) pollen floras used by this approach that could really document the regional heterogeneity are of very poor taxonomic quality (see above) and very homogenous with only a small number of omnipresent taxa. Pollen analysis is thus unfortunately underused in the “Coexistence Approach” method.

Main flora and vegetation changes

Flora

There has been a high diversity and heterogeneity of the Mediterranean flora since the beginning of Miocene, with a lot of megatherm and mega-mesotherm plants in addition to a large pool of taxa still present in the region today (table 2). Extinction of 108 thermophilous and hygrophilous taxa from the Mediterranean region is recorded, mostly during the Miocene and Pliocene, a few during the Quaternary. At the scale of a long-time range as the entire Late Cenozoic, successive extinctions can be regarded to have occurred according to latitude mainly and to longitude secondarily, while some refuge areas were established and persisted up to nowadays (Médail & Diadema, 2009; Biltekin *et al.*, 2015). Basically, extinctions were forced by repeated coolings in the mid-Miocene (13.6 Ma), just after the early-late Pliocene transition (3.6 Ma) and from the earliest Quaternary (onset of the Northern Hemisphere glaciations at 2.6 Ma) (e.g., Svenning, 2003; Suc *et al.*, 2004). The Mediterranean physiography is characterized by West-East oriented barriers (mountains, the sea itself, and desert; figure 1). As a consequence, the thermophilous plants could not easily move southward during the climatic deteriorations and recolonize during the warmer phases the spaces previously abandoned. The Mediterranean floral history contrasts to that of North America where natural barriers are North-South oriented. Simultaneously, the East African monsoon exerted some influence that preserved some moisture in the Northeastern Mediterranean region (Popescu *et al.*, 2006; Suc & Popescu, 2005; Biltekin *et al.*, 2015). The Mediterranean sclerophyllous plants (*Olea*, *Ceratonia*, *Phillyrea*, *Pistacia*, *Nerium*, *Quercus ilex*-type, etc.) were already present in the earliest Miocene. According to several syntheses (Kovar-Eder *et al.*, 2006; Barrón *et al.*, 2010; Velitzelos *et al.*, 2014; Martinetto *et al.*, 2015), macrofloras (leaves, fruits, seeds, cuticle, wood) appear richer than pollen floras from the viewpoint of thermophilous taxa which inhabited the Mediterranean region during the Miocene and Pliocene. The macrofloras have, however, a significance mainly restricted to moist places and a relatively limited representation for the herbs.

Northwestern Mediterranean vegetation

The Northwestern Mediterranean region is rich in pollen data that can be used successfully for reconstructing the vegetation during the last 23 Ma (figure 1). Pollen counts provide reliable information for estimating palaeovegetation structures and the relative importance of ecological groups, supported by modern pollen records obtained from marine coastal deposits in the Gulf of Lions (Beaudouin *et al.*, 2005b, 2007). Fifty-four localities were selected, distributed from the area between Barcelona and Nice (figure 2) and these are dated from the earliest Miocene to Holocene (figure 3). The following major vegetation changes can be addressed for this region (figure 3):

- The impoverished mangrove composed of *Avicennia* (megatherm element; Bessedik, 1981; Bessedik & Cabrera, 1985) disappeared in the earliest Serravallian (at ca. 13 Ma; Bessedik, 1984; Jiménez-Moreno & Suc, 2007);
- The swamps composed of *Glyptostrobus*¹ (mega-mesotherm element), which probably replaced the *Avicennia* mangrove along the shoreline, strongly decreased at about 3.6 Ma and disappeared at about 3 Ma from Southern France while they persisted up to at least 2 Ma in Catalonia; a difference in moisture probably appeared at 3 Ma between the northern and southern slopes of the Eastern Pyrenees as it exists today (appearance of the cold Tramontane and Mistral winds? Suc *et al.*, 1999);
- Although they existed before, the *Artemisia* steppes began to spread at about 3 Ma and significantly expanded at 2.6 Ma (Vilobi del Penedès, Papiol) (Suc, 1984);
- During the early and middle Miocene, the Mediterranean sclerophyllous plants show relatively important percentages in some places close to low carbonate reliefs (e.g.: Portel – Sigean, Narbonne, Poussan – Issanka – Montbazin, Fabrègues); their development seems to have increased in the coastal areas during the early Pliocene (e.g.: Garraf 1, Papiol, Torrente del Terme, Ciurana, Vivès, Le Boulou, Cap d'Agde 1); they probably already constituted

1. *Glyptostrobus* was a member of the former Taxodiaceae family (as *Taxodium*, *Sequoia*, *Metasequoia*, *Sequoiadendron*, etc.) now included in the Cupressaceae family. Unidentified Taxodiaceae are listed as 'taxodioid' pollen. *Sciadopitys*, another genus previously incorporated into Taxodiaceae, now constitutes a new family, Sciadopityaceae.

sclerophyllous assemblages in some well-drained environments despite a climatic context that was, on the whole, humid (Suc *et al.*, 1999).

Vegetation of the entire Mediterranean region

This regional process of major vegetation changes and its timing must be reconsidered at the entire Mediterranean scale (figure 4):

- The *Avicennia* mangrove disappeared earlier from the North Hungarian – Austrian (i.e. Pannonian) Basin and later from the South Mediterranean shorelines, ending with some residual locations in the southern Black Sea (Biltekin *et al.*, 2015);
- Significantly younger, the disappearance of *Glyptostrobus* swamps followed in a similar way (Biltekin *et al.*, 2015);
- More or less simultaneously depending of the region, the *Artemisia* steppe spread over the lands bordering the Mediterranean Basin (Suc *et al.*, 1995; Popescu *et al.*, 2010; Feddi *et al.*, 2011).

Such a pattern of the main vegetation changes with a North-South succession implies a latitudinal organisation of the vegetation (i.e. zonation) since the earliest Miocene. The simultaneous presence of meso-microtherm (*Cathaya*, *Cedrus*, *Tsuga*) and microtherm (*Abies*, *Picea*) trees attests to an altitudinal belting of vegetation on higher ground (Suc,

1976a, 1989; Bessedik, 1984; Zheng, 1990; Jiménez-Moreno & Suc, 2007). In addition, the high heterogeneity in the Mediterranean physiography (Meulenkaamp & Sissingh, 2003; Jolivet *et al.*, 2006) with coastal reliefs, large islands and/or long peninsulas and episodic wide oceanic connections infers a high diversity of landscapes, supported by a large variety of soils, and therefore probably some mosaic distribution of plant communities. For a large part, the Miocene and Pliocene Northern Mediterranean forests evoke the modern evergreen broad-leaved and mixed mesophytic forests of Southern China (Wang, 1961; Hou, 1983), the pollen representation of which is well-known today (Huang *et al.*, 2008; Zheng *et al.*, 2008). The Late Cenozoic Southern Mediterranean open vegetation evokes the modern vegetation of the Middle East (Zohary, 1973; White, 1983).

All throughout the last 23 Ma, lands bordering the northern part of the Mediterranean Sea were inhabited by forests while the southern part was occupied by open vegetation, emphasizing the longterm persisting contrast between these realms which probably results from the onset of the Sahara Desert prior to the early Miocene (Lancelot *et al.*, 1977; thesis n° 6, table 1; Suc *et al.*, 1995; Fauquette *et al.*, 2007; Jiménez-Moreno *et al.*, 2007, 2010; Bachiri Taoufiq *et al.*, 2008; Feddi *et al.*, 2011). Such a contrasting context climatically predisposed the Mediterranean

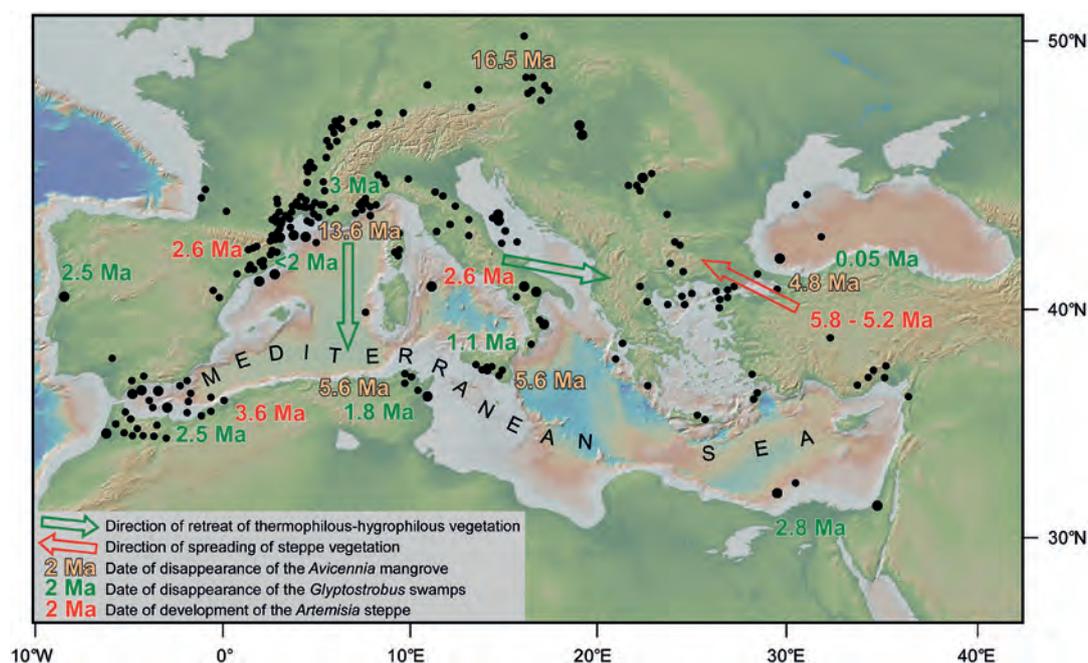


Figure 4 – Heterogeneity of the Mediterranean region with regard to the evolution of some plant ecosystems.

Sea to be desiccated as soon as the last gateway connecting to the Atlantic Ocean closed (Fauquette *et al.*, 2006) between 5.6 and 5.46 Ma due to tectonic activity (peak of the Messinian Salinity Crisis; Bache *et al.*, 2015). Ecological consequences of the sea-level drop of the Mediterranean Sea at this time are still poorly known due to the lack of sedimentary records. However, a significant northward migration of the subdesertic plants is documented as a response to desiccation of the central basins (Fauquette *et al.*, 2006; Popescu *et al.*, 2007). Only one deep pollen record provides information on the vegetation of desiccated lands near Sardinia at the last evaporitic episode (5.47 Ma): open vegetation rich in halophytes and subdesertic plants with Mediterranean sclerophyllous plants probably inhabited the lowlands while a forest cover existed on the nearby massifs (Popescu *et al.*, 2015).

Mediterranean steppes

Mediterranean steppes today constitute a crucial topic of discussion, probably because of their duality with respect to their xeric or thermic determinism (Quézel *et al.*, 1980; Subally & Quézel, 2002; Quézel & Médail, 2003). Evidence of steppe assemblages, mainly composed of *Ephedra*, is rare in the early Miocene of the Northwestern Mediterranean region, as illustrated at Vilobi del Penedès and at La Rierussa (figure 3). Such ecosystems were controlled by a xeric determinism. Later, a first discrete development of the Anatolian steppes, composed of *Artemisia* mainly and *Ephedra*, occurred at about 6.2 Ma and was followed by more pronounced expansion at 5.8 – 5.6 Ma, probably related to Antarctic glaciation and later with the desiccation phase of the Mediterranean Sea (Popescu, 2006; Popescu *et al.*, 2010, 2016). At 5.2 Ma, Anatolian steppes crossed a critical threshold in their spreading that probably transformed them into a “regional pool” for their forthcoming wide expansion around the Mediterranean Sea (Popescu, 2006; Popescu *et al.*, 2010, 2016). This affected the southern Mediterranean region at 3.34 Ma, related to cooling following the Zanclean – Piacenzian transition, then the northern Mediterranean region at 2.6 Ma when the Northern Hemisphere glaciations commenced (figure 4). As shown by some plants associated with *Artemisia* – *Ephedra* steppes, the turnover from steppes with xeric

determinism into those with thermic determinism occurred at around 1 Ma (Suc *et al.*, 1995). This is also the age considered for the onset of modern steppic environments in the Iberian Peninsula (Gonzalez-Sampériz *et al.*, 2010). Improvements are being made in the distinction of *Artemisia* species or species groups using pollen grains, as initiated by Suc *et al.* (2004). During glacial-interglacial cycles, *Artemisia* steppes and mesophilous forests were in competition for occupation of the lowlands.

Mediterranean sclerophyllous plants

Early Pliocene pollen floras from the eastern part of the Iberian Peninsula require special attention: they show a latitudinal succession of prevalent taxa among the Mediterranean sclerophyllous plants which resembles the present-day zonation of Mediterranean vegetation. From the Roussillon area southwards to Barcelona, *Quercus ilex*-type and *Phillyrea* are indicated by frequent pollen grains with few *Olea* and *Cistus* and rare *Pistacia* (Suc, 1976a; Suc & Cravatte, 1982). From Barcelona to south of the Ebre Delta, *Olea* is prevalent with *Phillyrea* and *Cistus*, *Quercus ilex*-type decreases and *Pistacia* is better represented in the pollen flora which also includes *Nerium* (Bessais & Cravatte, 1988). Some subdesertic elements, such as *Ziziphus*, *Calligonum*, *Lygeum* and *Nitraria* are also present and Arecaceae (maybe corresponding to *Chamaerops* and/or *Phoenix p.p.*) increase (Bessais & Cravatte, 1988). The pollen flora from Andalusia is similar and also includes *Ceratonia* (Feddi *et al.*, 2011). Equally, herbs increase from North to South (Jiménez-Moreno *et al.*, 2010). Such a latitudinal succession resembles the present-day replacement of meso-Mediterranean populations by thermo-Mediterranean populations, becoming progressively enriched in subdesertic plants (Quézel & Médail, 2003). According to pollen records, Mediterranean sclerophyllous plants increased when megamesotherm plants became progressively rarer and then disappeared: it has been hypothesized that sclerophyllous Mediterranean ecosystems somewhat similar to the modern ones developed for the first time in a sustained way between 3.34 and 2.6 Ma (Suc, 1984) but this time-interval is not yet well enough documented by pollen data to allow a detailed reconstruction of vegetation evolution at this time. However, according to Tzedakis

(2007), several transient episodes with the Mediterranean seasonal pattern of rainfall may have occurred before the Pliocene that progressively led the sclerophyllous plants becoming more adapted to a dry season.

Conversely, data for analysing the development of the Mediterranean sclerophyllous ecosystems during glacial-interglacial cycles are abundant for the last 2.5 Ma. A lot of surface marine, lagoonal or lacustrine sediments from the Northwestern Mediterranean region illustrate that nowadays the Mediterranean sclerophyllous plants account for between 3 and 28% of the total pollen sum (*Pinus* excluded) (Cambon *et al.*, 1997; Le Dantec *et al.*, 1998; Suc *et al.*, 1999; Beaudouin *et al.*, 2007). A borehole covering the years 1950-1991, cored in the Rhône prodelta where sedimentation rate is fast (ca. 60 cm/year in the absence of disturbances as storms and/or floods), shows that the seasonal representation of Mediterranean sclerophyllous plants during their blooming period comprised between 3.79 and 8.52% of the total pollen sum, *Pinus* being excluded (Beaudouin *et al.*, 2005b). Considering the large surface nowadays occupied by the meso-Mediterranean vegetation back of coastal ecosystems in Southern France, it is obvious that Mediterranean sclerophyllous plants are under-represented in coastal marine or lagoonal sediments. Therefore, we consider that a value higher than 3% in past pollen records is significant, outweighing potential biases due to pollen transport and/or preservation, and means an important development of Mediterranean sclerophyllous plants. In order to determine the relationship which may have existed since 3.6 Ma between climate evolution and development of the Mediterranean vegetation, we use the percentage curves in 13 accurately dated pollen localities (figure 5). These curves are plotted using the pollen ratio of “thermophilous/steppe elements” (figures 6-8), which is a reliable index of climatic changes in lowlands of the Mediterranean region as shown by long records, and correlated with reference to the oxygen isotope curve (Popescu *et al.*, 2010; Joannin *et al.*, 2008; Suc *et al.*, 2010). Special attention is paid to significant peaks (>3%) of the Mediterranean sclerophyllous plants in figures 6-8, indicated by grey bands. In particular, the isolated peaks significantly greater than 3% and those grouped in clusters, even though of brief duration, are examined (indexed ‘a – i’ in figure 6; ‘j – l’ in figure 7; ‘m – r’ in figure 8):

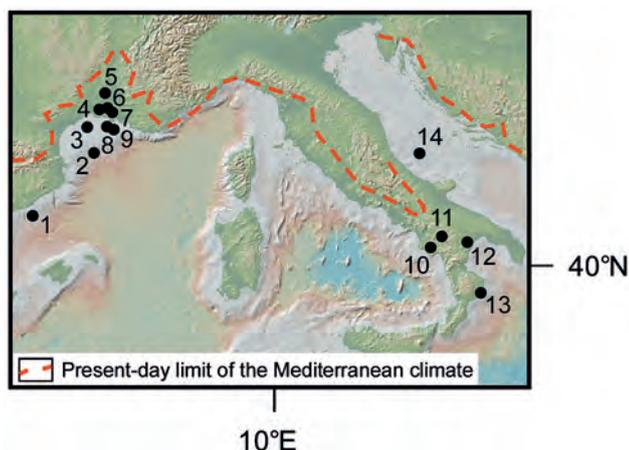


Figure 5 – Location map of pollen sites considered for reconstructing the history of the Mediterranean sclerophyllous plants since 3.6 Ma and the two sites showing last occurrences of Zelkova.
 1, Garraf 1; 2, MD99-2348 and PRGL1-4; 3, 92K19; 4, Saint-Ferréol; 5, Piton; 6, Fangassier; 7, BF6; 8, 92K04; 9, 92K08; 10, Camerota; 11, Vallo di Diano; 12, Montalbano Jonico; 13, Crotona; 14, PRAD1-2.

Time-interval 3.6 – 0.9 Ma (figure 6):

- peaks ‘a – c’ coincide with relative minima of the ratio of “thermophilous/steppe elements” and are thus correlated with cooler phases corresponding to marine isotope stages (MIS) M2, KM2 and G10, respectively;
- location of peak ‘d’ is somewhat ambiguous as it coincides with a minor maximum of the ratio of “thermophilous/steppe elements” within a general lowering trend, and is correlated with the warmer MIS G3;
- the cluster of peaks ‘e’ corresponds for the most prominent peaks to a colder phase identified as MIS 98;
- the cluster ‘f’ shows its most important maxima in its upper part, i.e. in correspondence with the minimum of the ratio of “thermophilous/steppe elements” correlated with MIS 86;
- the most important peaks of cluster ‘g’ belong to a colder phase correlated with MIS 82;
- cluster ‘h’ is located within a minor cooling during a warm phase identified as MIS 45;
- cluster ‘i’ shows its major peaks located within a warmer phase correlated with MIS 39 while minor peaks correspond to a cooling correlated with MIS 38;
- at least two isolated peaks (between ‘e’ and ‘f’ and above ‘i’) correspond to coolings, MIS 90 and 36 respectively.

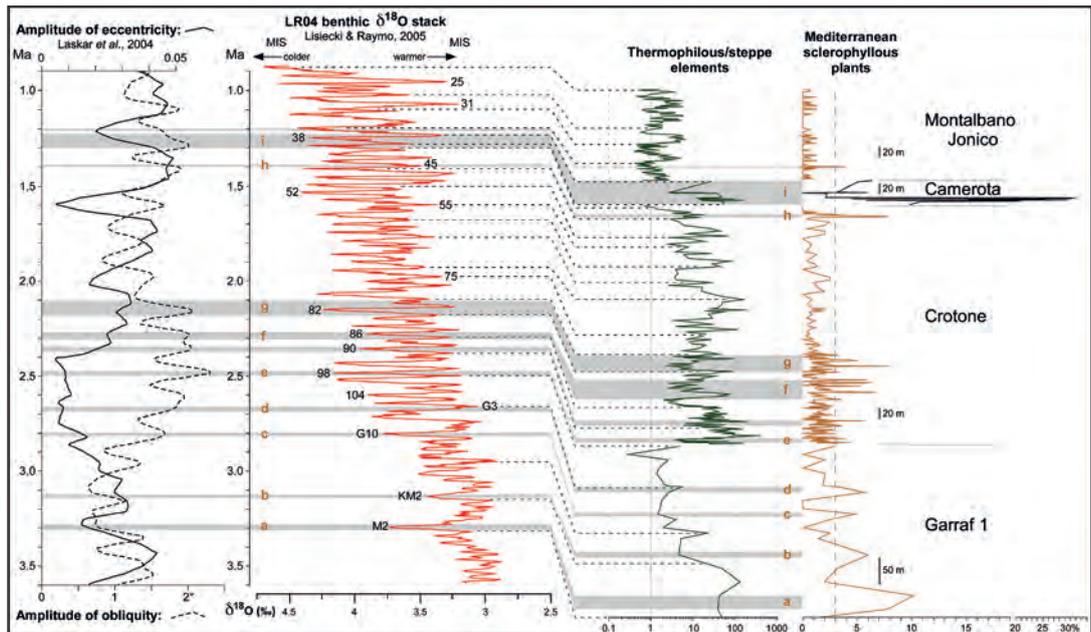


Figure 6 – History of the Mediterranean sclerophyllous plants between 3.6 and 0.9 Ma according to pollen records from four localities: Garraf 1 (Cravatte & Suc, 1981), Crotona (Suc et al., 2010), Camerota (Brenac, 1984), Montalbano Jonico (Joannin et al., 2008). The curve of percentages of Mediterranean sclerophyllous plants (Ceratonia, Nerium, Myrtaceae, Olea, Quercus ilex-type, Rhamnaceae, Pistacia, Phillyrea, Cistus, Phlomis cf. fruticosa, Rhus cf. cotinus), based on the total pollen sum (Pinus excluded), is plotted with the curve of the ratio “thermophilous/steppe elements”, a reliable indicator of climatic changes. Chronostratigraphic relationships with the reference oxygen isotope curve are indicated by dotted lines according to already established cyclostratigraphic correlations (Suc & Popescu, 2005; Joannin et al., 2008; Suc et al., 2010). Grey bands display isolated peaks or clusters of peaks of Mediterranean sclerophyllous plants exceeding 3% of the pollen sum and correlate them with the other proxies. The amplitude curves of eccentricity and obliquity are constructed thanks to a mathematical calculation of their envelope, respectively.

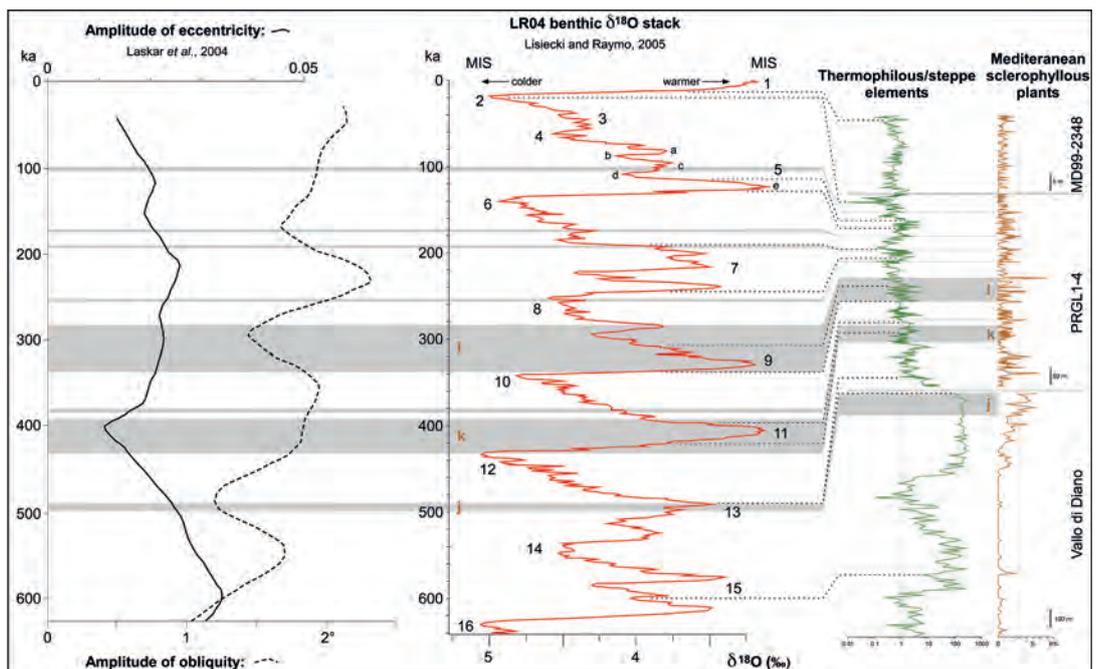


Figure 7 – History of the Mediterranean sclerophyllous plants between ca. 600 and 0.013 ka according to pollen records from three localities: Vallo di Diano (Russo Ermolli, 1994; Russo Ermolli & Cheddadi, 1997), PRGL1-4 (Suc et al., in progress), MD95-2348 (Beaudouin et al., 2005a). Same explanations as for Figure 6.

Time-interval 640 – 15 ka (figure 7):

- cluster ‘j’ coincides with a warm period correlated with MIS 13;
- cluster ‘k’ corresponds to a cold phase correlated with MIS 12;
- cluster ‘l’ shows its minor peaks during a warm phase correlated with MIS 9 and its major peak during a warmer episode within MIS 8;
- an isolated peak between clusters ‘k’ and ‘l’ belongs to a cold phase related to early MIS 10;
- the three isolated and minor peaks following cluster ‘l’ occurred during moderate warmings within cold MIS 8 (lower peak) and MIS 6 (two upper peaks);
- the last isolated minor peak is recorded in correspondence with a moderate warming correlated with MIS 5c (i.e. the Saint-Germain 1 interstadial).

Time-interval 11,200 – 0 years for which climatic correlations are made with reference to the Greenland isotope curve GISP2 (figure 8):

- cluster ‘m’ is located during a phase of weak decrease in temperature correlated with a transitional phase in the GISP2 curve characterized by low fluctuations around 4,500 yrs cal. BP;
- each of the three peaks of cluster ‘n’ match a cooler episode within a fluctuating period with prevalent cooler episodes in the GISP2 curve between 4,000 and 3,600 yrs cal. BP;
- the same observation is made for most of the peaks of cluster ‘o’ in relation with a phase of greater amplitude fluctuations in the GISP2 curve between ca. 3,500 and 2,900 yrs cal. BP;
- a similar interpretation concerns peaks of cluster ‘p’ equating, on the whole, to a cooler period corresponding to prevalent coolings in the GISP2 curve (2,300 – 1,700 yrs cal. BP);
- the two peaks of cluster ‘q’ correspond to a cooling trend expressed by the ratio of “thermophilous/steppe elements” and to repeated decreases in temperature in the GISP2 record between 800 and 500 yrs cal. BP;
- peaks of cluster ‘r’ resemble those of cluster ‘p’ and are correlated with a cooler phase in the GISP2 curve between 400 and 200 yrs BP;
- the four isolated peaks before cluster ‘m’ match relative cooler phases according to the ratio of “thermophilous/steppe elements”

and are related to decreases in the GISP2 record at ca. 10,200, 8,700, 7,200 and 5,200 yrs cal. BP, respectively.

For the interval 3.6 – 0.9 Ma, the peaks or clusters are irregularly paced, but most of them occurred during periods with decreases in temperature (figure 6). In the Garraf 1 record, the main pollen contributors to peaks ‘a–d’ are *Olea*, *Phillyrea* and evergreen *Quercus* (Suc & Cravatte, 1982). In the lower part of the Crotone series (peaks ‘e–g’), they are *Pistacia*, *Olea* and evergreen *Quercus*; in its upper part (peak ‘h’), *Olea* and evergreen *Quercus* (Combourieu-Nebout, 1990). In the Camerota record (Brenac, 1984), the warm phase (lower part of cluster ‘i’) shows a predominance of *Ceratonia* and *Olea* replaced by that of *Olea*, *Phillyrea* and evergreen *Quercus*; the following cooler phase (middle part of cluster ‘i’) displays a minimum occurrence of *Olea* and evergreen *Quercus*; the uppermost warming phase (uppermost part of cluster ‘i’), shows a minor presence of evergreen *Quercus*. *Olea* is the main component of the minor peak of the lowermost part of the Montalbano Jonico series (Joannin *et al.*, 2008).

Peaks or clusters from the interval 640 – 15 ka are also irregularly paced; some of them can be referred to a cooling period, others to a warming phase (figure 7). The upper interglacial phase of Vallo di Diano (cluster ‘j’) shows predominance of evergreen *Quercus* and, at a lesser level, of *Pistacia* and *Olea* (Russo Ermolli, 1994). In the PRGL1-4 record, clusters ‘k’ and ‘l’ and secondary peaks show predominantly *Olea*, *Phillyrea* and evergreen *Quercus* (Suc *et al.*, in progress).

Most of the isolated peaks and clusters from the interval 11,200–0 years are correlated with cooler episodes (figure 8). Evergreen *Quercus* prevails in the isolated peaks and in clusters ‘m – o’. Subsequently, *Olea* and sometimes evergreen *Quercus* or *Phillyrea* are the most important representatives of Mediterranean sclerophyllous plants in clusters ‘p – r’.

In a first approximation, it seems that the Mediterranean sclerophyllous plants were advantaged during cooling phases, maybe because of the opening of forested vegetation. However, these isolated peaks or clusters are not uniformly distributed through time (figures 6-8), indicating that temperature falls and correlative dryness increases are not the only forcings. Indeed, there is no direct relationship with the insolation curve at 60°N

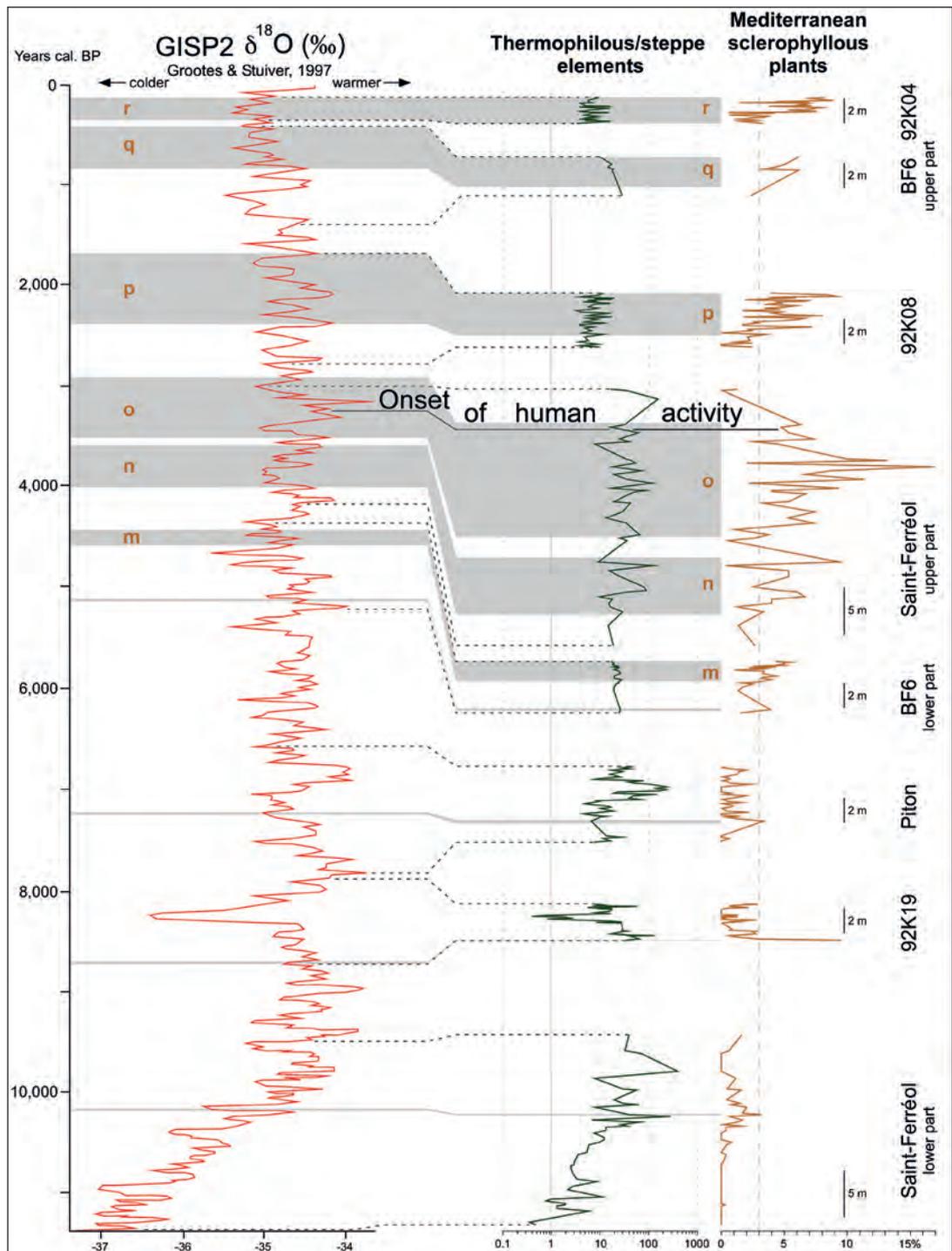


Figure 8 – History of the Mediterranean sclerophyllous plants since ca. 11,000 years cal. BP according to pollen records from six localities: 92K19 (Beaudouin et al., 2005a); 92K08 and 92K04 (thesis n° 1), Piton (thesis n° 3); Saint-Ferréol (thesis n° 11), BF6 (thesis n° 27) – thesis references are in Table 1. Same explanations as for Figure 6 without the eccentricity and obliquity amplitudes not illustrated here.

but some correlations coincide with phases of relative higher amplitude of obliquity and simultaneously with phases of relative lower amplitude of eccentricity: e.g. peaks or clusters ‘c – g’, ‘i’ and ‘k’ (figures 6-7). Such phases of increased instability in seasonality (high amplitude of obliquity) and low variability in

heat (low amplitude of eccentricity) (Berger, 1990) may have advantaged the Mediterranean sclerophyllous plants competing with other ecosystems within opening low altitude landscapes during colder periods. Mediterranean sclerophyllous ecosystems were widely developed in the Southern Italian Peninsula

between 2.6 and 1.2 Ma as illustrated by the Croton and Camerota successions (figure 6). Pollen records from Croton and Montalbano Jonico document a similar palaeoclimatic evolution to those from Camerota and Vallo di Diano although their sedimentary context differs. The younger records, Montalbano Jonico and Vallo di Diano, exhibit a distinct retreat of the Mediterranean sclerophyllous plants (Combourieu-Nebout *et al.*, 2015). This retreat may be considered as a consequence of the mid-Pleistocene revolution (at about 1 Ma) during which prevalent 41 kyr glacial-interglacial cycles were replaced by 100 kyr ones (Head & Gibbard, 2005). As emphasized by Leroy (2007) and Tzedakis (2007), the relative shortness of glacials (although frequently repeated) compared to the length of interglacials before the mid-Pleistocene revolution may have advantaged the Mediterranean sclerophyllous plants in their expansion. Subsequently, during the last 900 ka, this expansion may have been slowed down by the significantly increased length of glacials with respect to interglacials (Leroy, 2007; Tzedakis, 2007). The Rhône Delta (Camargue) is rich in pollen records showing close and almost continuous climatostratigraphic relationships with the oxygen isotope curve of the GISP2 ice-core (figure 8). Percentages of Mediterranean sclerophyllous plants show episodic maxima in the lower part of the series which are clustering after 5,000 years cal. BP, the highest ones of which (mostly composed of *Quercus ilex*-type) precede, by more than 2,000 years the onset of human activity dated at 3245 years cal. BP in the area (figure 8) (Arnaud-Fassetta *et al.*, 2000). This is in agreement with the observations in the nearby Languedoc by Jalut *et al.* (2009) who propose some aridification process since 5,500 years cal. BP. The new Camargue data contribute to the debate on the climatic vs. anthropogenic forcing of the recent spreading of Mediterranean sclerophyllous plants (Beaulieu *et al.*, 2005). A similar contrast in the representation of Mediterranean sclerophyllous plants is obvious in Southern Spain between the early mid-Pleistocene (Joannin *et al.*, 2011) and the Holocene (Combourieu-Nebout *et al.*, 2009). As in the case of steppes, the development of Mediterranean sclerophyllous plants is probably first due to climatic forcing and then accentuated by anthropogenic pressure. One must note that the last 50 kyrs correspond to high amplitude of obliquity and low amplitude of eccentricity

(figure 7; Laskar *et al.*, 2004). As an additional argument, we emphasize that *Olea* pollen is abundant in the youngest records from 92K08 and 92K04 cores (location in figure 5). These results highlight that pollen analyses at high time resolution are strongly needed.

The evolution of Mediterranean vegetation during the last 23 Ma can be summarized as follows: surface reduction of some plant ecosystems was counterbalanced by the spread of other ones: *Avicennia* mangrove vs. *Glyptostrobus* swamps, evergreen subtropical forests vs. Mediterranean sclerophyllous ecosystems, herb ecosystems vs. *Artemisia* steppes, and lastly mesophilous forests vs. *Artemisia* steppes during climatic cycles.

Climatic evolution

The climatic evolution of the Mediterranean region can be synthetically subdivided into three major phases:

- During the entire Miocene, the early Pliocene and the beginning of late Pliocene (i.e., from 23 to 3.37 Ma), a climatic rhythm existed with some seasonal dryness that could vary according to age and geography; low amplitude in seasonal temperature variation is also assumed in a subtropical context (Bessedik, 1984; Jiménez-Moreno & Suc, 2007; Jiménez-Moreno *et al.*, 2007);
- The time interval 3.37 – 2.6 Ma can be regarded as a transitional period characterized by the emergence of a Mediterranean seasonal rhythm with summer drought and cooler winters (Suc, 1984; Popescu *et al.*, 2010);
- From 2.6 Ma, the earliest glaciations in the Northern Hemisphere caused generalized dryness and colder conditions during glacials with highly contrasting seasons. On the contrary, moister and warmer conditions developed during interglacials. Such climatic trends were repeated during secondary fluctuations (Suc, 1978; Combourieu-Nebout *et al.*, 2000).

A strong North-South gradient was continuously superimposed on this general context, characterized by a southward dryness and temperature increase during warmer periods, and a decreasing climatic contrast during colder periods (Suc *et al.*, 1995; Jiménez-Moreno & Suc, 2007). Palaeoclimatic quantifications allow an estimation of this dual

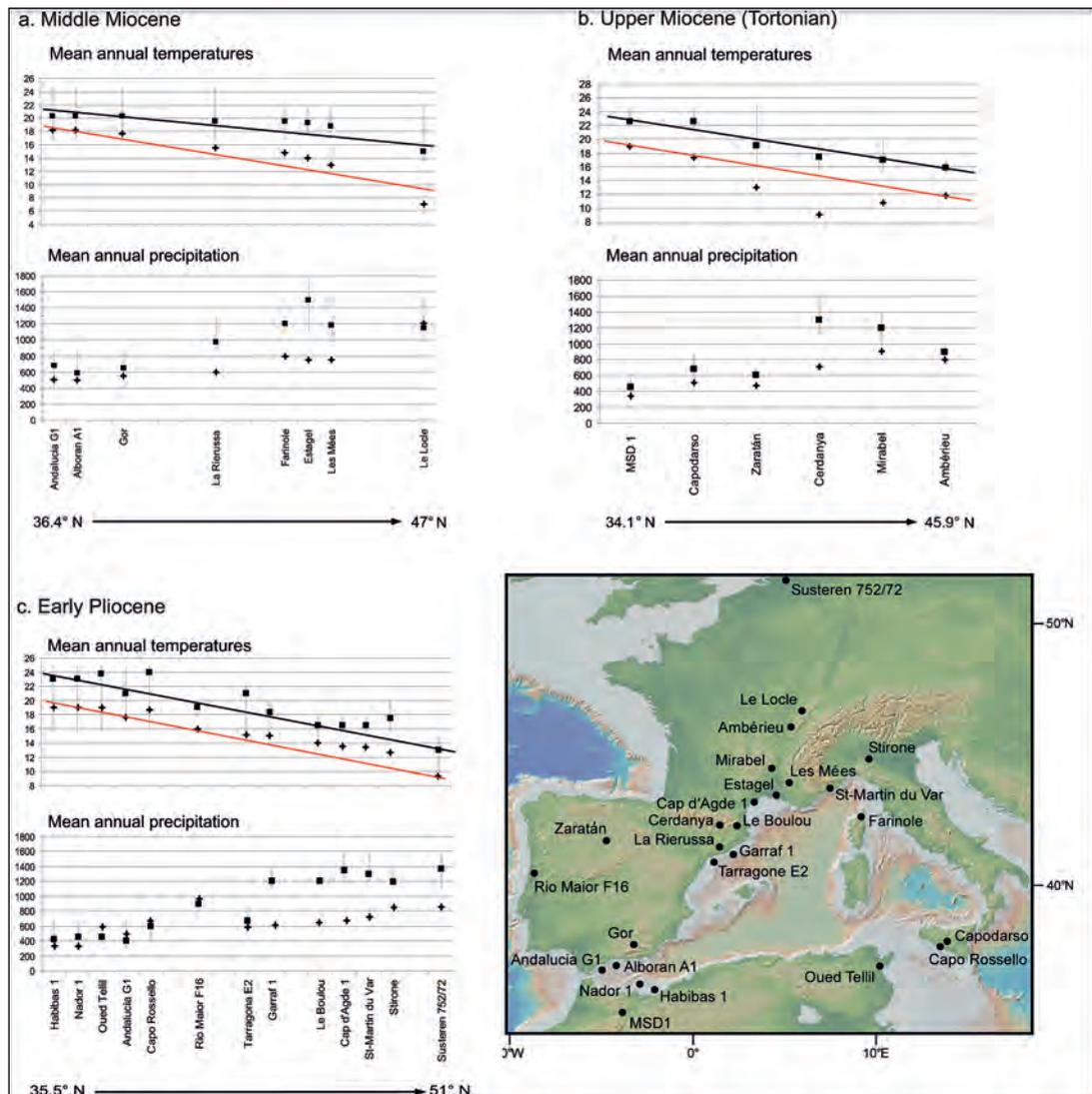


Figure 9 – Climatic reconstructions from pollen data (climatic interval and most likely value) in Western Europe and Mediterranean region showing the gradients of temperature (mean annual temperature in °C) and precipitation (mean annual precipitation in mm) for (a) the middle Miocene (Langhian/Serravallian, ~14 – 15 Ma), (b) the late Miocene (Tortonian, ~10 Ma), (c) the early Pliocene (Zanclan, ~5.3 – 5 Ma). Modern values are indicated by a cross to show the differences between modern and past latitudinal gradients (modified from Fauquette *et al.*, 2007).

gradient, in humidity and temperature, over time (Fauquette *et al.*, 2007). However, the precipitation seasonality is not quantified through this method.

The results of the climatic quantification based on pollen samples covering the middle Miocene period (15.97 – 11.63 Ma) show that mean annual temperatures (MAT) were higher than today at all sites (~2 to 8°C higher) and that mean annual precipitation (MAP) was higher than today in Southern France, Corsica and North Eastern Spain (between 400 mm and 700 mm higher) and almost equivalent to modern values (maximum 200 mm higher) in Southwestern Europe (figure 9a; Fauquette *et al.*, 2007). From North to South, annual temperatures increased but annual precipitation

decreased. The thermic gradient was clearly weaker than the modern one. On the basis of the reconstructed values from pollen data, the thermic gradient in Western Europe is estimated to have been around 0.48°C per degree in latitude during the middle Miocene (Fauquette *et al.*, 2007).

During the Tortonian (11.63 – 7.24 Ma), the climate was warm and humid in Northwestern Europe (MAT 4 to 9°C and MAP 100 to 600 mm higher than today) and warm and dry in the South Mediterranean region (MAT 3 to 4°C higher and MAP less than 200 mm higher than today) (figure 9b). The climatic estimates show that the North-South climatic gradient that existed during the Tortonian was similar to that of the present-day, with increasing

temperature and decreasing precipitation, but with higher temperatures. On the basis of the reconstructed MAT, Fauquette *et al.* (2007) showed that the thermic gradient was around 0.6°C per degree in latitude.

During the earliest Pliocene (5.3 – 5 Ma), the climatic reconstructions show that the average climate was warm and humid in Europe and the North Mediterranean region (MAT 1 to 4°C and MAP 400 to 700 mm higher than today), and warm and dry in the South Mediterranean region (1 to 5°C warmer and at least as dry as today) (figure 9c; Fauquette *et al.*, 1998a, 1999, 2007; Fauquette & Bertini, 2003). A North-South climatic gradient existed at the beginning of the Pliocene with, as today, increasing temperatures and decreasing precipitation. The thermic gradient is estimated to have been around 0.6°C per degree in latitude (Fauquette *et al.*, 1999, 2007).

Our results thus confirm the existence of a North to South temperature gradient and a South to North precipitation gradient during the Neogene, but it appears that clearly the thermic gradient changed through time. Our results place the transition from the weak thermic gradient of the middle Miocene to the modern-like gradient of the Pliocene during the late Miocene, just before or during the Tortonian. The precipitation gradient was more pronounced during the Neogene than it is today. The transition to the modern gradient seems to have occurred during the lower Pleistocene, at the time of the earliest Northern Hemisphere glacial-interglacial cycles.

The climate of these first cycles has been reconstructed based on the Semaforo pollen sequence (lower part of the Crotona series: figures 5-6; Combourieu-Nebout, 1993) which covers the period between 2.46 and 2.11 Ma, i.e. nine glacial/interglacial cycles (Klotz *et al.*, 2006). Our estimates indicate higher temperatures and precipitation than today during interglacials (MAT ~3°C higher, MAP 500 mm higher), but temperatures were equivalent to or lower than today and precipitation equivalent to modern levels during glacials. Moreover, throughout consecutive interglacials, a trend toward a reduction in annual and winter temperatures and toward higher seasonality is observed. During consecutive glacials, a trend toward a reduction in all temperature parameters is evident. Finally, the climatic amplitudes of the interglacial-glacial transitions progressively increased through time (Klotz *et al.*, 2006). In the Rhône Delta,

the last spreading of Mediterranean sclerophyllous plants due to climate significantly preceded the onset of human activity.

History of some emblematic plant taxa

This synthesis would not be complete without considering the biogeographical history of some woody taxa. As a complement to the reviews published by Biltekin *et al.* (2015) and Magri *et al.* (2017), we pay attention to three taxa, the behaviour of which over time may significantly complete our understanding of the history of peri-Mediterranean vegetation and the onset of the modern ecosystems.

Microtropis fallax Pitard (Celastraceae)

This pollen grain is one of the few to benefit from identification at the species level because its morphology is very specific within the genus *Microtropis* and itself within the Celastraceae family, as argued by Lobreau-Callen & Suc (1972). That fact should not be lost by Bertini & Martinetto (2011: p. 240) in their claim that the correct identification of this taxon may require observation by SEM. Although we have SEM photographs, their publication is of little value in the identification of pollen of *Microtropis fallax* because the decisive characters concern the inner structure of the pollen membrane and not its surface ornamentation. The species is rarely but continuously recorded around the entire Mediterranean Sea *s.l.* (figure 1) from the early Miocene to early Pleistocene inclusive (table 2) (detailed distribution in theses n° 2-4-5-6-7-9-10-13-14-16-17-21-23-25-26-29: table 1). Today, *Microtropis fallax* is confined to two localities from Vietnam (Merrill & Freeman, 1940) where it is a constituent of the evergreen broad-leaved forest living under warm climate with dry summer (3 months) and very moist autumn, strongly influenced by the nearby sea (Vidal, 1960). It can be hypothesized that *M. fallax* participated with Mediterranean sclerophyllous plants within ecosystems adapted to dry soils during the Miocene and early Pliocene, then disappeared when the temperature fall became too intense. *M. fallax* is not reported in the European macrofloras that are mainly documenting the

moister forest ecosystems. Its absence may be explained by its ecological requirements for seasonally dry environments.

Zelkova (Ulmaceae)

The history of *Zelkova* was reported at the Northeastern Mediterranean scale by Biltekin *et al.* (2015). The recent discovery of the living plant in Sicily (*Z. sicula* di Pasquale, Garfi & Quézel; di Pasquale *et al.*, 1992; Quézel *et al.*, 1993) requires us revisit its pollen records in the Northwestern Mediterranean region. Follieri *et al.* (1986) provided evidence of its last record in pollen successions from the Rome area at about 31,000 years BP. Recently, two offshore cores provided long pollen records, PRGL1-4 in the Gulf of Lions (Suc *et al.*, in progress) and PRAD1-2 near the Gargano Peninsula (thesis n° 12: table 1) (figure 5). In the PRGL1-4 core, *Zelkova* occurs during each warm phase whatever its intensity, accompanied by *Pterocarya*, up to the end of the Last Interglacial (ca. 70 ka). They are both absent from all the colder phases since 500 ka, and that shows their extreme frailty during the recent glacial-interglacial cycles. In the PRAD1-2 core, at a latitude closer to Sicily, they are both present during the Last Interglacial and recorded episodically during the Last Glacial and the Holocene up to 6,000 years cal. BP., a little younger age than considered by Magri *et al.* (2017), suggesting its elimination in the Gargano Peninsula was caused by Man. Such recent evidence supports the continued survival of *Zelkova* up until today in Sicily. Quézel *et al.* (1993) were surprised by the modern occurrence of *Zelkova* in Sicily. Surprising too is the present-day absence of living remnants of *Pterocarya* in the Central Mediterranean region.

Cedrus (Pinaceae)

Three species are now accepted within the *Cedrus* genus: *C. deodara* (Roxb. Ex D. Don) G. Don, *C. atlantica* (Endl.) Manetti ex Carrière, and *C. libani* A. Rih. (The Plant List, 2013). These species live today in disjunct distribution areas (Quézel, 1998): *C. deodara* in the Himalayas realm, from Afghanistan to Nepal; *C. atlantica* in Northern Africa (Morocco and Algeria); *C. libani* in the Eastern Mediterranean region (Turkey to Lebanon) including *C. brevifolia* (Hook. f.) Henry, a taxon restricted to Cyprus (figure 10). Such

a distribution has never been successfully explained. According to molecular clock estimates, *C. deodara* diverged at about 55 Ma, *C. atlantica* between 20 and 17 Ma while *C. libani* and *C. brevifolia* separated between 8 and 5 Ma (Qiao *et al.*, 2007).

A first synthesis of the history of *Cedrus* was attempted by Pons (1998) despite only a limited documentation of macroremains and insufficient information from pollen records. However, the ancient origin (Lower Cretaceous?) of the genus seems to be established as attested by the occurrence of some *Cedrus*-like pollen grains in Upper Cretaceous deposits from central France (Bassil *et al.*, 2016). The *Cedrus* bisaccate pollen is easily identifiable thanks to the jointed shape of its air-sacs and thickness of its cappa (Van Campo-Duplan, 1950) and the long walls of the large alveoli of the air-sacs (Sivak, 1975). Such an homogenous pollen morphology makes it difficult to identify isolated pollen grains at the species level for which Aytug (1961), however, indicated some distinctive characters: slightly thicker cappa in *C. deodara*, thinner cappa in *C. atlantica*, and with lateral crests in *C. libani*. In addition, the longest walls of the large alveoli of the air-sacs can be observed in *C. deodara*.

Now we have at disposal enough high-quality pollen data to reconstruct a reliable history of *Cedrus* for the Late Cenozoic, particularly for the Mediterranean region *s.l.* A thorough review of Quaternary *Cedrus* records (pollen grains and macroremains) in Southern Europe was provided by Magri (2012) and completed by Magri *et al.* (2017), leading to a reconstruction of its history around the Mediterranean Basin. A few *Cedrus* pollen grains have been recorded on both sides of the Arctic Ocean, in the New Siberian Islands (Suan *et al.*, 2017) and the Mackenzie Delta (Salpin *et al.*, accepted) where it confirms a first presence, observed by Rouse & Srivastava (1972), during cooler phases surrounding the early Eocene Climatic Optimum, i.e. at 58 – 54 Ma and 50 – 38 Ma (Suc, unpublished). These findings reveal a high potential on the American and Eurasian continents for unravelling the history of *Cedrus* (figure 10).

North America

The Cenozoic history of *Cedrus* in North America is poorly documented: about ten localities are reported by Thompson (1991) and Graham (1999), mostly in the Western

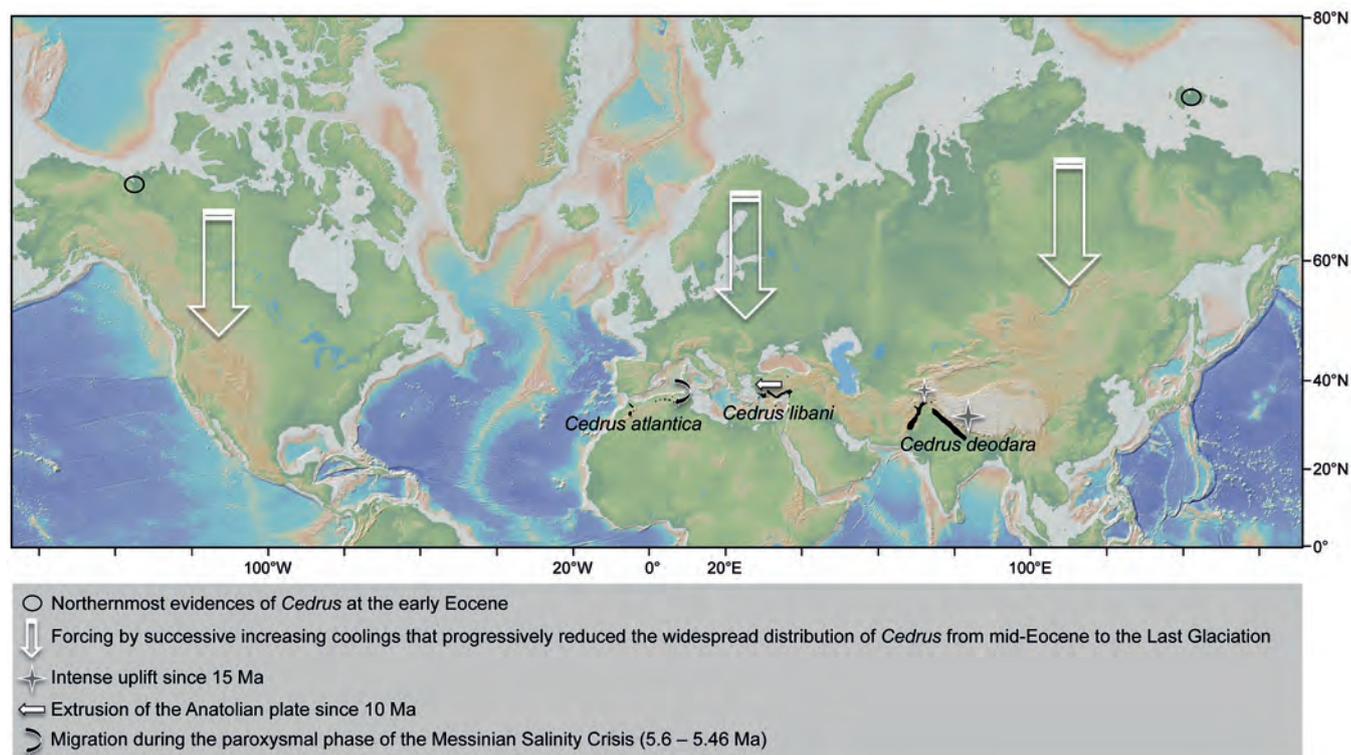


Figure 10 – North planisphere showing (1) the present-day distribution (in black) of the three living species of *Cedrus*, (2) the highest latitudinal places where the genus is recorded from early Eocene deposits, (3) the climatic forcing causing its weakening and surface regression, and (4) the intense geodynamic events which could be at the origin of the present refuges.

USA along the Rocky Mountains, the most important of them concerning the late Miocene (Leopold & Denton, 1987) and the youngest the mid-Pliocene (Graham, 1999). The conditions and timing of the extinction of *Cedrus* from North America are enigmatic. Is there some relationship with the North-South alignment of the Rocky Mountains? Was the competition too hard with *Tsuga* still alive on the two sides of the continent?

Eastern Asia

The history of *Cedrus deodara*, today restricted to the southern slope of the Himalayas, is better constrained (figure 10). According to Hsü (1983), *Cedrus* seems to have been widespread during the Paleogene (from the Sakhalin Island to Inner Mongolia and Eastern China) and Miocene (from the Tibet Plateau to Eastern China). It has also been recorded from the early Miocene of Southern Myanmar (Popescu, unpublished). Hsü (1983) showed the restriction of *Cedrus* to the Tibet Plateau during the Pliocene and early Pleistocene and discussed its migration to the southern slopes of the Himalayas during the Pliocene. However, *Cedrus* could have occupied a larger area on both sides of

the Himalayas before the uplift of the Tibet Plateau. Uplift started in the mid-Eocene, with repeated strong phases, mainly in the early Oligocene and since the mid-Miocene (15 Ma; Wang *et al.*, 2012), during which time *Cedrus* was eliminated from the northern part of the mountain chain. *Cedrus* persisted in Southwestern China up until the late Pliocene from where it was probably eliminated by the onset of dry winters and early springs (Zhou *et al.*, 2018). In addition, it cannot be excluded that this cedar may have had a larger extent to the West according to the occurrence of some pollen grains close to those of *C. deodara* up to the early Pliocene in the Northwestern Mediterranean region. Accordingly, a reduction of area similar to that of *Cathaya* and *Tsuga* may have affected this species.

Western Asia

Biltekin *et al.* (2015) assume that the early to mid-Miocene cedar from Anatolia refers to the *C. libani* – *C. brevifolia* lineage while the late Miocene – early Pliocene cedar is referable to *C. libani*. They show that *Cedrus* continuously inhabited the Anatolian reliefs up until the development of *Artemisia* steppes

that probably fragmented the tree populations. Maybe the Middle East cedar resulted from an isolation process of the Anatolian Peninsula forced by intense tectonic extrusion since ca. 10 Ma (figure 10; Barka, 1992; Meulenkamp & Sissingh, 2003; Jolivet *et al.*, 2006). During the late Miocene, propagation of the North Anatolian fault halted, that resulted in relief uplift (Armijo *et al.*, 1999; Karacaş *et al.*, 2018). This hypothesis is supported by spreading of *Cedrus* pollen in late Messinian sediments from the Dardanelles Strait (Melinte-Dobrinescu *et al.*, 2009). It is also consistent with the proposed age of genetic divergence of *C. libani* between 8 and 5 Ma (Qiao *et al.*, 2007).

Located at the junction between the Middle East and Asian realms, the South Caucasus area (Georgia) displays a dual history of *Cedrus*, mainly based on pollen grains, since the mid-Eocene. A fossil species and probably *C. deodara* and *C. libani* co-existed from the latest Miocene to mid-Pleistocene (Shatilova *et al.*, 2011). *C. atlantica* is also indicated by the same authors as present during the late Miocene and early Pliocene. *C. deodara* would have persisted in the South Caucasus area up to the Last Glaciation (Shatilova *et al.*, 2011) and is replaced today by re-introduced *C. libani* (Denk *et al.*, 2001). This illustrates how complex the history of *Cedrus* is in Eurasia due to the co-existence of fossil species and the emergence of the modern ones; the history is arduous to decipher because of the lack of fossil macroremains and difficulty in distinguishing the species using pollen morphology alone.

Europe and North Africa

The history of cedar in Europe is also complex. *Cedrus* was pointed out in relation to the occurrence of Mediterranean massifs since the Oligocene (Fauquette *et al.*, 2015), that confirms its ancient presence on the continent (Ferguson, 1967). In Southern France (Languedoc), a rich early Pliocene assemblage suggests the existence of a dominant fossil *Cedrus* species, indicated by a coarser pollen grain (with thick cappa and dense alveolate network in the air-sacs) (Suc, 1981), consistent with the assumption of Pons (1964). In addition, several other pollen grains show a morphology close to that of *C. atlantica* and rare specimens are similar to *C. deodara*. Progressively, *Cedrus* disappeared during the Neogene from the higher latitudes to survive

at lower latitudes, especially in some islands (Corsica, Sardinia) and the Hellenic, Italian and Iberian peninsulas where the species *C. atlantica* prevailed and persisted in this area up to the mid-Pleistocene (figure 10). Abundant pollen data from the Moroccan depression between the Rif and Atlas mountains and from the Chelif Basin in Algeria, do not show the occurrence of *Cedrus* during the Tortonian and early Messinian (thesis n° 2, table 1; Chikhi, 1992). First occurrences of cedar in North Africa are indicated in the latest Messinian (i.e. during the desiccation phase of the Mediterranean) and earliest Zanclean in West Morocco (thesis n° 28, table 1; Warny *et al.*, 2003) and the early Pliocene of Northern Tunisia (thesis n° 24, table 1) and Northern Morocco (Jiménez-Moreno & Fauquette, unpublished). We can hypothesize that the paroxysmal desiccation phase of the Messinian Salinity Crisis (5.6 – 5.46 Ma; Bache *et al.*, 2015) offered *Cedrus* the opportunity to migrate to North Africa, maybe from the Sardinian highlands considering the large amount of cedar pollen (including *C. atlantica*) in latest Messinian – earliest Zanclean deposits offshore of this island (Popescu *et al.*, 2015). A second possibility is migration from the Calabrian and/or Sicilian mountains (Suc and Bessais, 1990; Fauquette *et al.*, 2006), despite the substantial distance to cross (figure 10). Contrasting with the hypothesis of Qiao *et al.* (2007) and Alba-Sánchez *et al.* (2018), migration of *Cedrus* to North Africa was probably impossible via the Alboran domain because it was partly covered by oceanic waters during the paroxysm of the Messinian Salinity Crisis (Bache *et al.*, 2012, 2015) probably because of the pre-existence of the Gibraltar Strait (Capella *et al.*, 2018). As a last hypothesis, *Cedrus* could have already existed, albeit not significantly, in the Rif Mountains (a pollen grain was recorded in the Tortonian sediments of the Irhachâmene section, in Northern Morocco; Achalhi *et al.*, 2016) and would have benefited from the closure of the Rifian corridor at about 7 Ma (Capella *et al.*, 2018) for colonizing the Middle and Tell Atlas mountains (figure 10). In this particular case, movement of *Cedrus* into North Africa could have occurred prior to the Messinian Salinity Crisis, and would have been assisted by the Rif orogen (Capella *et al.*, 2017). In the Alboran Sea, there is weak evidence of *Cedrus* pollen offshore Algeria and Morocco in the latest Pliocene (Suc, 1989; Feddi *et al.*, 2011) while it is rarely recorded

in Southern Spain since the mid-Miocene (thesis n° 17, table 1; Jiménez-Moreno *et al.*, 2010; Suc, unpublished). This hypothesis, supported by new data, offers reliable solutions to the questions asked by Magri (2012) and Magri *et al.* (2017). Especially, it provides robust information because most of the pollen data come from prodeltaic sediments forced by river supply and undisturbed by long-distance wind transport, suspected to have biased some late Quaternary European lacustrine records (Magri & Parra, 2002; Magri, 2012; Magri *et al.*, 2017). Otherwise, the persistence of *Cedrus* in Southern Spain during the late Pleistocene is still debated (Postigo-Mijarra *et al.*, 2010; Joannin *et al.*, 2011; Alba-Sánchez *et al.*, 2018).

Once established in Morocco, *Cedrus* was helped by the uplifting Rif Mountains that peaked during the Pliocene (Romagny *et al.*, 2014) and led, at mid to high altitude, to wetter and cooler climatic conditions more suitable for this conifer. *Cedrus atlantica* was probably saved from extinction by its migration from Europe to North Africa which offered new habitats protecting it from the forthcoming glacials (figure 10), especially from those of the late Pleistocene which decimated the European cedar populations and made the North African ones highly unstable (Cheddadi *et al.*, 2009). *Cedrus* almost disappeared during medieval times from most of the pollen records, indicating its regression to its present-day stands on mountain crests in the Rif and Atlas (Muller *et al.*, 2015).

To summarize, it appears that the greatly disconnected geographic distribution of *Cedrus* species mainly results from the progressive but unavoidable restriction of their habitat area caused by decreasing temperatures in the Northern Hemisphere (figure 10). However, it seems that the three surviving species may have been saved by strong geodynamic events: uplift of the Himalayas (including the Tibet Plateau) for *C. deodara*, extrusion of the Anatolian Peninsula for *C. libani*, and brief desiccation of the Mediterranean Sea and maybe Rif orogen for *C. atlantica* (figure 10). Maybe the geodynamical passive the North American craton did not provide sufficient mountain habitats and boost enough cedar populations there to allow its survival during the Northern Hemisphere glaciations.

Conclusion

This review shows how much high quality pollen records are needed for reliable past reconstructions of flora, vegetation and climate. In this synthesis, the pollen data show that large number of thermophilous (from megatherm to mesotherm) and hygrophilous taxa successively disappeared from the Mediterranean area throughout the Neogene. However, the great plant biodiversity was not really affected because plant extinctions were rapidly balanced by diversification of new taxa, especially among herbs and shrubs, that maintained the region as an hotspot of plant diversity (Médail & Quézel, 1997; Médail & Myers, 2004).

The North Mediterranean plant ecosystems have been deeply modified during the last 23 Ma, evolving from forest conditions to open landscapes: *Avicennia* mangrove disappeared, *Glyptostrobus* swamps disappeared later too, Mediterranean sclerophyllous ecosystems replaced subtropical evergreen forests, and lastly *Artemisia* steppes alternated with mesophilous forests during glacial-interglacial cycles. In contrast, the South Mediterranean plant ecosystems continuously sustained an open structure of vegetation with subdesertic associations where the *Avicennia* mangrove persisted up to the early Pliocene before invasion by the *Artemisia* steppe. The Mediterranean sclerophyllous plants, already present in the early Miocene, benefited first from the extinction of thermophilous-hygrophilous elements, then fluctuated in relation with temperature variations. They appear, however, to have been advantaged during some phases of high instability in seasonality (high amplitude of obliquity) and low variability in heat (low amplitude of eccentricity). Before its regional extinction, *Microtropis fallax* can be regarded as a reliable indicator of primitive Mediterranean sclerophyllous populations. At the scale of the whole Late Cenozoic, plant extinctions appear to have been mostly driven along a North-South latitudinal gradient despite some influence of longitude effects (e.g. diversification of rainfall). This general process cannot hide more complex modes that the detailed study of Quaternary glacials-interglacials allows us to decipher (Magri *et al.*, 2017). These include the protective or destructive effects of peculiar geographic situations (e.g. some azonal and irregular strengthening of continental ice during glacials; Tzedakis *et al.*, 2013) or

progressively acquired ability of some plants or ecosystems to survive in hard conditions (Svenning *et al.*, 2015).

Climatic interpretation of pollen records and their quantification in terms of palaeoclimate parameters emphasize a latitudinal contrast in temperature and in humidity/dryness, the thermic latitudinal gradient being characterized by a significant increase in the late Miocene towards its modern value. Characterized by elevated temperatures and some seasonality in dryness from 23 to 3.37 Ma, climate evolved with cooler winters and drought concentrated in summers when earliest glacials occurred at 2.6 Ma with generalized dryness and colder conditions alternating with moister and warmer conditions during interglacials. The present-day refuges of some mesophilous taxa, such as the “climate relicts” *Zelkova* and *Pterocarya*, may be considered as representative of this highly contrasted history, both from a biogeographical and climatic point of view. The desiccation phase of the Messinian Salinity Crisis did not severely impact the region but forced the subdesertic elements to momentarily migrate northward (Fauquette *et al.*, 2006; Popescu *et al.*, 2007) and offered cedar the opportunity to reach North Africa. The present-day patchy distribution of *Cedrus* seems to have been influenced by geodynamic events, which offered opportunities to persist, despite repeated coolings.

Acknowledgements

We express a grateful tribute to Pierre Quézel who still supported our researches with enthusiasm and significantly contributed to them by providing so much information and advices. Some data were provided by E. Russo Ermolli, and information by A. Graham and R.S. Thompson. Since the 1970's, our investigations have been supported and funded by many national (IFB, CNRS, ANR, MISTRALS, Actions Marges, PhD theses) and international (ESF, PROMESS, PhD theses) programs in addition to academic (Universities of Montpellier II and Lyon I) and private support (TOTAL). Many botanical identifications of pollen grains were possible thanks to (1) the use of the Montpellier modern pollen collection (ISEM) and to the continuous availability of its ex-manager J. Chambon, and (2) the willingness of several

herbariums (Montpellier, Lyon, Geneva and Paris) to provide flowers for reference pollen. Two anonymous reviewers are particularly thanked for their constructive comments, which significantly improved the manuscript. Dr Keith Richards is warmly acknowledged for editing the English text. This paper is the ISEM contribution n°2018-109 SUD.

References

- Achalhi M., Münch P., Cornée J.-J., Azdimousa A., Melinte-Dobrinescu M., Quillévéré F., Drinia H., Fauquette S., Jiménez-Moreno G., Merzeraud G., Ben Moussa A., El Kharim Y. & Feddi N., 2016. The late Miocene Mediterranean-Atlantic connections through the North Rifian Corridor: New insights from the Boudinar and Arbaa Taourirt basins (northeastern Rif, Morocco). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 459: 131-152.
- Alba-Sánchez F., Abel-Schaad D., López-Sáez J.A., Sabariego Ruiz S., Pérez-Díaz S. & González-Hernández A., 2018. Paleobiogeografía de *Abies* spp. y *Cedrus atlantica* en el Mediterráneo occidental (península ibérica y Marruecos). *Ecosistemas*, 27, 1: 26-37.
- Armijo R., Meyer B., Hubert A. & Barka A., 1999. Westward propagation of the North Anatolian fault into the northern Aegean: Timing and kinematics. *Geology*, 27: 267-270.
- Arnaud-Fassetta G., Beaulieu J.-L. de, Suc J.-P., Provansal M., Williamson D., Leveau P., Landuré C., Gadel F., Aloisi J.-C., Giresse P., Oberlin C. & Duzer D., 2000. Evidence for an early land use in the Rhône delta (Mediterranean France) as recorded by late Holocene fluvial paleoenvironments (1640-100 B.C.) *Geodyn. Acta*, 13: 377-389.
- Aytug B., 1961. Étude des pollens du genre Cèdre (*Cedrus* Link.). *Pollen et Spores*, 3, 1: 47-54.
- Bache F., Popescu S.-M., Rabineau M., Gorini C., Suc J.-P., Clauzon G., Olivet J.-L., Rubino J.-L., Melinte-Dobrinescu M.C., Estrada F., Londeix L., Armijo R., Meyer B., Jolivet L., Jouannic G., Leroux E., Aslanian D., Dos Reis A.T., Mocochain L., Dumurdžanov N., Zagorchev I., Lesić V., Tomić D., Çağatay M.N., Brun J.-P., Sokoutis D., Csato I., Uçarkus G. & Çakir Z., 2012. A two-step process for the reflooding of the Mediterranean after the Messinian Salinity Crisis. *Bas. Res.*, 24: 125-153.
- Bache F., Gargani J., Suc J.-P., Gorini C., Rabineau M., Popescu S.-M., Leroux E., Do Couto D., Jouannic G., Rubino J.-L., Olivet J.-L., Clauzon G., Dos Reis A.T. & Aslanian D., 2015. Messinian evaporite deposition during sea level rise in the Gulf of Lions (Western Mediterranean). *Mar. Pet. Geol.*, 66: 262-277.
- Bachiri Taoufiq N., Bahroun N. & Suc J.-P., 2008. Les environnements continentaux du corridor rifain (Maroc) au Miocène supérieur d'après la palynologie. *Geodiversitas*, 30, 1: 41-58.
- Barka A.A., 1992. The North Anatolian fault zone. *Ann. Tectonicae*, 6: 164-195.
- Barrón E., Rivas-Carballo R., Postigo-Mijarra J., Alcalde-Olivares C., Vieira M., Castro L., Pais J. & Valle-Hernández M., 2010. The Cenozoic

- vegetation of the Iberian Peninsula: A synthesis. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162: 382-402.
- Barrón E., Postigo-Mijarra J. & Casas-Gallego M., 2016. Late Miocene vegetation and climate of the La Cerdanya Basin (eastern Pyrenees, Spain). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 235: 99-119.
- Bassil J., Naveau A., Fontaine C., Grasset L., Bodin J., Porel G., Razack M., Kazpard V. & Popescu S.-M., 2016. Investigation of the nature and origin of the geological matrices rich in selenium within the Hydrogeological Experimental Site of Poitiers, France. *C. R. Geoscience*, 348: 598-608.
- Beaudouin C., Suc J.-P., Acherki N., Courtois L., Rabineau M., Aloïsi J.-C., Sierro F.J. & Oberlain C., 2005a. Palynology of the northwestern Mediterranean shelf (Gulf of Lions): First vegetational record for the last climatic cycle. *Mar. Pet. Geol.*, 22, 6-7: 845-863.
- Beaudouin C., Suc J.-P., Cambon G., Touzani A., Giresse P., Pont D., Aloïsi J.-C., Marsset T., Cochon P., Duzer D. & Ferrier J., 2005b. Present-day rhythmic deposition in the Grand Rhône prodelta (NW Mediterranean) according to high-resolution pollen analyses. *Journ. Coast. Res.*, 21: 292-306.
- Beaudouin C., Suc J.-P., Escarguel G., Arnaud M. & Charmasson S., 2007. The significance of pollen signal in present-day marine terrigenous sediments: The example of the Gulf of Lions (western Mediterranean Sea). *Geobios*, 40: 159-172.
- Beaulieu J.-L. de, Miras Y., Andrieu-Ponel V. & Guiter F., 2005. Vegetation dynamics in northwestern Mediterranean regions: Instability of the Mediterranean bioclimate. *Plant Biosyst.*, 139: 114-126.
- Berger A., 1990. Paleo-insolation at the Plio-Pleistocene boundary. *Paléobiol. cont.*, 17: 1-24.
- Bertini A., 2010. Pliocene to Pleistocene palynoflora and vegetation in Italy: State of the art. *Quat. Intern.*, 225: 5-24.
- Bertini A. & Martinetto E., 2011. Reconstruction of vegetation transects for the Messinian–Piacenzian of Italy by means of comparative analysis of pollen, leaf and carpological records. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 304: 230-246.
- Bessais E. & Cravatte J., 1988. Les écosystèmes végétaux pliocènes de Catalogne méridionale. Variations latitudinales dans le domaine nord-ouest méditerranéen. *Geobios*, 21, 1: 49-63.
- Bessedik M., 1981. Une mangrove à *Avicennia* L. en Méditerranée occidentale au Miocène inférieur et moyen. Implications paléogéographiques. *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. II, 293: 469-472.
- Bessedik M., 1983. Le genre *Buxus* L. (*Nagyipollis* Kedves 1962) au Tertiaire en Europe occidentale : évolution et implications paléogéographiques. *Pollen et Spores*, 25, 3-4: 461-486.
- Bessedik M., 1984. The early Aquitanian and upper Langhian – lower Serravallian environments in the Northwestern Mediterranean region. *Paléobiol. cont.*, 14, 2: 153-179.
- Bessedik M. & Cabrera L., 1985. Le couple récif-mangrove à Sant Pau d'Ordal (Vallès-Penedès, Espagne), témoin du maximum transgressif en Méditerranée nord-occidentale (Burdigalien supérieur-Langhien inférieur). *Newsl. Stratigr.*, 14, 1: 20-35.
- Biltekin D., Popescu S.-M., Suc J.-P., Quézel P., Jiménez-Moreno G., Yavuz N. & Çağatay M.N., 2015. Anatolia: A long-time plant refuge area documented by pollen records over the last 23 million years. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 215: 1-22.
- Brenac P., 1984. Végétation et climat de la Campanie du Sud (Italie) au Pliocène final d'après l'analyse pollinique des dépôts de Camerota. *Ecol. Médit.*, 10, 3-4: 207-216.
- Bruch A., 2004. The botanical and the morphological approach in Neogene palynology – a practical comparison. *Acta Palaeobot.*, 44, 1: 87-91.
- Cambon G., Suc J.-P., Aloïsi J.-C., Giresse P., Monaco A., Touzani A., Duzer D. & Ferrier J., 1997. Modern pollen deposition in the Rhône delta area (lagoonal and marine sediments), France. *Grana*, 36: 105-113.
- Capella W., Barhoun N., Flecker R., Hilgen F.J., Kouwenhoven T., Matenco L.C., Sierro F.J., Tulbure M.A., Yousfi M.Z. & Krijgsman W., 2018. Palaeogeographic evolution of the late Miocene Rifian Corridor (Morocco): reconstructions from surface and subsurface data. *Earth-Sci. Rev.*, 180: 37-59.
- Capella W., Matenco L., Dmitrieva E., Roest W.M.J., Hessels S., Hssain M., Chakor-Alami A., Sierro F.J. & Krijgsman W., 2017. Thick-skinned tectonics closing the Rifian Corridor. *Tectonophysics*, 710-711: 249-265.
- Cheddadi R., Fady B., François L., Hajar L., Suc J.-P., Huang K., Demarteau M., Vendramin G.G. & Ortu E., 2009. Putative glacial refugia of *Cedrus atlantica* deduced from Quaternary pollen records and modern genetic diversity. *J. Biogeogr.*, 36, 7: 1361-1371.
- Chikhi H., 1992. Une palynoflore méditerranéenne à subtropicale au Messinien pré-évaporitique en Algérie. *Géol. Médit.*, 19, 1: 19-30.
- Combourieu-Nebout N., 1990. Les cycles glaciaires-interglaciaires en région méditerranéenne de 2,4 à 1,1 Ma : analyse pollinique de la série de Crotone (Italie méridionale). *Paléobiol. cont.*, 17: 35-59.
- Combourieu-Nebout N., 1993. Vegetation response to upper Pliocene glacial/interglacial cyclicity in the central Mediterranean. *Quat. Res.*, 40: 228-236.
- Combourieu-Nebout N., Fauquette S. & Quézel P., 2000. What was the late Pliocene Mediterranean climate like: a preliminary quantification from vegetation. *Bull. Soc. géol. France*, 171, 2: 271-277.
- Combourieu-Nebout N., Bertini A., Russo-Ermolli E., Peyron O., Klotz S., Montade V., Fauquette S., Allen J., Fusco F., Goring S., Huntley B., Joannin S., Lebreton V., Magri D., Martinetto E., Orain R. & Sadori L., 2015. Climate changes in the central Mediterranean and Italian vegetation dynamics since the Pliocene. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 218: 127-147.
- Combourieu-Nebout N., Peyron O., Dormoy I., Desprat S., Beaudouin C., Kotthoff U. & Marret F., 2009. Rapid climatic variability in the west Mediterranean during the last 25 000 years from high resolution pollen data. *Clim. Past*, 5: 503-521.
- Cravatte J. & Suc J.-P., 1981. Climatic evolution of North-Western Mediterranean area during Pliocene and Early Pleistocene by pollen-analysis and forams of drill Autan 1. Chronostratigraphic correlations. *Pollen et Spores*, 23, 2: 247-258.
- Denk T., Frotzler N. & Davitashvili N., 2001. Vegetational patterns and distribution of relict taxa in humid temperate forests and wetlands of Georgia (Tanscaucasia). *Biol. J. Linn. Soc.*, 72: 287-332.

- Di Pasquale G., Garfi G. & Quézel P., 1992. Sur la présence d'un *Zelkova* nouveau en Sicile sud-orientale (Ulmaceae). *Bioscience méso-géén*, 8-9: 401-409.
- Erdtman G., 1952. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms (An Introduction to Palynology)*. Almqvist & Wiksell, Stockholm, 539 p.
- Fauquette S., Guiot J. & Suc J.-P., 1998a. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 144: 183-201.
- Fauquette S., Quézel P., Guiot J. & Suc J.-P., 1998b. Signification bioclimatique de taxons-guides du Pliocène méditerranéen. *Geobios*, 31, 2: 151-169.
- Fauquette S., Suc J.-P., Guiot J., Diniz F., Feddi N., Zheng Z., Bessais E. & Drivaliari A., 1999. Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 152: 15-36.
- Fauquette S. & Bertini A., 2003. Quantification of the northern Italy Pliocene climate from pollen data – evidence for a very peculiar climate pattern. *Boreas*, 32: 361-369.
- Fauquette S., Suc J.-P., Bertini A., Popescu S.-M., Warny S., Bachiri Taoufiq N., Perez Villa M.-J., Chikhi H., Subally D., Feddi N., Clauzon G. & Ferrier J., 2006. How much did climate force the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 238: 281-301.
- Fauquette S., Suc J.-P., Jiménez-Moreno G., Micheels A., Jost A., Favre E., Bachiri-Taoufiq N., Bertini A., Clet-Pellerin M., Diniz F., Farjanel G., Feddi N. & Zheng, Z., 2007. Latitudinal climatic gradients in Western European and Mediterranean regions from the Mid-Miocene (c. 15 Ma) to the Mid-Pliocene (c. 3.5 Ma) as quantified from pollen data. In: Williams M., Haywood A., Gregory J. & Schmidt D.N. (eds.), *Deep-time perspectives on climate change: Marrying the signal from computer models and biological proxies*, Micropaleontol. Soc., Geol. Soc. London, Spec. Publ.: 481-502.
- Fauquette S., Bernet M., Suc J.-P., Grosjean A.-S., Guillot S., van der Beek P., Jourdan S., Popescu S.-M., Jiménez-Moreno G., Bertini A., Pittet B., Tricart P., Dumont T., Schwartz S., Zheng Z., Roche E., Pavia G. & Gardien V., 2015. Quantifying the Eocene to Pleistocene topographic evolution of the southwestern Alps, France and Italy. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 412: 220-234.
- Feddi N., Fauquette S. & Suc J.-P., 2011. Histoire plio-pléistocène des écosystèmes végétaux de Méditerranée sud-occidentale: apport de l'analyse pollinique de deux sondages en mer d'Alboran. *Geobios*, 44: 57-69.
- Ferguson D.K., 1967. On the phytogeography of coniferales in the European Cenozoic. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 3: 73-110.
- Follieri M., Magri D. & Sadori L., 1986. Late Pleistocene *Zelkova* extinction in Central Italy. *New Phytol.*, 103: 269-273.
- González-Sampéris P., Leroy S.A.G., Carrión J.S., Fernández S., García-Antón M., Gil-García M.J., Uzquiano P., Valero-Garcés B. & Figueiral I., 2010. Steppes, savannahs, forests and phytodiversity reservoirs during the Pleistocene in the Iberian Peninsula. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162: 427-457.
- Graham A., 1999. *Late Cretaceous and Cenozoic history of North American vegetation*. Oxford University Press, New York – Oxford, 350 p.
- Grimm G.W. & Denk T., 2012. Reliability and resolution of the coexistence approach – A revalidation using modern-day data. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 172: 33-47.
- Grimm G.W., Bouchal J.M., Denk T. & Potts A., 2016. Fables and foibles: A critical analysis of the Palaeoflora database and the Coexistence Approach for palaeoclimate reconstruction. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 233: 216-235.
- Grootes P.M. & Stuiver M., 1997. Oxygen 18/16 variability in Greenland snow and ice with 10⁻³- to 10⁻⁵-year time resolution. *Journ. Geophys. Res.*, 102, C12: 26455-26470.
- Head M.J. & Gibbard P.L., 2005. Early-Middle Pleistocene transitions: An overview and recommendation for the defining boundary. In: Head M.J. & Gibbard P.L. (eds.), *Early-Middle Pleistocene Transitions: The Land-Ocean Evidence*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., 247: 1-18.
- Hou H.-Y., 1983. Vegetation of China with reference to its geographical distribution. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 70, 3: 509-548.
- Hsü J., 1983. Late Cretaceous and Cenozoic vegetation in China, emphasizing their connections with North America. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 70: 490-508.
- Kuang K., Zheng Z. & Cheddadi R., 2008. *Atlas of plants distributions and related climate in China*. China Review Academic Publishers, Hong Kong, 277 p.
- Jalut G., Dedoubat J.J., Fontugne M. & Otto T., 2009. Holocene circum-Mediterranean vegetation changes: Climate forcing and human impact. *Quat. Intern.*, 200: 4-18.
- Jiménez-Moreno G. & Suc J.-P., 2007. Middle Miocene latitudinal climatic gradient in Western Europe: Evidence from pollen records. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 253: 224-241.
- Jiménez-Moreno G., Popescu S.-M., Ivanov D. & Suc J.-P., 2007. Neogene flora, vegetation and climate dynamics in Central Eastern Europe according to pollen records. In: Williams M., Haywood A., Gregory J. & Schmidt D.N. (eds.), *Deep-time perspectives on climate change: Marrying the signal from computer models and biological proxies*, Micropaleontol. Soc., Geol. Soc. London, Spec. Publ.: 393-406.
- Jiménez-Moreno G., de Leeuw A., Mandić O., Harzhauser M., Pavelić D., Krijgsman W. & Vranjković, 2009. Integrated stratigraphy of the Early Miocene lacustrine deposits of Pag island (SW Croatia): Palaeovegetation and environmental changes in the Dinaride Lake System. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 280: 193-206.
- Jiménez-Moreno G., Fauquette S. & Suc J.-P., 2010. Miocene to Pliocene vegetation reconstruction and climate estimates in the Iberian Peninsula from pollen data. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162: 403-415.
- Jiménez-Moreno G., Burjachs F., Expósito I., Oms O., Carrancho A., Villalafán J.J., Agustí J., Campeny G., Gómez de Soler B. & van der Made J., 2013. Late Pliocene vegetation and orbital-scale climate changes from the western Mediterranean area. *Global Planet. Change*, 108: 15-28.
- Jiménez-Moreno G., Alçiçek H., Alçiçek M.C., van den Hoek Ostende L. & Wesselingh F.P., 2015. Vegetation and climate changes during the late

- Pliocene and early Pleistocene in SW Anatolia, Turkey. *Quat. Res.*, 84: 448-456.
- Joannin S., Bassinot F., Combourieu-Nebout N., Peyron O. & Beaudouin C., 2011. Vegetation response to obliquity and precession forcing during the Mid-Pleistocene Transition in Western Mediterranean region (ODP site 976). *Quat. Sci. Rev.*, 30: 280-297.
- Joannin S., Ciaranfi N. & Stefanelli S., 2008. Vegetation changes during the late Early Pleistocene at Montalbano Jonico (province of Matera, southern Italy) based on pollen analysis. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 270: 92-101.
- Jolivet L., Augier R., Robin C., Suc J.-P. & Rouchy J.-M., 2006. Lithospheric-scale geodynamic context of the Messinian salinity crisis. *Sedim. Geol.*, 188-189: 9-33.
- Julià Bruguès R. & Suc J.-P., 1980. Analyse pollinique des dépôts lacustres du Pléistocène inférieur de Banyoles (Bañolas, site de la Bòbila Ordis - Espagne): un élément nouveau dans la reconstitution de l'histoire paléoclimatique des régions méditerranéennes d'Europe occidentale. *Geobios*, 3, 1: 5-19.
- Karacaş, Ç., Armijo, R., Lacassin, R., Suc, J.-P. & Melinte-Dobrinescu, M.C., 2018. Crustal strain in the Marmara pull-apart region associated with the propagation process of the North Anatolian Fault. *Tectonics*, 37: 1507-1523.
- Klotz S., Fauquette S., Combourieu Nebout N., Uhl D., Suc J.-P. & Mosbrugger V., 2006. Seasonality intensification and long-term winter cooling as a part of the late Pliocene climate development. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 241: 174-187.
- Kovar-Eder J., Kvaček Z., Martinetto E. & Roiron P., 2006. Late Miocene to Early Pliocene vegetation of southern Europe (7–4 Ma) as reflected in the mega-fossil plant record. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 238: 321-339.
- Lancelot J.R., Reille J.-L. & Wezel F.C., 1977. Étude morphologique et radiochronologique de zircons détritiques des flyschs "numidien" et "gresomicacé". *Bull. Soc. géol. France*, ser. 7, 19: 773-780.
- Laskar J., Robutel P., Joutel F., Gastineau M., Correia A.C.M. & Levrard B., 2004. A long-term numerical solution for the insolation quantities of the Earth. *Astron. & Astrophys.*, 428: 261-285.
- Le Dantec C., Suc J.-P., Suballyova D., Vernet J.-L., Fauquette S. & Calleja M., 1998. Évolution floristique des abords de la mare de Grammont (Montpellier, sud de la France) depuis un siècle: disparition d'*Isoetes setacea* Lam. *Ecol. Medit.*, 24, 2: 159-170.
- Leopold E.B. & Denton M.F., 1987. Comparative age of grassland and steppe East and West of the Northern Rocky Mountains. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 74: 841-867.
- Leroy S.A.G., 2007. Progress in palynology of the Gelasian–Calabrian Stages in Europe: Ten messages. *Rev. micropaléontol.*, 50: 293-308.
- Lisiecki L. & Raymo M.E., 2005. A Pliocene-Pleistocene stack of 57 globally distributed benthic $\delta^{18}\text{O}$ records. *Paleoceanography*, 20: PA1003.
- Lobreau-Callen D. & Suc J.-P., 1972. Présence de pollens de *Microtropis fallax* (Celastraceae) dans le Pléistocène inférieur de Celleneuve (Hérault). *C. R. Acad. Sc. Paris*, ser. D, 275: 1351-1354.
- Magri D., 2012. Quaternary history of *Cedrus* in Southern Europe. *Ann. Bot.*, 2: 57-66.
- Magri D., Di Rita F., Aranbarri J., Fletcher W. & González-Sampériz P., 2017. Quaternary disappearance of tree taxa from Southern Europe: Timing and trends. *Quat. Sci. Rev.*, 163: 23-55.
- Magri D. & Parra I., 2002. Late Quaternary western Mediterranean pollen records and African winds. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 200: 401-408.
- Martinetto E., Momohara A., Bizzarri R., Baldanza A., Delfino M., Esu D. & Sardella R., 2015. Late persistence and deterministic extinction of "humid thermophilous plant taxa of East Asian affinity" (HUTEA) in southern Europe. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 467: 211-231.
- Médail F., 2018. Pierre Quézel (1926-2015), une vie et œuvre scientifiques entre Méditerranée et Sahara. *Ecol. Medit.*, 44(2): 5-22.
- Médail F. & Diadema K., 2009. Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean basin. *J. Biogeogr.*, 36: 1333-1345.
- Médail F. & Myers N., 2004. Mediterranean Basin. In: Mittermeier R.A., Robles Gil P., Hoffmann M., Pilgrim J., Brooks T., Mittermeier C.G., Lamoreux J. & da Fonseca G.A.B. (eds.). *Hotspots revisited: Earth's biologically richest and most endangered terrestrial ecoregions*. CEMEX (Monterrey), Conservation International (Washington) & Agrupación Sierra Madre (Mexico): 144-147.
- Médail F. & Quézel P., 1997. Hot-Spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean Basin. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 84, 1: 112-127.
- Melinte-Dobrinescu M.C., Suc J.-P., Clauzon G., Popescu S.-M., Armijo R., Meyer B., Biltekin D., Çağatay M.N., Uçarkus G., Jouannic G., Fauquette S. & Çakir Z., 2009. The Messinian Salinity Crisis in the Dardanelles region: Chronostratigraphic constraints. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 278: 24-39.
- Merrill E.D. & Freeman F.L., 1940. The Old World species of the Celastraceae genus *Microtropis* Wallich. *Proc. Am. Acad. Arts and Sc.*, 73, 10: 271-310.
- Meulenkamp J.E. & Sissingh W., 2003. Tertiary palaeogeography and tectonostratigraphic evolution of the Northern and Southern peri-Tethys platforms and the intermediate domains of the African–Eurasian convergent plate boundary zone. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 196: 209-228.
- Mosbrugger V. & Utescher T., 1997. The coexistence approach: A method for quantitative reconstructions of tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 134: 61-86.
- Muller S.D., Rhazi L., Andrieux B., Bottollier-Curtet M., Fauquette S., Saber E.-R., Rifai N. & Daoud-Bouattour A., 2015. Vegetation history of the western Rif mountains (NW Morocco): Origin, late-Holocene dynamics and human impact. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 24: 487-501.
- Naud G. & Suc J.-P., 1975. Contribution à l'étude paléofloristique des Coirons (Ardèche): premières analyses polliniques dans les alluvions sous-basaltiques et interbasaltiques de Mirabel (Miocène supérieur). *Bull. Soc. géol. France*, (ser. 7), 17, 5: 820-827.
- Nix H., 1982. Environmental determinants of biogeography and evolution in Terra Australis. In: Barker W.R. & Greenslade P.J.M. (eds.), *Evolution of the flora and fauna of arid Australia*. Peacock Publishing, Frewville: 47-66.

- Pons A., 1964. Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocènes de la région rhodanienne. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, sér. 12, 5: 499-722.
- Pons A., 1998. L'histoire du genre *Cedrus* d'après les données paléobotaniques disponibles. *Forêt médit.*, 19, 3: 236-242.
- Popescu S.-M., 2006. Late Miocene and early Pliocene environments in the southwestern Black Sea region from high-resolution palynology of DSDP Site 380A (leg 42B). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 238: 64-77.
- Popescu S.-M., Suc J.-P. & Loutre M.-F., 2006. Early Pliocene vegetation changes forced by eccentricity-precession: Example from Southwestern Romania. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 238: 340-348.
- Popescu S.-M., Suc J.-P., Melinte M., Clauzon G., Quillévéré F. & Sütő-Szentai M., 2007. Earliest Zanclean age for the Colombacci and uppermost Di Tetto formations of the "latest Messinian" northern Apennines: New palaeoenvironmental data from the Maccarone section (Marche Province, Italy). *Geobios*, 40: 359-373.
- Popescu S.-M., Biltekin D., Winter H., Suc J.-P., Melinte-Dobrinescu M.C., Klotz S., Combourieu-Nebout N., Rabineau M., Clauzon G. & Deaconu F., 2010. Pliocene and Lower Pleistocene vegetation and climate changes at the European scale: Long pollen records and climatostratigraphy. *Quat. Intern.*, 219: 152-167.
- Popescu S.-M., Dalibard M., Suc J.-P., Barhoun N., Melinte-Dobrinescu M.C., Bassetti M.A., Deaconu F., Head M.J., Gorini C., Do Couto D., Rubino J.-L., Auxietre J.-L. & Floodpage J., 2015. Lago Mare episodes around the Messinian-Zanclean boundary in the deep southwestern Mediterranean. *Mar. Pet. Geol.*, 66: 55-70.
- Popescu S.-M., Melinte-Dobrinescu M.C. & Suc J.-P., 2016. Objective utilization of data from DSDP Site 380 (Black Sea). *Terra Nova*, 28: 228-229.
- Postigo-Mijarra J.M., Morla C., Barrón E., Morales-Molino C. & García S., 2010. Patterns of extinction and persistence of Arctotertiary flora in Iberia during the Quaternary. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 162: 416-426.
- Qiao C.-Y., Ran J.-H., Li Y. & Wang X.-Q., 2007. Phylogeny and biogeography of *Cedrus* (Pinaceae) inferred from sequences of seven paternal chloroplast and maternal mitochondrial DNA regions. *Ann. Bot.*, 100: 573-580.
- Quézel P., 1998. Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen: signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt médit.*, 19, 3 : 243-260.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 571 p.
- Quézel P., Barbero M., Bonin G. & Loisel R., 1980. Essais de corrélations phytosociologiques et bioclimatiques entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne. *Nat. Monsp.*, out ser.: 89-100.
- Quézel P., Di Pasquale G. & Garfi G., 1993. Découverte d'un *Zelkova* en Sicile sud-orientale. Incidences biogéographiques et historiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, ser. III, 316: 21-26.
- Romagny A., Münch Ph., Cornée J.-J., Corsini M., Azdimousa A., Melinte-Dobrinescu M.C., Drinia H., Bonno M., Arnaud N., Monié P., Quillévéré F. & Ben Moussa A., 2014. Late Miocene to present-day exhumation and uplift of the Internal Zone of the Rif chain: Insights from low temperature thermochronometry and basin analysis. *Journ. Geodyn.*, 77: 39-55.
- Rouse G.E. & Srivastava S.K., 1972. Palynological zonation of Cretaceous and Early Tertiary rocks of the Bonnet Plume Formation, Northeastern Yukon, Canada. *Can. J. Earth Sci.*, 9: 1163-1179.
- Russo Ermolli E., 1994. Analyse pollinique de la succession lacustre pléistocène du Vallo di Diano (Campanie, Italie). *Ann. Soc. géol. Belgique*, 117, 2: 333-354.
- Russo Ermolli E. & Cheddadi R., 1997. Climatic reconstruction during the Middle Pleistocene: A pollen record from Vallo di Diano (Southern Italy). *Geobios*, 30: 735-744.
- Ryan W.B.F., Carbotte S.M., Coplan J.O., O'Hara S., Melkonian A., Arko R., Weissel R.A., Ferrini V., Goodwillie A., Nitsche F., Bonczkowski J. & Zemsky R., 2009. Global Multi-Resolution Topography synthesis. *Geochem. Geophys. Geosyst.*, 10, Q03014, doi:10.1029/2008GC002332.
- Salpin M., Schnyder J., Baudin F., Suan G., Suc J.-P., Popescu S.-M., Fauquette S., Reinhardt L., Schmitz M. & Labrousse L., accepted. Evidence for subtropical warmth in Canadian Arctic (Beaufort-Mackenzie, Northwest Territories, Canada) during the early Eocene. In: *Refining the Arctic*, Geol. Soc. Amer. Books.
- Shackleton N.-J., Hall M.A. & Pate D., 1995. Pliocene stable isotope stratigraphy of Site 846. *Proc. Ocean Drill. Progr.*, Sci. Res., 138, U.S. Gov. Print. Off.: 337-355.
- Shatilova I., Mchedlishvili N., Rukhadze L. & Kvavadze E., 2011. *The history of the flora and vegetation of Georgia (South Caucasus)*. Georgian National Museum, Tbilisi, 200 p.
- Sivak J., 1975. Les caractères de diagnose des grains de pollen à ballonnets. *Pollen et Spores*, 18, 3: 349-421.
- Suan G., Popescu S.-M., Suc J.-P., Schnyder J., Fauquette S., Baudin F., Yoon D., Piepjohn K., Sobolev N. & Labrousse L., 2017. Subtropical climate conditions and mangrove growth in Arctic Siberia during the early Eocene. *Geology*, 45, 6: 539-542.
- Subally D. & Quézel P., 2002. Glacial or interglacial: *Artemisia*, a plant indicator with dual responses. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 120: 123-130.
- Suc J.-P., 1973. Étude palynologique des marnes de Celleneuve (Pléistocène inférieur). Hérault. *Bull. Assoc. fr. ét. Quaternaire*, 1: 13-24.
- Suc J.-P., 1974. Pollens attribuables aux Agavaceae dans le Pliocène du Languedoc. *Pollen et Spores*, 16, 4: 493-498.
- Suc J.-P., 1976a. Apports de la palynologie à la connaissance du Pliocène du Roussillon (sud de la France). *Geobios*, 9, 6: 741-771.
- Suc J.-P., 1976b. Quelques taxons-guides dans l'étude paléoclimatique du Pliocène et du Pléistocène inférieur du Languedoc (France). *Rev. Micropaléontol.*, 18, 4: 246-255.
- Suc J.-P., 1978a. Présence de pollens d'*Hamamelis* (Hamamelidaceae, Angiospermae) dans le Pliocène du sud de la France. *Geobios*, 11, 3: 399-403.
- Suc J.-P., 1978b. Analyse pollinique de dépôts plio-pléistocènes du sud du Massif basaltique de l'Escandorgue (série de Bernasso - Lunas, Hérault - France). *Pollen et Spores*, 20, 4: 497-512.
- Suc J.-P., 1981. La végétation et le climat du Languedoc (sud de la France) au Pliocène moyen d'après la palynologie. *Paléobiol. cont.*, 12, 1: 7-26.

- Suc J.-P., 1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.
- Suc J.-P., 1989. Distribution latitudinale et étagement des associations végétales au Cénozoïque supérieur dans l'aire ouest-méditerranéenne. *Bull. Soc. Géol. France*, ser. 8, 5, 3: 541-550.
- Suc J.-P. & Bessedik M., 1981. A methodology for Neogene palynostratigraphy. In: Martinell J. (ed.), *International symposium on concepts and methods in paleontology*, Barcelone, 5-8 May 1981: 205-208.
- Suc J.-P. & Bessais E., 1990. Pérennité d'un climat thermo-xérique en Sicile, avant, pendant, après la crise de salinité messinienne. *C. R. Acad. Sci. Paris*, (ser. 2), 310: 1701-1707.
- Suc J.-P. & Cravatte J., 1982. Étude palynologique du Pliocène de Catalogne (nord-est de l'Espagne). *Paléobiol. cont.*, 13, 1: 1-31.
- Suc J.-P. & Popescu S.-M., 2005. Pollen records and climatic cycles in the North Mediterranean region since 2.7 Ma. In: Head M.J. & Gibbard P.L. (eds.), *Early-middle Pleistocene transitions: The land-ocean evidence*, Geol. Soc. London, Spec. Publ., 247: 147-158.
- Suc J.-P., Legigan P. & Diniz F., 1986. Analyse pollinique de lignites néogènes des Landes: Arjuzanx et Hostens (France). *Bull. Inst. Géol. Bassin d'Aquitaine*, 40: 53-65.
- Suc J.-P., Bertini A., Combourieu-Nebout N., Diniz F., Leroy S., Russo-Ermolli E., Zheng Z., Bessais E. & Ferrier J., 1995. Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta zool. Cracov.*, 38, 1: 3-16.
- Suc J.-P., Fauquette S., Bessedik M., Bertini A., Zheng Z., Clauzon G., Suballyova D., Diniz F., Quézel P., Feddi N., Clet M., Bessais E., Bachiri Taoufiq N., Méon H. & Combourieu-Nebout N., 1999. Neogene vegetation changes in West European and West circum-Mediterranean areas. In: Agusti J., Rook L. & Andrews P. (eds.), *Hominid evolution and climate in Europe, 1 Climatic and environmental change in the Neogene of Europe*, Cambridge University Press, Cambridge: 370-385.
- Suc J.-P., Fauquette S. & Popescu S.-M., 2004. L'investigation palynologique du Cénozoïque passe par les herbiers. In: Pierrel R. & Reduron J.-P. (eds.), *Actes du colloque « Les herbiers : un outil d'avenir. Tradition et modernité »*, Villeurbanne, 20-22 November 2002. Association française pour la conservation des espèces végétales, Nancy: 67-87.
- Suc J.-P., Combourieu-Nebout N., Seret G., Popescu S.-M., Klotz S., Gautier F., Clauzon G., Westgate J. & Sandhu A.S., 2010. The Croton series: A synthesis and new data. *Quat. Intern.*, 219: 121-133.
- Svenning J.-C., 2003. Deterministic Plio-Pleistocene extinctions in the European cool-temperate tree flora. *Ecol. Lett.*, 6: 646-653.
- Svenning J.-C., Eiserhardt W.L., Normand S., Ordonez A. & Sandel B., 2017. The influence of paleoclimate on present-day patterns in biodiversity and ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 46: 551-572.
- The Plant List, 2013. Version 1.1. Published on the Internet; <http://www.theplantlist.org/>
- Thompson R.S., 1991. Pliocene environments and climates in the Western United States. *Quat. Sci. Rev.*, 10: 115-132.
- Tzedakis P.C., 2007. Seven ambiguities in the Mediterranean palaeoenvironmental narrative. *Quat. Sci. Rev.*, 26: 2042-2066.
- Tzedakis P.C., Emerson B.C. & Hewitt G.M., 2013. Cryptic or mystic? Glacial tree refugia in northern Europe. *Trends Ecol. Evol.*, 28: 696-704.
- Utescher T., Bruch A.A., Erdei B., François L., Ivanov D., Jacques F.M.B., Kern A.K., Liu Y.-S.C., Mosbrugger V. & Spicer R.A., 2014. The coexistence approach—theoretical background and practical considerations of using plant fossils for climate quantification. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 410: 58-73.
- Van Campo-Duplan M., 1950. Recherches sur la phylogénie des Abiétinées d'après leurs grains de pollen. *Trav. Lab. Forest. Toulouse*, 1^{re} sect., 2, 4: 9-182.
- Velitzelos D., Bouchal J.M. & Denk T., 2014. Review of the Cenozoic floras and vegetation of Greece. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 204: 56-117.
- Vidal J., 1960. La végétation du Laos, 2^e partie. *Tr. Lab. For. Toulouse*, 5, 1, 1^{re} sect., art. 3: 1-582.
- Wang C.-W., 1961. *The forests of China with a survey of grassland and desert vegetation*. Maria Moors Cabot Foundation, 5, Harvard University, Cambridge, Massachusetts, 313 p.
- Wang Y., Zheng J., Zhang W., Li S., Liu X., Yang X. & Liu Y., 2012. Cenozoic uplift of the Tibetan Plateau: Evidence from the tectonic-sedimentary evolution of the western Qaidam Basin. *Geosci. Frontiers*, 3, 2: 175-187.
- Warny S., Bart P.J. & Suc J.-P., 2003. Timing and progression of climatic, tectonic and glacioeustatic influences on the Messinian Salinity Crisis. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 202: 59-66.
- White F., 1983. *The Vegetation of Africa*. UNESCO, Paris, 356 p.
- Zachos J., Pagani M., Sloan L., Thomas E. & Billups K., 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.
- Zagwijn W.H., 1960. Aspects of the Pliocene and Early Pleistocene vegetation in The Netherlands. *Meded. Geol. Sticht.*, C, 3, 1, 5: 5-78.
- Zheng Z., 1990. Végétations et climats néogènes des Alpes maritimes franco-italiennes d'après les données de l'analyse palynologique. *Paléobiol. cont.*, 17: 217-244.
- Zheng Z., Huang K., Xy Q., Lu H., Cheddadi R., Luo Y., Beaudouin C., Luo C., Zheng Y., Li C., Wei J. & Du C., 2008. Comparison of climatic threshold of geographical distribution between dominant plants and surface pollen in China. *Sci. China Ser. D-Earth Sci.*, 51, 8: 1107-1120.
- Zhou Z.-K., Su T. & Huang Y.-J., 2018. Neogene paleoenvironmental changes and their role in plant diversity in Yunnan, South-Western China. In: Hoorn C., Perrigo A. & Antonelli A. (eds.), *Mountains, climate and biodiversity*, Wiley & Sons, Oxford, 29: 449-458.
- Zohary M., 1973. *Geobotanical foundations of the Middle East*. Vol. 2, Fischer G. Verlag, Stuttgart, 739 p.

Connaître le passé pour comprendre le présent : histoires d'arbres et d'oiseaux dans l'espace méditerranéen

Jacques BLONDEL

CEFE-CNRS, UMR 5175,

1919 route de Mende, 34293 Montpellier cedex 5, France

Auteur correspondant : jac.blondel@wanadoo.fr

Résumé

Le passé géologique et climatique mouvementé de l'aire méditerranéenne explique l'originalité et le niveau d'endémisme élevé de la flore et de certains compartiments des faunes dont une bonne partie est d'origine tropicale. C'est l'Asie de l'Est qui a le plus contribué à la composition spécifique des flores arborées, mais l'apparition de la saisonnalité et du climat méditerranéen sur un continent jusqu'alors baigné dans un climat tropical a nécessité le franchissement de la barrière du gel, ce que beaucoup de végétaux et d'oiseaux n'ont pu faire, d'où des extinctions et des migrations-retours vers les tropiques. Pour ces deux groupes, arbres et oiseaux, les données paléontologiques et les méthodes modernes de systématique moléculaire permettent de situer dans le temps leur origine. Elle est beaucoup plus ancienne que ce qu'on a longtemps cru, s'enracinant dans le Crétacé pour les arbres, et au Miocène-Pliocène pour la plupart des oiseaux actuels. Des trois grands blocs forestiers de l'hémisphère nord (nord-est de l'Amérique du Nord, Asie de l'Est et Europe), c'est l'Europe qui compte le moins d'espèces d'arbres et d'oiseaux. Ces anomalies de diversité spécifique que n'explique pas la théorie écologique sont discutées dans le contexte de la paléobiogéographie de la région, notamment de la configuration géographique des masses continentales et de la position des barrières à la dispersion. Les vicissitudes climatiques du Pléistocène entraînent de vastes mouvements de va-et-vient des ceintures forestières et de leurs faunes associées dont les modalités et les conséquences en termes de différenciation peuvent être reconstituées par les méthodes de phylogéographie.

Mots-clés : barrière du gel, biogéographie, glaciations, hémisphère nord, Néogène, paléontologie, phylogéographie, systématique moléculaire.

Abstract

The turbulent geological and climatic past of the Mediterranean area explains the originality and the high level of endemism of the flora and many groups of animals, many components of which are of tropical origin. East Asia has contributed the most to the specific composition of the tree flora, but the appearance of seasonality and of the Mediterranean climate on a continent hitherto characterized by a tropical climate, necessitated for species to cross the frost barrier. Many plants and birds could not, hence extinctions and return migrations to the tropics. For these two groups, trees and birds, paleontological data and modern methods of molecular systematics make it possible to locate their origin in time. It is much older than we have long believed, dating back to the Cretaceous for trees, and to the Miocene-Pliocene for most present-day birds. Of the three major forest blocks of the Northern Hemisphere (Northeastern North America, East Asia and Europe), Europe has the fewest species of trees and birds. These anomalies of species diversity which are not explained by ecological theory are discussed in the context of the region palaeobiogeography, including the geographical configuration of landmasses and the position of barriers to dispersal. Pleistocene climatic vicissitudes led to large movements of forest belts and their associated faunas. Their modalities and consequences in terms of differentiation can be reconstructed by phylogeographic methods.

Keywords: frost barrier, biogeography, glaciations, Northern Hemisphere, Neogene, paleontology, phylogeography, molecular systematics.

Introduction

Un patrimoine biologique remarquable caractérise l'aire méditerranéenne, tant sur le plan de la richesse en espèces que sur celui de la spécificité des taxons et assemblages d'espèces qu'on y trouve et ce, pour tous les groupes végétaux et animaux (Blondel & Médail 2009 ; Blondel *et al.* 2010). À ce titre, le bassin méditerranéen est reconnu comme l'un des 36 « points chauds » de biodiversité mondiale (Myers *et al.* 2000), notamment en certains territoires particulièrement riches en espèces, comme les îles, les péninsules et les montagnes (Médail & Quézel 1999). Les forêts dont il sera question ici abritent des ensembles composites d'espèces étroitement liés à la paléohistoire particulièrement mouvementée de cette région, puis plus ou moins profondément remaniés par les humains à partir de l'Holocène. Quant aux oiseaux, étroitement associés à la végétation par des relations trophiques, de commensalité, voire dans certains cas d'étroites symbioses (par exemple le cas du casse-noix et du pin cembro dont il disperse les graines), leur histoire est indissociablement liée à celle des grandes ceintures bioclimatiques de végétation dont ils sont d'importantes composantes fonctionnelles (Blondel & Desmet 2018). Pour ces deux groupes, un grand nombre d'études récentes basées sur la systématique moléculaire (hybridation ADN × ADN, puis utilisation de l'ADN mitochondrial et chloroplastique ainsi que séquençage de l'ADN nucléaire) apportent la démonstration que l'origine de la plupart des espèces s'enracine dans un passé beaucoup plus profond que ce qu'on a longtemps pensé. C'est particulièrement vrai des oiseaux, dont une grande majorité des espèces se sont différenciées dès le début du Pliocène (Klicka & Zink 1997 ; Zink & Slowinski 1995).

L'origine des espèces

Pour bien comprendre l'originalité des groupes dont il est question ici, il faut se référer à leur histoire et à la dynamique de leur mise en place, ce qui nécessite de naviguer à travers les échelles de temps et d'espace et ce, à plusieurs niveaux de résolution. L'activité tectonique intense et complexe que l'espace méditerranéen connaît depuis au moins 40 millions d'années, jointe au fait que nous disposons d'un important corpus de données

polliniques anciennes et de riches macroflores, rend l'exercice de reconstitution de la dynamique des flores particulièrement intéressant. Quant aux oiseaux, les archives fossiles sont également riches d'enseignements et les possibilités que l'on a maintenant de plonger dans le passé à l'aide de marqueurs moléculaires permet, grâce aux techniques de phylogéographie, la construction de scénarios paléobiogéographiques sans cesse plus robustes (Avisé 2000).

Située à la charnière entre les mondes tropicaux et boréaux, la région circumméditerranéenne a été peuplée à partir de ces deux mondes. Son fonds floristique arboré se compose d'éléments de souche tropicale, principalement d'affinité asiatique, mais aussi d'éléments extratropicaux d'origine boréale ou autochtone. Pour les oiseaux aussi, les influences tropicales, longtemps sous-estimées, voire ignorées, se sont révélées d'une grande importance. Les événements fondateurs de l'histoire des arbres forestiers, résumée par Quézel (1995) puis validée et précisée depuis (*e.g.* Quézel & Médail 2003), ont commencé au Crétacé, il y a quelque 100 millions d'années (Ma) pour se préciser durant le Néogène (23,8 à 1,81 Ma). Plus récemment, les vicissitudes climatiques du Quaternaire, commencées il y a 2,6 Ma à la fin du Pliocène, ont maintes fois remodelé une flore qui s'est stabilisée dans son état actuel au cours de l'Holocène, période à partir de laquelle l'impact humain a été grandissant et le plus souvent dévastateur (Thirgood 1981 ; Peterken 1996).

S'agissant des oiseaux, une longue controverse a opposé ceux qui soutenaient que la plupart des espèces actuelles ont une origine relativement récente liée aux vicissitudes climatiques du Quaternaire (Selander 1971) à ceux qui enrachent les oiseaux dans un passé beaucoup plus profond remontant au Pliocène (Wetmore 1959). Les recherches récentes basées sur la systématique moléculaire ont mis fin à la controverse en établissant l'origine de la plupart des espèces et clades actuels à des événements de spéciation, souvent dilués dans le temps, mais amorcés dès le milieu du Pliocène. Mais cela ne veut pas dire que l'alternance de longues périodes glaciaires et de courtes périodes interglaciaires n'aient pas joué un rôle important dans les mécanismes de différenciation comme le propose la théorie des refuges (Blondel 2018 ; Blondel & Mourer-Chauviré 1998). C'est ainsi par exemple que le groupe-espèces des fauveltes

méditerranéennes (*Sylvia* spp.) qui comporte 19 espèces, presque toutes endémiques de l'espace méditerranéen, commença sa différenciation entre 6,3 et 6,8 Ma.

L'histoire biogéographique des peuplements

Selon la théorie écologique, deux grandes constantes, l'une d'ordre écophysiological, la seconde de nature écologique, expliquent les variations de diversité biologique d'un système. La première constante, dite de « diversité-énergie » (Currie & Paquin 1987) indique que la diversité d'un système dépend étroitement de l'énergie dont il dispose, laquelle peut être mesurée par l'évapotranspiration qui dépend des températures et des précipitations. On devrait donc pouvoir prédire la richesse spécifique d'un système à partir de cette métrique simple (Latham & Ricklefs 1993). La seconde grande constante est la relation qui existe entre la richesse d'un système et la quantité d'espace sur lequel il se déploie, cette richesse doublant en moyenne quand la surface du système décuple. Comment tester les hypothèses que génèrent ces lois s'agissant de la forêt méditerranéenne et des avifaunes et quels enseignements peut-on en tirer ? On peut le faire en mettant en perspective l'aire méditerranéenne dans le contexte macro-géographique des grands biomes forestiers de l'hémisphère nord.

Tout comme les régions tropicales comportent trois énormes blocs forestiers, l'un en Amérique du Sud, l'autre en Afrique tropicale et le troisième en Asie de l'Est-Australasie, l'hémisphère nord comprenait également, avant leur déforestation massive par les humains, trois blocs forestiers qui en étaient le pendant : le bloc du nord-est de

l'Amérique du Nord ($1,8 \cdot 10^6$ km²), le bloc est-asiatique ($1,2 \cdot 10^6$ km²) et le bloc européen ($1,2 \cdot 10^6$ km²) (Walter 1979). Les organismes de ces trois blocs connurent la même histoire évolutive avant que les continents formant l'ancienne Laurasie se séparent, il y a 70 millions d'années, sous l'effet de la tectonique des plaques. Cela explique les ressemblances de leur flore et de leur faune puisqu'elles sont issues des mêmes souches qui étaient largement distribuées sur le supercontinent d'origine. L'histoire de ces biotas ayant été partagée sous des bioclimats semblables et sur des superficies du même ordre de grandeur (les deux constantes évoquées plus haut), les flores et les avifaunes forestières devraient être à peu près aussi diversifiées sur les trois blocs forestiers de l'hémisphère nord. Or c'est loin d'être le cas : les forêts d'Europe sont considérablement appauvries par rapport à celles des deux autres blocs, puisqu'on ne compte que 124 espèces d'arbres en Europe contre 729 espèces dans les forêts d'Asie de l'Est et 253 espèces dans celles d'Amérique du Nord-Est (Latham & Ricklefs 1993, tableaux 1 et 2). S'agissant des oiseaux, on retrouve les mêmes différences de richesse spécifique avec 725 espèces en Amérique du Nord, 1 000 en Asie de l'Est et 513 espèces seulement en Europe.

Le fait que le même phénomène d'appauvrissement se retrouve chez les arbres et les oiseaux dont l'histoire évolutive est largement (mais pas totalement) indépendante suggère que les mêmes causes sont à l'origine des mêmes anomalies de diversités spécifiques. De plus, si l'effet surface était déterminant, c'est le bloc américain et non le bloc asiatique qui aurait la richesse en espèces la plus élevée puisque c'est lui qui est le plus vaste ($1,8 \cdot 10^6$ km² contre $1,2 \cdot 10^6$ km²), ce qui n'est le cas ni pour les arbres ni pour les oiseaux. Les deux constantes citées plus haut pour

Tableau 1 – Nombre, par niveau taxinomique, des arbres forestiers dans les blocs forestiers tempérés de l'hémisphère nord (d'après Latham & Ricklefs 1993).

Niveau taxinomique	Europe	Asie de l'Est	Nord-est de l'Amérique du Nord	Hémisphère nord
Superficies (km ²)	$1,2 \cdot 10^6$	$1,2 \cdot 10^6$	$1,8 \cdot 10^8$	
Ordres	16	37	26	39
Familles	21	67	46	74
Espèces	124	729	253	1 166

Note : les nombres d'espèces d'arbres donnés par Quézel & Médail (2003) sont plus élevés parce que les critères retenus dans la définition des arbres diffèrent selon les auteurs.

Tableau 2 – Exemples de nombres d'espèces d'arbres par genre dans les trois grands blocs forestiers de l'hémisphère nord (d'après Latham & Ricklefs 1993).

Genre	Nord-est de l'Amérique du Nord	Europe	Asie de l'Est
<i>Acer</i>	10	9	66
<i>Alnus</i>	4	4	14
<i>Betula</i>	6	4	36
<i>Ulmus</i>	3	3	30
<i>Magnolia</i>	8	0	50
<i>Quercus</i>	32	11	21
<i>Tilia</i>	4	3	20

expliquer les niveaux de diversité d'un espace (diversité-énergie, surface) ne suffisent donc pas à expliquer ces anomalies.

Deux hypothèses non mutuellement exclusives ont été proposées (Blondel 2018) : la première suggère que les grandes péjorations climatiques du Néogène (23 Ma) ont affecté plus sévèrement les flores européennes et leurs faunes associées que celles d'Asie de l'Est et d'Amérique du Nord. En effet, les grandes barrières géographiques à la dispersion des espèces sont orientées d'est en ouest dans l'Ancien Monde (chaînes de montagne, mer, désert du Sahara), et s'opposent aux migrations nord-sud des ceintures forestières lors de grandes crises climatiques ; tandis que les barrières à la dispersion sont orientées du nord au sud en Amérique du Nord (montagnes Rocheuses, Appalaches) et sont absentes en Asie de l'Est. Les continuités territoriales permettaient donc aux biomes forestiers des régions tempérées d'Amérique du Nord et d'Asie de l'Est de se réfugier dans les régions tropicales à chaque péjoration climatique, ce qu'elles ont fait des dizaines de fois au cours du Néogène, alors que les grandes barrières qui isolent les régions tempérées des zones tropicales de l'Ancien Monde ont piégé les espèces lors de leur repli vers le sud, entraînant de nombreuses extinctions.

La seconde hypothèse se proposant d'expliquer les anomalies de diversité observées entre les trois blocs forestiers suggère que les connections tropicales-zones tempérées qui ont toujours été plus faciles entre l'Asie de l'Est et l'Asie tempérée de même qu'entre les zones néotropicales et les zones tempérées d'Amérique du Nord, qu'entre l'Europe et les régions afro-tropicales, ont favorisé les échanges sud-nord d'espèces d'origine tropicale dans les deux premières régions de l'hémisphère nord. Selon ce scénario que l'on

retrouve aussi chez les oiseaux (tableau 3), beaucoup de taxons d'origine tropicale se sont dispersés puis différenciés dans les régions tempérées après leur arrivée en zone tempérée. Ces processus biogéographiques de dispersion dans les régions tempérées à partir des tropiques (*southern home theory*) soulèvent la question cruciale de la barrière du gel dès lors que les changements de climat introduisent cette limite pour contenir les enveloppes de distribution des espèces. Il s'agit là d'un caractère clé pour la survie des taxons tropicaux dont la plupart se différencient dès le Crétacé supérieur mais surtout au Paléogène, à des époques où la plus grande partie de la Terre était exempte de gel. La mise en place du climat méditerranéen actuel, qui se caractérise par le renforcement du contraste des saisons, une accentuation de la sécheresse estivale et surtout l'abaissement des températures hivernales en dessous du point de congélation, se fait entre 3,5 et 2,4 Ma, au cours du Pliocène. Elle condamne de nombreux groupes et espèces d'origine tropicale à se replier sous les tropiques ou à disparaître. De fait, Herrera (1992) estime que quelque 45 genres de végétaux ligneux présents au début du Pliocène durent quitter définitivement la région, ce que firent également des dizaines de familles d'oiseaux qu'on ne trouve aujourd'hui que sous les tropiques alors qu'ils étaient largement répandus en Europe jusqu'à la fin du Miocène (Blondel & Mourer-Chauviré 1998). Ces familles, dont on a trouvé des restes fossiles dans les célèbres phosphorites du Quercy (Eocène moyen-fin de l'Oligocène) et ailleurs en Europe, se replièrent dans l'ensemble des régions tropicales, soit en Amérique du Sud (Momotidae, Cathartidae), soit en Afrique tropicale (Coliidae, Musophagidae), soit en Asie tropicale-Australasie (Podargidae, Hemiprocnidae) à différentes périodes du Paléogène et du Néogène,

Tableau 3 – Exemples de familles d'oiseaux d'origine tropicale habitant l'un et/ou l'autre des grands blocs forestiers de l'hémisphère nord (Blondel & Mourer-Chauviré 1998 ; Blondel 2018).

Famille	Nord-est de l'Amérique du Nord	Europe	Asie tropicale-Australasie
<i>Trochilidae</i>	+		
<i>Coliidae</i>			+
<i>Tyrannidae</i>	+		
<i>Pittidae</i>			+
<i>Campephagidae</i>			+
<i>Pycnonotidae</i>			+
<i>Vireonidae</i>	+		+
<i>Mimidae</i>	+		+

mais en tout cas avant l'installation de la barrière du gel. Ces péjorations climatiques ont engendré une diminution régulière au cours du Néogène du nombre de taxons, aussi bien chez les végétaux, notamment les arbres, que chez les oiseaux.

Le développement des forêts a donc nécessité le franchissement de cette barrière physiologique majeure qu'est la tolérance au gel, qui implique l'acquisition de mécanismes biochimiques coûteux pour protéger du gel les tiges et les bourgeons dormants. Une fois acquise, cette tolérance permet la dispersion de taxons ayant évolué dans les régions situées en deçà de la frontière du gel (Latham & Ricklefs 1993). Bon nombre d'éléments méditerranéens d'origine asiatique prirent ainsi la place des flores tropicales qui dominaient les paysages avant que le climat méditerranéen se mette en place.

Ces deux hypothèses sont largement validées par deux séries d'arguments, les uns empruntés aux registres fossiles, les seconds aux méthodes de systématique modernes qui permettent d'identifier le mode et le tempo de différenciation des clades et des espèces (phylogénies moléculaires). S'agissant des premiers, les flores fossiles révèlent qu'effectivement les forêts européennes, notamment les forêts méditerranéennes, étaient beaucoup plus diversifiées qu'aujourd'hui au cours du Tertiaire (cf. notamment les travaux du paléobotaniste provençal Gaston de Saporta), au moins jusqu'à la fin du Pliocène, confirmant ainsi l'hypothèse d'extinctions différentielles au cours de la période Néogène de refroidissement. De fait, la plupart, sinon tous les genres disparus d'Europe depuis la fin du Tertiaire existent encore aujourd'hui en Asie de l'Est et/ou en Amérique du Nord (tableau 4), ce qui fait remonter l'origine des « anomalies

Tableau 4 – Exemples de genres d'arbres présents en Europe à l'Oligocène (+) mais éteints aujourd'hui et présents dans l'un et/ou l'autre des autres blocs forestiers de l'hémisphère nord (d'après Latham & Ricklefs 1993).

Genre	Nord-est de l'Amérique du Nord	Europe	Asie de l'Est
<i>Ailanthus</i>		+	oui
<i>Catalpa</i>	oui	+	oui
<i>Chamaecyparis</i>	oui	+	oui
<i>Ginkgo</i>		+	oui
<i>Liquidambar</i>		+	oui
<i>Magnolia</i>	oui	+	oui
<i>Metasequoia</i>		+	oui
<i>Paulownia</i>		+	oui
<i>Pseudotsuga</i>		+	oui
<i>Thuia</i>	oui	+	oui

de diversité » entre ces trois grands blocs à des périodes bien plus anciennes que les vicissitudes climatiques du Quaternaire qui ont débuté beaucoup plus tard, il y a 1,8 million d'années. Des trois grandes régions forestières tempérées de l'hémisphère nord, c'est celle d'Asie de l'Est qui partage la plus longue histoire avec les forêts humides subtropicales et tropicales parce qu'aucune barrière à la dispersion ne s'est jamais opposée aux échanges de taxons. C'est ce qui explique que cette région émerge de façon spectaculaire comme centre majeur de différenciation et de dispersion des arbres tempérés pour l'ensemble de l'hémisphère boréal, ce qu'ont bien reconnu Quézel & Médail (2003) pour les forêts méditerranéennes. Le fait que toutes les familles d'arbres de l'hémisphère nord (sauf quatre) soient représentées en Asie tempérée indique clairement l'origine asiatique de la plus grande partie de la flore arborée de l'hémisphère nord. Seul le genre *Quercus* qui compte 32 espèces en Amérique du Nord, 21 en Asie de l'Est, mais 11 seulement en Europe fait exception à cette règle, son origine étant probablement nord-américaine (tableau 2).

Un héritage forestier issu des glaciations, puis modelé par les humains

L'histoire de l'origine des flores forestières méditerranéennes étant ainsi brièvement dressée, faisons un bond d'une dizaine de millions d'années plus tard pour souligner rapidement une période cruciale dans l'histoire des forêts d'Europe, celle des grandes glaciations du Quaternaire. L'organisation de la végétation forestière actuelle telle qu'elle se présenta aux premiers grands défricheurs du Néolithique, il y a quelque 7 000 ans en Méditerranée occidentale, est en effet déterminée par l'alternance de phases glaciaires et de phases interglaciaires qui se succédèrent au rythme d'un cycle tous les 100 000 ans depuis le début du Pléistocène (1,8 Ma). Ces forçages climatiques provoquèrent un va-et-vient des grandes ceintures de végétation et de leurs faunes associées entre l'Europe moyenne et boréale et l'espace méditerranéen. Alors que la plus grande partie de l'Europe et de l'Amérique du Nord devenaient impropres à la survie de ces ceintures pendant les phases glaciaires, certaines parties du pourtour méditerranéen conservèrent des bioclimats suffisamment

tempérés pour leur servir de refuges. Les principaux refuges (refuges primaires) sont les trois grandes péninsules, ibérique, italienne et balkanique, mais aussi les bords de la mer Noire, certains secteurs d'Afrique du Nord, sans oublier les îles, les massifs littoraux et de nombreux micro-refuges qu'offrait l'hétérogénéité topographique et climatique de la région. La dernière grande glaciation, celle du Würm, la plus sévère de toutes et la mieux connue, entraîna une réduction extrême des végétations forestières méditerranéennes. Pons (1984) parle à propos du Würm final (20 000-18 000 BP) de l'épisode climatique le plus drastique qu'ait connu la Terre, évoquant un « *état zéro durant lequel la végétation a été ramenée, du moins aux moyennes latitudes, à un état minimal qui a en quelque sorte effacé les végétations antérieures* ». C'est donc après ces événements climatiques sévères que se sont progressivement mises en place les ceintures actuelles de végétation que trouvèrent les civilisations humaines néolithiques de pasteurs et de cultivateurs. La forêt d'origine fut à ce point modifiée que, selon Pons & Quézel (1998), « *le bilan des impacts humains des derniers millénaires en région méditerranéenne se solde aujourd'hui par une végétation qui n'exprime pas fidèlement le potentiel réel du climat et des substrats* ».

Les premières études combinant données palynologiques et phylogéographiques, menées sur les chênes caducifoliés du continent européen, ont permis de mieux comprendre les modalités de ces mouvements de grande amplitude (Brewer *et al.* 2002 ; Petit *et al.* 1997). Chaque fois que les conditions climatiques s'améliorèrent après un épisode glaciaire, certaines lignées génétiques regagnaient le terrain qu'elles avaient perdu, sans disparaître de leurs refuges méditerranéens, et ces migrations eurent d'importants effets sur la diversité génétique globale de ce groupe. Comme les phases glaciaires du Pléistocène durent beaucoup plus longtemps que les phases interglaciaires, les longs épisodes d'isolement dans les refuges entraînent une diversification génétique importante des biotas, au point qu'on peut dire que l'aire méditerranéenne est une matrice et un réservoir de différenciation génétique pour l'ensemble des biotas végétaux et animaux d'Europe (Hewitt 2000).

Conclusion

Pendant la plus grande partie du Paléogène (66-23 Ma), un climat chaud et stable a favorisé l'extension de forêts de type tempéré-tropical sur la quasi-totalité de l'hémisphère nord. Pour des raisons de configuration géographique et tectonique des masses continentales, la distribution globale des taxons montre que l'Asie de l'Est constitue une région clé pour la différenciation et la dispersion des arbres des forêts tempérées et méditerranéennes. Pour les mêmes raisons, les anomalies de diversité qui différencient l'Asie de l'Est des autres régions forestières de l'hémisphère nord sont anciennes et proviennent des différences régionales de colonisation à partir des régions tropicales puis de différenciation locale. L'explication des anomalies et des gradients de diversité (notamment les disjonctions d'aires) relèvent de facteurs évolutifs et historiques plutôt que d'interactions écologiques actuelles.

Remerciements

Un grand merci à Frédéric Médail pour m'avoir invité à écrire cette contribution en hommage à Pierre Quézel qui avait fait une synthèse magistrale sur l'histoire de la mise en place des flores méditerranéennes, et pour avoir efficacement amélioré le manuscrit.

Références

- Avisé J.-C., 2000. *Phylogeography*. Cambridge, Harvard Univ. Press.
- Blondel J., 2018. Origins and dynamics of forest birds in the Northern Hemisphere. In: Mikusinski G., Roberge J.-M. & Fuller R. (eds.). *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge Univ. Press: 11-50.
- Blondel J., Aronson J., Bodiou J.-Y. & Boeuf G., 2010. *The Mediterranean region: Biodiversity in space and time*. Oxford Univ. Press, Oxford.
- Blondel J. & Desmet J.-F., 2018. *Des oiseaux et des hommes. Fonctions écologiques et services écosystémiques*. Éd. Quae, Versailles.
- Blondel J. & Médail F., 2009. Biodiversity and conservation. In: Woodward J.-C. (ed.). *The Physical geography of the Mediterranean Basin*. Oxford Univ. Press, Oxford: 604-638.
- Blondel J. & Mourer-Chauviré C., 1998. Evolution and history of the western Palaearctic avifauna. *Trends Ecol. Evol.* 13 : 488-492.
- Brewer S., Cheddadi R., de Beaulieu J.-L. & Reille M., 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *For. Ecol. Manage.*, 156 : 27-48.
- Currie D.J. & Paquin V., 1987. Large-scale biogeographical patterns of species richness of trees. *Nature*, 329 : 326-327.
- Herrera C.M., 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: character syndromes in Mediterranean woody plants. *Am. Nat.*, 140 : 421-446.
- Hewitt G.M., 2000. The genetic legacy of Quaternary ice ages. *Nature*, 405 : 907-913.
- Klicka J. & Zink R.M., 1997. The importance of recent ice ages in speciation: A failed paradigm. *Science*, 277 : 1666-1669.
- Latham R.E. & Ricklefs R.E., 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67 : 325-333.
- Médail F. & Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: Setting global conservation priorities. *Conserv. Biol.*, 13 : 1510-1513.
- Myers N., Mittermeier R.A., Mittermeier C.G., da Fonseca G.A.B. & Kents J., 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403 : 853-858.
- Peterken G.F. 1996. *Natural woodland: Ecology and conservation in northern temperate regions*. Cambridge Univ. Press., Cambridge.
- Petit R.J., Pineau E., Demesure B., Bacilieri R., Ducousso A. & Kremer A., 1997. Chloroplast DNA footprints of postglacial recolonization by oaks. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 94 : 9996-10001.
- Pons A., 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, 38 : 427-439.
- Pons A. & Quézel P., 1998. A propos de la mise en place du climat méditerranéen. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sci. terre et planètes*, 327 : 755-760.
- Quézel P., 1995. La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecol. medit.*, 21(1/2): 19-39.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris.
- Selander R.K., 1971. Systematics and speciation in birds. In: Farner D.S. & King J.R. (eds.). *Avian biology*, Vol. I., Academic Press, New York, London: 57-147.
- Thirgood J.V., 1981. *Man and the Mediterranean forest. A history of resource depletion*. Academic Press, New York.
- Walter H., 1979. *Vegetation of the earth*. Springer Verlag, New York.
- Wetmore A., 1959. Birds of the Pleistocene in North America. *Smithson. Misc. Collect.*, 138 : 1-24.
- Zink R.M. & Slowinski J.B., 1995. Evidence from molecular systematics for decreased avian diversification in the Pleistocene Epoch. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 92 : 5832-5835.

L'association de la paléoécologie et de la phylogéographie : une autre approche de la biogéographie

Jacques-Louis DE BEAULIEU

Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE
Technopôle de l'Arbois-Méditerranée, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France
Auteur correspondant : jacques-louis.debeaulieu@orange.fr

Résumé

L'approche biogéographique de pionniers tels que Pierre Quézel a été renouvelée d'une part, par le développement de la paléoécologie, qui définit l'origine temporelle des peuplements, et, d'autre part, par celui de la génétique, qui en pénètre l'intimité infraspécifique. Est relatée ici l'histoire de la fructueuse rencontre entre ces deux champs disciplinaires à travers deux équipes de recherche, celle des palynologues de l'IMEPIIMBE (Aix-Marseille) et celle des généticiens forestiers de l'INRA de Pierroton (Bordeaux). Cette collaboration a abouti à l'identification des zones refuges méditerranéennes de diverses lignées d'essences forestières et des routes migratoires postglaciaires de ces dernières vers les latitudes nord. Les premières recherches sur l'ADN ancien d'arbres fossiles ont aussi été conduites.

Abstract

Biogeography developed by pioneers such as Pierre Quézel has been illuminated by the progress in palaeoecology which sets the present populations in their temporal framework and in genetic which identify infra-specific structures within populations. Here we recall the efficient junction between these two fields, illustrated by common projects linking palaeoecologists from

IMEPIIMBE (Aix-Marseille) and forest geneticists from INRA Pierroton (Bordeaux). Their collaboration led to precise the Mediterranean glacial refuge zones of different haplotypes of the main forest tree species and their migration routes toward Northern Europe. Researches on ancient DNA from fossil trees were also initiated.

Introduction

Le professeur Pierre Quézel (1926-2015) nous a laissé une œuvre bien vivante et incontournable pour la compréhension des écosystèmes méditerranéens, mais son empreinte apparaît aussi dans des retombées secondaires ayant marqué l'histoire d'une unité mixte de recherche, l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP), aujourd'hui l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie (IMBE). C'est en effet dans le cadre du GRECO (Groupement d'études coopératives) « Forêts méditerranéennes » piloté par P. Quézel et P. Bouvarel que des contacts institutionnels ont été établis entre les écologues marseillais et les équipes

Mots-clés : paléoécologie, palynologie, phylogéographie, région méditerranéenne, zones refuges.

Keywords: palaeoecology, palynology, phylogeography, Mediterranean region, refugia areas.

des forestiers de l'Institut national de la recherche agronomique (INRA) d'Avignon et de Montpellier. Ces relations ont conduit Michel Arbez, membre, puis directeur de la station de recherches forestières de Pierroton à être choisi pour participer à l'évaluation de l'IMEP naissante. De ces contacts est née l'idée d'un couplage entre l'approche phylogéographique des essences forestières développée à Pierroton et les paléocartographies de végétaux issues de l'European Pollen Database (EPD), structure internationale alors coordonnée au sein de l'IMEP par Armand Pons. L'aventure scientifique née de cette rencontre sera brièvement évoquée ici.

L'approche palynologique au sein de l'IMEP : de la quête des données à l'EPD

La première utilisation des grains de pollen préservés dans les sédiments des lacs et tourbières pour reconstituer les paysages passés remonte à la fin du XIX^e siècle. En France, les premières analyses polliniques ont été publiées au milieu des années 1920. Mais c'est à partir des années 1950 que cette discipline a connu une expansion fulgurante partout dans le monde et atteint sa maturité. Des laboratoires étaient créés un peu partout. C'est ainsi qu'à partir de 1965, l'équipe marseillaise d'Armand Pons a commencé à explorer le sud-est de la France, l'Afrique du Nord et la Corse, puis divers pays voisins. De très nombreuses études régionales ont reconstitué l'histoire des paysages et des forêts depuis la fin de la dernière glaciation, voire sur de plus longues durées (Beaulieu *et al.* 2001).

Devant l'afflux des informations est née la volonté d'harmoniser les méthodes et de rassembler les données pour tenter des synthèses robustes à l'échelle continentale. En Europe, dans les années 1980, le projet 158 du PICG, piloté par le suédois Bjorn E. Berglund, a joué un rôle fondamental dans cette coordination des méthodes et des résultats (Berglund *et al.* 1996). Simultanément, les données polliniques ont commencé à être utilisées pour simuler les changements climatiques passés. L'introduction de ces informations dans une modélisation dynamique imposait une quantification de ces simulations. Dans le cadre de plusieurs programmes européens de paléoclimatologie, l'IMEP a joué un rôle clef, avec

la formalisation des fonctions de transfert développées par Joël Guiot (Guiot 1985 ; Guiot & Pons 1986 ; Guiot *et al.* 1989). Cet effort de synthèse ne pouvait se passer de la mise en commun des données. En 1989, était donc créée la base de données polliniques européenne (en anglais EPD) supervisée par un groupe international d'experts et dont la gestion était confiée à l'équipe de l'IMEP (Cheddadi & Beaulieu 1995 ; Fyfe *et al.* 2006). Cet outil a servi à établir des cartes de paléo-biomes, par exemple lors du dernier optimum climatique et du dernier maximum glaciaire (Prentice *et al.* 2000), qui ont pu être confrontées avec celles générées par les modèles climatiques (GCM) afin d'évaluer les performances de ces derniers (programmes PMIP). Il a aussi été utilisé, comme on le verra plus loin, pour localiser les refuges glaciaires des essences tempérées aux basses latitudes et reconstituer la dynamique de la reconquête forestière postglaciaire de l'Europe à l'issue de la dernière glaciation. Il a aussi servi de base à des simulations prospectives intégrant le réchauffement climatique (Nolan *et al.* 2018).

L'approche phylogéographique conduite à Pierroton

Dans le même temps, l'équipe de généticiens de Pierroton (près de Bordeaux) entreprenait « *la longue traque des gènes marqueurs* » (Arbez *et al.* 2017, p. 110). Les premières approches ont porté sur la variabilité des métabolites, notamment les terpènes des résines de conifères. Puis, à partir de 1985, des programmes portant sur des populations de chênes introduits (*Quercus ruber*) ont conduit à utiliser les isozymes (Kremer *et al.* 1994) puis à élargir les investigations aux chênes indigènes. Enfin, l'exploration des protéines totales comme marqueurs génétiques a apporté des avancées substantielles. Mais il s'agissait d'une technique assez lourde à mettre en œuvre ; elle est passée au second plan du fait de l'expansion des méthodes d'exploration des marqueurs génétiques moléculaires, grâce au développement de la PCR permettant d'isoler et d'amplifier des secteurs clefs de l'ADN dans différents compartiments de la cellule (noyau, chloroplastes, mitochondries). L'approche phylogéographique définie par Avise *et al.* (1987) est née de l'analyse de ces marqueurs génétiques au sein de diverses

populations animales et végétales, ce qui permet d'identifier des lignées intraspécifiques. La distribution spatiale de ces lignées ne peut être expliquée que par une diffusion migratoire à partir d'un ancêtre commun. La phylogéographie s'est répandue rapidement dans la plupart des laboratoires de génétique et l'équipe de Pierroton s'est ainsi trouvée à la pointe de cette nouvelle dynamique. Elle a d'abord développé l'exploration du génome chloroplastique de populations de chênes à différentes échelles spatiales (Petit *et al.* 1993) et observé que les différents allèles identifiés nécessitaient des interprétations phylogéographiques précises. En effet, si les marqueurs phylogéographiques permettent de localiser spatialement des populations ayant des liens de parenté, ils ne sont pas en mesure de localiser le lieu d'origine de l'ancêtre commun. De son côté, l'approche palynologique, qui ne possède qu'un faible pouvoir de résolution taxonomique (identification à l'espèce souvent impossible) est capable d'appréhender les flux migratoires mais seulement à ce niveau d'imprécision. Mais lorsque l'on croise les deux approches, il devient possible de proposer pour chaque lignée identifiée par ses allèles la zone refuge d'où elle est issue et ses modalités de migration au cours de

l'Holocène, jusqu'au positionnement de ses populations actuelles.

De nombreuses années de collaboration

Cette idée de croisement a été envisagée dans la thèse de Brigitte Demesure (1996) : elle avait confronté ses données au travail pionnier de Huntley & Birks (1986) qui avaient établi des cartes de paléovégétations de l'Europe à partir d'un énorme travail de compilation de la littérature. Mais, avec l'EPD, l'on disposait d'un outil plus moderne permettant de véritablement spatialiser les données palynologiques. Une collaboration entre le laboratoire INRA de Pierroton (ainsi que les généticiens forestiers de l'INRA d'Avignon, partenaire traditionnel de l'IMEP) et l'IMEP a donc été décidée : l'EPD sera utilisée pour reconstruire la dynamique de recolonisation postglaciaire des essences médio-européennes intéressant la foresterie.

L'IMEP a ainsi été associé au programme européen OAKFLOW puis intégré au programme FAIROAK, piloté par Antoine Kremer, qui regroupait 12 équipes de généticiens forestiers réparties à travers toute

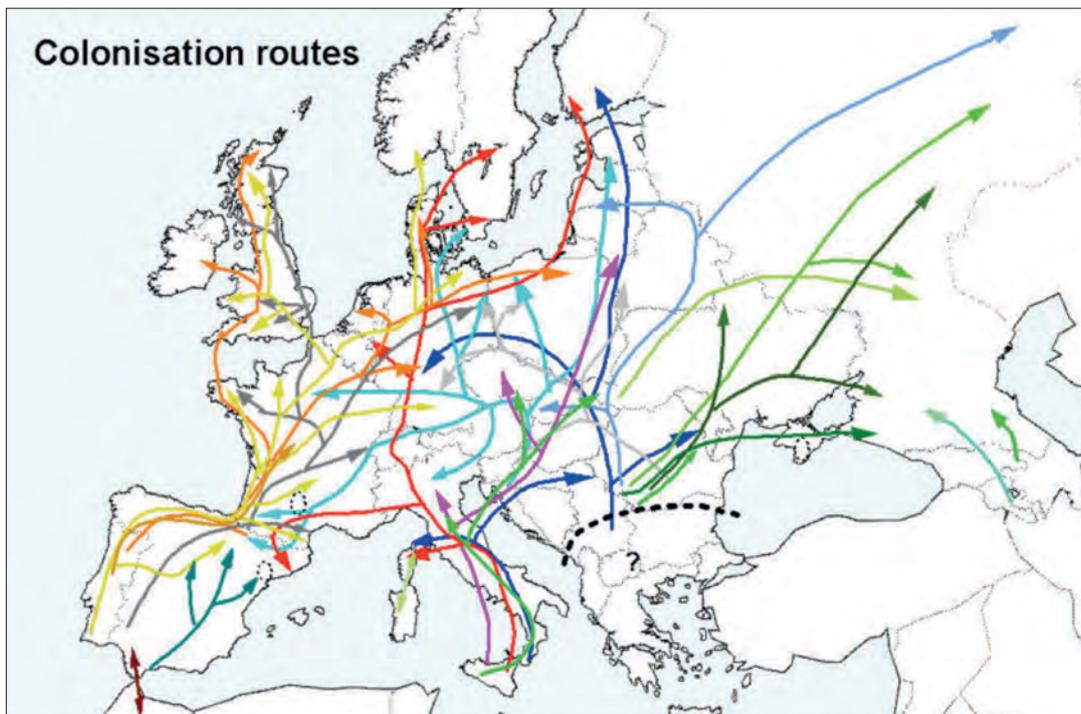


Figure 1 – Colonisation postglaciaire des chênes caducifoliés (*Quercus canariensis*, *Q. faginea*, *Q. frainetto*, *Q. macranthera*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur*) en Europe : chaque couleur correspond à une lignée ; les routes de colonisation sont obtenues par le croisement des données génétiques et polliniques (d'après Petit *et al.* 2002).

l'Europe en vue d'établir à l'échelle du continent une cartographie des haplotypes au niveau de l'ADN chloroplastique de différentes populations de chênes caducifoliés (*Quercus canariensis*, *Q. faginea*, *Q. frainetto*, *Q. macranthera*, *Q. petraea*, *Q. pubescens*, *Q. pyrenaica*, *Q. robur*). Les prélèvements ont porté sur 2 673 populations réparties dans 22 pays, aboutissant à l'identification de 42 haplotypes dont la distribution a été croisée avec les données de l'EPD. Cette confrontation a permis de localiser les zones refuges de ce groupe d'espèces et la chronologie de leurs migrations tardi- et postglaciaires jusqu'aux latitudes nord (Petit *et al.* 2002), ainsi que d'estimer les processus micro-évolutifs en particulier au niveau des « zones de sutures » (Petit *et al.* 2003). Il en est ressorti une cartographie des routes migratoires des différentes lignées (figure 1, d'après Petit *et al.* 2002), ouvrant ultérieurement la voie à une modélisation de la dynamique des fronts pionniers et à un calcul des

vitesses de migrations tenant compte du comportement des différentes lignées (Cheddadi *et al.* 2014). L'ensemble des travaux conduits sous l'égide de FAIROAK a fait l'objet d'un numéro spécial de la revue *Forest Ecology and Management* (Kremer 2002).

Cette opération fut, pour les paléoécologues comme pour les généticiens forestiers, une source d'enrichissements considérables donnant à chacun l'occasion de pénétrer dans l'intimité de disciplines dont il n'avait jusqu'alors qu'une perception théorique. Un autre programme européen (projet CYTOFOR) coordonné par Rémy J. Petit nous a amené à explorer la diversité génétique et les distributions passées d'une dizaine d'autres genres ; ce fut, entre autres travaux, l'objet de la thèse de Simon Brewer en 2002 (Brewer 2002).

Vers l'ADN végétal ancien

Ces analyses confrontaient le statut génétique actuel des peuplements forestiers avec les informations polliniques sur leur passé. Mais il manquait aux hypothèses phylogéographiques réalistes sur les routes migratoires des lignées, une ultime démonstration qui devait se trouver dans l'exploration des informations génétiques conservées dans le matériel fossile. Cette impression d'inachevé me taraudait, mais les possibilités d'extraction l'ADN ancien étaient encore balbutiantes (Pääbo 1986 ; Poinard *et al.* 1993). En France, l'équipe grenobloise de Pierre Taberlet, qui avait acquis une expertise dans le domaine de l'ADN ancien animal (ours des cavernes würmiens : Loreille *et al.* 2001), pouvait éventuellement transférer son expertise vers le monde végétal. Mais la conservation de l'ADN dans les végétaux fossiles était réputée très médiocre. Cependant, au cours d'une réunion avec Rémy J. Petit et Pierre Taberlet, j'ai réussi à les convaincre de déposer un projet visant à tenter l'extraction de l'ADN ancien chez des essences forestières qui intéressaient nos équipes. Ce fut le projet FOSSILVA qui fut soumis avec succès au programme Environnement de l'Union européenne et dont l'objectif théorique est représenté sur la figure 2. Cette fois, le projet a regroupé un nombre équilibré de six équipes de généticiens et de six équipes de paléoécologues (puis de neuf équipes dans chaque thématique dans le cadre d'un projet INTAS en 2002).

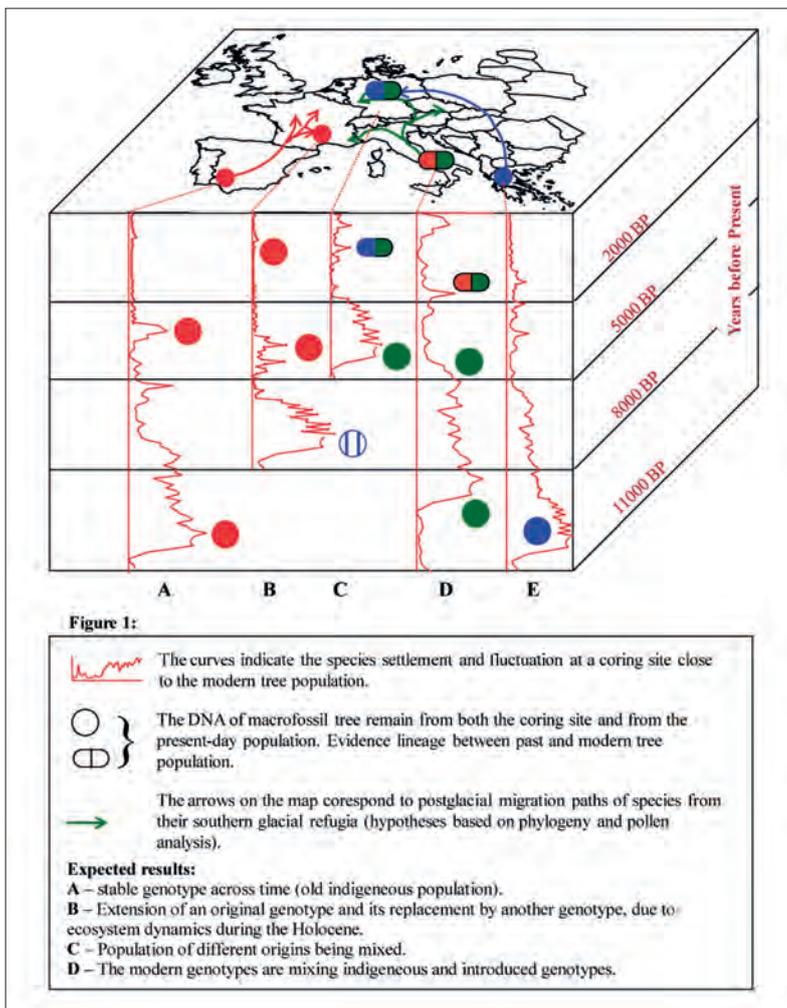


Figure 2 – Objectif théorique du programme européen FOSSILVA relatif à l'étude de l'ADN ancien de ligneux en Europe.

Le projet s'est concentré sur six essences forestières (deux feuillus : *Fagus sylvatica* et *Quercus* sp.) et quatre conifères (*Abies*, *Pinus sylvestris*, *Pinus pinaster* et *Picea abies*). Il y avait cependant une réelle éventualité d'échec dans la tentative d'extraction de l'ADN de macrofossiles végétaux pour la plupart issus de zones humides. Le projet a donc associé à cette tâche pionnière risquée d'autres démarches classiques : l'implémentation de l'EPD et la confrontation, pour les essences concernées, entre traceurs phylogéographiques et données historiques issues de l'EPD. Il en est sorti une série d'articles qui ont fait date (Cheddadi *et al.* 2006 ; Magri *et al.* 2006 ; Liepelt *et al.* 2009). De plus, le projet FOSSILVA présentait un volet tourné vers les sciences appliquées avec un projet d'usage de l'ADN de bois d'œuvre en vue en vue d'établir des certifications d'origine (Deguilloux *et al.*, 2002, 2003, 2006).

Au final, les résultats proprement paléo-génétiques ont été relativement modestes, en partie du fait que la mise en place, dans cinq laboratoires, de salles hyper-blanches affectées spécifiquement à l'extraction de l'ADN fossile a occupé la première année du programme. L'extrême difficulté de trouver des fragments d'ADN a été confirmée, mais nous avons aussi pu constater que l'idée reçue selon laquelle un milieu riche en eau était défavorable à la conservation de l'ADN n'était pas fondée. Le taux de succès (environ 10 % des échantillons) a pu paraître relativement encourageant (Liepelt *et al.* 2006), mais presque tous les fragments amplifiés identifiaient une espèce, sans reconnaître un haplotype, information qui aurait pu être obtenue plus facilement par une classique étude anatomique ! On était donc loin des espérances évoquées dans la figure 2. Cependant, dans le cas des chênes, sur 51 échantillons de bois archéologiques (allant du Néolithique au XVIII^e siècle), cinq ont fourni des fragments de cpDNA permettant de caractériser quatre haplotypes existant encore dans les populations actuelles du voisinage (Deguilloux *et al.* 2006).

L'un des succès de FOSSILVA a néanmoins été de mettre en contact dans plusieurs pays des généticiens et des écologues qui s'ignoraient jusqu'alors et qui, ultérieurement, ont poursuivi par leurs recherches aux niveaux national (Magri *et al.* 2007) ou international (Cheddadi *et al.* 2014 ; Mayol *et al.* 2015) les collaborations amorcées par ce programme. FOSSILVA s'est achevé avec un symposium organisé à Bordeaux par Rémy J. Petit, qui

présentait les avancées du projet mais aussi celles d'autres équipes européennes abordant l'aDNA avec d'autres stratégies. Il en est issu un texte de synthèse (Guegerli *et al.* 2004) qui a sans doute constitué un point d'appui pour l'expansion considérable de ce champ disciplinaire au cours des années qui ont suivi.

On peut dédier à Pierre Quézel le bref rappel de ces épisodes importants dans la trajectoire de l'IMEP/IMBE, car ils se situent dans le droit-fil de ses projets d'interprétation de la dynamique biogéographique des écosystèmes forestiers d'Europe et de la région méditerranéenne.

Références

- Awise J.C., Arnold J., Ball R.M. Jr, Bermingham E., Lamb T., Neigel J.E., Reeb C.A. & Saunders N.C. 1987. Intra-specific phylogeography: The mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 489-522.
- Arbez M., Carnus J.-M. & Kremer A., 2017. *Forêts d'hier et de demain*. Presses universitaires de Bordeaux, Bordeaux, 246 p.
- Beaulieu J.-L. de, Andrieu V., Reille M., Grüger E., Tzedakis C. & Svobodova H., 2001. An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the middle Pleistocene stratigraphy from central Europe. *Quaternary Science Reviews*, 20: 1593-1602.
- Berglund B.E., Birks H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa M. & Wright H.E., 1995. *Palaeoecological events during the last 15 000 years*. Wiley, Hoboken, 764 p.
- Brewer S., 2002. *Recolonisation postglaciaire de quelques taxons tempérés en Europe : une approche spatiale et temporelle*. Thèse Biosciences de l'environnement et santé, Univ. Aix-Marseille III, Marseille.
- Brewer S., Cheddadi R., Beaulieu J.-L. de, Reille M., Data contributors, 2002. The spread of deciduous Quercus throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, 156: 27-48.
- Cheddadi R. & Beaulieu J.-L. de, 1995. European Pollen database. In: *Global Paleoenvironmental Data. PAGES Workshop Report Series 1995*, 9.5-2: 57-60.
- Cheddadi R., Birks H.J.B., Tarroso P., Liepelt S., Gömöry D., Dullinger S., Meier E.S., Hülber K., Maiorano L. & Laborde H., 2014. Revisiting tree-migration rates: *Abies alba* (Mill.), a case study. *Vegetation History and Archaeobotany*, 23: 113-122.
- Cheddadi R., Vendramin G.G., Litt T., François L., Kageyama M., Lorentz S. Laurent J.-M., Beaulieu J.-L. de, Sadori L., Jost A. & Lunt D., 2006. Imprint of glacial refugia in the modern genetic diversity of *Pinus sylvestris*. *Global Ecology & Biogeography*, 15: 271-282.
- Deguilloux M.-F., Pemonge M.-H. & Petit R.J., 2002. Novel perspective in model certificates and forensics: Dry wood as a source of DNA.

- Proceedings of the Royal Society B, Biological Sciences* 269: 1039-1046.
- Deguilloux M.-F., Pemonge M.-H., Bertel L., Kremer A. & Petit R.J., 2003. Checking the geographic origin of oak wood: Molecular and statistical tools. *Molecular Ecology*, 12: 1629-1236.
- Deguilloux M.F., Bertel L., Celant A., Pemonge M.-H., Sadori L., Magri D. & Petit R.J., 2006. Genetic analysis of archaeological wood remains: First results and prospects. *Journal of Archaeological Science*, 33: 1216-1227.
- Demesure B., 1996. *Analyse de la diversité chloroplastique en utilisant des fragments-PCR chez des Fagacées, Fagus sylvatica L. et Quercus ssp.* Thèse doctorat en sciences, Université de Bordeaux.
- Fyfe R.M., Beaulieu J.-L. de, Binney H., Bradshaw R.H.W., Brewer S., Le Flao A., Finsinger W., Giesecke T., Gil-Romera G., Kunes P., Kühl N. & Leydet M., 2006. A review of the European Pollen Database. *Vegetation History and Archaeobotany*, 18: 417-424.
- Gugerli F., Parducci L. & Petit R.J., 2005. Ancient plant DNA: Review and prospects. *New Phytologist*, 166: 409-418.
- Guiot J., 1985. A method for palaeoclimatic reconstruction in palynology based on multivariate time-series analysis. *Géographie physique et Quaternaire*, 39 : 115-125.
- Guiot J. & Pons A., 1986. Une méthode de reconstruction quantitative du climat à partir de chroniques pollen-analytiques : le climat de la France depuis 15 000 ans. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 302, sér. II : 911-916.
- Guiot J., Beaulieu J.-L. de, Pons A. & Reille M., 1989. A 140,000-yr climatic reconstruction from two European pollen records. *Nature*, 338: 309-313.
- Huntley B. & Birks H.J.B., 1983. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13000 years ago.* Cambridge University Press, 668 pp. + 34 maps.
- Kremer A., 2002. Range wide distribution of chloroplast DNA diversity and pollen deposits in European white oaks: Inferences about colonization routes and management of oak genetic resources. *Forest Ecology and Management*, 156: 1-224.
- Kremer A., Daubrée J.B. & Jung-Müller B., 1994. Diversité génétique des peuplements de chêne rouge en France. In : Timbal J., Kremer A., Nepveu G. & Goff N.L. (eds). *Le chêne rouge d'Amérique*, INRA, Paris : 19-33.
- Liepelt S., Sperisen C., Deguilloux M.-F., Petit R.J., Kissling R., Spencer M., Beaulieu J.-L. de, Taberlet P., Gielly L. & Ziegenhagen B., 2006. Authenticated DNA from ancient wood remains. *Annals of Botany*, 98: 1107-1111.
- Liepelt S., Cheddadi R., Beaulieu J.-L. de, Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnert M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Benson R. & Ziegenhagen B., 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in *Abies alba* (Mill.), a synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 153: 139-149.
- Loreille O., Orlando L., Patou Mathis M., Philippe M., Taberlet P. & Hänni C., 2001, Ancient DNA analysis reveals divergence of the cave bear, *Ursus spelaeus*, and brown bear, *Ursus arctos*, lineages. *Current Biology*, 11: 200-203.
- Magri D., Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latalowa M., Litt T., Paule L., Roure J.M., Tantau I., Knaap W.O. van der, Petit R. J. & Beaulieu J.-L. de, 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171: 199-221.
- Magri D., Fineschi S., Bellarosa R., Buonamici A., Sebastiani F., Schirone B., Simeone M.C. & Vendramin G.G., 2007. The distribution of *Quercus suber* chloroplast haplotypes matches the palaeogeographical history of the western Mediterranean. *Molecular Ecology*, 16: 5259-5266.
- Mayol M., Riba M., González-Martínez S., Bagnoli F., de Beaulieu J.-L., Berganzo E., Burgarella C., Dubreuil M., Krajmerova D., Paule L., Romsakova I., Vettori C., Vincenot L. & Vendramin G.G., 2015. Adapting through glacial cycles: Insights from a long-lived tree (*Taxus baccata* L.). *New Phytologist*, 208: 973-986.
- Nolan C., Overpeck J. T., Allen J.R.M., Anderson P. M., Betancourt J. L., Binney H. A., Brewer S., Bush M.B., Chase B.M., Cheddadi R., Djamali M., Dodson J., Edwards M.E., Gosling W.D., Haberle S., Hotchkiss S.C., Huntley B., Ivory S.J., Kershaw A.P., Soo-Hyun Kim, Latorre C., Leydet M., Lézine A.M., Kam-Biu Liu, Yao Liu, Lozhkin A.V., McGlone M.S., Marchant R.A., Momohara A., Moreno P.I., Müller S., Otto-Bliesner B.L., Caiming Shen, Stevenson J., Takahara H., Tarasov P.E., Tipton J., Vincens A, Chengyu Weng, Qinghai Xu, Zhuo Zheng & Jackson S.T., 2018. Past and future global transformation of terrestrial ecosystems under climate change. *Science*, 361: 920-923.
- Pääbo S., 1989. Ancient DNA: Extraction, characterization, molecular cloning, and enzymatic amplification. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 86: 1939-1943.
- Petit R.J., Brewer S., Bordács S., Burg K., Cheddadi R., Coart E., Cottrell J., Csaikl U.M., van Dam B., Deans J.D., Fineschi S., Finkeldey R., Glaz I., Goicoechea P.G., Jensen J.S., König A.O., Lowe A.J., Madsen S.F., Matyas G., Munro R.C., Popescu F., Slade D., Tabbener H., de Vries S.G.M., Ziegenhagen B., Beaulieu J.-L. de & Kremer A., 2002. Identification of refugia and postglacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156: 49-74.
- Petit R.J., Aguinagalde I., Beaulieu J.-L. de, Bittkau C., Brewer S., Cheddadi R., Ennos R., Fineschi S., Grivet D., Lascoux M., Mohanty A., Muller-Stark G., Demesure-Musch B., Palmé A., Martin J.-P., Rendell S. & Vendramin G.G., 2003. Glacial refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity. *Science*, 300: 1563-1565.
- Poinard H.N., Cano R.J. & Poinard G.O., 1993. DNA from an extinct plant. *Nature*, 363: 677.
- Prentice I.C., Jolly D. & BIOME 6000 participants, 2000, Mid-Holocene and glacial-maximum vegetation geography of the northern continents and Africa. *Journal of Biogeography*, 27: 507-519.

La végétation des montagnes d'Italie méridionale et ses caractéristiques biogéographiques

Gilles BONIN

Association Forêt méditerranéenne

Auteur correspondant : bonin.gilles@wanadoo.fr

Résumé

*Dans le cadre de l'hommage à Pierre Quézel, cette contribution sur la végétation d'altitude des principaux sommets d'Italie du Sud a pour objet de mettre en évidence les traits majeurs des groupements de pelouses et de forêts. Leur position au centre du bassin méditerranéen justifie une analyse des affinités biogéographiques entre les groupements de la région d'étude et ceux des Balkans, du centre et du nord de la péninsule et des Alpes du Sud. L'existence d'une entité biogéographique tyrrhénienne est évoquée en s'appuyant sur quelques exemples. La dynamique des groupements est rapidement présentée. Un demi-siècle d'observations permet de témoigner de la capacité de régénération du *Pinus leucodermis* après la suppression du pâturage en altitude et de souligner la dynamique expansionniste du hêtre (*Fagus sylvatica*), au détriment des autres groupements des zones sommitales et au niveau de l'étage supraméditerranéen.*

Abstract

*As part of the tribute to Pierre Quézel, this contribution on the altitude vegetation of the main summits of southern Italy intends to highlight the major features of the herbaceous formations and forest groups in these mountains. Their position in the center of the Mediterranean basin justifies an analysis of the biogeographic affinities between the groups of the region of study and those of the Balkans, of the Center and the North of the peninsula and of the Southern Alps. The existence of a Tyrrhenian biogeographic entity is evoked on the basis of a few examples. The dynamics of the groups are presented. Half a century of observations show the regeneration capacity of *Pinus leucodermis* after grazing removal at high altitude and underline the expansionist dynamics of *Fagus sylvatica* at the expense of the other groups of the culminating zones and of the supra-mediterranean level.*

Mots-clés : Basilicate, Calabre, pelouses, forêts, étages de végétation, biogéographie.

Keywords: basilicate, Calabria, grasslands, vegetation levels, biogeography.

Abridged English version

During the 1960s Pierre Quézel initiated a great deal of research on the vegetation of the Mediterranean mountains. Placed in the center of the Mediterranean, the summits of Basilicata and Calabria constituted a very favorable study site for the description of plant groups and of their biogeographic affinities with other vegetation in neighboring countries. This text reminds the main characteristics of the plant formations of this territory of Italy. The three supra-mediterranean, mountain-mediterranean and oromediterranean levels are occupied by open grasslands and forests. On the upper (oromediterranean) level, there are stands of *Pinus leucodermis* Ant. establishing on open *Sesleria nitida* grasslands, characteristics of the culminating areas. The meadows of the mountain level are composed of herbaceous formations on acid soil of various compositions. All these herbaceous formations evolve towards beech forests when human pressure decreases or towards Corsican pine forests in Calabria. The supra-mediterranean level contains more diversified herbaceous formations and matorral groups which allow the installation of a particular black pine and very varied forests with biogeographic affinities with those of the Balkan groups (e.g. *Quercus cerris*, *Quercus frainetto*, *Ostrya carpinifolia* formations). There is also a Tyrrhenian biogeographic unit essentially characterized by *Alnus cordata* and *Pinus laricio* (Corsican pine). The vegetation of this region is therefore under several biogeographic influences. The creation of the National Park of Pollino allowed the observation of the evolution of the vegetation over a period of several decades.

Introduction

Dans le cadre de l'hommage scientifique rendu à Pierre Quézel, cet article a pour but de rappeler quelques résultats concernant la connaissance de la végétation des montagnes d'Italie méridionale. L'étude de cette végétation a été initiée par P. Quézel en 1965 dans le cadre d'une étude générale de la végétation des principaux territoires du nord de la Méditerranée. Plusieurs raisons justifiaient l'étude de la végétation de cette région. En 1965, très peu de connaissances phytoécologiques étaient acquises sur les groupements

végétaux du sud de l'Italie. Les seuls travaux importants étaient des descriptions de botanistes comme Gavioli (1932-1948) et quelques études ponctuelles concernant certains groupements végétaux. Or la position géographique de ce territoire au centre du bassin méditerranéen invitait à faire une étude globale pour décrire l'ensemble de la végétation et les relations entre les groupements indigènes et ceux des territoires avoisinants. La description de ces groupements végétaux, qu'ils soient liés aux éboulis, qu'ils constituent des pelouses ouvertes ou fermées, ou des groupements sylvatiques n'existait pas encore. Il n'y avait donc pas de comparaison possible entre les groupements locaux et ceux des territoires entourant la zone d'étude. Leur positionnement dans l'étagement de la végétation restait encore à préciser, à une période où les débats entre chercheurs se poursuivaient pour établir une position commune relative à la définition des étages de végétation en région méditerranéenne (Ozenda 1975, 2002 ; Quézel 1974).

Le cadre

L'Italie méridionale est constituée de trois grandes régions administratives : les Pouilles, de faible altitude générale à l'exception du Gargano dont le point culminant atteint modestement 1 055 m ; la Basilicate (ancienne Lucanie), région montagneuse puisque six sommets dépassent 2 000 m et plusieurs autres avoisinent cette altitude ; enfin la Calabre aux reliefs plus adoucis mais avec le plateau de la Sila qui peut atteindre en certains points 1 750 m et l'Aspromonte culminant à 1 928 m à l'extrême sud de la péninsule (figure 1). Ces deux dernières



Figure 1 – Carte des régions de l'Italie méridionale.

régions étaient, et sont encore, particulièrement boisées en altitude, c'est-à-dire à partir de l'étage supraméditerranéen.

Les méthodes d'étude

En 1965, on ne pouvait pas aborder la description de la végétation d'un territoire sans passer par l'analyse phytosociologique. La phytosociologie était la démarche indispensable pour identifier et caractériser les groupements végétaux. Cette discipline fut très utilisée durant des décennies pour décrire la végétation méditerranéenne. C'est pourquoi nous ferons appel, tout au long de ce texte, à quelques références de phytosociologie, sans entrer dans les détails des classifications phytosociologiques et de caractérisation des différentes unités. Ultérieurement, l'échantillonnage mis en œuvre dans le cadre de cette discipline a servi de base pour le développement des analyses multidimensionnelles en phytoécologie. Ces outils ont permis de mettre en évidence des gradients écologiques, de mieux étayer les dynamiques de la végétation et d'établir des relations entre facteurs du milieu et composition floristique (Bonin & Roux 1978). Mais l'approche la plus spectaculaire de l'ensemble de la recherche évoquée ici, due à l'impulsion donnée par P. Quézel, a été la mise en évidence d'un réseau complexe d'affinités biogéographiques, dans lequel la végétation des montagnes d'Italie méridionale était directement impliquée.

Dans le cadre de cette synthèse, seuls sont évoqués les groupements principaux qui permettent, à plus ou moins long terme, l'installation de la forêt. L'expérience acquise au cours d'un demi-siècle de fréquentation de ce territoire (de 1966 à 2014), a permis de cibler les formations végétales au détriment desquelles la forêt progresse dès que la pression humaine diminue. La création du plus grand parc national d'Europe en 1993, englobant une grande partie de la zone d'étude, a facilité notre analyse de la dynamique forestière à partir des groupements herbacés. Seuls les groupements des étages supraméditerranéen, montagnard-méditerranéen et oroméditerranéen ont été pris en compte. Les groupements de l'étage méditerranéen ont été délaissés, compte tenu de leur forte anthropisation.

Les principaux groupements herbacés et leurs affinités

Les éboulis

En général, en région méditerranéenne, les éboulis abritent des végétaux d'un grand intérêt botanique et biogéographique. C'est le cas dans les Alpes du Sud et dans les Abruzzes. En Italie méridionale, les éboulis sont rares en Basilicate et inexistantes en Calabre. En Basilicate (versant nord du mont Pollino, mont Sirino et mont Alpi) on trouve une seule entité phytoécologique rappelant les associations des grands éboulis des Abruzzes. Ce groupement végétal montre une composition floristique appauvrie par comparaison à ses homologues des Abruzzes. Des trois associations décrites dans l'Apennin central, il ne subsiste plus en Basilicate que le *Drypeto-Festucetum dimorphae* dont la composition floristique est réduite à quelques espèces, les principales étant *Festuca dimorpha* Guss. et *Drypis spinosa* L., *Heracleum orsini* Guss. et *Cerastium tomentosum* L., diploïde comme dans les Abruzzes (Favarger 1972), alors qu'il est polyploïde à plus basse altitude. La pauvreté floristique spécifique de ce groupement peut s'expliquer par sa surface limitée, par sa fragmentation et parce qu'il est envahi par des graminées des pelouses rendziniformes environnantes très concurrentielles. La comparaison avec les *Drypetalia* décrites par Quézel (1964) en Grèce n'est pas concluante. On doit donc plutôt considérer qu'il existe des groupements d'éboulis bien caractérisés et remarquables dans l'Apennin central (avec trois associations bien définies) dont il ne reste plus, vers le Sud, qu'un groupement réduit à quelques espèces caractéristiques, donc très appauvri.

Les pelouses alticoles baso-neutrophiles

Elles constituent l'un des éléments majeurs des paysages des montagnes calcaires d'Italie méridionale. Présentes dans l'Apennin central, elles le sont aussi dans les régions du Sud. Si *Sesleria apennina* Ujhelyi est l'élément floristique majeur dans le centre de la péninsule, *Sesleria nitida* Ten. la remplace le plus souvent au sein des pelouses plus xériques du Sud dans les zones les plus alticoles (figure 2). On retiendra quatre taxons caractéristiques de ces pelouses :



Figure 2 – Pelouse à *Sesleria nitida* (photo G. Bonin 1966).

Sesleria nitida, *Carex macrolepis* DC., *Helianthemum grandiflorum* (Scop.) Schinz & Thell., *Helianthemum balcanicum* Janchen. Différents faciès peuvent être distingués, dont un faciès à *Festuca pungens* Kit constituant un tapis homogène et dense. Ce faciès rappelle le groupement décrit par Horvat (1930) dans les Balkans. Dans ces pelouses, *Sesleria apennina* est toujours très discrète alors que *Helianthemum balcanicum* y trouve son optimum de végétation accompagné par *Achillea rupestris* Huter. et *Asperula calabra* Fiori endémique des massifs du Sud. Sans entrer ici dans des considérations phytosociologiques poussées, on peut souligner que ce groupement s'apparente aux pelouses à *Festuca pungens* de Bosnie, du Monténégro et de Grèce. Ces pelouses sont composées de 53 % de taxons italo-balkaniques, 9 % d'endémiques et près de 5 % d'orophytes méditerranéennes. Ces chiffres mettent en évidence l'existence d'un véritable ensemble de pelouses orophiles « ouvertes » centre-est-méditerranéennes.

Il existe aussi un groupement de fruticées avec *Lavandula angustifolia* Miller, *Chamaecytisus spinescens* (C. Presl.) Rothm et *Satureja montana* L., *Asphodeline lutea* Rchb., *Thymus striatus* Vahl. et *Stipa pennata* L. qui n'entre pas dans le même ensemble que les formations précédentes. Il est plus thermophile que les précédentes formations mais n'en est pas moins colonisé par le hêtre (*Fagus sylvatica* L.). Il peut être comparé aux steppes de Macédoine et à des formations du Péloponnèse (Quézel 1964). On note d'ailleurs, dans le groupement hellène, de nombreux vicariants des taxons de la Basilicate. Physionomiquement, il rappelle des formations des Alpes du Sud ou du sud du

Massif central mais il en diffère par sa composition floristique. Un autre groupement à chaméphytes épineux est individualisé en Basilicate avec *Astragalus sirinicus* Ten. Dans les Balkans, deux associations décrites par P. Quézel en 1964 et 1967 abritent aussi ce taxon. Il existe aussi, dans les Abruzzes, une formation équivalente à *Astragalus sempervirens* Lam. mais qui ne s'étend pas jusqu'à la Basilicate. Enfin en Calabre, sur le plateau silan granitique, l'*Astragaletum calabri* Bonin (1978) constitue l'une des associations les plus originales et les plus étendues des formations de l'Italie méridionale. *Astragalus parnassi* subsp. *calabrus* Fiori et *Chamaecytisus spinescens* lui donnent un aspect moutonneux très caractéristique. Sans s'étendre sur des arguments d'ordre phytosociologique, on peut assurer qu'il existe, au nord de la Méditerranée, de la Sierra Nevada à la Grèce un chapelet de petits groupements tous caractérisés par une astragale particulière. Ces formations d'altitude correspondent toutes à l'étage du hêtre.

Les pelouses acidophiles

Il s'agit du groupement à *Nardus stricta* L. et *Luzula pindica* (Hausskn) Chrték et Krisa. (Bonin 1972) qui occupe des surfaces assez limitées sur les massifs calcaires du Pollino, mais beaucoup plus étendues en Sila sur silice. Ce groupement s'intègre aussi au complexe biogéographique italo-balkanique. À quelques détails près, il peut être assimilé aux pelouses décrites en Grèce en 1964 par P. Quézel dans le Péloponnèse. Dans les grandes clairières et les karsts d'altitude, les pelouses acidophiles à *Meum athamanticum* Jacq. (Bonin 1972), prairies très fermées occupent les « piani » de l'étage montagnard-méditerranéen (figure 3). Ce taxon est accompagné d'*Asphodelus albus* Mill., toujours très abondant, et de graminées



Figure 3 – Prairie à *Meum athamanticum* (photo G. Bonin 1967).

comme *Festuca rubra* L., *Festuca violacea* Gaud. et *Nardus stricta*. Ces pelouses sont présentes aussi bien sur roche calcaire (Pollino) que sur roche acide (Sila, Calabre). Les taxons dominants sont ici les orophytes européennes ou circumboréales. Les italo-balkaniques et italiennes strictes ne représentent plus que des pourcentages modestes dans la liste des taxons présents. Contrairement aux pelouses ouvertes, l'influence biogéographique de ces prairies est médio-européenne.

Les formations de pelouses et de fruticées de l'étage supraméditerranéen

On peut distinguer plusieurs associations. La première qui s'étend des Abruzzes au Sud abrite *Helichrysum italicum* et *Teucrium montanum* qui en sont les caractéristiques mais aussi *Buxus sempervirens*, rare dans la région. Différents faciès plus ou moins thermo philes représentent cette pelouse. Entre 900 et 1 200 mètres, sur sols érodés à forte pente, est installée une pelouse à *Eryngium amethystinum* L., *Polygala major* Jacq. et *Plantago serpentina* (All.) Arcangeli, mais aussi *Scorzonera columnae* (Guss.) Nyman endémique de l'Apennin centro-méridional.

Une prairie, plus qu'une pelouse, fait la transition entre les formations mésophiles de l'étage supérieur et les formations plus ouvertes et plus sèches. *Crepis rubra* L. italo-balkanique en est l'élément le plus caractéristique. Un groupement arbustif complète ce panorama. Il est dominé par *Cistus incanus* L. et *Phlomis herba-venti* L. et ressemble beaucoup, physionomiquement, aux cistaies provençales. Ces différents groupements sont marqués par une forte influence des espèces méditerranéennes et italo-balkaniques.

Les forêts des étages montagnard et supraméditerranéen

Le cas particulier de *Pinus leucodermis* Ant.

Ce pin, emblème de l'actuel parc national du Pollino, forme des peuplements peu denses à la limite supérieure de la hêtraie. Il s'installe préférentiellement sur substrat calcaire ou calcareo-dolomitique, sur des pelouses



Figure 4 – *Pinus leucodermis* à l'étage oroméditerranéen (photo G. Bonin 2008).

à *Sesleria apennina* ou *Sesleria nitida*. Il est très souvent accompagné de *Juniperus hemisphaerica* Presl. La position altitudinale de ce pin rappelle celle du pin mugo dans l'Apennin central et dans les Alpes du Sud dans une position dominant la hêtraie, ce qui correspond à l'étage oroméditerranéen. Mais il peut descendre dans l'étage montagnard-méditerranéen dans des zones dégradées de la hêtraie. Il se rencontre dans la péninsule balkanique sous le nom de *Pinus heldreichii* Christ., avec la var. *heldreichii* en Grèce et la var. *leucodermis* (Antoine) Markgraf ex Fitschen en Albanie et au Monténégro. Selon Avolio (1996), *Pinus leucodermis* constituerait une véritable espèce. Ces pins, en Italie du Sud, auraient une originalité génétique marquée (figure 4).

Les principaux groupements sylvatiques

Que ce soit à l'étage montagnard ou à l'étage supraméditerranéen, la part des forêts caducifoliées est considérable en Basilicate, un peu moins en Calabre où le pin laricio occupe sur silice une surface importante. La tendance est assez différente de celle que présente l'ensemble du bassin méditerranéen. Pour P. Quézel et G. Bonin (1980), les chênaies à feuilles caduques sont considérées comme caractéristiques de l'étage supraméditerranéen à l'échelle du pourtour méditerranéen. Si l'on s'en tient au schéma habituel, les forêts caducifoliées euméditerranéennes font partie des *Quercetea ilicis* en Méditerranée occidentale

alors que les *Quercetea pubescentis*, plus complexes occupent, sur l'ensemble du bassin méditerranéen, l'étage supraméditerranéen. En Basilicate, les chênaies occupent la plus grande partie de l'étage supraméditerranéen malgré l'impact humain.

À l'étage montagnard-méditerranéen

Les hêtraies constituent l'un des éléments les plus remarquables du paysage végétal, avec une couverture très importante et une dynamique surprenante à l'étage montagnard-méditerranéen. On peut identifier deux niveaux dans ces hêtraies. Gentile (1963-1969) et Bonin (1967) ont confirmé ces deux niveaux altitudinaux. Il faut retenir qu'il existe des hêtraies d'altitude supérieure à 1 500 m essentiellement identifiables par la présence de *Campanula trichocalycina* Ten., de *Ranunculus brutius* Ten. et de *Acer lobeli* Ten. Les hêtraies d'altitude plus faible sont caractérisées par *Ilex aquifolium* L., *Lathyrus venetus* (Miller) Wohlf in Koch, *Daphne laureola* L. Les hêtraies sud-helléniques et sud-italiennes avaient été regroupées dans la même entité phytosociologique (Quézel 1967 ; Bonin 1967). Dans cet étage montagnard-méditerranéen, il n'y a pas de véritable hêtraie-sapinière alors que les sapins occupent une place importante dans les forêts d'altitude des régions méditerranéennes (cf. Quézel & Médail 2003). *Abies alba* Miller est présent dans certains secteurs mais il n'est jamais abondant. Des observations personnelles amènent à penser que le sapin a été très exploité par les populations locales au début du xx^e siècle lors de grands travaux forestiers, puis lors de coupes occasionnelles. Aita *et al.* (1974) signalent dans des analyses polliniques effectuées près du mont Volturino en Basilicate des faciès à sapins abondants avec *Campanula trichocalycina* à des périodes récentes. Selon Quézel et Médail (2003) le sapin blanc serait présent en Italie méridionale depuis plus de 37 000 ans.

Le complexe des hêtraies de la péninsule italienne apparaît très comparable à celui des hêtraies de la péninsule balkanique selon de nombreux travaux qui traitent de ces forêts, depuis les Alpes dinariques jusqu'à la Grèce. De la Macédoine à l'Albanie et à la Grèce, on note à travers les différents tableaux proposés par Horvat (1938), Markgraf (1970) et Quézel (1965-1967) un ensemble spécifique commun à toutes ces hêtraies d'altitude, avec *Lathyrus venetus*, *Campanula trichocalycina*,

Geranium striatum, etc., qui leur donne un caractère particulier. Il est donc logique de rassembler dans une même entité toutes ces hêtraies. L'horizon inférieur du même ensemble est composé de l'*Aquifolio-Fagetum* en Italie méridionale et de l'association à *Fagus sylvatica* et *Geranium striatum* en Grèce (Quézel 1967). Plus au nord, en Bosnie-Herzégovine et Monténégro, Dafis (1968) a décrit des groupements qui ont leurs vicariants en Italie centrale. Il y a donc un parallèle entre le complexe des hêtraies nord-balkaniques et leur équivalent de l'Apennin central, et la situation des hêtraies du sud de l'Italie et de leurs homologues de Grèce.

Dans cet étage montagnard-méditerranéen, existent des sylves particulières qui constituent les éléments d'un noyau tyrrhénien. Ce sont des formations à *Alnus cordata* (Loisel.) Loisel. (Bonin 1978) qui occupent des surfaces modestes au niveau inférieur de cet étage. Elles doivent être comparées à l'*Hypericeto-Alnetum cordatae* de Corse décrit par Gamisans (1975), mais on peut aussi établir une relation avec les sylves à *Alnus incana* (L.) Moench. du Monténégro (Blecic 1960).

Les pinèdes à *Pinus nigra* subsp. *laricio* Poiret qui s'étendent de la Calabre à la Sicile témoignent aussi de l'existence de cet ensemble biogéographique centro-méditerranéen. Ces pinèdes concurrencent les hêtraies sur les versants secs, sur terrain siliceux en Calabre. Elles descendent dans le supraméditerranéen où elles constituent des forêts importantes au détriment des feuillus. Elles sont donc présentes à la fois aux étages montagnard- et supraméditerranéens. Elles peuvent constituer le stade sylvatique précédant l'installation de la hêtraie. Celles de l'étage supraméditerranéen sont riches en espèces de pelouses qui constituent l'essentiel du sous-bois. On retrouve entre autres, *Daphne laureola*, *Galium rotundifolium*, *Cephalanthera rubra*, *Crepis leontodontoides*, dans une ambiance de chênaie. D'ailleurs, *Quercus pubescens* est fréquent dans ce groupement. Celles de l'étage montagnard-méditerranéen sont infiltrées de *Fagus sylvatica*, *Lathyrus venetus*, *Potentilla micrantha*, ce qui confirme les affinités écologiques qui les lient à la hêtraie la plus thermophile.

Étant donné la répartition géographique de *Pinus nigra* subsp. *laricio* dans le bassin méditerranéen central, le rapprochement ne peut se faire qu'avec les pinèdes de Sicile et de Corse (Gamisans 1975).

Les chênaies

Elles sont caractérisées par la présence majeure de deux chênes : *Quercus cerris* L. et *Quercus frainetto* Ten. Si *Quercus cerris* possède une aire de répartition vaste, qui englobe l'ensemble de la péninsule italienne, *Quercus frainetto* n'apparaît que dans les massifs du sud de la péninsule ; son aire de répartition est essentiellement limitée aux Balkans. Ces deux chênes offrent leur développement optimal dans l'étage supraméditerranéen. Mais le chêne chevelu constitue aussi des forêts dans l'étage montagnard-méditerranéen inférieur, accompagné par le cortège floristique de la hêtraie la plus thermophile. Il peut aussi descendre exceptionnellement dans l'étage méditerranéen, illustrant ainsi ses grandes potentialités écologiques. *Q. frainetto* se cantonne à l'étage supraméditerranéen tout comme *Quercus pubescens* Willd., abondant dans cette région. On peut retrouver en Italie du Sud certains taxons bien représentés dans les forêts de *Quercus frainetto* de Grèce centrale et méridionale (Barbero & Quézel 1976) ce qui nous a amenés à définir une unité phytosociologique commune pour la Grèce et l'Italie méridionale (Barbero *et al.* 1975).

Les châtaigneraies

Elles ont été observées, dans tous les cas, sur des sols décarbonatés. Le châtaigner apparaît souvent dans les chênaies. Dans ses groupements propres, la présence d'espèces sylvatiques acidophiles est remarquable (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, *Luzula sylvatica* (Hudson) Gaudin, *Chamaecytisus hirsutus* (L.) Link, *Solidago virga-aurea* L.). Les tableaux phytosociologiques soulignent cependant l'absence d'homogénéité du cortège floristique de cette formation dans laquelle on peut distinguer plusieurs faciès.

Les ostryaies

Ostrya carpinifolia Scop. atteint dans l'Apennin du Sud la limite méridionale de son aire. S'il abonde dans le secteur adriatique des montagnes des Marches à l'Istrie, il est beaucoup plus discret en Basilicate et en Calabre, où il ne forme plus que des groupements réduits, souvent hétérogènes, toujours localisés sur substrat calcaire. Si l'on considère un gradient écologique régressif au niveau de l'étage supraméditerranéen, on passe des chênaies mésophiles sur sol profond à des chênaies

plus sèches, puis à des ostryaies et enfin aux pinèdes de pin noir indigène sur calcaire que nous examinerons plus loin. Horvat (1956) avait mis en évidence, avant Jakucs (1961), les liens étroits qui unissent les groupements à *Ostrya carpinifolia* Scop., *Fraxinus ornus* L., *Carpinus orientalis* Miller, *Acer obtusatum* Waldst & Kit., aux pinèdes de pin noir des Dinarides. La situation est la même en Italie méridionale. Le groupement est marqué par la présence de *Sesleria autumnalis* F. Schultz qui constitue un tapis herbacé important sous un couvert arborescent où domine *Fraxinus ornus* et à un degré moindre *Acer obtusatum* et *Carpinus orientalis*. Ce groupement est à rapprocher du groupement du *Seslerio-Ostryetum* d'Horvat et Horvatic (1950) décrit dans les montagnes de Croatie. Le dynamisme de *Fraxinus ornus* est l'élément dominant. Dans les Abruzzes, les ostryaies sont plus riches et plus homogènes que dans le Sud. En Grèce, ainsi que le soulignent Barbero et Quézel (1976), les groupements à *Ostrya* et *Carpinus orientalis* sont fragmentaires. On retrouve donc de part et d'autre de l'Adriatique des ostryaies riches, homogènes au niveau des Abruzzes et des Dinarides et plus au sud, en Grèce comme en Basilicate, des ostryaies appauvries dans lesquelles l'*Ostrya* n'est plus l'élément majeur.

Les chênaies vertes

Elles sont essentiellement localisées à l'étage méditerranéen, donc hors de notre synthèse. Cependant, certains groupements peuvent être rencontrés à l'étage supraméditerranéen avec un cortège de chênaie à chênes caducifoliés. Dans la chaîne montagneuse littorale calcaire, on trouve dans des zones à forte pente et à sol peu profond des chênaies vertes à l'étage montagnard-méditerranéen, dans la hêtraie, avec le cortège floristique de la hêtraie. La position phytosociologique et écologique de ces chênaies d'yeuse n'était pas vraiment éclaircie quand ces travaux ont été réalisés. Pour certains auteurs, les chênaies vertes alticoles pourraient être des groupements de substitution des ostryaies !

Les pinèdes à pin noir *stricto sensu*, des massifs calcaires du sud de la péninsule

En 1933, Giacobbe avait trouvé sur le mont Orsomarso, dans la chaîne côtière littorale calcaire, un pin noir qu'il avait différencié du

pin laricio de Calabre. J'avais retrouvé ce pin en différents lieux du massif du Pollino, toujours implanté dans des zones rocailleuses, falaises, éboulis, terrains érodés en forte pente. En 1975, on a pu répertorier et cartographier toutes les stations de la charnière montagneuse de la Basilicate à la Calabre (Pennachini & Bonin 1975). Cette démarche a permis de mettre en évidence un groupement bien caractérisé qui correspond à une pinède sur fruticées dont l'intérêt biogéographique est indiscutable. Les chaméphytes buissonnants dominant et les pins ne constituent qu'un piqueté peu dense. *Genista sericea* Wulf., souvent très abondant sous ces pins, n'apparaît que dans ce groupement. *Onosma echioides* L. y est aussi abondante alors qu'elle est rare dans les groupements de pelouses voisines. C'est pourquoi nous avons proposé la création d'une unité particulière pour ces pinèdes : le *Genista sericeae-Pinetum nigrae* où figurent aussi *Chamaecytisus subspinescens*, *Scabiosa crenata*, *Euphorbia barrelieri*, mais aussi des arbres comme *Sorbus aria* Crantz., *Laburnum anagyroides* Medic., *Acer obtusatum*. Une situation similaire existe aussi en Albanie, au Monténégro, en Bosnie-Herzégovine et en Croatie. Horvat (1956) avait décrit dans les Balkans un groupement comparable. Dans l'ouvrage d'Horvat *et al.* (1974), il est fait mention de deux associations proches de celle décrite en Italie du Sud. Dans les Abruzzes, le pin noir de Villetta Barrea qui forme des groupements beaucoup plus denses n'est pas accompagné par *Genista sericea* mais par *Chamaecytisus spinescens*, *Coronilla emerus* L. (figure 5).

P. Quézel avait soulevé la question des pins noirs dans le bassin méditerranéen en répertoriant l'ensemble des sous-espèces. Dans les Balkans, au sud (en Grèce et en Turquie) sont présentes les pinèdes à *Pinus nigra* subsp.



Figure 5 – Pin noir et *Ostrya carpinifolia*, à l'étage supraméditerranéen (photo G. Bonin 1970).

pallasiana, de belle venue. Un peu plus au nord, en Croatie, apparaît un pin à distribution ponctuelle qui correspond à *Pinus nigra* subsp. *dalmatica* et plus au nord encore, le pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* subsp. *nigra*). Il existe donc un gradient que l'on peut retrouver dans l'Apennin avec *Pinus nigra* subsp. *laricio* au sud sur silice, puis le pin noir qui colonise les falaises calcaires du mont Pollino et qui pourrait peut-être correspondre à *Pinus nigra* subsp. *dalmatica*, et enfin plus au nord dans les Abruzzes le pin de Villetta Barrea qui correspondrait au pin noir d'Autriche. C'est une hypothèse argumentée par le contexte écologique et la composition floristique des groupements. Cela reste à vérifier par des investigations génétiques faites dans les peuplements naturels et non pas dans des reboisements comme cela fut le cas au mont Pollino.

Conclusion

Les liens biogéographiques entre les groupements végétaux d'Italie méridionale et les formations de certains territoires balkaniques sont incontestables. On remarquera que les pelouses baso-neutrophiles s'apparentent à leurs homologues des Balkans occidentaux alors que les pelouses acidophiles doivent être rattachées à des groupements de l'Apennin du Nord ou des Alpes. Les influences centro-méditerranéennes sont concrétisées par la relation entre les éboulis des Abruzzes et les éboulis du Sud mais surtout, au niveau forestier, par la relation entre le groupement à *Alnus cordata* du territoire d'étude et le groupement corse. Les pinèdes de pin laricio confirment cette entité centro-méditerranéenne. Toutes les autres formations forestières montrent des affinités plus ou moins fortes avec les forêts des Balkans.

Cette synthèse a permis de mettre en évidence deux originalités de ce territoire. La double présence de *Pinus leucodermis* et d'un *Pinus nigra* s.l. sur le même territoire calcaire nous renvoie à la situation de ces deux pins dans la zone balkanique (Croatie, Bosnie, Monténégro), La présence de taxons communs accompagnant ces deux pins sur les territoires d'Italie du Sud et des Balkans va dans le sens de ces liens biogéographiques transadriatiques.

Enfin, le suivi de la végétation sylvatique de ce territoire sur un demi-siècle montre un dynamisme remarquable du hêtre. La régression du pâturage en altitude a permis la régénération

importante du pin leucodermis, ce qui n'était pas le cas cinquante ans plus tôt. La hêtraie envahit les pâturages d'altitude et les peuplements de pins. Mais cette hêtraie s'étend aussi à plus basse altitude, au sein des chênaies et autres groupements de l'étage supraméditerranéen. Cette observation conforte le point de vue d'un forestier italien qui considérait le hêtre du sud de l'Italie comme une variété particulière plus thermophile, moins exigeante que le hêtre des régions plus septentrionales. Ce constat a été vérifié par les analyses génétiques (phylogéographie) du hêtre (Magri *et al.* 2006) qui mettent en exergue la présence d'haplotypes particuliers de l'ADN chloroplastique au sein de refuges en Italie méridionale (F. Médail, comm. pers.).

Références

- Avolio S., 1996. *Il pino loricato* (*Pinus leucodermis* Ant.) *emblemata del Parco nazionale del Pollino*. Edizione Prometeo, Castrovillari, 140 p.
- Aita L., Corbetta F., Orsino F., 1974. Osservazioni preliminari sulle fagette e sulle cerrete del Appennino lucano. *Not. Fitosoc.*, 9 : 15-26.
- Barbero M. & Quézel P., 1976. Les groupements forestiers de Grèce méridionale. *Ecol. Médit.*, 2 : 3-36.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1975. Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des *Quercetea ilicis* et des *Quercetea pubescentis*. In : *La flore du bassin méditerranéen : essai de systématique synthétique*. Colloque international CNRS 235 : 481-497.
- Blecic V., 1960. Der Weisserlanwald und der sauerklee (*Oxali-Alnetum incanae*) in Quellgebiet der Flüsse Tara und Lim. *Ebenda* 2 : 101-108.
- Bonin G., 1967. À propos de la végétation des forêts de hêtre dans le massif du Pollino (Calabre). *Ann. Bot. (Roma)*, 28 : 1-9.
- Bonin G., 1969. À propos de la valeur phytosociologique des pelouses écorchées de l'Apennin. *Ann. Fac. Sci. Marseille*, 42 : 139-144.
- Bonin G., 1972. Première contribution à l'étude des pelouses mésophiles et des groupements hygrophiles du Monte Pollino (Calabre). *Phyton*, 14 : 271-280.
- Bonin G., 1978. *Contribution à la connaissance de la végétation des montagnes de l'Apennin centro-méridional*. Thèse de doctorat d'État Univ. Aix-Marseille III, 400 p.
- Bonin G. & Gamisans J., 1976. Contribution à l'étude des forêts de l'étage supraméditerranéen de l'Italie méridionale. *Doc. phytosociol.*, 19-20 : 73-87.
- Bonin G. & Roux M., 1978. Utilisation de l'analyse factorielle des correspondances dans l'étude phytocologique de quelques pelouses de l'Apennin lucano-calabrais. *Oecol. Plant.*, 13 : 121-138.
- Bonin G., Briane J.-P. & Gamisans J., 1976. Quelques aspects des forêts supraméditerranéennes et montagnardes de l'Apennin méridional. *Ecol. Médit.*, 2 : 101-122.
- Dafis S., 1966. *Standorts und ertragskundliche Untersuchungen in Eichen und karstianenwäldern der N.O. Chalkidiki*. Aristotel Univ. Thessaloniki, 120 p.
- Gavioli O., 1932. Contributo allo studio della flora del Monte Pollino. *Arch. Bot.*, 8 : 46-80.
- Gavioli O., 1948. Synopsis Florae Lucanae. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 54 : 1-278.
- Gamisans J., 1975. *La végétation des montagnes corses*. Thèse de doctorat d'État Univ. Aix-Marseille III, 295 p.
- Gentile S., 1964. Notizie preliminari sulle fagette dell'Appennino Calabro. *Delpinoa*, 4 : 305-317.
- Gentile S., 1969. Sui faggetti dell'Italia meridionale. *Ist. Bot. Univ., Labor. Critt., Pavia, Atti*, ser. 6, 5 : 208-301.
- Horvat I., 1930. Vegetacijiste studije O Hrvatskim planinama. *Bull. Int. Acad. Yougosl. Sci. Arts.*, 24 : 1-96.
- Horvat I., 1938. Pflanzensoziologische Walduntersuchungen in Kroatien. *Gleo. Sum. Pok., Zagreb*, 6 : 127-279.
- Horvat I., 1956. Zanimljiv nalar Samoninikle borove stime pod Obrucem. *Biol. Glas.*, 43-50.
- Horvat I., Glavac V. & Ellenberg H., 1974. *Vegetation sudosteurospas*. Gustav Fischer, Stuttgart, 786 p.
- Horvat I. & Horvatic S., 1934. Chrysopogonetosatureion subspicatae – ein neuer Verband der *Brometalia erecti* Br.-Bl., *Acta Bot. Zagreb*, 9 : 8-12.
- Magri D., Vendramin G.G., Comps B., Dupanloup I., Geburek T., Gömöry D., Latalowa M., Litt T., Paule L., Roure J.M., Tantau I., van der Knaap W.O., Petit R.J. & de Beaulieu J.-L., 2006. A new scenario for the Quaternary history of European beech populations: Palaeobotanical evidence and genetic consequences. *New Phytologist*, 171: 199-221.
- Markgraf F., 1970. Die floristische stellung und Gliederung Albanien. *Feddes Repert.*, 81 : 215-222.
- Ozenda P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Doc. cartogr. ecol.*, 16 : 1-32.
- Ozenda P., 2002. *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Presses polytechniques et universitaires romandes, Lausanne, 195 p.
- Pennachini V. & Bonin G., 1975. *Pinus leucodermis* Ant. et *Pinus nigra* Arn. en Calabre septentrionale. *Ecol. Médit.*, 1 : 35-61.
- Quézel P., 1964. Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale. *Vegetatio*, 12 : 289-385.
- Quézel P., 1967(a). La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. *Vegetatio*, 14 : 127-228.
- Quézel P., 1967(b). À propos de quelques hêtraies de Macédoine. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 114 : 200-210.
- Quézel P., 1974. Les forêts du pourtour méditerranéen. In : *Forêts et maquis méditerranéens : écologie, conservation et aménagements*. Note techn. MAB, 2, UNESCO, Paris, pp. 9-33.
- Quézel P., 1980. Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In : Pesson P. (ed.), *Documents d'écologie forestière*. Gauthier Villars, Paris : 201-255.
- Quézel P. & Bonin G., 1980. Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen. Constitution, écologie, situation actuelle, perspectives. *Rev. For. Fr.*, 32 : 253-268.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 573 p.

État des connaissances sur les systèmes forestiers d'Algérie

Malika DAHMANI-MEGREROUCHE

Laboratoire d'écologie végétale et environnement, Faculté des sciences biologiques,
Université des sciences et technologie H. Boumédiène, Alger, BP 32,
El Alia, Bab Ezzouar Alger, Algérie

Auteur correspondant : malika_dahmani@yahoo.fr

En hommage au professeur Pierre Quézel, un grand homme de science, qui a marqué de son empreinte la région méditerranéenne et dont les travaux ont guidé nos recherches et continueront d'accompagner et d'éclairer de nombreuses générations.

Résumé

Les systèmes forestiers d'Algérie sont caractérisés par leur grande diversité tant paysagère, écosystémique que spécifique et ils contribuent au maintien d'un certain équilibre fonctionnel et des services écosystémiques. Cet équilibre reste toutefois précaire dans le contexte actuel de changements globaux. Leur prise en charge par des actions de gestion conservatoire doit s'appuyer sur leur évaluation et la compréhension des mécanismes qui régiraient leur pérennisation.

Une évaluation de l'état des connaissances acquises à ce jour montre que les systèmes forestiers sont assez bien connus en termes d'inventaire et d'analyses syntaxonomiques. Celles-ci ont abouti à la proposition pour l'Algérie de référentiels typologiques, qui restent parfois à inscrire dans un cadre plus général. Les connaissances sur leur signification dynamique et leurs réponses aux perturbations, étudiées grâce à des approches synchroniques et diachroniques se situant à différentes échelles spatio-temporelles, sont également bien avancées ; mais les approches fonctionnelles restent encore peu développées.

Ces acquis ont permis de s'inscrire dans un cadre global d'évaluation de la biodiversité et de définir, pour l'Algérie du Nord, des zones importantes pour les plantes, considérées comme prioritaires pour la conservation. Les lacunes sur le plan de la connaissance des exigences écologiques et des précisions taxonomiques, notamment de taxons clés, endémiques, rares et/ou menacés limitent l'efficacité des actions de conservation. Des études de taxonomie, d'écologie et de biologie doivent être ainsi entreprises sur certains taxons végétaux prioritaires. Leur valorisation est envisagée à travers l'évaluation de leur qualité phytochimique, thérapeutique et/ou patrimoniale.

Abstract

The forest systems of Algeria are characterized by the diversity of their landscapes, ecosystems and species, contributing to the preservation of a functional balance and ecosystem services. However, this balance remains precarious in the context of global changes. Their environmental management should be based on their evaluation and on the understanding of the mechanisms which determine their sustainability.

Mots-clés : Algérie, conservation, signification dynamique, syntaxonomie, systèmes forestiers, valeur patrimoniale.

Keywords: Forest systems, Algeria, syntaxonomy, dynamics, patrimonial value, conservation

An evaluation of the state of the knowledge shows that, at present, the forest systems are relatively well known in terms of inventory and syntaxonomic analyses. This led to a proposal of typological reference tables for Algeria, which sometimes remain to be registered in a wider framework. Their dynamics and their responses to the disturbances, studied via synchronic and diachronic approaches at various spatiotemporal scales, are also well known; the functional approaches still remain little developed.

This knowledge has allowed a global evaluation of biodiversity and the definition, for the North of Algeria, of zones important for plants, thus considered as priority for conservation. The knowledge gaps on the ecological requirements and on the taxonomic precisions, in particular for key, endemic, rare and/or threatened species, limit the efficiency of conservation actions. Studies on the taxonomy, ecology and biology of certain priority plant species must be undertaken. Their valorization is envisaged through evaluating their phytochemical, therapeutic and/or patrimonial quality.

Introduction

Actuellement, les systèmes forestiers occupent en Algérie une superficie de l'ordre de 4 millions d'hectares, dont 1,5 million d'hectares de forêts « naturelles », le reste étant composé de maquis et de reboisements (BNEDER, IFN 2008). Ces systèmes forestiers contribuent à fournir un certain nombre de biens et services pour la satisfaction des besoins fondamentaux des populations (forêts de production) mais également la réduction des risques de catastrophes naturelles (forêts de protection). Ils sont caractérisés par une remarquable diversité de résineux (*Pinus halepensis*, *Pinus pinaster*, *Tetraclinis articulata*, *Juniperus turbinata*, *Cedrus atlantica*, *Abies numidica*...) et de feuillus (*Quercus ilex*, *Q. suber*, *Q. canariensis*, *Q. afares*...). La majorité de ces arbres connaissent, durant ces dernières décennies, une sérieuse régression de leur superficie (50 à 80 %), en relation avec l'importante explosion démographique que connaît le pays et en conséquence l'intense pression anthropique, associée aux perturbations climatiques et aux mauvaises méthodes d'aménagement. La flore de ces systèmes forestiers y est très diversifiée et abrite de nombreuses espèces endémiques, parmi lesquelles certaines sont menacées de disparition ; c'est également le cas de la faune, notamment l'avifaune.

Ces systèmes forestiers étaient déjà assez bien connus sur le plan de leur distribution,

leur composition, leur usage et leur état de dégradation grâce aux travaux de Lapie (1909), Maire (1926) puis Boudy (1955). Mais c'est avec les travaux de Quézel (1957) sur les hautes montagnes d'Afrique du Nord, et ceux par la suite réalisés en Méditerranée occidentale et orientale (ex. Quézel 1983 ; Quézel & Barbero 1989 ; Quézel *et al.* 1987, 1988), qu'a pu être établi le cadre biogéographique, syntaxonomique et phytodynamique de ces écosystèmes forestiers.

Signification phytosociologique des groupements forestiers

Sur les pas de Pierre Quézel, de nombreux travaux phytoécologiques, phytosociologiques et dynamiques ont été réalisés ces dernières décennies à travers l'Algérie. Ils ont permis de contribuer à l'établissement de référentiels typologiques en complément de ceux existant à l'échelle du Maghreb et de la Méditerranée occidentale. En plus de nombreuses monographies relatives à la végétation des massifs d'Algérie, les travaux d'inventaire et de classement syntaxonomique et dynamique ont porté sur les groupements auxquels participent les principales essences forestières. Citons notamment ceux portant sur la sapinière à *Abies numidica* dans le mont Babor (Kolai 1991) ; la cédraie d'Algérie (Abdessemed 1981 ; Mediouni et Yahi 1989 ; Yahi-Guenafdi 2007) ; les feuillus caducifoliés, avec les travaux initiés par Quézel (1956) et poursuivis par Aimé *et al.* (1986) sur les zéenaies du littoral algéro-tunisien, puis par Meddour (1993) Laribi (1999) et Laribi *et al.* (2010) sur la zéenaie de grande Kabylie, et enfin d'Azira-Atroune (2001) sur les formations à érable d'Algérie. Ces travaux couvrent également les formations à chêne vert (Dahmani-Megrerouche & Loisel 2003), à chêne liège (Zeraia 1981 ; Khelifi 1987), à pin d'Alep (Kadik 2012 ; Brakchi-Ouakour 2015), à thuya de Berbérie (Hadjadj Aoul & Loisel 1999) et enfin les ripisylves du nord de l'Algérie (Bensettiti & Lacoste 1999). C'est une liste de travaux qui est loin d'être exhaustive et dont la reconnaissance est exprimée à travers leur citation dans la synthèse sur les forêts méditerranéennes (Quézel & Médail 2003).

Une évaluation de l'état des connaissances acquises à ce jour montre qu'actuellement, ces systèmes forestiers sont assez bien connus en termes d'inventaire et d'analyses syntaxonomiques. Celles-ci ont abouti à la proposition pour l'Algérie de référentiels typologiques dont certains restent parfois à inscrire dans un cadre plus général. On peut citer, à l'échelle sectorielle : le synopsis commenté des groupements végétaux forestiers et préforestiers de la Kabylie djurdjuréenne (Meddour *et al.* 2010), ou à l'échelle régionale : la contribution à la mise en place d'un cadre syntaxonomique pour les groupements forestiers et préforestiers de l'Algérie du Nord (Dahmani-Megrerouche *et al.* 2014) et pour les matorrals (Achoubi-Kadik *et al.* 2014).

Signification bioclimatique et dynamique des groupements forestiers

La signification bioclimatique des groupements organisés par les principales essences forestières est donnée à travers les différentes monographies sus-citées. Une première synthèse est tentée par Djebaili (1994), qui met en relief la répartition des unités syntaxonomiques dans les étages de végétation, notamment dans les bioclimats humide et sub-humide. Plus récemment, une typologie de l'étagement de la végétation des montagnes d'Algérie du Nord a été proposée ; l'utilisation croisée des indications relatives à leur appartenance syntaxonomique, leur caractérisation climatique et leur signification dynamique a permis d'établir les premiers schémas de succession altitudinale pour les groupements forestiers et préforestiers (Dahmani-Megrerouche 2002 ; Bouaoune 2015).

Signification dynamique et réponses aux perturbations des groupements forestiers

La signification dynamique et la réponse aux perturbations (changements climatiques, incendies, modes d'utilisation des terres, etc.) des groupements forestiers sont abordées par différentes approches :

- des approches synchroniques et diachroniques, se situant à différentes échelles spatio-temporelles et qui visent, d'une part, à comprendre les processus dynamiques successionnels (Mediouni & Azira 1992 ; Mediouni *et al.* 1998) et, d'autre part, à évaluer l'impact des perturbations sur la biodiversité et les structures de végétation, notamment en liaison avec les changements climatiques (Bentouati & Bariteau, 2006 ; Megdoud *et al.* 2012), les incendies (Meddour-Sahar *et al.* 2013 ; Ouadah *et al.* 2016), les changements d'utilisation des terres (Berchiche & Dahmani-Megrerouche 2010). Ces études soulignent le rythme inquiétant de régression des superficies forestières et de fragmentation des habitats induits par le stress hydrique, l'augmentation de l'inflammabilité des sous-bois mais surtout l'impact des actions anthropozoogènes (Messaoudène *et al.* 2013). Ils rapportent également, pour le cèdre, un problème actuel de régénération (Addar *et al.* 2016) ;
- des approches dendroécologiques basées sur les relations cerne-climat (Safar 1994 ; Messaoudène & Tessier 1997 ; Slimani *et al.* 2014 ; Ifticene-Habani & Messaoudène 2016 ; Sarmoum *et al.* 2016) et qui portent sur différentes essences forestières (pin d'Alep, chênes zeen et afarès, cèdre, pistachier de l'Atlas). Les travaux relatifs au cèdre ont permis de mettre en évidence le déterminisme des sécheresses récurrentes depuis 1980, sur le dépérissement des cédraies de Theniet El Had (Sarmoum 2008) et celles plus méridionales des Aures (Messaoudène *et al.* 2011).

Biologie de la reproduction et production des essences forestières

Dans un contexte de conservation des ressources génétiques et de gestion forestière, de nombreux travaux ont visé la connaissance du cycle de reproduction des essences forestières, et plus particulièrement celui du cèdre de l'Atlas (Derridj 1990) et du sapin de Numidie (Hachi-Iloul 2016), la compréhension de leurs stratégies reproductives (Krouchi *et al.* 2004) et l'efficacité de production grainière (Derridj 1990 ; Iloul *et al.* 2004 ; Krouchi 2010), leur potentiel de régénération *in situ*, notamment au niveau des premiers stades

de développement reconnus comme les plus vulnérables (Addar *et al.* 2016), ou *ex situ* en conditions contrôlées (Illoul *et al.* 2004). Si ces travaux montrent en moyenne une bonne aptitude des cédraies algériennes à la production quantitative et qualitative de graines, ils soulignent par ailleurs les problèmes actuels de survie des semis surtout en expositions chaudes. Il en ressort également une contribution différentielle des arbres à la régénération en relation avec une production alternative, une variabilité inter-arbres, voire une dioécie fonctionnelle.

Les approches fonctionnelles restent peu développées et se limitent à l'évaluation de la biomasse et du potentiel de production ligneuse des essences à valeur commerciale ou des sous-produits forestiers (Kadik 1983 ; Messaoudène 1989 ; Messaoudène *et al.* 2004 ; Nedjahi 2010). De rares travaux se sont intéressés aux aspects de croissance ou de reconstitution après coupe, notamment pour le chêne vert (Benzine-Challam 2003 ; Bouderba & Dahmani-Megrerouche 2008), les pins (Zandouche 2000) ou le chêne liège (Alatou 1990).

Biodiversité et valeur patrimoniale

Pour reprendre les propos de Quézel (1958), pour qui « *la description de groupements végétaux n'est pas une fin en soi, mais un des moyens de comprendre cette végétation, et d'essayer d'en saisir l'origine et les variations* », et dans le contexte actuel priorisant la préservation de la biodiversité, des habitats et des services écosystémiques, les recherches s'orientent également vers l'identification d'espèces et de sites à haute valeur patrimoniale.

Dans un objectif de conservation *in situ*, l'Algérie compte onze parcs nationaux. Les acquis ont permis de participer au classement de huit d'entre eux, en réserves de biosphère MAB, de s'inscrire dans un cadre méditerranéen d'évaluation de la biodiversité (UICN) et de définir ainsi, pour l'Algérie du Nord, les zones importantes pour les plantes, considérées comme prioritaires pour la conservation (Yahi *et al.* 2012). Le travail se poursuit dans le cadre du projet IPAMed, relatif à la conservation des plantes et habitats sauvages

pour les populations du sud et de l'est de la région méditerranéenne (Gil *et al.* 2016).

Le réseau de conservation *ex situ* compte une vingtaine d'arboretums où l'on retrouve des essences endémiques menacées de disparition et diverses espèces exotiques introduites. Par ailleurs, dans le cadre d'un programme de conservation réalisé en collaboration avec l'Institut national de recherche forestière et la Direction générale des forêts sur les espèces forestières d'intérêt économique, scientifique et technique, des peuplements porte-graines ont été identifiés parmi les feuillus et les résineux (FAO, 2012).

Mais les lacunes sur le plan de la connaissance des exigences écologiques et des délimitations taxonomiques, notamment de taxons endémiques, rares et/ou menacés, limitent l'efficacité des actions de conservation. Aussi, des études de systématique morphométrique et dans certains cas moléculaire, d'écologie et de biologie ont été entreprises sur certains groupes prioritaires tel que *Pinus nigra* (Derridj *et al.* 2011), *Cedrus atlantica* (Krouchi 2010), *Pistacia atlantica* (Belhadj *et al.* 2007, 2008 ; Ait Said *et al.* 2011), *Juniperus thurifera* (Véla & Schäfer 2013), et d'autres en cours sur *Origanum*, *Thymus*, *Myrtus*, *Juniperus*, etc. Leur valorisation est envisagée à travers l'évaluation de leur qualité phytochimique, et/ou patrimoniale (Kafi & Yahi 2014 ; Daoudi-Merbah *et al.* 2016 ; Benzine-Challam *et al.* soumis).

Sur le plan appliqué, les acquis ont permis également d'orienter les plans de gestion, notamment au niveau des aires protégées et de contribuer à l'élaboration, pour le ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement, du plan d'action et de la stratégie nationale sur la biodiversité (MATE 2000) et les mises en œuvre des mesures générales pour la conservation *in situ* et *ex situ* et l'utilisation durable de la biodiversité en Algérie (MATE 2003).

Conclusion

Les structures forestières décrites à ce jour, par leur étendue, leur composition floristique, leur diversité et la biologie de leurs espèces forment des éléments essentiels au plan écologique et dynamique, qui doivent servir de base pour orienter tout programme d'action en vue de leur conservation, leur valorisation

et leur aménagement. Des synthèses sont toutefois à envisager dans le cadre d'une prise en compte globale de ces formations à l'échelle du Maghreb et du bassin méditerranéen occidental, pour en conforter le statut.

Il s'agit également de renforcer les précisions taxonomiques et les connaissances de l'écologie et de la biologie des espèces végétales clés et d'appuyer, par des expérimentations, la compréhension des mécanismes de développement et de réponse des espèces et des systèmes écologiques face aux changements globaux en cours.

Références

- Abdessemed K., 1981. *Le cèdre de l'Atlas (Cedrus atlantica Manetti) dans les massifs de l'Aurès et du Belezma. Étude phytosociologique. Problèmes de conservation et d'aménagement*. Thèse doct. Ing., Univ. Aix-Marseille III, Marseille, 199 p.
- Achoubi-Kadik L., Dahmani-Megrerouche M., Yahi N., Atroune F., Brakchi L., Boussouf L., Sadki N. & Bouaoune D., 2014. Schéma syntaxonomique des groupements de dégradation de l'Algérie du Nord. *Doc. phytosociol.*, sér. 3, 1 : 474-485.
- Addar A., Kheddache Z., Righi H. & Dahmani-Megrerouche M., 2016. Suivi de la régénération naturelle du cèdre de l'Atlas dans les premiers stades de développement dans quelques stations du massif forestier de Chréa (Atlas blidéen, Algérie). *Rev. Ecol. (Terre et Vie)*, 71 : 367-384.
- Aimé S., Bonin G., Chaabane A., Loisel R. & Saoudi H., 1986. Contribution à l'étude phytosociologique des zénaies du littoral algéro-tunisien. *Ecol. médit.*, 12 : 113-131.
- Ait Said S., Fernandez C., Greff S., Derridj A., Gauquelin T. & Mevy J.-P., 2011. Inter-population variability of leaf morpho-anatomical and terpenoid patterns of *Pistacia atlantica* Desf. ssp. *atlantica* growing along an aridity gradient in Algeria. *Flora*, 206 : 397-405.
- Alatou D., 1990. *Recherches sur le déterminisme de la croissance rythmique du chêne pédonculé : Quercus pedunculata Ehrh., Quercus mirbeckii Durieu., Quercus suber L. Étude morphologique, biochimique et écophysiological*. Thèse doct. État. Sci., Univ. Constantine, 109 p.
- Azira-Atroune F., 2001. *Étude syntaxonomique des groupements à érables du centre algérien (parcs nationaux du Djurdjura, des Babors et de Theniet El Had)*. Thèse magister, Univ. Sc. et Tech. H. Boumédiène, Alger, 140p.
- Belhadj S., Derridj A., Aigouy T., Gers C., Gauquelin T. & Mevy J.-P., 2007. Comparative morphology of leaf epidermis in eight populations of Atlas Pistachio (*Pistacia atlantica* Desf., *Anacardiaceae*). *Microscop. Res. Techn.*, 70 : 837-846.
- Belhadj S., Derridj A., Auda Y., Gers C. & Gauquelin T., 2008. Analyse de la variabilité morphologique chez huit populations spontanées de *Pistacia atlantica* en Algérie. *Botany*, 86 : 520-532.
- Bensettiti F. & Lacoste A., 1999. Les ripisylves du nord de l'Algérie : essai de synthèse synsystématique à l'échelle de la Méditerranée occidentale. *Ecol. médit.*, 25 : 13-19.
- Bentouati A. & Bariteau M., 2006. Réflexions sur le dépérissement du cèdre de l'Atlas des Aurès (Algérie). *Forêt médit.*, 27 : 317-322.
- Benzine-Challam H., 2003. *Reconstitution du taillis de chêne vert du semi-aride, après coupe, dans la région d'El Hassasna (Ouest algérien) : régénération, phytomasse, minéralomasse*. Thèse magister, Univ. Sc. Tech. H. Boumédiène, Alger, 145 p.
- Benzine-Challam H., Dob T., Dahmane D. & Dahmani-Megrerouche M. (soumis). Trichomes and chemical composition of the essential oil of *Thymus guyonii* de Noé, an endemic Lamiaceae from Algeria.
- Berchiche L. & Dahmani-Megrerouche M., 2010. *Land use change and biodiversity: Case of a low mountain landscape in north central Algeria*. 16th Congrès of the International Soil Conservation Organisation (ISCO), Santiago, Chili.
- Bouderba D. & Dahmani-Megrerouche M., 1999. Biomasse et production dans un taillis de chêne vert dans une région du semi-aride algérien. *Doc. phytosociol.*, 19 : 401-406/
- Brakchi-Ouakour L., 2015. *Étude de la biodiversité des formations à pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) en relation avec les facteurs de perturbation dans le nord de l'Algérie*. Thèse doct., Univ. Sc. Tech. H. Boumédiène, Alger, 202 p + annexes.
- BNEDER, IFN, 2008. Bureau national des études de développement rural, Inventaire forestier national. In : FAO, Évaluation des ressources forestières mondiales 2015, Rapport national Algérie, 80 p.
- Bouaoune D., 2015. *Étude de la répartition altitudinale de la végétation forestière des montagnes de l'Algérie du Nord*. Thèse, Univ. Sc. Tech. H. Boumédiène, Alger, 117 p. + annexes.
- Boudy P., 1955. *Description forestière de l'Algérie et de la Tunisie*. Larose, Paris, 483 p.
- Dahmani-Megrerouche M., 2002. The holm oak (*Quercus rotundifolia*) in Algeria. Climate-vegetation relations. *Phytocenologia*, 32 : 129-141.
- Dahmani-Megrerouche M. et Loisel R., 2003. Contribution à l'étude des groupements à chêne vert forestiers et préforestiers en Algérie. *Doc. phytosociol.*, N.S., 20 : 23-87.
- Dahmani-Megrerouche M., Achoubi-Kadik L., Yahi N., Atroune F., Brakchi L., Boussouf L., Sadki N. & Bouaoune D., 2014. Schéma syntaxonomique des groupements forestiers et préforestiers de l'Algérie du Nord. *Doc. phytosociol.*, série 3, 1 : 486-499.
- Daoudi-Merbah F., Hazzit M. & Dahmani-Megrerouche M., 2016. Influence of morphological variability and habitat on the chemical composition of essential oils of an Algerian endemic *Origanum* species (*Origanum floribundum* Munby. *Chemistr. Biodiv.*, 13 : 1088-1094.
- Derridj A., 1990. *Étude de populations de Cedrus atlantica M. en Algérie*. Thèse doc. Écologie, UPS. Toulouse, 288 p.
- Derridj A., Abdelli D., Adjaoud D., Asmani A., Fady B., Hedjam H., Larbi-Aidrous N., Zannouché O. & Krouchi F., 2011. A synthesis on several years study on *Pinus nigra* ssp. *mauretanica* in Algeria. In: Medpine4, 4th International Conference on Mediterranean pines, June 6-10 2011, Avignon.

- Djebaili S., 1994. Les groupements forestiers de l'Algérie humide et subhumide. *An. Inst. Sup. Agro.*, 44 : 57-73.
- FAO, 2012. *État actuel des ressources génétiques forestières en Algérie*. 62 p.
- Gil T., Valderrabano M., Mc Carthy B., Montmollin B., Beghami Y., Benaïda H., Benhouhou S., Bessah G., Hafir, H., Medenica K., Rebbas K., Toubal W., Véla, E., Yahi N., 2016. Conserving wild plants and habitats for people in the south and east mediterranean. IPAMed Project. Conference paper, XV OPTIMA Meeting June 6-11 2016, Montpellier.
- Hachi-illoul M., 2016. *Variabilité morpho-anatomique, diversité génétique, potentiel de régénération et efficacité de la production grainière du sapin de Numidie (Abies numidica De Lannoy) en plantation (cas de Serraidi, Annaba)*. UMMTO, 130 p.
- Hadjadj Aoul S. & Loisel R., 1999. Syntaxonomie des peuplements algériens du thuya de Berbérie (*Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters). Les peuplements forestiers et préforestiers. *Doc. phytosociol.*, N.S., 19 : 229-285.
- Ifticene-Habani N. et Messaoudène M., 2016. Croissance radiale et sensibilité au climat du pistachier de l'Atlas, *Pistacia atlantica* Desf., en Algérie. *Bois et forêts des tropiques*, 329 : 3-15.
- Illoul M., Derridj A. & Moualek O., 2004. Production grainière et germination des graines de différentes provenances algériennes du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.). *Naturalia Maroccana*, 2 : 269-277.
- Kadik B., 1983. *Contribution à l'étude du pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) en Algérie : écologie, dendrométrie, morphologie*. Thèse doct. d'État, Université Aix-Marseille, Marseille, 623 p.
- Kadik L., 2012. *Phytosociologie et phytoécologie des forêts à pin d'Alep : étage bioclimatique du semi-aride algérien*. Éditions universitaires européennes.
- Kafi I. & Yahi N., 2014. Contribution à la connaissance des habitats naturels à genévriers en Algérie : valeurs dynamique et patrimoniale, perspectives de conservation. In : *V^e Colloque international sur le genévrier thurifère. Le genévrier thurifère et les autres Cupressacées méditerranéennes : usages, services écosystémiques, menaces et conservation*. Marrakech (Maroc), 30 avril-4 mai, 2014.
- Khelifi H., 1987. *Contribution à l'étude phytoécologique et phytosociologique des formations à chêne liège dans le Nord-Est algérien*. Thèse magister, Univ. Sc. Tech. H. Boumediène, Alger : 150 p.
- Kolai L., 1991. La sapinière à *Abies numidica* dans le mont Babor : phytosociologie et production. In : Ducrey M. & Oswald H. (éds.). *Séminaire international sur les sapins méditerranéens*, INRA, Avignon, Luxembourg : 183-193.
- Krouchi F., 2010. Étude de la diversité de l'organisation reproductive et de la structure génétique du cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* M.) en peuplement naturel (Tala-Guilef, Djurdjura nord-ouest, Algérie). Thèse doct., U.M. Mammeri, Tizi-Ouzou, 127 p.
- Krouchi F., Derridj A. & Lefèvre F., 2004. Year and tree effect on reproductive organisation of *Cedrus atlantica* in a natural forest. *For. Ecol. Manag.*, 197 : 181-189.
- Lapie G., 1909. *Étude phytogéographique de la Kabylie du Djurdjura*. Thèse de doctorat Sci., Université Paris : 156 p.
- Laribi M., 1999. *Contribution à l'étude phytosociologique des formations caducifoliées à Quercus canariensis Willd. et Quercus afares Pom. du massif forestier d'Ath Ghobri-Akfadou (Grande Kabylie)*. Thèse de magister, Université M. Mammeri, Tizi-Ouzou, 155 p.
- Laribi M., Derridj A., & Acherar M., 2010. Phytosociologie de la forêt caducifoliée à chêne zeen (*Quercus canariensis* Willd.) dans le massif d'Ath Ghobri (Grande Kabylie, Algérie). *Fitosociologia*, 45 : 77-92.
- Maire R., 1926. *Carte phytogéographique de l'Algérie et de la Tunisie (notice)*. Gouv. gén. Algérie, Service cart., Alger : 78 p.
- MATE, 2000. *Élaboration d'un bilan et d'une stratégie nationale de développement durable de la diversité biologique*. Ministère de l'Aménagement du territoire et de l'Environnement. Algérie. Projet ALG/97/G31 : tomes I à IX.
- MATE, 2002-2003. *Rapport de synthèse sur « Les risques menaçant la biodiversité en Algérie »* MATE-GEF/PNUD : Projet ALG/97/G31
- Meddour R., 1993. Analyse phytosociologique de la chênaie caducifoliée mixte de Tala Kitane (Akfadou, Algérie). *Ecol. medit.*, 19 : 43-51.
- Meddour R., Meddour-Sahar O., Derridj A. & Géhu, J.-M., 2010. Synopsis commenté des groupements végétaux forestiers et préforestiers de la Kabylie djurdjurienne (Algérie). *Rev. For. Fr.*, 62 : 295-308.
- Meddour-Sahar O., Meddour R., Leone V., Lovreglio R. & Derridj A., 2013. Analysis of forest fires causes and their motivations in northern Algeria: the Delphi method. *iForest – Biogeosci. Forest.*, 6 : 247-254.
- Mediouni K. & Azira F., 1992. Contribution à l'étude de la dynamique des formations à Érables (*Acer*) d'Ait Ouabane (Djurdjura). *Forêt médit.*, 13 : 109-114.
- Mediouni M. & Yahi N., 1989. Étude structurale de la série du cèdre à Ait-Ouabane, Djurdjura. *Forêt médit.*, 11 : 103-112.
- Mediouni M., Géhu J.-M. & Yahi N., 1998. Dynamique comparée des systèmes forestiers à *Cedrus atlantica* Manetti. *Doc. phytosociol.*, 18 : 49-59.
- Megdoud A., Messaoudène M. & Dahmani-Megrerouche M., 2012. Vulnérabilité des forêts de cèdre algériennes aux changements climatiques. In : *Intern. conf. on advances in plant sciences*. 14-18 novembre 2012, Chiang Mai, Thaïlande.
- Messaoudène M., 1989. *Dendroécologie et productivité de Quercus afares Pomel et Quercus canariensis Willd. dans les massifs forestiers de l'Akfadou et de Beni Ghorbi en Algérie*. Thèse doct., Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 128 p.
- Messaoudène M. & Tessier L., 1997. Relations cerne-climat dans des peuplements de *Quercus afares* Willd. et *Quercus canariensis* Pomel en Algérie. *Ann. Sci. For.*, 54 : 347-358.
- Messaoudène M., Loukkas A., Janin G., Tafer M., Dilem A & Gonzalez J., 2004. Propriétés physiques du bois d'éclaircie des cèdres (*Cedrus atlantica*), contenant du bois de compression, provenant de l'Atlas du Djurdjura (Algérie). *Ann. For. Sci.*, 61 : 589-595.
- Messaoudène M., Tafer M., Abderrahmani, Guibal F., 2011. Le dépérissement du cèdre dans le Bélezma. Impact des changements climatiques. In : *Comm. séminaire intern. cèdre*. Batna, 13-14 déc. 2011.
- Messaoudène M., Rabhi Kh., Megdoud A., Sarmoum M. & Dahmani-Megrerouche M., 2013. – État des lieux et perspectives des cédraies algériennes. *Forêt méditerranéenne*. 3^e Semaine forestière méditerranéenne – Tlemcen, Tome XXXIV, n° 4, 8 p.

- Nedjahi M., 2010. *Note synthétique sur la gestion sylvo-pastorale des forêts de chêne-liège*. INRF, Alger, 14 p.
- Ouadah N., Kadik L., Bendjedda N. & Kaabeche M., 2016. Impact du feu sur la stratégie de régénération d'espèces végétales forestières méditerranéennes. *Revue Ecol. (Terre et Vie)*, 71 : 356-366.
- Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des forêts de chêne à feuilles caduques d'Algérie. *Mém. Soc. Hist. nat. Afr. du Nord*. n.s., 1 : 1-57.
- Quézel P., 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes d'Afrique du Nord*. Lechevalier, Paris, 463 p.
- Quézel P., 1958. Notice sur les titres et travaux scientifiques de Pierre Quézel, maître de conférences à la faculté des Sciences d'Alger. Document ronéotypé, 31 p.
- Quézel P., 1983. Flore et végétation de l'Afrique du Nord, leur signification en fonction de l'origine, de l'évolution et des migrations des flores et structures de végétation passées. *Bothalia*, 14 : 411-416.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Les formations à genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxonomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa*, 11 : 83-97.
- Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, collection environnement, Paris, 571 p.
- Quézel P., Barbero M. & Benabid A., 1987. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Haut Atlas oriental (Maroc). *Ecol. medit.* 13 : 107-117.
- Quézel P., Barbero M., Benabid A., Loisel R. & Rivas-Martinez S., 1988. Contribution à l'étude des groupements préforestiers et des matorrals rifains. *Ecol. medit.* 14 : 77-122.
- Safar W., 1994. *Contribution à l'étude dendroécologique du pin d'Alep (Pinus halepensis Mill.) dans une région semi-aride d'Algérie : l'Atlas saharien (Ouled Naïl, Aurès, Hodna)*. Thèse de doctorat, Université d'Aix-Marseille III, Marseille, 225 p.
- Sarmoum M., 2008. *Impact du climat sur le dépérissement du cèdre de l'Atlas. Diagnostic climatique et dendroécologique de la cédraie de Theniet El Had*. Thèse magister, Univ. Sc. Tech. H. Boumédiène, Alger, 98 p.
- Sarmoum M., Guibal F. & Abdoun F., 2016. Effet des facteurs stationnels sur la croissance radiale et la réponse du pin d'Alep au climat dans le massif de l'Ouarsenis, Algérie. *Bois et forêts des tropiques*, 329 : 17-27.
- Slimani S., Derridj A. & Gutiérrez F., 2014. Ecological response of *Cedrus atlantica* to climate variability in the massif of Guetiane (Algeria). *Forest Systems*, 23 : 448-460.
- Véla E. & Schäfer P.A., 2013. Typification de *Juniperus thurifera* var. *africana* Maire, délimitation taxonomique et conséquences nomenclaturales sur le genévrier thurifère d'Algérie. *Ecol. medit.*, 39 (1) : 69-80.
- Yahi-Guenafdi N., 2007. *Les cédraies d'Algérie : phytoécologie, phytosociologie, dynamique et conservation des peuplements*. Thèse doct. Sci., Univ. Sc. Tech. H. Boumédiène, Alger, 276 p. + annexes.
- Yahi N., Véla E., Benhouhou S., De Belair G. & Gharzouli R., 2012. Identifying important plants areas (key biodiversity areas for plants) in northern Algeria. *J. Threatened Taxa*, 4 : 2753-2765.
- Zandouche W., 2000. *Étude comparative de la croissance des trois espèces forestières : Pinus pinea L., Pinus pinaster Ait et Pinus canariensis Ch. Smith. Aspect écodendrométrique*. Thèse magister Inst. Agron., Univ. M. Mammeri, Tizi-Ouzou, 82 p.
- Zeraia L., 1981. *Essai d'interprétation comparative des données écologiques, phénologiques et de production subero-ligrneuse dans les forêts de chêne-liège de Provence et d'Algérie*. Thèse doctorat ès sci., Université Aix-Marseille, Marseille, 367 p. + annexes.

Pierre Quézel et l'association Forêt méditerranéenne

Jean BONNIER

Président d'honneur de Forêt méditerranéenne
et de l'Association internationale forêts méditerranéennes

J'ai eu à connaître Pierre Quézel car j'avais, comme tant d'autres, besoin de ses savoirs. Lorsqu'en 1977 avec Alexandre Seigue, Guy Benoît de Coignac et sa « bande » (G. de Montgolfier, D. Alexandrian), avec Francis Arrighi et quelques autres nous avons imaginé de créer l'association Forêt méditerranéenne, nous ne pouvions pas imaginer le faire sans lui. Il avait déjà, et depuis longtemps, acquis sa réputation de grand connaisseur des espaces naturels méditerranéens, depuis sa fréquentation avec L. Emberger dont il fut l'élève et le collègue, et ses expériences maghrébines que les forestiers d'alors avaient appréciées. En effet, nous étions quelques-uns qui, ayant connu le Maghreb d'une manière ou d'une autre, sentions bien que les forêts méditerranéennes de la France étaient peut-être davantage la partie française des forêts du bassin méditerranéen que la partie méditerranéenne des forêts françaises. En tant que professeur à l'université d'Alger, P. Quézel était en effet aux premières loges pour se familiariser avec les forêts de la côte sud de la Méditerranée et aussi, il ne faut pas l'oublier, avec la flore du Sahara dont il était incontestablement le meilleur spécialiste.

Il n'était pas un phytosociologue au sens strict et il s'est pas mal démarqué de la tradition montpelliéraine à l'époque où elle faisait de la phytosociologie, ce qu'elle ne fait plus depuis longtemps. En fait, il était plutôt un phytogéographe et incontestablement le meilleur connaisseur de la flore et des forêts

de l'ensemble du bassin méditerranéen qu'il a parcourues dans tous les sens, ce qui ne serait plus possible aujourd'hui. C'est ce qui différencie l'École de Marseille de celles de Montpellier, de Toulouse ou de Grenoble.

Lorsqu'il est arrivé à Marseille en 1962, P. Quézel portait avec lui son savoir scientifique et celui de ses prédécesseurs, dont nos amis anciens forestiers méditerranéens avaient déjà su profiter, mais que nous craignons de voir se diluer dans les pratiques forestières de la France métropolitaine. Bien de nos contemporains ont oublié que jusqu'aux années 1950-1960, la France, du moins le prétendait-on, s'étendait de part et d'autre de la Méditerranée. Autrefois, bien des universitaires et des fonctionnaires faisaient ainsi leur carrière dans cette partie du pays, allant de Constantine à Nice, de Marrakech à Montpellier et de Gafsa à Marseille. Chacun sait que la rupture a été brutale à de nombreux égards et notre culture méditerranéenne en a pâti. Dans notre domaine, constatons combien la non-crédation d'un Centre technique forestier méditerranéen a manqué, alors que l'on connaît l'utilité du Centre technique forestier tropical.

C'est entre autres dans cet esprit que nous avons créé l'association Forêt méditerranéenne en 1978, tant il nous apparaissait que des savoirs, des expériences professionnelles, techniques et scientifiques propres aux milieux méditerranéens devaient se perpétuer et s'enrichir. Nous voulions aussi que la

prise en compte des forêts méditerranéennes partagée par nos contemporains ne soit pas limitée à l'incendie, alors même que A. Seigue et F. Arrighi avaient imaginé, dix ans auparavant, l'Entente interdépartementale en vue de la protection des forêts contre l'incendie. Nous souhaitions que soient prises en charge l'écologie comme les techniques de gestion et de sylviculture de nos massifs, alors même que ce que l'on appelle le « mouvement écologiste » était encore balbutiant.

Se méfiant justement et avec raison de l'écologie, P. Quézel, chercheur et professeur, était le mieux placé pour apporter à notre nouvelle association la caution que son immense savoir rendait indispensable. Il a tout de suite accepté de nous aider à créer l'association et de nous soutenir sans réserve. Il a pleinement participé à la création de Forêt méditerranéenne en 1978 puis de l'Association internationale forêts méditerranéennes (AIFM), en 1996. Par ses connaissances, ses goûts personnels, son ouverture d'esprit et son charisme, il était forcément proche de Forêt méditerranéenne, ce qui n'aurait pas été le cas s'il avait été physiologiste ou taxinomiste pur et dur. Ce qui l'intéressait, c'était d'où venait la forêt, où elle allait, bref sa dynamique avec tous les acteurs, végétaux, animaux bien sûr, mais aussi les humains avec leurs complexités.

Et si, pour ses collègues et amis scientifiques, il demeure une figure exceptionnelle, à Forêt méditerranéenne, il reste un personnage encore plus remarquable en ce sens qu'il faisait partie de ces personnalités qui, du fait même de leur valeur, savent se mettre au service de tous. Pour ma part, j'ai eu, ici et là, la chance de rencontrer quelques-uns de ces personnages marquants, d'abord A. Seigue, bien entendu, mais aussi des savants comme L. Emberger, F. Braudel, L. Susmel, F. Di Castri, et des praticiens comme Monjauze, Liacos, Morandini, Velez ou Moreira da Silva. Tous étaient largement ouverts vers les autres, vers le public comme on dit, convaincus qu'ils étaient que sans s'adresser avec simplicité et naturel à tous, le savoir ne peut se diffuser. Et tous, pour universelle qu'ait été leur stature, étaient investis dans la Méditerranée.

Dès le début et sans arrêt, P. Quézel nous a puissamment aidés lors de tant de manifestations à thème. Combien de conseils nous a-t-il donnés pour organiser des journées, des visites et des voyages d'étude ? Il a publié une quinzaine d'articles dans notre revue, destinée à un public de praticiens et de techniciens. Il

en a patiemment relu et corrigé plus de cinquante pour cette revue. Combien d'étudiants des pays du Sud et de l'Orient nous a-t-il fait connaître, qui à leur tour, venus aux responsabilités, nous ont accueillis chez eux ?

Je pense, avec un souvenir particulier, à ces journées sur le pin d'Alep que nous organisons en 1990, sous les reproches de certains qui nous accusaient de faire la propagande de cette espèce maudite prétendument introduite soit par Jules César ou, pire encore, par les « Eaux et Forêts ». Nous les avons organisées sous sa houlette, car tout simplement et depuis longtemps il voyait pousser et se répandre naturellement cette espèce dans les terres en déprise. Et maintenant, voilà que, vingt ans après, les sylviculteurs provençaux promeuvent la sylviculture du pin d'Alep et obtiennent sa qualification.

Je pense à notre *Foresterranée 1990*, consacré au thème « De la friche à la forêt méditerranéenne », qui a coïncidé avec les résultats des travaux scientifiques des deux instituts de recherche en écologie méditerranéenne l'IMEP, devenu IMBE, et le CEPE, lui-même devenu CEFE. Ce colloque a permis de diffuser au sein de nos régions cette notion de résilience, aujourd'hui devenue presque banale. À l'époque, nous avons été accusés de contrarier le message alors à la mode selon lequel nous allions vers le « désert ».

Je pense au rôle de P. Quézel dans la mise en place de la Réserve de biosphère du Ventoux, préalable à la naissance attendue d'un Parc naturel régional.

Je pense à la part que P. Quézel prenait dans les travaux des groupes de forestiers internationaux, dans les décennies 1970-1980, où autour de Raymond Février de l'INRA et du CIHEAM, et de quelques collègues italiens, espagnols, portugais et autres s'envisageaient les évolutions à attendre et à organiser dans nos espaces naturels et forestiers : quelle part les forestiers devaient-ils prendre dans la prévention des incendies ? Quelle place rendre aux animaux et au pâturage dans ces territoires ? Il nous aidait ainsi à nous inscrire dans le cadre méditerranéen de *Silva mediterranea* qui associait, dès 1912, savants et forestiers. Il joua également un rôle déterminant dans la création en 1971 et la bonne marche des congrès MEDECOS (*International Mediterranean Ecosystems Conference*) qui réunissent alternativement les chercheurs spécialisées dans l'écologie des différents pays à caractère méditerranéen

(bassin méditerranéen, Californie, Afrique du Sud, sud-ouest de l'Australie, Chili central).

Quand, visitant le CEFE à Montpellier pour son cinquantenaire, nous découvrièmes la carte de la végétation de l'Anatolie, que P. Quézel avait établie avec ses élèves turcs et français, nous prîmes toute la mesure de la plénitude de la connaissance qu'il nous donne de la végétation du bassin méditerranéen tout entier. C'est d'ailleurs grâce à ses conseils que nous avons pu organiser un beau voyage d'études de quinze jours en Turquie en 1995. À l'occasion des projets auxquels nous avons eu à participer dans les pays méditerranéens, soit avec Forêt méditerranéenne, soit avec l'AIFM, nous avons également eu l'occasion de mesurer l'aura de l'équipe de P. Quézel dans tous ces pays. Anciens élèves,

compagnons de programmes de recherche, tous s'en réclament.

Pour nous, à l'association Forêt méditerranéenne, Pierre Quézel portait tout cela :

- la science au plus haut niveau possible, donc universelle ;
- mais avec la Méditerranée comme lieu de cette universalité ;
- en incluant tous les publics concernés ; en premier lieu ceux qui, à un titre ou à un autre, s'intéressent à la nature, et parmi eux, les forestiers au sens large, c'est-à-dire pas uniquement les sylviculteurs.

Pierre Quézel demeurera encore longtemps parmi nous et ses conseils continueront de nous éclairer.

Apport de Pierre Quézel à la floristique et à la phytosociologie au Maroc

Mohamed FENNANE

Université Mohammed V de Rabat, Institut scientifique, BP 703,
Agdal, Rabat, 10106, Maroc.
Auteur correspondant : fennane@israbat.ac.ma

Résumé

Les connaissances sur la flore et la végétation du Maroc ont connu un développement remarquable au cours du siècle dernier. Pierre Quézel fait partie des grands botanistes qui ont beaucoup contribué à ce progrès depuis les années 1950, notamment avec son travail monumental sur la flore et la végétation des hauts sommets de l'Afrique du Nord. Plus tard, au cours des années 1980 et 1990, il renoue avec ce pays dans le cadre d'une coopération franco-maroco-espagnole, qui va lui permettre de sillonner l'ensemble du territoire et de réaliser des centaines de relevés phytosociologiques. La production scientifique fut à la hauteur des ambitions ; de nombreuses publications vont permettre, à lui et à son équipe, de dresser un schéma phytosociologique général des structures de végétation forestière, préforestière et présteppe du pays. P. Quézel mettra à profit ces résultats phytosociologiques pour affiner et développer un axe qui lui a toujours été cher, à savoir les interprétations biogéographiques. Il va ainsi réaffirmer le caractère méditerranéen de la majeure partie du pays, tout en soulignant les particularités et originalités marquées par les affinités septentrionales, irano-touraniennes, saharo-tropicales et macaronésiennes.

Abstract

The knowledge on the flora and vegetation of Morocco has remarkably increased in the last century. Pierre Quézel is one of the famous botanists who have contributed to this progress since 1950s, mainly with his monumental work on the flora and vegetation of the high mountains of North Africa. Later, during the 1980s and 1990s, he returned to this country; a French-Spanish-Moroccan cooperation project allowed him to travel around the whole territory to carry out hundreds of phytosociological surveys. Scientific production was of great importance; many publications allowed him, and his team, to have a general phytosociological view on the forest, preforest and presteppe vegetation structures of the country. P. Quézel used these phytosociological results to refine and develop an axis that has always been of interest to him, namely biogeographical interpretations. Thus, he reaffirmed the Mediterranean character of most part of the country, and at the same time re-emphasized the particularities marked by septentrional, irano-turanian, saharo-tropical and macaronesian affinities.

Mots-clés : histoire de la botanique, Maroc, flore, phytosociologie, biogéographie.

Keywords: botanical history, Morocco, flora, phytosociology, biogeography.

Avant-propos

Je dois une reconnaissance toute particulière au professeur Pierre Quézel. Ma carrière scientifique a débuté et avancé sous sa direction à l'université d'Aix-Marseille. L'année (1979-1980) de mon DEA (diplôme d'études approfondies), passée dans son Laboratoire de botanique et écologie méditerranéenne, était particulièrement riche en connaissances et en apprentissage sur les plans scientifique et humain. Les contacts noués à cette occasion avec de nombreux étudiants, doctorants et visiteurs de ce laboratoire, venant de tous les pays du pourtour méditerranéen et d'ailleurs, furent très enrichissants.

Pierre Quézel et le Maroc

Le Maroc est très présent dans l'œuvre de cet éminent savant depuis le début des années 1950, quand il avait sillonné les chaînes atlantiques dans le cadre de son travail de thèse sur les hautes montagnes de l'Afrique du Nord, paru en 1957 sous forme d'un ouvrage qui reste toujours d'actualité (Quézel 1957).

En 1962-1963, P. Quézel publie avec son ami S. Santa la *Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*, utilisée pendant très longtemps pour les séances de travaux pratiques de floristique dans nos facultés des sciences, avant la parution de la *Flore pratique du Maroc* (Fennane *et al.* 1999-2014).

Plus tard, entre 1978 et 1996, P. Quézel reviendra au Maroc pour une dizaine de missions de travaux phytosociologiques, réalisées dans le cadre d'une coopération franco-marocco-espagnole, avec la participation des professeurs feu Abdelmalek Benabid de l'École nationale forestière d'ingénieurs de Salé, de Marcel Barbero de l'université d'Aix-Marseille et de Salvador Rivas-Martinez de l'université de Madrid. Les nombreuses publications produites après ces missions dressent un tableau phytosociologique global de l'ensemble des écosystèmes forestiers, préforestiers et présteppeiques du pays.

Œuvre floristique

Pierre Quézel a décrit au Maroc 30 taxons de végétaux vasculaires (16 espèces, 10 sous-espèces, 3 variétés et 1 forme) (tableau 1), nouveaux pour la science, tous endémiques, rares ou très rares selon Fennane & Ibn Tattou (1998). Excepté le cas de *Olea salicifolia* (Barbero *et al.* 1992) (= *Olea europaea* subsp. *maroccana* (Greuter & Burdet) Vargas *et al.*), toutes les autres découvertes reviennent à lui seul, quand il prospectait les montagnes de l'Afrique du Nord pour son travail de thèse. Elles ont été publiées au début des années 1950 dans le *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord* (BSHNA) (Quézel 1953a ; 1954a), le *Bulletin de la Société des sciences naturelles et physiques du Maroc* (BSSNM) (Quézel 1951 ; 1954b) (figure 1) et le *Feddes Repertorium* (Quézel 1953b). Ces taxons appartiennent à onze familles différentes (*Apiaceae*,

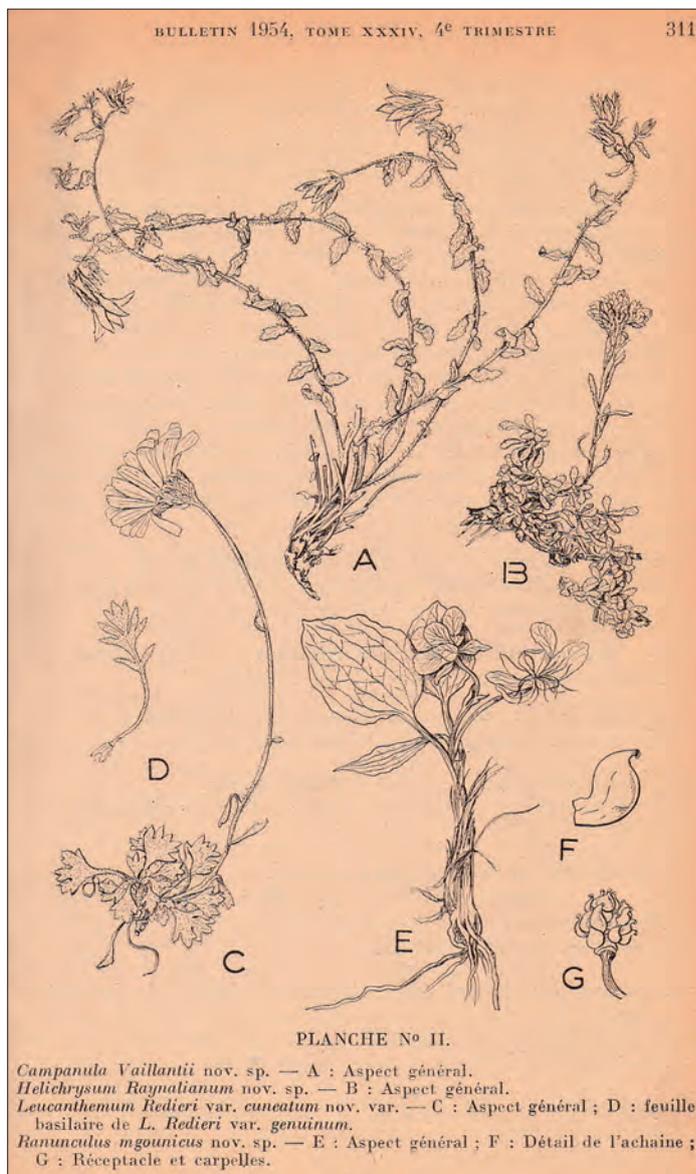


Figure 1 – Planche figurant divers végétaux endémiques décrits par Pierre Quézel, à la suite de ses prospections dans les montagnes du Maroc, et inclus dans sa *Contribution à la flore des Atlas marocains* (Quézel, 1954b)

Tableau 1 – Taxons décrits par Pierre Quézel au Maroc (R : rare, RR : très rare ; Acc : accepté, Syn : synonyme ; AA : Anti-Atlas, HA : Haut Atlas, MA : Moyen Atlas)

Famille	Nom du taxon	Référence protologue	Statut actuel	Rareté	Type Biol.	Répartition géographique
Apiaceae	<i>Carum iminouakense</i>	BSHNAN 44 (5-6) : 200. 1953.	Acc	RR	Hém	HA : Mgoun
Asteraceae	<i>Aster pujosii</i>	BSHNAN 44 (7-8) : 262, fig. 2. 1954.	Acc	RR	Ch	MA : Bou Nacer
Asteraceae	<i>Helichrysum raynalianum</i>	BSSNM 34 : 313. 1954.	Syn	RR	Hém	MA oriental
Asteraceae	<i>Artemisia alba</i> subsp. <i>chitachensis</i> var. <i>mesatlantica</i>	BSHNAN 44 : 263. 1954.	Syn	RR	Ch	MA : Bou Nacer
Asteraceae	<i>Centaurea josiae</i> var. <i>mgounica</i>	BSSNM 34 : 315. 1954.	Syn	R	Hém	HA : Mgoun
Asteraceae	<i>Leucanthemum redieri</i> var. <i>cuneatum</i>	BSSNM 34 : 314. 1954.	Syn	R	Hém	HA : Mgoun + Ghat
Brassicaceae	<i>Alyssum embergeri</i>	BSSNM 31 : 254. 1951.	Acc	RR	Ch	HA : Ayachi
Brassicaceae	<i>Arabis humbertii</i>	BSHNAN 44 : 198. 1953.	Acc	RR	Th	HA : Mgoun + Ayachi + HA oriental
Brassicaceae	<i>Arabis verdieri</i>	BSSNM 31 : 255. 1951.	Acc	RR	Hém	HA : Mgoun + Ghat
Brassicaceae	<i>Brassica elongata</i> subsp. <i>imdrhasiana</i>	BSSNM 34 : 304. 1954.	Acc	RR	Th-b	HA oriental : Msemrir
Campanulaceae	<i>Phyteuma charmelii</i> f. <i>mesatlantica</i>	BSHNAN 44 : 256. 1954.	Acc	RR	Hém	MA : Bou Nacer
Campanulaceae	<i>Campanula guinochetii</i>	BSSNM 31 : 260. 1951.	Acc	RR	Hém	HA : Ghat + Ayachi
Campanulaceae	<i>Campanula sauvagei</i>	Feddes Repert. 56 : 37. 1953.	Acc	RR	Hém	HA : Mgoun
Campanulaceae	<i>Campanula vaillantii</i>	BSSNM 34 : 310. 1954.	Acc	RR	Ch (Hém)	HA oriental : Mkorn
Campanulaceae	<i>Campanula embergeri</i> subsp. <i>schoetteri</i>	Feddes Repert. 56 : 37. 1953.	Acc	RR	Hém	HA AA (Siroua)
Caryophyllaceae	<i>Minuartia mairei</i>	BSHNAN 44 : 258. 1954.	Acc	RR	Ch	MA : Bou Nacer
Caryophyllaceae	<i>Silene guinetii</i>	BSHNAN 44 : 196. 1953.	Acc	RR	Hém	HA : Ayachi + Maâsker + Akka-n-ouayyad
Caryophyllaceae	<i>Arenaria pungens</i> subsp. <i>parviflora</i>	BSSNM 34 : 301. 1954.	Acc	RR	Ch	HA oriental : Msemrir
Caryophyllaceae	<i>Dianthus gaditanus</i> subsp. <i>occidentalis</i>	BSHNAN 44 : 197. 1953.	Syn	RR	Ch	HA : Seksaoua
Caryophyllaceae	<i>Minuartia mutabilis</i> subsp. <i>harantii</i>	BSSNM 31 : 253. 1951.	Syn	R	Hém (Ch)	HA : Ghat
Caryophyllaceae	<i>Silene filipetala</i> subsp. <i>parviflora</i>	BSSNM 34 : 301. 1954.	Acc	RR	Hém	HA : Mgoun
Fabaceae	<i>Cytisus pulvinatus</i>	BSSNM 34 : 306. 1954.	Syn	RR	Ch	HA : Mkorn
Oleaceae	<i>Olea salicifolia</i>	Doc. Phytosoc., sér. 2, 6 : 319. 1982.	Syn	R	Ph	HA (Ida-ou-Tanane)
Orobanchaceae	<i>Odontites pseudogranatensis</i>	BSHNAN 44 : 259. 1954.	Syn	RR	Th	MA : Bou Nacer
Poaceae	<i>Koeleria embergeri</i>	BSHNAN 44 : 257. 1954.	Acc	RR	Hém ; G	MA : Bou Nacer
Poaceae	<i>Agropyron panormitanus</i> subsp. <i>sirouanum</i>	BSSNM 34 : 299. 1954.	Syn	RR	Hém	AA : Siroua
Poaceae	<i>Bromus madritensis</i> subsp. <i>tefedeticus</i>	BSHNAN 46 : 132. 1956.	Syn	R ?	Th	Répartition à préciser
Poaceae	<i>Calamagrostis argentea</i> subsp. <i>mesatlasica</i>	BSSNM 34 : 299. 1954.	Syn	RR	Hém (GR)	MA : Bou Nacer
Ranunculaceae	<i>Ranunculus mgounicus</i>	BSSNM 34 : 302. 1954.	Acc	RR	Hém	HA Mgoun : Tizi Aït Ahmed + Tizi Tamoughmart
Rosaceae	<i>Potentilla guilliermondii</i> subsp. <i>meinsohni</i>	BSSNM 31 : 258. 1951.	Acc	RR	Hém	HA : Ayachi

Asteraceae, Brassicaceae, Campanulaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Oleaceae, Orobanchaceae, Poaceae, Ranunculaceae, Rosaceae), et représentent toutes les formes de vie (types biologiques) des plantes, depuis les phanérophytes jusqu'aux thérophytes.

Œuvre phytosociologique

Les années 1980 et 1990 étaient particulièrement fertiles en travaux phytosociologiques dirigés par P. Quézel au Maroc et en Afrique du Nord. Pour le Maroc, le nombre de publications spécialisées et de thèses encadrées avoisine la trentaine. Le résultat est très important, avec la description, seul ou en collaboration, de 234 syntaxons (2 classes, 13 ordres, 21 alliances et 198 associations) sur un total de 779 répertoriés (36 classes, 61 ordres, 87 alliances et 595 associations) jusqu'au début de notre siècle (Fennane 2003). Cette masse impressionnante de données a concerné presque tous les types d'écosystèmes, avec 15 classes et 28 ordres

étudiés (tableau 2). Un tableau phytosociologique général de l'ensemble des formations végétales du pays a pu être ainsi dressé, et les structures forestières, préforestières et présteppeiques y sont particulièrement bien détaillées. P. Quézel en profitera pour développer et affiner les interprétations biogéographiques qui étaient toujours ses buts recherchés. Déjà en 1958, il avait écrit : « *La description de groupements végétaux n'a jamais été pour moi une fin en soi, mais un des moyens les plus sûrs de comprendre cette végétation, et d'essayer d'en saisir l'origine et les variations au cours des dernières phases géologiques* » (in Médail 2016). Il va ainsi utiliser la phytosociologie pour mettre davantage en relief la richesse, l'hétérogénéité et la complexité des communautés végétales naturelles, en les situant dans leurs contextes écologique et historique. Ses dernières réflexions sur ces sujets sont présentées dans deux livres portant sur le Maghreb méditerranéen (Quézel 2000) et sur l'ensemble des forêts du bassin méditerranéen (Quézel & Médail 2003).

Tableau 2 – Classes (15) et ordres (28) phytosociologiques étudiés par Pierre Quézel au Maroc

Asplenietea trichomanis Br.-Bl. 1934 <i>Asplenetalia petrarchae</i> Br.-Bl. & Meier 1934 <i>Coeno-Sarcocanetalia</i> Diel & Galan de Mera 1996 <i>Potentilletalia caulescentis</i> Br.-Bl. 1926 <i>Tinguarretalia siculae</i> Daumas, Quézel & Santa 1952	Isoeto durieui-Juncetea bufonii Westhoff <i>et al.</i> 1946 <i>Isoetalia</i> Br.-Bl. 1936 Montio fontanae-Cardaminetea amarae Br.-Bl. 1948 <i>Montio-Cardaminetalia</i> Pawlowski <i>et al.</i> 1928 Nardetea strictae Rivas Goday & Rivas Martinez 1963 <i>Nardetalia strictae</i> Preising 1949	<i>Quercetalia ilicis</i> Br.-Bl. ex Molinier 1934 Quercu roboris-Fagetalia sylvaticae Br.-Bl. & Vlieger 1937 <i>Quercu-Cedretalia atlanticae</i> Barbero, Loisel & Quézel 1974 Rosmarinetea officinalis Rivas-Martinez <i>et al.</i> 1991 <i>Anarrhino fruticosi-Astragalotalia armati</i> Quézel <i>et al.</i> 1992 <i>Cisto mauritanicae-Thymetalia ciliati</i> Quézel <i>et al.</i> 1992 <i>Erinacetalia anthyllidis</i> Quézel 1952 <i>Rosmarinetalia officinalis</i> Molinier 1934
Asterisco-Forskahletea Quézel 1965 <i>Gymnocarpo-Atractyletalia</i> Quézel 1965 <i>Senecietalia flavi</i> Quézel 1965	Pegano harmalae-Salsoletea vermiculatae Br.-Bl. & Bolos 1958 <i>Salsolo-Nitriretalia</i> Quézel 1965 Pergulario tomentosae-Pulicarietea crispae Quézel 1965 <i>Pergulario tomentosae-Pulicarietalia crispae</i> Quézel 1965	<i>Scheuchzerio palustris-Caricetea fuscae</i> Tüxen 1937 <i>Caricetalia fuscae</i> (Koch 1926) Nordhagen 1937
Betulo pubescentis-Adenostyletea alliariae Br.-Bl. 1948 <i>Cirsietalia flavispinae</i> Quézel 1957	Quecetea ilicis Br.-Bl. 1947 ex A. & O. Bolos 1950 <i>Pistacio lentisci-Rhamnetalia alaterni</i> Rivas-Martinez 1975 <i>Acacio gummiferae-Arganetalia spinosae</i> Barbero, Benabid, Quézel <i>et al.</i> 1982 <i>Ephedro majoris-Juniperetalia</i> Quézel & Barbero (1981) 1986 <i>Pistacio lentisci-Rhamnetalia alaterni</i> Rivas-Martinez 1975	Stellarietea mediae Von Rochow 1951 <i>Chenopodietalia muralis</i> Br.-Bl. 1936 <i>Geranio purpurei-Cardaminetalia hirsutae</i> Brullo 1985 <i>Thero-Brachypodietalia ramosi</i> Molinier 1934
Calluno vulgaris-Ulicetea minoris Klika & Hadac 1944 <i>Ulicetalia minoris</i> Quantin 1935		
Cisto ladaniferi-Lavanduletea stoechadis Br.-Bl. 1940 <i>Halimuetalia riphaeo-atlantici</i> Quézel <i>et al.</i> 1988		

Incidences biogéographiques

Les traits biogéographiques majeurs de la flore et de la végétation du Maroc sont connus depuis assez longtemps et ils ont été constamment discutés et affinés au fur et à mesure de l'acquisition de nouvelles données paléobotaniques (Braun-Blanquet & Maire 1924 ; Emberger & Maire 1928 et 1934 ; Emberger 1934 ; Sauvage 1975 ; Quézel *et al.* 1980). Ce débat a été également enrichi par l'apport de la phytosociologie que P. Quézel a beaucoup utilisé pour bien souligner le caractère méditerranéen, franc et dominant, de l'essentiel de la phytodiversité marocaine, mais aussi les richesses et les particularités floristiques, dues aux divers mouvements migratoires de cette flore au fil des temps géologiques.

Le caractère méditerranéen de la végétation du Maroc

Le Maroc est le seul pays du pourtour méditerranéen qui présente un spectre complet des conditions de méditerranéité sur le plan bioclimatique, avec la présence de toutes les ambiances, depuis la saharienne jusqu'à celle des hautes montagnes (Emberger 1939 ; Sauvage 1963 ; Achhal *et al.* 1980), et sur le plan de l'étagement altitudinal de la végétation, depuis l'inframéditerranéen jusqu'à l'étage des hautes montagnes (Achhal *et al.* 1980). L'ensemble du pays, du moins la partie non saharienne, est sur le plan biogéographique méditerranéen, mais il est plus ou moins affecté d'emprunts extérieurs suivant les positions géographiques et altitudinales. Les zones les « plus méditerranéennes » se situent dans la moitié nord du territoire où règnent les groupements forestiers et préforestiers de la classe des *Quercetalia ilicis* Br.-Bl. ex A. & O. Bolos 1950, avec les ordres des *Quercetalia ilicis* Br.-Bl. ex Molinier 1934 em. Rivas-Martinez 1975 et des *Pistacio lentisci-Rhamnetalia alaterni* Rivas-Martinez 1975. Les principales formations végétales concernées sont à base de chêne vert (*Quercus rotundifolia* Lam.), chêne liège (*Quercus suber* L.), thuya de berbérie (*Tetraclinis articulata* (Vahl) Masters), pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.), genévrier rouge (*Juniperus phoenicea* L.), etc. Ces groupements sont les plus diversifiés au Maroc, puisque pas moins

de 68 associations végétales y ont été décrites dont 60 par l'équipe du professeur P. Quézel.

Les affinités holarctico-eurasiatiques

Les affinités holarctico-eurasiatiques de la flore sont bien exprimées dans la montagne marocaine, avec deux composantes assez distinctes. La première, tempérée-eurasiatique, est représentée par la classe des *Quercus roboris-Fagetalia sylvaticae* Br.-Bl. & Vieger 1937 (ordre des *Quercus fagineae-Cedretalia atlanticae* Barbero, Loisel & Quézel 1974), avec les forêts humides de cèdre de l'Atlas (*Cedrus atlantica* (Endl.) Carrière), de sapin du Maroc (*Abies marocana* Trab.) et de chêne zène (*Quercus faginea* s.l.). La seconde composante, boréo-alpine, fait l'originalité des hauts sommets atlasiques, sur des surfaces plus ou moins étendues au sein de pozzines, pelouses ou prairies humides (figure 2).



Figure 2 – Pelouse humide, Haut Atlas oriental (cliché M.S. Taleb).

Les affinités irano-touraniennes

Les influences irano-touraniennes apparaissent au niveau des steppes froides et arides des hauts plateaux du Maroc oriental et, plus à l'ouest, en altitude sur les chaînes atlasiques dans des conditions moins arides, mais froides à très froides.

Au Maroc oriental, il s'agit d'une très vaste steppe graminéenne à base d'alfa (*Stipa tenacissima* L.) et de sparte (*Lygeum spartum* L.), rattachée à la classe des *Lygeo sparti-Stipetalia tenacissimae* Rivas-Martinez 1978 em.



Figure 3 – Steppe chaméphytique, Haut Atlas oriental (cliché M.S. Taleb).

Kaabeche (1990) 1996, ordre des *Stipetalia tenacissimae* Kaabeche (1990) 1996.

Sur les Atlas, existe un écosystème complètement différent des points de vue floristique et physiologique ; ce sont des steppes ligneuses chaméphytiques (figure 3), affiliées pour l'essentiel à la classe des *Rosmarinetea officinalis* Rivas-Martinez *et al.* 1991 (= *Ononido-Rosmarinetea* Br.-Bl. in Braun-Blanquet, Roussine & Nègre 1952), ordres des *Anarrhino fruticosi-Astragaletalia armati* Quézel *et al.* 1992 et *Erinacetalia anthyllidis* Quézel 1952.

Les affinités saharo-tropicales

La partie méridionale, présaharienne et saharienne du Maroc est clairement affectée par un cachet saharo-tropical, exprimé sur le plan phytosociologique par la présence de 2 classes et 3 ordres : *Pergulario tomentosae-Pulicarietea crispae* Quézel 1965, ordre

Pergulario tomentosae-Pulicarietalia crispae Quézel 1965 ; *Asterisco graveolentis-Forskahletea tenacissimae* Quézel 1965, ordres des *Gymnocarpo decandris-Atractyletalia babelii* Quézel 1965 et *Senecietalia flavi* Quézel 1965. La flore et le couvert végétal sont relativement pauvres (figure 4), mais ils sont d'une diversité significative, traduite par une quinzaine d'associations végétales actuellement identifiées.

Les affinités macaronésiennes

Le secteur macaronésien marocain se calque à l'aire de l'arganier (*Argania spinosa* (L.) Skeels). Il est ainsi très bien distingué sur le plan physiologique, surtout quand des espèces d'euphorbes cactoïdes s'associent et marquent très nettement les paysages (figure 5). L'originalité de ce secteur s'exprime également sur le plan écologique, avec une forte humidité océanique, et sur le plan



Figure 5 – Formation macaronésienne à arganier et euphorbes cactoïdes, Anti-Atlas occidental (cliché F. Msanda).



Figure 4 – Steppe présaharienne à *Acacia raddiana*, Oued Mird (cliché M.S. Taleb).

de l'étagement altitudinal de la végétation : un étage spécial, l'inframéditerranéen a d'ailleurs été identifié (Benabid 1976). La région reste dans l'ensemble méditerranéenne, mais avec des spécificités évidentes qui sont confirmées et renforcées par l'analyse phytosociologique avec l'existence d'un ordre spécial, endémique : *Acacio gummiferae-Arganietalia spinosae* Barbero *et al.* 1982, de la classe des *Quercetea ilicis*. Deux alliances et une trentaine d'associations ont été définies dans cet écosystème si singulier du Maroc.

Conclusion

Le Maroc, par sa grande diversité bioclimatique et floristique, a attiré l'attention d'éminents chercheurs botanistes et biogéographes pour y développer leurs analyses et les étendre, après, au reste des écosystèmes du bassin méditerranéen. Pierre Quézel en fait partie, et il a consacré beaucoup de son temps et de son énergie à ce pays. Et si son mentor Louis Emberger a édifié le schéma global des étages bioclimatiques méditerranéens au Maroc, on peut dire que P. Quézel s'est beaucoup inspiré de son expérience marocaine pour affiner ses idées et ses écrits sur la typologie des étages de végétation, l'approche phytosociologique et les questions biogéographiques. P. Quézel a donc beaucoup contribué à l'avancement des connaissances sur la phytodiversité du Maroc. Dans bien des domaines, notamment en phytosociologie, ses travaux (et ceux de son équipe) sont les premiers du genre et il est certain qu'ils gagneraient maintenant à être revus, complétés et affinés. Le travail encore à faire est immense. Mais les écrits de P. Quézel resteront des références incontournables pour longtemps. À ses successeurs de continuer avec le même courage et la même détermination.

Bibliographie

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

Barbero M., Benabid A., Quézel P., Rivas-Martinez S. & Santos A., 1992. Contribution à l'étude des *Acacio-Arganietalia* du Maroc sud-occidental. *Doc. phytosociologiques, N.S.*, 6 : 311-338, Camerino.

Benabid A. 1976. Études écologiques, phytosociologiques et sylvo-pastorales de la tétraclinaie de l'Amsittène. Thèse de doctorat, Université d'Aix Marseille III.

Braun-Blanquet J. & Maire R., 1924. Études sur la végétation et la flore marocaines. *Mém. Soc. Sc. Nat. Maroc* 8 : 1-244, 10 planches.

Emberger L., 1934. La végétation et la flore du Maroc. Aperçu général. In : *La Science au Maroc* : 149-180. Actes du 58^e congrès de l'Assoc. franç. Avanc. Sciences, Congrès du Maroc.

Emberger L., 1939. Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique

du Maroc au 1 / 1 500 000. *Veröff. Geobot. Inst. Rübel in Zürich* 14 : 40-157.

Emberger L. & Maire R., 1928. Vue d'ensemble de nos connaissances phytogéographiques du Maroc. II. Les régions, domaines et secteurs. *C. R. Acad. Sc. Paris* 186 : 282-284.

Emberger L. & Maire R., 1934. Tableau phytogéographique du Maroc. Première partie. *Mém. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc* 38 : 1-187, 16 planches.

Fennane M., 2003. Inventaire des communautés végétales à l'aide du phytosociologue au Maroc. *Ecologia Mediterranea* 29 : 87-106.

Fennane M. & Ibn Tattou M., 1998. Catalogue des plantes vasculaires rares, menacées ou endémiques du Maroc. *Bocconeia* 8 : 1-243.

Fennane M., Ibn Tattou M., Ouyahya A., El Oualidi J. & Mathez J. (eds), 1999-2014. *Flore pratique du Maroc. Manuel de détermination des plantes vasculaires*. Édit. Institut scientifique, Rabat. Vol. 1 (1999) : 558 p., Vol. 2 (2007) : 636 p., Vol. 3 (2014) : 793 p.

Médail F., 2016. Pierre Quézel (1926-2015) et ses recherches sur les forêts méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne* 37 : 3-16.

Quézel P., 1951. Contribution à la flore du Grand Atlas oriental. *Bull. Soc. Sc. nat. Maroc* 31 : 253-264.

Quézel P., 1953a. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. Deuxième contribution à la flore du Haut Atlas marocain. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 44 : 196-202.

Quézel P., 1953b. Les Campanulacées d'Afrique du Nord. *Feddes Repertorium*, 56 : 1-65.

Quézel P., 1954a. Contributions à la flore de l'Afrique du Nord. 3. Contribution à la flore du j. Bou Nacer (Moyen Atlas oriental). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord* 44 : 255-263.

Quézel P., 1954b. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. V. Contribution à la flore des Atlas marocains. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc* 34 : 297-315.

Quézel P., 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord*. Lechevalier, Paris, 463 p.

Quézel P., 2000. *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen*. Ibis Press, Paris, 117 p.

Quézel P. & Médail F., 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Paris, 571 p.

Quézel P. & Santa S., 1962-1963. *Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. 2 tomes. Édit. CNRS, Paris, 1170 p.

Quézel P., Gamisans J. & Gruber M., 1980. Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. *Naturalia Monspeliensia*, n° H. S. : 41-50.

Sauvage Ch., 1963. Étages bioclimatiques. *Atlas du Maroc, Notices explicatives*, Section II, Pl. 6b, Rabat, 43 p.

Sauvage Ch., 1975. L'état actuel de nos connaissances sur la flore du Maroc. *Colloques intern. CNRS*, n° 235 : *La flore du bassin méditerranéen* : 131-139.

eFlore du Maghreb, une flore électronique basée sur la *Nouvelle flore d'Algérie* de P. Quézel et S. Santa

Cyrille CHATELAIN¹, Boumediene MEDJAHDI², Salima BENHOUBOU³

1. Conservatoire et jardin botaniques de la Ville de Genève, 1 chemin de l'Impératrice, 1292 Chambésy, Suisse
2. Laboratoire de gestion conservatoire de l'eau, du sol et des forêts et développement durable des zones montagneuses de la région de Tlemcen. Université de Tlemcen, Algérie
3. École nationale supérieure d'agronomie, avenue Hassan Badi, 16200 El-Harrach Alger, Algérie

Résumé

En 1962-1963, Pierre Quézel et Sébastien Santa publiaient la *Nouvelle flore d'Algérie* et des régions désertiques méridionales. Cet article explique les raisons et la nécessité de mettre enfin à jour les informations de cet ouvrage de référence qui est épuisé depuis de nombreuses années, tout en tirant parti de l'outil numérique, tant pour le contenu iconographique et nomenclatural que pour sa diffusion en libre accès. L'objectif est de mettre à disposition une flore numérique couvrant le Maroc, l'Algérie et la Tunisie en faisant intervenir tant les spécialistes que les amateurs éclairés, afin de créer une dynamique de recherche floristique sur ce point chaud de biodiversité.

Abstract

In 1962-1963, Pierre Quézel and Sébastien Santa published the *Nouvelle flore d'Algérie* et des régions désertiques méridionales. The current paper explains the reasons and the need to update the information of this book that has been out of print for many years, while taking advantage of digital tools, both for the iconographic and nomenclatural content and for the open access distribution. The objective is to provide a digital flora covering Morocco, Algeria and Tunisia by involving both specialists and amateurs, to create a dynamics of floristic research in this biodiversity hotspot.

Introduction

Lors d'une rencontre à son domicile en juillet 2015, nous avons soumis à Pierre Quézel le projet de mettre sur le web une version mise à jour de sa *Nouvelle flore d'Algérie et des régions désertiques méridionales* (Quézel & Santa, 1962-1963), avec l'ajout de photographies et surtout l'inclusion de tous les végétaux vasculaires présents dans l'ensemble du Maghreb. Sa première réaction fut de mentionner que les botanistes semblaient avoir, pour l'édition de flores, un intervalle de publication de 50-60 ans environ. Son enthousiasme pour ce projet nous avait confortés dans la nécessité de fournir un tel outil d'identification des plantes du Maghreb. Aussi, pour aller de l'avant, il nous avait confié l'ensemble des dessins originaux de sa flore et une partie de ceux de la flore de René Maire qui étaient en sa possession. Débuter un projet de flore couvrant trois pays (Maroc, Algérie, Tunisie) avec un tel soutien amical et positif fournit de l'énergie pour la suite et rassure fortement sur la faisabilité du projet. De cette rencontre restera l'image de sa volonté de transmission des connaissances et surtout un joli sourire (figure 1). La seule question qui était restée

Mots-clés : Afrique du Nord, biodiversité végétale, flore numérique.

Keywords: North Africa, plant biodiversity, digital flora.



Figure 1 – Pierre Quézel et Cyrille Chatelain lors de leur entrevue le 9 juillet 2015 à Roquevaire (Bouches-du-Rhône) afin de discuter du projet de flore électronique du Maghreb ; cliché pris au pied du cyprès de Duprez planté dans le jardin de Pierre Quézel (cliché F. Médail/IMBE).

sans réponse est la dénomination de cette nouvelle flore, alors que la précédente était déjà indiquée comme *nouvelle*...

Impossible de ne pas rappeler que le monde du numérique, puis du web, a complètement révolutionné nos outils de travail, en particulier en botanique, rendant accessibles des millions de documents et d'images.

L'objectif de ce projet est de fournir en temps réel un outil pour identifier les plantes du Maghreb et de permettre à un ensemble de contributeurs de participer, en centralisant sur une plateforme ouverte l'ensemble des connaissances afin de les partager facilement. En effet, la rédaction et surtout l'édition d'une flore « classique » est un processus long et coûteux et dès le jour de sa publication, on s'aperçoit du nombre important d'espèces oubliées, voire renommées depuis, ce qui nécessite des rééditions. La flore du Maroc a nécessité plus de vingt ans de travail, la flore de Corse, plus de quinze années et on estime à 10 % le nombre de mises à jour encore nécessaires. Une version numérique présente l'avantage d'être utilisée en cours d'édition, corrigée, et surtout cela incite davantage les utilisateurs à faire des remarques ou corrections au comité de pilotage de la flore électronique. Contrairement à la version papier, l'utilisateur est plus critique, la donnée étant potentiellement encore non validée. De plus, la possibilité d'utiliser un nombre important

d'illustrations, de photos, de dessins et de cartes est un élément intéressant et bénéfique pour tous les utilisateurs.

Comment répondre aux questions majeures de notre décennie concernant la conservation de la biodiversité, ou l'impact des changements climatiques sur les milieux naturels, sans un outil fiable et évolutif d'identification des espèces ? L'identification des espèces étant réalisée, il faut ensuite connaître leur distribution et leur écologie pour répondre à ces questions.

L'idée d'une flore du Maghreb avait été lancée en 2013 lors d'une réunion des botanistes d'Afrique du Nord, à Tunis, sous l'égide de l'association Tela Botanica et la motivation d'Errol Véla pour la flore algérienne. Ce projet en est une suite. Début 2016, une première version de cette flore est accessible librement sur le web en format html et une nouvelle version est en finalisation.

L'intérêt d'un tel projet est justifié par la diversité spécifique importante de la flore du Maghreb et l'insuffisance des données actualisées de terrain. On estime en effet la diversité floristique du Maghreb à 6 660 taxons (espèces, infraspécifiques, indigènes et introduites), dont 4 451 taxons présents en Algérie (correspondant à 4 002 espèces), 5 356 taxons au Maroc (4 675 espèces) et 2 834 taxons en Tunisie (2 600 espèces).

Brève histoire de la flore du Maghreb

Les premiers pas relatifs aux connaissances botaniques en Afrique du Nord débutent en 1789 avec la publication du *Voyage en Barbarie* par Poiret, ouvrage contenant la description de 274 espèces nouvelles (Poiret 1789), puis en 1798-1799 avec la parution des deux volumes de *Flora Atlantica* par Desfontaines qui décrit 426 espèces nouvelles (Desfontaines 1798-1799). Viendront ensuite de nombreuses publications par Cosson, Pomel ou Letourneux, puis en 1884-1905 la publication de *La flore d'Alger et de La flore de l'Algérie et de la Tunisie* réalisées par Battandier & Trabut (Battandier & Trabut 1884, 1888-1890, 1905 ; Bensaid & Gasmi 2008, Véla 2017). Puis une cinquantaine d'années plus tard, et jusqu'en 1987, 16 volumes de la *Flore d'Afrique du Nord* furent publiés avec plus de 2 350 descriptions

nouvelles. Mais ce travail énorme, réalisé par R. Maire puis édité par P. Quézel, ne sera jamais terminé et il manque de nombreuses familles dont les *Asteraceae*, famille la plus riche en espèces pour l'Afrique du Nord.

Ce n'est qu'avec l'indépendance des pays maghrébins que les nouvelles flores plus modernes et faciles d'emploi seront publiées, en 1962-1963 pour l'Algérie (Quézel & Santa 1962-1963), en 1979-1981 pour la Tunisie (Pottier-Alapetite 1979-1981), et à partir de 1999 avec la *Flore pratique du Maroc* dont le dernier volume a été publié en 2014 (*Asteraceae* et Monocotylédones) (Fennane & Ibn Tattou 2005-2014). La *Nouvelle flore de l'Algérie* était jusqu'alors largement utilisée au Maroc, de même qu'en Tunisie avant la flore publiée par Pottier-Alapetite (1979-1981). Pourtant, depuis plus de trente ans, cette flore d'Algérie était épuisée et n'est plus à jour.

L'absence de flore récente ne signifie en aucune manière l'absence de travaux durant toutes ces années, bien au contraire ; de fait, de nombreuses révisions taxonomiques ont été et sont publiées. Ces études précises permettent justement à d'autres botanistes de publier des travaux de synthèses. Ainsi, la publication de l'*Index synonymique des plantes d'Afrique du Nord* (Dobignard & Chatelain 2010-2013) a permis d'offrir une vision globale et homogène de l'état des connaissances floristiques.

La taxonomie et la nomenclature en Afrique du Nord ont été nettement influencées par une vision « euro-péo-centrée » du monde végétal, ce qui explique le nombre impressionnant de sous-espèces, variétés et formes décrites, qui représentent au moins 25 % des noms. En mettant le pied sur le sol africain, le botaniste européen découvrait une variation de ce qu'il connaissait en France, en Angleterre ou autre. Aussi nombre de taxons africains ont été décrits comme des variants de ceux présents en Europe. Ajoutons à cela les grands écarts climatiques, notamment pluviométriques, qui induisent selon les années de très importantes variations de taille et de dimension des organes végétatifs. Elles font croire à des différences morphologiques évidentes et fixées sur le plan évolutif mais qui peuvent se révéler trompeuses. Toutefois, la révision des variétés et formes n'a pas été effectuée par Dobignard & Chatelain (2010-2013), qui ont inclus ces taxons au rang taxonomique supérieur. Il est très probable qu'un certain nombre de ces taxons infraspécifiques mériteraient un rang

d'espèce, d'autres restant un statut de forme ou variété. Pour toutes ces raisons, la mise à jour de la taxonomie floristique au Maghreb nécessitera un grand investissement.

Méthode d'élaboration d'eFlore Maghreb (Flore du Maghreb 2018)

Dès 2016, une première version de la flore d'Algérie de Quézel & Santa (1962-1963) a été rendue accessible sur le web. Elle correspondait à une transformation de la flore originale scannée, puis découpée manuellement pour identifier les différents types de paragraphes en styles. L'ensemble de la nomenclature a été mis à jour, puis ont été ajoutées les espèces et sous-espèces présentes au Maroc ou en Tunisie mais absentes d'Algérie, afin de faire figurer l'ensemble de la flore du Maghreb. Le tout déposé sur un système informatique (de type *cloud*) pour le rendre accessible aux participants du projet. L'iconographie étant un point essentiel, en particulier sur le web, les 1 700 dessins originaux (déposés aux CJB) ont été scannés puis intégrés aux documents ainsi que les photographies des plantes fournies par différents intervenants du projet (env. 2 500). Notons que 1 500 dessins originaux de la *Flore d'Afrique du Nord* de R. Maire ont également été confiés par Quézel aux CJB pour y être conservés. Il s'agit des *Brassicaceae*, *Crassulaceae*, *Rosaceae* et une partie des *Fabaceae* (figure 2) ; ces dessins sur calque ont été scannés et également intégrés à la flore. Concernant les photographies, des botanistes comme Joël Mathez et Alain Dobignard ont mis à notre disposition leur collection complète de photos de plantes du Maroc ; Roland Martin nous a envoyé l'ensemble de ses photos sur les *Orchidaceae* de Tunisie, et de nombreux contributeurs, tel Kalif Rebbas, ont également participé à l'iconographie.

Parmi les données numériques utilisées à partir des herbiers, l'application « Les herbonautes » (Les herbonautes 2018), développée par le Muséum national d'histoire naturelle, a permis de saisir plusieurs milliers de spécimens de *Silene* et de *Geraniaceae* et ainsi de participer à la cartographie et à l'inventaire des connaissances, d'autant que les scans de ces spécimens sont accessibles librement sur *recolnat.org* (ReColNat 2018). Nous avons pu



Figure 2 – Illustrations originales de *La flore d'Afrique du Nord* de René Maire, réalisés probablement par Nelly Paté. (a) dessin de *Alyssum linifolium* Willd. (*Brassicaceae*) et (b) dessin d'après l'échantillon-type de *Potentilla asinaria* Maire (*Rosaceae*), espèce endémique du Maroc.

intégrer également les références des échantillons de l'ensemble des types d'Afrique du Nord scannés à l'herbier de Montpellier (projet API) en ajoutant une géolocalisation. En outre, l'université de Reading (*Darwin Initiative Project*, Royaume-Uni) nous a transmis une copie de toutes les collections de S.L. Jury pour le Maroc, et nous avons aussi intégré les données de l'herbier de Gérard de Bélair pour l'Algérie qui comporte plusieurs milliers de spécimens aujourd'hui déposés à l'ENSA d'Alger. Nous obtenons à ce jour plus de 48 000 informations d'échantillons de référence, mais nous sommes encore loin de parvenir à la fin de cette tâche.

Vers une version normalisée

Il s'est très vite avéré nécessaire de mettre en place un outil de gestion des échantillons d'herbiers pour pouvoir échanger et partager les informations entre utilisateurs, pour relier les photographies de terrain aux récoltes, pour permettre la validation des images, mais également pour les besoins de la cartographie. En effet, il est impossible de travailler sur

un tel projet sans avoir accès au matériel d'herbiers qui fait toujours référence, aussi bien le matériel ancien que celui plus récent. C'est pourquoi une deuxième version, en format base de données (postgreSQL), est en cours de développement et elle est prévue pour fin 2018. Il s'agit de deux plateformes web : l'une a un accès utilisateur restreint permettant de gérer les données herbiers, les descriptions, les clés de détermination, les images et les observations ; l'autre est une plateforme web publique qui permettra une consultation libre des informations, extraction directe de l'application utilisateur, et qui devrait jouer le rôle de flore électronique (figure 3). Mentionnons que dans ces deux versions, le référentiel taxonomique et nomenclatural est celui de l'African Plant Database, mis à jour de manière continue, ce qui permet de conserver une homogénéité taxonomique à l'échelle du continent africain (African Plant Database [version 3.4.0] 2018).

Le site devrait contenir :

- une description de l'espèce (et sous-espèce), plus synthétique que celle de la flore d'Afrique du Nord, mais suffisante pour identifier ;
- le nom d'espèce ou sous-espèce ;



Figure 3 – Écran de téléphone portable de type smartphone, montrant un extrait de la clé d'identification des *Erodium* (*Geraniaceae*) (cliché C. Chatelain/CJBG).

- l'écologie du taxon et sa distribution, accompagnée d'une carte ;
- des remarques sur l'éventuelle nécessité de mieux étudier le taxon, etc. ;
- la synonymie issue de l'African Plant Database (African Plant Database [version 3.4.0] 2018) ;
- la liste des récoltes existantes (*specimens visa*) ;
- la bibliographie issue de l'African Plant Database (African Plant Database [version 3.4.0] 2018) ;
- des images et dessins ;
- listes des usages et noms vernaculaires (facultatif).

Discussion

Au lendemain de la parution d'une flore d'un pays ou d'une région, il est d'usage de constater qu'il manque au moins 10 % des espèces, aussi peut-on s'interroger de ce qu'il manquerait cinquante cinq ans plus tard. Pour cela, il est nécessaire de retracer les changements purement taxonomiques et d'identifier les réelles découvertes de nouveaux taxons.

Ces lacunes correspondent à de nouvelles découvertes pour une région (distribution) ou pour la science (taxon) et à l'évolution de nos connaissances en taxonomie (attribution à des genres différents ou synonymie) et à la nomenclature qui a été révisée.

À titre d'exemple, cinq ans après publication de l'*Index synonymique de la flore d'Afrique du Nord*, 11 taxons nouveaux ont été décrits dans l'ensemble du Maghreb, 16 nouvelles recombinaisons ont été réalisées et plus de 350 modifications de présence dans les trois pays maghrébins ont été faites, sans mentionner les changements de nomenclature. Au niveau continental africain, entre 200 et 250 espèces nouvelles sont décrites chaque année et plus de 800 modifications nomenclaturales sont réalisées. Tout cela montre la dynamique de la botanique systématique, avec l'apport continu de nouvelles connaissances.

Si l'on examine la flore de Quézel & Santa (1962-1963) qui mentionne 3 700 taxons, aujourd'hui nous estimons la présence de 4 451 taxons en Algérie, soit 750 taxons ajoutés depuis, dont 101 nouveaux taxons décrits ; à ce chiffre s'ajoutent 533 combinaisons nouvelles, alors qu'au moins 317 noms ont été mis en synonymie. Il y a également 139 genres ajoutés, la plupart étant issus de nouvelles conceptions taxonomiques. À ce jour, existent donc 134 familles, avec 1 095 genres présents, dont les plus diversifiés sont *Silene* (69), *Centaurea* (57), *Euphorbia* (54), *Ononis* (53), *Astragalus* (46), *Trifolium* (45), *Helianthemum* (40), *Vicia* (39), *Ranunculus* (36), *Erodium* (35), *Allium* (35), *Carex* (34), *Juncus* (34), *Teucrium* (32), *Linaria* (31), *Galium* (30), *Limonium* (30), *Fumaria* (26). Pour certains de ces genres, la taxonomie a été révisée ces 20-30 dernières années (*Teucrium*, *Erodium*, *Linaria*), mais d'autres genres restent encore problématiques avec une taxonomie complexe.

Au Maroc, 201 taxons nouveaux ont été décrits depuis 1963, et 73 en Tunisie. Du côté tunisien, la parution du *Catalogue synonymique commenté de la flore de Tunisie* a permis une mise à jour de la liste des espèces de ce pays (Le Floc'h *et al.* 2010). Ces chiffres illustrent clairement le fait que n'importe quelle flore, représentant l'outil de base à l'identification, devient vite incomplète et nécessite des mises à jour régulières.

Conclusion

Internet, la digitalisation des herbiers, la consultation des bibliothèques numériques, mais aussi le partage de la donnée sur le *cloud*, et les supports informatiques comme smartphones et tablettes sont des outils très pratiques et puissants dont il faut tirer parti au mieux. Mais il restera toujours la nécessité d'un travail de terrain, à la recherche des taxons, pour bien connaître leur distribution et leur écologie, et évaluer leur variabilité ou leur vulnérabilité. Il faut encore fournir un énorme travail de synthèse pour améliorer les connaissances sur la flore du Maghreb et transmettre aux jeunes générations tous ces apports, et surtout ce plaisir de la découverte *in situ*. Cette flore électronique du Maghreb n'est pas l'unique outil numérique couvrant la région, bien qu'il soit le seul à proposer une « gestion herbiers » accessible. Mentionnons la Flora Marocana (Flora Marocana 2018), dont l'objectif est différent puisqu'il se met en place famille après famille comme une flore classique et non pas de manière générale avec des avancées sur l'ensemble de la flore ; mentionnons aussi PL@ntnet (PL@ntNet 2018) pour l'identification des taxons par photographies, ou des sites web régionaux comme Atlas-Sahara (Atlas-Sahara 2018), Teline.org couvrant de manière très complète le Sud-Ouest du Maroc (Teline 2018), et aussi Atlasbota.com (Atlasbota 2018) qui comporte des photos du Haut Atlas, les Orchidées d'Algérie (Orchidées d'Algérie 2018), le site web de l'Herbier de Bélair (Herbier Gérard de Bélair 2018) et les différents outils de Tela Botanica (Tela Botanica 2018).

Bibliographie

- African Plant Database (version 3.4.0) 2018. Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève and South African National Biodiversity Institute, Pretoria [11/2018], <http://www.ville-ge.ch/musinfo/bd/cjb/africa/>
- Atlasbota 2018. Les belles fleurs de l'Atlas marocain par M. Coste [11/2018] <https://www.atlasbota.com>
- Atlas-Sahara 2018. Flore du Tafilalet, le blog photographique par C. Lemmel [11/2018], <https://www.atlas-sahara.org>
- Battandier J.A. & M. Trabut 1884. *Flore d'Alger et Catalogue des plantes d'Algérie*. Monocotylédones, 211 p.
- Battandier J.A. & M. Trabut 1888-1890. *Flore de l'Algérie. Ancienne Flore d'Alger transformée.*

- Contenant la description de toutes les plantes signalées jusqu'à ce jour comme spontanées en Algérie*. Alger & Paris. 2 vol.
- Battandier J.A. & M. Trabut 1905. *Flore analytique et synoptique de l'Algérie et de la Tunisie*. Vve Giralt éditeur, Alger, 460 p.
- Bensaid S. & A. Gasmi 2008. 400 ans d'exploration botanique en zone méditerranéenne algérienne. Une histoire méconnue et inachevée. *Forêt méditerranéenne*, 24 : 1-5.
- Desfontaines R.L. 1798-1799. *Flora Atlantica. Sive historia plantarum quae in Atlante, agro tunetano et algeriensi crescunt*. Paris. 2 vol., 9 fasc.
- Dobignard A. & C. Chatelain 2010-2013. *Index synonymique de la flore d'Afrique du Nord*. Conservatoire et Jardin botanique de la Ville de Genève. 5 vol.
- Fennane M. & M. Ibn Tattou 2005-2014. *Flore vasculaire du Maroc, inventaire et chorologie*. Travaux de l'Institut scientifique Rabat, Série botanique. 3 vol.
- Flora Marocana 2018. Vers un atlas de la Flore du Maroc par A. Dobignard [11/2018], <http://www.FloraMarocana.fr>
- Flore du Maghreb 2018. Un projet en cours de flore du Maghreb [11/2018], <https://www.ville-ge.ch/cjb/flore/html/>
- Herbier Gérard de Bélair 2018. Plantes d'Algérie par G. de Bélair [11/2018], <https://www.gdelair.com>
- Le Floc'h E., L. Boulos & E. Véla 2010. *Catalogue synonymique commenté de la flore de Tunisie*. Ministère de l'Environnement et du Développement durable. Tunis., éd. 2, 500 p.
- Les herbonautes 2018. L'herbier numérique collaboratif citoyen, Muséum national d'histoire naturelle, Tela Botanica, ReColNat [11/2018], <https://lesherbonautes.mnhn.fr>
- Orchidées d'Algérie 2018. par K. Rebbas [11/2018], <https://www.ophrys-orchis.populus.org>
- PL@ntNet 2018. Identification par les images, Agropolis Fondation [11/2018], <https://plantnet.org>
- Poiret J.M., 1789. *Voyage en Barbarie, ou Lettres écrites de l'ancienne Numidie pendant les années 1785 & 1786, sur la religion, les coutumes & les mœurs des Maures & des Arabes Bédouins, avec un Essai sur l'histoire naturelle de ce Pays*. Éditions J.B.F. Née de La Rochelle, Paris, 324 p.
- Pottier-Alapetite G. 1979-1981. *Flore de la Tunisie*. Publications scientifiques tunisiennes. Programme flore et végétation tunisiennes. Tunis. 2 vol.
- Quézel P. & Santa S., 1962-1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. CNRS, Paris. Tome I : 1-570 + 65 planches h.-t. Tome II : 571-1170 + 70 planches h.-t.
- ReColNat 2018. Une plateforme numérique pour l'environnement et la société. Muséum national de Paris [11/2018], <https://explore.recolnat.org>
- Tela Botanica 2018. Le réseau des botanistes francophones [11/2018], <https://www.tela-botanica.org>
- TELINÉ 2018. Biodiversité végétale du Sud-Ouest marocain par J.-P. Peltier [11/2018], <https://www.teline.fr>
- Véla E. 2017. *De l'inventaire de la biodiversité aux priorités de conservation dans le hotspot du bassin méditerranéen : peut-on combler les déficits de connaissance ?* Mémoire d'habilitation à diriger des recherches (HDR). Sciences de l'environnement, Université Montpellier.

Mes souvenirs de Pierre Quézel (1926-2015), un naturaliste, un saharien, un ami

Un aperçu de son œuvre entomologique¹

Philippe BRUNEAU de MIRÉ

238 avenue d'Occitanie, immeuble le Saint-Louis bât. A 1, app. 122, 34090 Montpellier
Auteur correspondant : bilimir@aol.com

Début de ses travaux entomologiques

Ils étaient trois mousquetaires de la recherche biologique, mis en selle par le professeur Hervé Harant de la faculté de médecine de Montpellier : Paul Verdier, que je n'ai pas connu, Jean-Antoine Rioux, qui fut un brillant professeur de parasitologie et géra pendant de longues années le jardin botanique de Montpellier, et Pierre Quézel. Un trio de choc auquel, tradition oblige, j'ai cru voir se joindre un quatrième, un certain Ambrunaz, qui s'avéra simple complément du nom de famille de Pierre. Mais il en valait bien deux ! C'est en tant qu'entomologiste que je l'ai tout d'abord connu (figure 1). Cette discipline qu'il a pratiquée, et dont on parle peu, a fait de lui un naturaliste accompli, à l'image de son maître à Montpellier le professeur Hervé Harant. Avec ses condisciples, il constitua donc un trio de biologistes de choc. On lui doit, outre ses travaux de botanique, une vingtaine de publications zoologiques échelonnées de 1947 à 1952 et notamment une thèse : Quézel P. 1951. *Quelques aspects des adaptations parasitaires*. Thèse de doctorat en médecine, Université de Montpellier, Montpellier, 63 p.



Figure 1 – Pierre Quézel et Philippe Bruneau de Miré, lors de la réunion « Sahara-Tchad » organisée par Stefan Kröpelin en hommage à Pierre Quézel, au Relais de la Magdeleine à Gémenos (Bouches-du-Rhône), le 17 octobre 2009 (cliché S. Kröpelin).

1. On trouvera diverses précisions et souvenirs plus détaillés dans l'ouvrage publié à compte d'auteur par Ph. Bruneau de Miré en juin 2018 : *Vagabondages naturalistes*. Montpellier, 140 p.

C'est à son autre maître, toujours à Montpellier, le professeur Louis Emberger qu'il doit de s'être consacré à la botanique et à la phytosociologie. Cette orientation devint définitive avec sa nomination dès 1951 à l'université d'Alger comme assistant du professeur Marcel Guinochet. En tant que phytosociologue, Pierre Quézel a tenté d'élargir la méthode à la difficile étude des groupements d'insectes. On lui doit quelques travaux majeurs dans ce domaine, tant en Languedoc qu'en Afrique du Nord :

- Quézel P., 1950. De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. Essai sur les groupements de Ténébrionides et de Carabiques dans la région de Sidi Bou Zid (Tunisie centrale), leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Annales du Service botanique et agronomique de Tunisie*, 23 : 127-138.
- Verdier P. & Quézel P. 1951. Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne ; leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2 : 70-94.
- Puissegur C., Quézel P. & Verdier P. 1952. Considération sur la faune entomologique du bois de Salbouz (Gard) dans ses rapports avec les groupements végétaux. *Vie et Milieu*, 3 : 77-80.
- Quézel P. & Verdier P. 1952. A propos des groupements de Carabiques dans les massifs du Ghat et de l'Ayachi. *Vie et Milieu*, 3 : 190-209.
- Quézel P. & Verdier P. 1953. Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations rupicoles de Carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4 : 165-181.

On lui doit aussi l'exploration botanique et entomologique du Haut Atlas Marocain et de ses confins algéro-marocains jusque-là peu connus :

- Verdier P. & Quézel P. 1951. Le pont naturel d'Imi n'Ifri et sa faune entomologique. *L'Entomologiste*, 7 : 115-117.
- Quézel P., 1951. Les dolines à neige du massif du Ghat (Grand Atlas oriental). Quelques aspects de leur peuplement. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 42 : 121-130

À cette occasion, il découvrit dans les trous à neige du djebel Ghat une espèce de *Nebria* qui porte son nom (*Nebria quezeli* Verdier 1951) (figure 2). Cette trouvaille suggère une

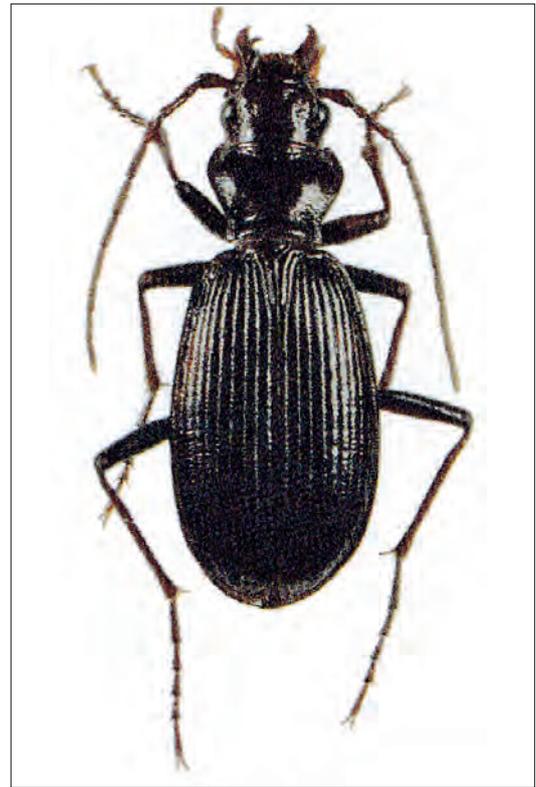


Figure 2 – *Nebria quezeli*, un coléoptère endémique du djebel Ghat (Haut Atlas, Maroc) appartenant à la famille des Carabidae.

interprétation de l'évolution d'ouest en est du phylum, le long de l'axe montagneux atlantique qui révélerait un processus d'adaptation au milieu souterrain, en relation possible avec une péjoration progressive de l'habitat (figure 3).

Une autre de ses découvertes émut à l'époque le monde de l'entomologie. Il est dans les Grands Causses une vallée perdue, mystérieuse, inhabitée, connue surtout de quelques initiés pour la richesse de sa flore, la vallée

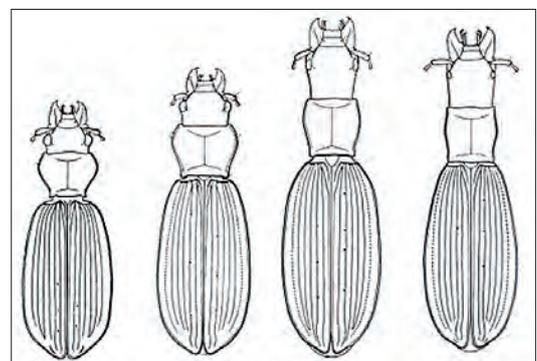


Figure 3 – Silhouettes des coléoptères du genre *Nebria* présents dans les trous à neige des massifs du Maghreb (de gauche à droite) : *Nebria quezeli* (djebel Ghat, Maroc), *N. exul*, *N. initialis*, *N. nudicollis* (Djurdjura W→E, Algérie).



Figure 4 – a : *Ocydromus glandonense* Ochs (= *O. ferlani* Quézel & Verdier) décrit de la vallée de la Vis (Causses) ; b : *Ocydromus stephensi*, présent dans la moitié nord de la France et dans les Pyrénées et les Alpes.

de la Virenque. Née des pentes de l'Aigoual, la rivière disparaît sous terre, peu après son contact avec le calcaire, pour resurgir au bout d'une vingtaine de kilomètres à la source de la Foux dans la vallée de la Vis (en réalité en continuité avec la vallée de la Virenque dont elle devrait porter le nom comme ce fut le cas dans le passé). Au long de son cours souterrain s'ouvrent un certain nombre de regards où s'entassent pneus ou débris de toutes sortes charriés lors des crues. C'est au fond de l'un d'eux que fut capturé un couple d'un insecte jusque-là inconnu, présentant un début d'adaptation au monde souterrain, que P. Quézel et P. Verdier décrivirent sous le nom de *Pseudolimnaeum ferlani* (1951) (figure 4a). La trouvaille fit grand bruit car la biospéléologie était à la mode avec la création récente du laboratoire souterrain de Moulis du CNRS à la suite des orientations des professeurs Vandiel de Toulouse, Jeannel du Muséum d'histoire naturelle de Paris, Racovitza de Cluj et autres tenants d'un évolutionnisme lamarckien. Depuis, le darwinisme a su s'imposer même au Muséum, à la faveur des méthodes séduisantes de la cladistique qui marquent un certain retour au fixisme. Mais ici n'est pas le lieu d'en discuter. De nombreux entomologistes amateurs

de cavernicoles s'empressèrent d'aller fouiller les tréfonds de la vallée de la Virenque : Henrot, les frères Gaudin et bien d'autres. Sans succès. L'insecte était introuvable. Jusqu'à ce que l'un d'entre eux, J. Ochs, ne s'avise qu'il pourrait s'agir de la sous-espèce *glandonense* du *Pseudolimnaeum doderoi* qu'il avait décrite, en quelques lignes, des années plus tôt (1949) du col du Glandon dans les Alpes. Une confrontation des types permit de le confirmer. Mais aussi de s'apercevoir que, en dépit de ses caractères adaptatifs, il s'agissait en fait d'un *Ocydromus* du sous-genre *Peryphanes* et non d'un *Pseudolimnaeum*. L'insecte fut finalement retrouvé ailleurs. Si bien que dans une récente mise à jour de la faune de France des Coléoptères carabiques, au prétexte de l'identité de l'organe copulateur et en dépit de ses caractères adaptatifs, il fut tout simplement rapporté à l'*Ocydromus stephensi* présent dans la moitié nord de la France, mais aussi dans les Pyrénées et les Alpes (figure 4b) et mis en synonymie, arme suprême du taxonomiste pour éluder un problème qui dérange ! La bulle était crevée, l'insecte oublié. L'affaire aura du moins montré les limites de vouloir ranger les êtres vivants dans des tiroirs prédéfinis. Et comment expliquer cette adaptation parallèle dans des milieux



Figure 5 – Forêt de sapin de Numidie (*Abies numidica* de Lannoy ex Carrière) sous la neige, dans le massif des Babors (Petite Kabylie, Algérie) (cliché P. Quézel).

aussi divers où les pressions de sélection et de l'environnement ne peuvent être les mêmes ? Peut-être qu'un jour un biologiste saura discerner dans cet exemple un autre moteur de l'évolution que Jeannel soupçonnait déjà sous le nom d'orthogénèse...

Missions communes en Afrique du Nord et au Sahara

Ce n'est cependant pas par le biais de l'entomologie que je liais vraiment amitié avec Pierre Quézel. Lassé d'années de clandestinité, j'avais saisi, pour changer d'air à la fin de la Seconde Guerre mondiale, l'opportunité d'un poste à l'Office national anti-acridien basé à l'Institut national agronomique (INA) de Maison-Carrée (Alger). J'étais chargé de rechercher au sud du Sahara les zones de reproduction du criquet pèlerin. De retour d'une mission exploratoire au Tibesti en 1949, mes récoltes botaniques furent étudiées avec celles d'autres collègues par Georges Chevassut de l'INA, conjointement avec Pierre Quézel, fraîchement nommé assistant au laboratoire de botanique de la faculté des sciences d'Alger sous la houlette du professeur Marcel Guinochet. Notre complicité débuta à partir de là et nous eûmes l'occasion d'investiguer ensemble les forêts de Petite Kabylie autour du Parc national des Babors créé à l'initiative de Paul de Peyerimhoff, conservateur général des Eaux et Forêts mais aussi entomologiste de renom et à ce titre principal explorateur du Sahara sur le plan entomologique.

De cette époque, je garde l'image de Pierre dans la forêt au-dessus de Kefrida (contraction d'*aqua frigida*), stupéfait devant une riche flore semée de digitale jaune, d'aspérule odorante, d'élyme d'Europe et autres raretés en Afrique du Nord et hochant la tête comme il avait coutume de le faire : « *Tout le cortège du hêtre est là, il n'y manque que l'essentiel, le fayard !* » Fayard dont nous devons trouver les semis quelques jours plus tard à Guerrouch dans des plantations des services forestiers... Là aussi fut découvert le *Carabus (Macrothorax) morbillosus* subsp. *mirei* Breuning, un joyau collecté avec l'aide de Pierre Quézel dans les souches du sapin endémique *Abies numidica* (figure 5). Abstraction faite du coloris, par son aspect peu convexe et une similitude remarquable de la sculpture élytrale, il rappelle le *Carabus (Macrothorax) planatus* Chaudoir de la forêt d'*Abies nebrodensis* en Sicile auquel il devrait à mon sens être rattaché en tant que sous-espèce plutôt qu'à *C. morbillosus* Fabricius (figure 6). Il serait ainsi témoin d'un fond montagnard relictuel. Mais, sans doute à cause d'une vague similitude de couleur et sans autre examen, il fut mis en synonymie par B. Brezina en 1999 avec le *Carabus (Macrothorax) constantinus* Lapouge avec lequel il ne présente que peu de rapports, ce qui lui vaut à son tour d'être oublié dans la nomenclature !

Moi-même recasé au CNRS après mon expérience algérienne, nous mîmes en commun nos ressources, alléchés par le premier contact, pour pousser plus avant nos connaissances sur le massif du Tibesti. Nous fûmes grandement aidés en cela par le colonel Chapelle, commandant du BET auquel je dois une reconnaissance particulière. Nous participâmes ainsi à une mission de l'Institut de recherches sahariennes conduite par Robert Capot-Rey, une autre par Joseph Tubiana. J.-A. Rioux se joignit à nous lors d'un de ces voyages qui nous menèrent d'un bout à l'autre du massif, sans jamais nous lasser. Pierre était infatigable, un bûcheur-né. Chaque nouveauté faisait l'objet d'un relevé du cortège végétal qui l'accompagnait. Il n'avait de cesse que tout soit soigneusement noté, emballé, séché. Plus intéressé par l'inventaire des insectes, je l'aidais de mon mieux. Impossible de relater les joies et les vicissitudes qui marquèrent ces pérégrinations. Imaginez un convoi de chameaux, lourdement chargés de grosses cantines métalliques qui leur blessaient le dos, trébuchant à chaque pas sur des pierres

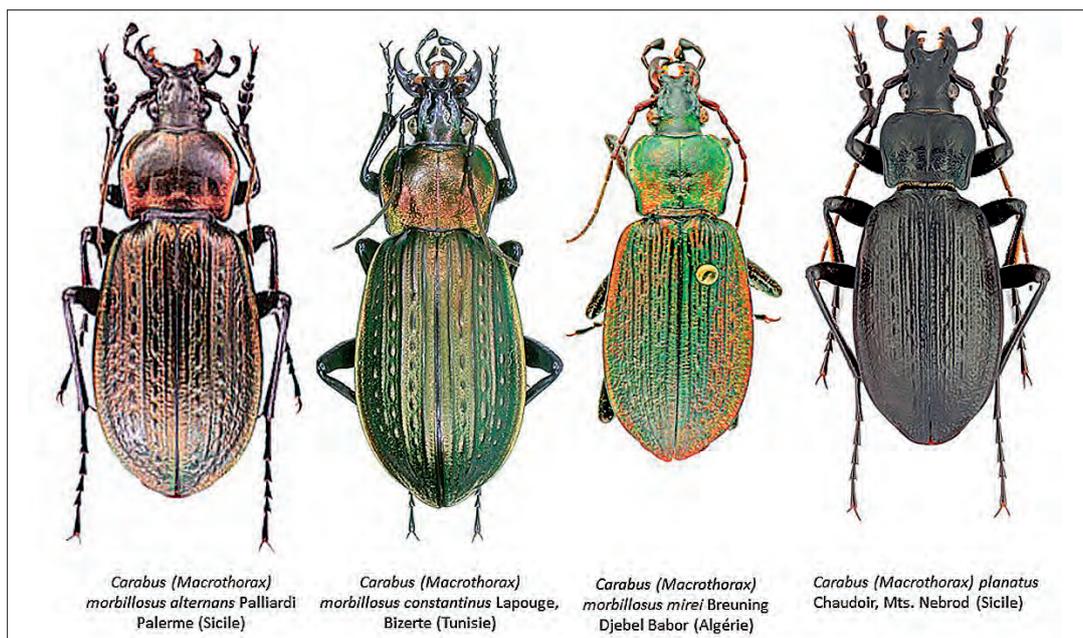


Figure 6 – Divers carabes (*Carabus*) apparentés, présents en Afrique du Nord et en Sicile.

avec leur sole plus adaptée au sable du désert qu'à des roches volcaniques coupantes. Toute chute entraînait un rebâtage de la pauvre bête que chacun tentait de soulager du poids des bagages parmi les gargouillis de blatèments insupportables. La nourriture à base de riz et de beurre rance était marquée par la monotonie. Toute nouveauté était une fête. Ce fut le cas lorsqu'un de nos anges-gardiens chargés de notre sécurité abattit un jour un mouflon sur les flancs du majestueux volcan de l'Emi Koussi (figure 7). On se pressa vite de le dépouiller de sa peau et de le couper en morceaux. Mais à la cuisson, il fallut déchanter. Même les plus aguerris de nos bergers teds durent renoncer à mastiquer la viande d'un gibier trop coriace. On décida alors de la laisser faisander quelques jours. L'odeur pénible qui se dégagait de la cuisine m'engagea fermement à m'abstenir. Bien m'en prit. Car Pierre n'eut pas cette prudence, pas plus que les autres membres de l'équipe. J'assistais alors impuissant au spectacle de manifestations de troubles digestifs accompagnés de vomissements qui nous bloquèrent sur place durant plusieurs jours. Il n'y eut heureusement pas d'autres victimes. Chaque jour apportait son lot de découvertes de nouveaux taxa, mais aussi la joie de retrouver un insecte ou une plante d'apparence familière, inhabituels sous ces latitudes. Le *Platyderus quezeli* Bruneau de Miré 1990 (figure 8), espèce apparentée au *P. ruficollis* Marsham qui remonte jusqu'au cercle polaire, fut découvert dès 1949 dans le cratère de l'Emi Koussi mais il n'a jamais



Figure 7 – Vue aérienne du volcan de l'Emi Koussi (alt. 3 445 m) dans le massif du Tibesti (Tchad).

été revu depuis, malgré de nombreuses et opiniâtres recherches. S'il représente pour moi le symbole de l'assèchement actuel du massif, peut être le verra-t-on réapparaître avec le retour de pluies abondantes ?

Un incident m'a laissé un souvenir mémorable et, sans jeu de mots, cuisant. C'était à Soborom, vaste bouillière géothermique et curiosité touristique d'accès facile située à l'est du pic du Toussidé. On racontait qu'un chamelier à la recherche d'une de ses bêtes égarées y avait été englouti avec sa monture dans la caldeira sans laisser d'autre trace. Je faillis subir le même sort car, m'étant aventuré trop près d'un solfatare, le sol céda sous mon pied et je fus gravement brûlé au travers de mon Pataugas.

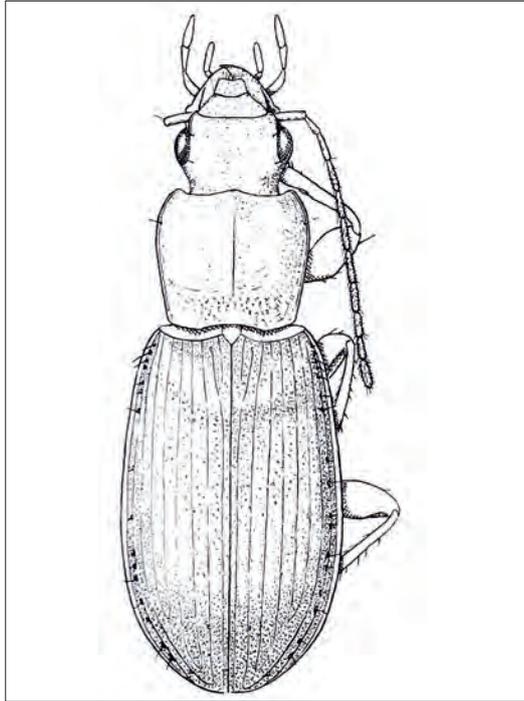


Figure 8 – *Platyderus quezeli* Bruneau de Miré 1990, un coléoptère Carabidae endémique du cratère de l'Emi Koussi (Tibesti, Tchad).

Comme j'étais incapable de marcher, mes compagnons me tirèrent de là et me ficelèrent sur un chameau pour me ramener cahin-caha à l'infirmerie de Bardaï où il fallut couper ma chaussure pour dégager et me panser le pied.

Il ne m'appartient pas de commenter l'œuvre immense de Pierre Quézel dans le domaine de la botanique méditerranéenne et saharienne auquel il a consacré sa vie. Il a su exceller dans d'autres disciplines. C'est à l'homme que je pense d'abord. C'est dans le désert qu'on peut jauger ses compagnons. La cohabitation forcée exacerbe les affinités comme les aversions. Malgré mon mauvais caractère, je n'ai pas gardé souvenir d'un quelconque différend. Pierre avait le don de surmonter sans broncher toute contrariété. Hommage soit rendu à celui et à ceux avec qui j'ai partagé ces moments et à qui je dois encore d'être en vie !

Publications entomologiques de Pierre Quézel par ordre chronologique

Quézel P., Rioux J. & Verdier P., 1949. Les Psocoptères dans la biocénose hivernale des écorces de platanes. *La Feuille des Naturalistes*, 4 : 83-88

Rioux J., Verdier P. & Quézel P., 1950. *Sinoxylon sexdentatum* Oliv. nuisible aux câbles portés des P.T.T. *La Feuille des Naturalistes*, 5 : 75-76.

Quézel P., 1950. De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. Essai sur les groupements de Ténébrionides et de Carabiques dans la région de Sidi Bou Zid (Tunisie centrale), leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Annales du Service botanique et agronomique de Tunisie*, 23 : 127-138.

Quézel P. & Verdier P., 1950. Coléoptères capturés dans les Alpes-Maritimes. *L'Entomologiste*, 6 : 165-167

Quézel P., Verdier P. & Rioux J., 1950. Considérations systématique et écologique sur quelques *Pterostichus* du groupe *cristatus*. *Vie et Milieu*, 1 : 310-325.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J., 1950. Note sur les Cérambycides des Cévennes. *L'Entomologiste* : 11-13.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J., 1950. Activités entomologiques du laboratoire d'histoire naturelle de la faculté de Médecine (Montpellier). *L'Entomologiste* : 132-137.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J. 1950. Description de deux Coléoptères carabiques nouveaux. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 9 : 130-132.

Harant H., Quézel P., Rioux J.A. & Verdier P. 1951. Biocénose et parasitologie médicale (note préliminaire). *C.R. Somm. Séance Soc. Biogéogr.*, 255 : 149-151.

Quézel P., 1951. Les dolines à neige du massif du Ghat (Grand Atlas oriental). Quelques aspects de leur peuplement. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 42 : 121-130

Quézel P. 1951. *Quelques aspects des adaptations parasitaires*. Thèse de doctorat en médecine, Université de Montpellier, Montpellier : 63 p.

Quézel P. & Verdier P. 1951. Étude de la résistance à la déshydratation de quelques Carabiques. *La Feuille des Naturalistes*, 6 : 90-96.

Verdier P. & Quézel P. 1951. Le pont naturel d'Imi n'Ifri et sa faune entomologique. *L'Entomologiste*, 7 : 115-117.

Verdier P. & Quézel P. 1951. Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne ; leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2 (1) : 70-94.

Puissegur C., Quézel P. & Verdier P. 1952. Considération sur la faune entomologique du bois de Salbouz (Gard) dans ses rapports avec les groupements végétaux. *Vie et Milieu*, 3 : 77-80.

Quézel P. & Verdier P. 1952. À propos des groupements de Carabiques dans les massifs du Ghat et de l'Ayachi. *Vie et Milieu*, 3 : 190-209.

Quézel P. & Verdier P. 1952. Description d'une espèce nouvelle de *Pseudolimnaeum* des Causses cévenoles. *Revue française d'entomologie*, 19 : 39-41.

Quézel P. & Verdier P. 1953. Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations rupicoles de Carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4 : 165-181.

Rioux J.A. & Quézel P. 1957. Présence de *Culex aideri* au Tibesti. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 48 : 461-470.

Liste chronologique (1947-2018) des publications scientifiques du professeur Pierre Quézel

Frédéric MÉDAIL

Aix-Marseille Université, Avignon Université, CNRS, IRD, IMBE.
Technopôle de l'Arbois-Méditerranée, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence cedex 4, France.
Auteur correspondant : frederic.medail@imbe.fr

La présente liste chronologique regroupe l'ensemble des publications scientifiques de Pierre Quézel parues entre 1947 et 2018. Elle se base sur une première synthèse qui incluait les publications parues entre 1947 et 1991 (Anonyme, 1992), mais cette liste a été vérifiée en détail en consultant les sources originales, car d'assez nombreuses inexactitudes existaient. Elle a été complétée pour les publications ultérieures parues entre 1992 et 2018.

Dans les titres de certains articles, nous avons conservé la graphie d'origine concernant les binômes des taxons qui comportaient une majuscule au nom d'espèce (ex. *Solanum Sisymbriifolium* Lam.), même si selon les règles actuelles de la nomenclature il ne doit pas y en avoir. Les titres de certaines publications ont été homogénéisés pour ôter les majuscules qui n'étaient pas utiles selon les règles orthographiques usuelles.

Ce bilan regroupe 406 publications réparties en 11 ouvrages, 390 articles et 5 autres publications (préfaces, éditoriaux) parues durant une période de 71 années (figure 1), soit 5,7 articles en moyenne par an que Pierre Quézel a publiés, seul ou en collaboration.

Référence

Anonyme, 1992 (« 1990 »). Liste chronologique des publications scientifiques du professeur Pierre Quézel. *Ecologia mediterranea*, 16 : 441-455.

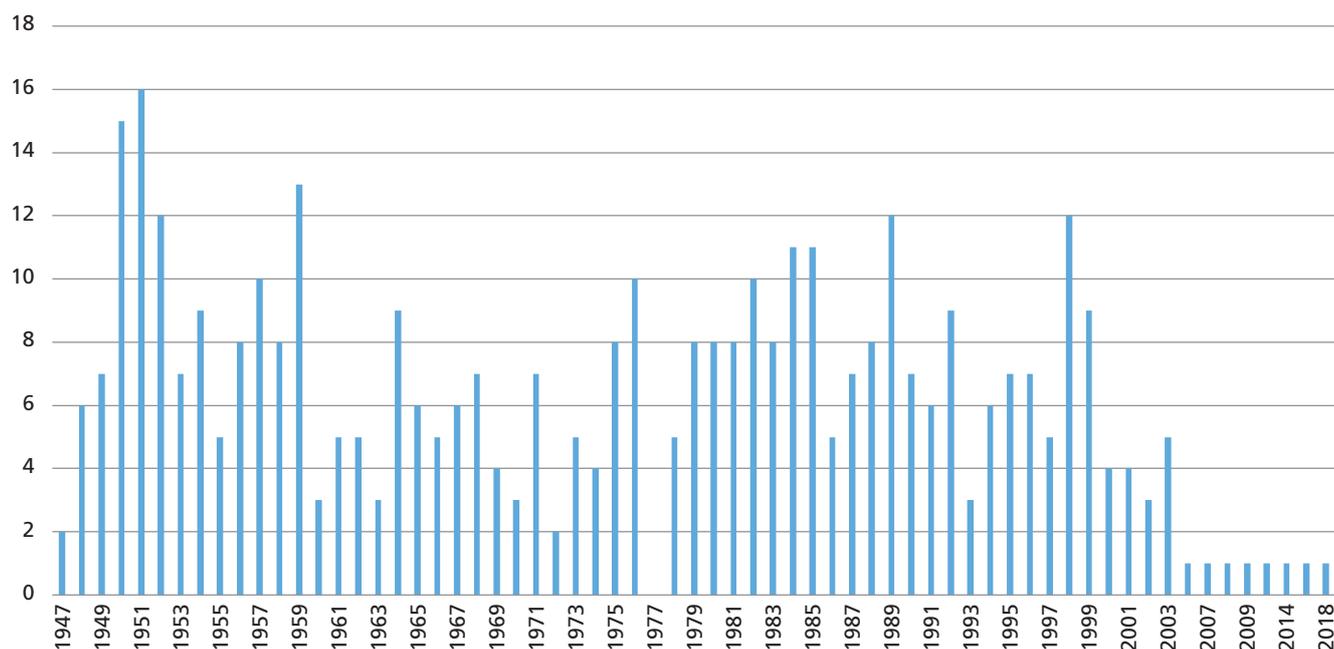


Figure 1 – Nombre annuel de publications scientifiques de Pierre Quézel, parues entre 1947 et 2018.

1947

Quézel P. & Rioux J., 1947. Quelques stations botaniques nouvelles dans les Cévennes (région du Vigan). *Bulletin de la Société botanique de France*, 94 : 393-398.

Rioux J. & Quézel P., 1947. *Solanum Sisymbriifolium* Lam., adventice des environs de Montpellier. *La Feuille des Naturalistes*, 2 : 110.

1948

Quézel P. & Rioux J.-A., 1948. La Brèche de Roland (Étude sur la flore culminale du Cantal). *Revue de la Haute-Auvergne*, 32 : 1-11.

Quézel P. & Rioux J., 1948. Notes floristiques. *La Feuille des Naturalistes*, 3 : 90-92.

Quézel P. & Rioux J.-A., 1948. Le Bois de Salbous (Gard). *Bulletin de la Société botanique de France*, 95 : 319-326.

Rioux J. & Quézel P., 1948. Notes critiques sur quelques espèces du massif de l'Aigoual. *Bulletin de la Société botanique de France*, 95 : 134-135.

Rioux J. & Quézel P., 1948. Remarques sur le xénotropisme de la cercaire d'*Opisthiolepis ranae* (Frölich, 1791 ; Looss, 1907). *Annales de parasitologie*, 23 : 200-202.

Rioux J. & Quézel P., 1948. Remarques sur quelques floraisons tardives. *La Feuille des Naturalistes*, 3 : 20.

1949

Quézel P. & Rioux J.-A., 1949. Note sur *Niphargus virei* Chevreux. *La Feuille des Naturalistes*, 4 : 58.

Quézel P. & Rioux J.-A., 1949. Un curieux mode de survivance d'*Aspidium Lonchitis* (L.) Sw. sur les Causses des Cévennes. *Bulletin de la Société botanique de France*, 96 : 175-177.

Quézel P., Rioux J. & Verdier P., 1949. Les Psocoptères dans la biocénose hivernale des écorces de platane (région de Montpellier). *La Feuille des Naturalistes*, 4 : 87-88.

Rioux J. & Quézel P., 1949. Contribution à l'étude des groupements rupicoles endémiques des Alpes-Maritimes. *Vegetatio*, 2 : 1-13 + 4 fig., 1 planche et 3 tabl.

Rioux J.-A. & Quézel P., 1949. À propos de la nomenclature. *Le Monde des Plantes*, 256 : 10.

Rioux J.-A. & Quézel P., 1949. La végétation culminale du Cantal. *Le Monde des Plantes*, 264 : 5 ; 265 : 12-13.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J., 1949. Note sur les Cérambycides des Cévennes. *L'Entomologiste*, 5 : 11-13.

1950

Harant H., Quézel P. & Rioux J., 1950. L'*Isoetion* de la « mare de Grammont ». *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 173-175.

Quézel P., 1950. Contribution à la flore des Alpes-Maritimes. *Le Monde des Plantes*, 270-271 : 67.

Quézel P., 1950. De l'application des méthodes statistiques à l'étude des groupements d'animaux. Essai sur les groupements de Tenebrionides et de Carabiques dans la région de Sidi Bou Zid, Tunisie centrale. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Annales du Service botanique et agronomique de Tunisie*, 23 : 125-138.

Quézel P., 1950. Les groupements rupicoles calcicoles dans les Alpes-Maritimes. Leur signification biogéographique. *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 181-192.

Quézel P., 1950. Les mégaphorbiaies de l'étage subalpin dans le Massif du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 192-195.

Quézel P. & Rioux J., 1950. Plantes adventices de la région du Vigan. *Bulletin de la Société botanique de France*, 97 : 2-4.

Quézel P. & Rioux J.-A., 1950. La notion de spectre en phytosociologie (spectre zonal réel). *Lejeunia*, 14 : 19-25.

Quézel P. & Verdier P., 1950. Coléoptères capturés dans les Alpes-Maritimes. *L'Entomologiste*, 6 : 165-167.

Quézel P., Verdier P. & Rioux J., 1950. Considérations systématiques et écologiques sur quelques *Pterostichus* du groupe *crustatus*. *Vie et Milieu*, 1 : 310-325.

Rioux J.-A. & Quézel P., 1950. Introduction du *Saxifraga geum* L. dans la hêtraie de l'Aigoual. *Le Monde des Plantes*, 267-268 : 39.

Rioux J. & Quézel P., 1950. La « *Flora juvenalis* » en 1950. *Le Monde des Plantes*, 272 : 73-74.

Rioux J.-A., Verdier P. & Quézel P., 1950. Notes erpétologiques. *La Feuille des Naturalistes*, 5 : 37.

Rioux J., Verdier P. & Quézel P., 1950. *Sinoxylon sexdentatum* Oliv. nuisible aux câbles portés des P.T.T. *La Feuille des Naturalistes*, 5 : 75-76.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J.-A., 1950. Description de deux Coléoptères Carabiques nouveaux. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 9 : 130-132.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J., 1950. Activités entomologiques du Laboratoire d'Histoire Naturelle de la Faculté de Médecine (Montpellier). *L'Entomologiste*, 6 : 132-137.

1951

Gorenflot R., Guinochet M. & Quézel P., 1951. À propos de trois Narcisses hybrides des marais de la Rassauta. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 42 : 119-120.

Harant H., Quézel P., Rioux J.-A. & Verdier P., 1951. Biocénose et parasitologie médicale. Note préliminaire. *Comptes rendus sommaires des séances de la Société de biogéographie*, 245 : 149-151.

Quézel P., 1951. L'association à *Galium Baldense* var. *Tendae* et *Saxifraga florulenta* Guinochet dans le massif de l'Argentier-Mercantour. *Le Monde des Plantes*, 274-275 : 3-4.

Quézel P., 1951. Un *Arabis* nouveau de la flore française : *Arabis Janitrix*, nov. sp. *Bulletin de la Société botanique de France*, 98 : 18-21.

Quézel P., 1951. À propos de quelques associations végétales obscuricoles des Alpes-Maritimes. *Lejeunia*, 15 : 29-33 + 1 pl. h.-t.

Quézel P., 1951. Contribution à la flore du Grand Atlas oriental. *Bulletin de la Société des sciences naturelles du Maroc*, 31 : 253-264.

Quézel P., 1951. Les dolines à neige du massif du Ghat (Grand Atlas oriental). Quelques aspects de leur peuplement. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 42 : 121-130.

Quézel P., 1951. Les groupements végétaux rupicoles des Alpes-Maritimes, leur signification biogéographique. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 86 : 63-64.

Quézel P., 1951. *Quelques aspects des adaptations parasitaires*. Thèse de doctorat en médecine, Université de Montpellier, Montpellier : 63 p.

Quézel P. & Long G., 1951. À propos des groupements rupicoles de la Tunisie centrale (région des basses steppes). In : *Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences (A.F.A.S.)*, Tunis, 108-111.

Quézel P. & Rioux J.-A., 1951. Les groupements rupicoles dans le massif du Cantal. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de Toulouse*, 86 : 65-66.

Quézel P. & Verdier P., 1951. Étude de la résistance à la déshydratation de quelques Carabiques. *La Feuille des Naturalistes*, 6 : 94-96.

Rioux J.-A. & Quézel P., 1951. Note floristique sur la « Région » de Montpellier. *Le Monde des Plantes*, 280-281 : 41-43.

Verdier P. & Quézel P., 1951. Le pont naturel d'Imi n'Ifri et sa faune entomologique. *L'Entomologiste*, 7 : 115-117.

Verdier P. & Quézel P., 1951. Les populations de Carabiques dans la région littorale languedocienne. Leurs rapports avec le sol et sa couverture végétale. *Vie et Milieu*, 2 : 69-94.

Verdier P., Quézel P. & Rioux J., 1951. Une sous-espèce nouvelle d'*Harpalus neglectus* Serv. *L'Entomologiste*, 7 : 159-160.

1952

- Daumas P., Quézel P. & Santa S., 1952. Deux nouvelles stations algériennes de *Pilularia minuta* DR. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 43 : 65-68.
- Daumas P., Quézel P. & Santa S., 1952. Contribution à l'étude des groupements végétaux rupicoles d'Oranie. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 43 : 186-202.
- Granel de Solignac L. & Quézel P., 1952. L'association cévenole à *Bupleurum telonense* var. *cebenense* et *Ranunculus gramineus*. *Recueil des travaux des Laboratoires de botanique, géologie, zoologie de la Faculté des sciences de l'Université Montpellier*, série botanique 5 : 40-44.
- Godlewski M. & Quézel P., 1952. Radiologie des végétaux supérieurs. *La Presse médicale*, 60 : 616.
- Puisségur C., Quézel P. & Verdier P., 1952. Considérations sur la faune entomologique du bois de Salbous (Gard) dans ses rapports avec les groupements végétaux. *Vie et Milieu*, 3 : 77-80.
- Quézel P., 1952. Contribution à l'étude phytogéographique et phytosociologique du Grand Atlas calcaire. *Mémoires de la Société des sciences naturelles du Maroc*, 50 : 57 p. + 9 pl. & 1 tab. h.-t.
- Quézel P., 1952. Quelques aspects du problème de la végétation sur dolomite. *Recueil des travaux des Laboratoires de botanique, géologie, zoologie de la Faculté des sciences de l'Université Montpellier*, série botanique, 5 : 63-77.
- Quézel P., 1952. Description d'une espèce nouvelle de *Romulea*, *Romulea Vaillantii* nov. sp. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 43 : 184-185.
- Quézel P., 1952. À propos de forêts de Hêtres (*Buxeto-Fagetum*) dans les canolles du Causse Noir. *Mémoire de la Société botanique de France*, 1952 : 12-16.
- Quézel P. & Granel de Solignac L., 1952. Étude phytosociologique des « Rochers de la Tude » (près du Vigan, Gard). *Mémoire de la Société botanique de France*, 1952 : 64-74.
- Quézel P. & Verdier P., 1952. À propos des groupements de Carabiques dans les massifs du Ghat et de l'Ayachi (Grand Atlas oriental). *Vie et Milieu*, 3 : 190-209 + 2 pl. h.-t.
- Quézel P. & Verdier P., 1952. Description d'une espèce nouvelle de *Pseudolimnaeum* des Causses cévenols. *Revue française d'entomologie*, 19 : 39-41.

1953

- Quézel P., 1953. Contribution à l'étude phytosociologique et géobotanique de la Sierra Nevada. *Memórias da Sociedade broteriana*, 9 : 5-77 + 5 pl. h.-t.
- Quézel P., 1953. Les Campanulacées d'Afrique du Nord. *Feddes Repertorium*, 56 : 1-65.
- Quézel P., 1953. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. Deuxième contribution à la flore du Haut-Atlas marocain. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 44 : 196-202.
- Quézel P., 1953. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. 3. Contribution à la flore du J. Bou Naceur (Moyen-Atlas oriental). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 44 : 255-263.
- Quézel P. & Granel de Solignac L., 1953. À propos de la régénération des futaies de chênes pubescents et de hêtres dans la zone méridionale des Causses. *Recueil des travaux des Laboratoires de botanique, géologie, zoologie de la Faculté des sciences de l'Université Montpellier*, série botanique, 6 : 149-167.
- Quézel P. & Rioux J., 1953. Les limites de la végétation forestière dans le Cantal. *Annales de l'École supérieure agronomique*, 1 : 90-93.
- Quézel P. & Verdier P., 1953. Les méthodes de la phytosociologie sont-elles applicables à l'étude des groupements animaux ? Quelques associations rupicoles de Carabiques dans le Midi de la France et leurs rapports avec les groupements végétaux correspondants. *Vegetatio*, 4 : 165-181 + 2 pl. & 1 tabl. h.-t.

1954

- Guinochet M. & Quézel P., 1954. Reconnaissance phytosociologique autour du Grand Erg occidental. *Travaux de l'Institut de recherche saharienne*, 12 : 11-27 + 1 tabl. h.-t.
- Guinochet M. & Quézel P., 1954. À propos du caryotype de *Androsace villosa* L. var. *subexscapa* Emb. et R. Maire. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 239 : 1416-1417.
- Pons A. & Quézel P., 1954. Contribution à la flore de rochers maritimes de l'Algérie centrale et occidentale. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 44 : 348-353.
- Quézel P., 1954. Contribution à l'étude de la flore et de la végétation du Hoggar. *Institut de recherches sahariennes. Monographies régionales*, 2 : 164 p. + 10 pl. h.-t.
- Quézel P., 1954. Contributions à la flore de l'Afrique du Nord. IV. Contribution à la flore du Hoggar. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 44 : 55-67.
- Quézel P., 1954. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. V. Contribution à la flore des Atlas marocains. *Bulletin de la Société de la Société des Sciences naturelles et physiques du Maroc*, 34 : 297-315.
- Quézel P., 1954. À propos d'une mission botanique dans le massif du Hoggar. *Bulletin de liaison saharienne*, 17 : 107-113.
- Quézel P., 1954. Une mission botanique dans l'Ahaggar (novembre 1953). *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 11 : 144-146.
- Quézel P. & Rioux J.-A., 1954. L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de France). *Vegetatio*, 4 : 345-378 + 3 tabl. & 2 pl. h.-t.

1955

- Pons A. & Quézel P., 1955. Contribution à l'étude de la végétation des rochers maritimes du littoral de l'Algérie centrale et occidentale. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 46 : 48-80 + & tabl. h.-t.
- Pujos A. & Quézel P., 1955. Remarques sur la répartition de quelques espèces du Maroc oriental. *Société des Sciences naturelles et physiques du Maroc, Comptes rendus des séances mensuelles*, 1955-2 : 33-35.
- Quézel P., 1955. Résultats sommaires de quatre années d'exploration botanique des sommets des Atlas marocains. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, 240 : 663-665.
- Quézel P., 1955. Remarques sur le caryotype de quelques espèces méditerranéennes au Hoggar. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 240 : 1262-1264.
- Quézel P., 1955. Remarques sur la végétation de quelques vallées pyrénéennes du Haut Aragon. *Club alpin français, section Languedoc-Méditerranée*, 59 : 19-21.

1956

- Chevassut G. & Quézel P., 1956. Récoltes botaniques au Tibesti. *Bulletin de l'Office national anti-acridien*, 7 : 1-18 + 3 pl. h.-t.
- Chevassut G. & Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des groupements végétaux de mares temporaires à *Isoetes velata* et des dépressions humides à *Isoetes Hystrix* en Afrique du Nord. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 47 : 59-73.
- Ozenda P. & Quézel P., 1956. Les Zygothylacées de l'Afrique du Nord et du Sahara. *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 14 : 23-83.
- Pons A. & Quézel P., 1956. Premiers résultats de l'analyse palynologique de quelques paléosols sahariens. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 243 : 1656-1658.
- Quézel P., 1956. Contribution à la flore de l'Afrique du Nord. VI. Contribution à l'étude de la flore de la Tefedest. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 47 : 131-136.
- Quézel P., 1956. Contribution à l'étude des forêts de chênes à feuilles caduques d'Algérie. *Mémoires de la Société d'histoire naturelle d'Afrique du Nord*, nouvelle série, 1 : 57 p. + 4 tabl. & 6 pl. h.-t.

Quézel P., 1956. Plantes recueillies dans le massif de l'Ennedi par M. Dalloni. *Travaux de l'Institut de recherche saharienne*, 14 : 197-200.

Quézel P., 1956. À propos de quelques groupements végétaux rupicoles des Pyrénées centrales espagnoles. *Collectanea Botanica*, 5 : 173-190.

1957

Bruneau de Miré Ph. & Quézel P., 1957. La végétation des points d'eau permanents de la portion orientale du Sahara méridional. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, 4 : 632-644.

Bruneau de Miré Ph., Gillet H. & Quézel P., 1957. À propos de quelques vestiges d'une flore montagnarde africaine sur les sommets de l'Air et du Tibesti. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, 4 : 152-156.

Hugot A. & Quézel P., 1957. À propos de quelques graines fossiles du gisement préhistorique de Méniet. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 48 : 370-373.

Ozenda P. & Quézel P., 1957. Présence de *Fagonia malvana* en Afrique orientale et description du sp. *Humbertii*. *Bulletin du Museum*, 2^e série, 19 : 272-273.

Pons A. & Quézel P., 1957. Première étude palynologique de quelques paléosols sahariens. *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 16 : 15-40 + 1 pl. h.-t.

Quézel P., 1957. Plantes nouvelles du Tibesti. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 48 : 82-104.

Quézel P., 1957. Les groupements végétaux du massif de la Téfedest (Sahara central). *Travaux de l'Institut de recherche saharienne*, 15 : 43-63.

Quézel P., 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique*. Encyclopédie biogéographique et écologique, 10. Lechevalier, Paris, 464 p. + 4 cartes h.-t.

Quézel P., 1957. Présence d'une flore orophile résiduelle sur les sommets de l'Émi Koussi (massif du Tibesti, Sahara). *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 245 : 1655-1657.

Rioux J.-A. & Quézel P., 1957. Présence de *Culex (Lasiosiphon) adairi* Kirkpatrick 1924 au Tibesti. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 48 : 461-470.

1958

Chevassut G. & Quézel P., 1958. L'association à *Damasonium polyspermum* et *Ranunculus batrachoides*. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 49 : 204-210.

Gillet H. & Quézel P., 1958. Le genre *Oropetium* Trin. en Afrique française. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, 6 : 37-58.

Pons A. & Quézel P., 1958. Premières remarques sur l'étude palynologique d'un guano fossile du Hoggar. *Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences*, 244 : 2290-2292.

Pons A. & Quézel P., 1958. À propos de l'étude palynologique de quelques sédiments sahariens récents. *Bulletin de liaison saharienne*, 29 : 77-80.

Quézel P., 1958. Mission botanique au Tibesti. *Mémoire de l'Institut de recherches sahariennes*, 4 : 1-357 + 15 pl. h.-t.

Quézel P., 1958. À propos du *Saxifraga nivalis* L. des Monts Dorés. *Bulletin de la Société botanique de France*, 105 : 524-525.

Quézel P. & Martinez C., 1958. Étude palynologique de deux diatomites du Borkou (Territoire du Tchad, A.E.F.). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 49 : 230-244.

Quézel P. & Monnier P., 1958. Une *Spergularia* nouvelle du Tibesti, *Spergularia tibestica* nov. sp. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 49 : 279-285.

1959

Bruneau de Miré Ph. & Quézel P., 1959. Trois Graminées nouvelles des sommets de l'Émi Koussi (Massif du Tibesti). *Bulletin de la Société botanique de France*, 106 : 135-140.

Bruneau de Miré Ph. & Quézel P., 1959. Sur la présence de la bruyère en arbre (*Erica arborea* L.) sur les sommets de l'Émi Koussi (Massif du Tibesti). *Bulletin de la Société de biogéographie*, s.n. : 66-70.

Bruneau de Miré & Quézel P., 1959. Sur quelques aspects de la flore résiduelle du Tibesti : les fumerolles du Toussidé et les lappiaz volcaniques culminaux de l'Émi Koussi. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 126-145.

Delibrias H., Hugot H. & Quézel P., 1959 (« 1957 »). Trois datations de sédiments sahariens récents par le radio-carbone. *Libyca*, 5 : 267-270.

Dutil P., Martinez C. & Quézel P., 1959. Étude pédologique et palynologique d'un profil de formations quaternaires de la daya de M'Rara (W de l'Oued Rhir). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 196-203.

Quézel P., 1959. Supplément à la Flore de l'Afrique du Nord (Tomes 1 à 6 - Monocotylédones). In : Maire R. (ed.). *Flore de l'Afrique du Nord (Maroc, Algérie, Tunisie, Tripolitaine, Cyrénaïque et Sahara)*. Volume VI. *Monocotyledonae : Liliales*. Éditions Paul Lechevalier : 375-390.

Quézel P., 1959. Nouvelle contribution à la flore du Tibesti. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 19-33.

Quézel P., 1959. La végétation de la zone nord-occidentale du Tibesti. *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 17 : 75-107 + 4 pl. h.-t.

Quézel P., 1959. Plantes recueillies par le L' Milliot sur le revers méridional des Nememcha. *Bulletin de liaison saharienne*, 33 : 27-32.

Quézel P. & Simonneau P., 1959. À propos de deux Labiées nouvelles d'Algérie *Teucrium Santae* nov. sp. et *Stachys saxicola* Coss. ssp. *chelifensis* nov. ssp. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 146-152.

Quézel P. & Sintès S., 1959. Les Nyctaginacées d'Afrique du Nord et du Sahara. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 50 : 222-256.

Quézel P. & Thébault J.Y., 1959. Palynologie et datation du volcanisme récent de l'Ahaggar. *Bulletin scientifique et économique du B.R.M.A.*, 6 : 59-64 + 1 pl. h.-t.

Quézel P., 1959. Quelques aspects de la dégradation du paysage végétal au Sahara et en Afrique du Nord. Septième réunion technique, Athènes 11-19 septembre 1958. U.I.C.N., Bruxelles : 7 p.

1960

Quézel P., 1960. Flore et palynologie saharienne. Quelques aspects de leur signification biogéographique et paléoclimatique. *Bulletin de l'Institut français d'Afrique noire*, sér. A, 22 : 353-360.

Quézel P. & Simonneau P., 1960. Note sur la végétation halophile du Sahara occidental. *Bulletin of the Research Council of Israël*, 8 D : 253-262.

Quézel P. & Simonneau P., 1960. Quelques aspects de la végétation des terrains salés des plaines sub-littorales de l'Oranie orientale. Essai sur les rapports entre les groupements végétaux et les teneurs du sol en sels solubles. *Direction de l'hydraulique et de l'équipement rural. Travaux des sections pédologie et agronomie*, 6 : 1-27 + 2 tabl. h.-t.

1961

Bruneau de Miré Ph. & Quézel P., 1961. Remarques taxonomiques et biogéographiques sur la flore des montagnes de la lisière méridionale du Sahara et plus spécialement du Tibesti et du Djebel Marra. *Journal d'agriculture tropicale et de botanique appliquée*, 8 : 110-133.

- Quézel P., 1961. Contributions à la flore de l'Afrique du Nord. VI Contribution à la flore du Sahara. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 52 : 225-232.
- Quézel P. & Martinez C., 1961 (« 1958-1959 »). Le dernier interpluvial au Sahara central. Essai de chronologie palynologique et paléo-climatique. *Lybica*, 6-7 : 211-227.
- Quézel P. & Zaffran J., 1961. Deux Labiées nouvelles de Cyrénaïque. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 52 : 219-224.
- Quézel P. & Zaffran J., 1961. Plantes de Tripolitaine et de Cyrénaïque récoltées par K.M. Guichard. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 52 : 201-218.
-
- 1962**
- Quézel P., 1962. Flore et palynologie sahariennes, leur signification bioclimatique et paléoclimatique. In : *Documents scientifiques Mission Berliet Ténéré-Tchad*. A.M.G., Paris : 41-45.
- Quézel P., 1962. Premiers résultats de l'analyse palynologique de sédiments recueillis au Sahara méridional à l'occasion de la mission Berliet-Tchad. In : *Documents scientifiques Mission Berliet Ténéré-Tchad*. A.M.G., Paris : 313-327 + 4 pl. h.-t.
- Quézel P., 1962. À propos de l'olivier de Laperrine de l'Adrar Greboun. In : *Documents scientifiques Mission Berliet Ténéré-Tchad*. A.M.G., Paris : 329-332.
- Quézel P. & Santa S., 1962. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tome I. CNRS, Paris : 1-570 + 65 planches h.-t.
- Quézel P. & Simonneau P., 1962. Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara occidental. L'action des irrigations sur la végétation spontanée. *Annales agronomiques*, 13 : 221-253.
-
- 1963**
- Quézel P., 1963. De l'application des techniques palynologiques à un territoire désertique. Paléoclimatologie du Quaternaire récent au Sahara. In : *Les changements du climat*. UNESCO, Paris : 243-249.
- Quézel P. & Santa S., 1963. *Nouvelle flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*. Tome II. CNRS, Paris : 571-1170 + 70 planches h.-t.
- Quézel P. & Simonneau P., 1963. Les peuplements d'*Acacia* du Sahara nord-occidental. Étude phytosociologique. *Travaux de l'Institut de recherches sahariennes*, 20 : 79-121 + 1 tabl. & 8 pl. h.-t.
-
- 1964**
- Contandriopoulos J. & Quézel P., 1964. À propos de *Veronica contandriopouli* Quézel, espèce nouvelle endémique du mont Kyllini (Grèce méridionale). *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 259 : 425-427.
- Molinier R., Quézel P. & Tallon G., 1964. Note sur le *Liparis Loeseli* (L.) Rich. du marais de Raphèle (B.-du-Rh.). *Bulletin de la Société botanique de France*, 111 : 368-373.
- Quézel P., 1964 (« 1962 »). Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara. À propos de l'association à *Moricandia arvensis* ssp. *spinosa* et *Cymbopogon schoenanthus* de la « Chebka » du M'Zab. *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du Nord*, 53 : 119-131.
- Quézel P., 1964. Incidences climatologiques de l'utilisation des sols par l'homme dans le monde méditerranéen protohistorique. *Mediterranea*, 2 : 129-134.
- Quézel P., 1964. Contribution à l'étude de l'endémisme chez les phanérogames sahariens. *Compte rendu sommaire des séances de la Société de biogéographie*, 359 : 89-103.
- Quézel P., 1964. L'endémisme dans la flore d'Algérie. *Compte rendu sommaire des séances de la Société de biogéographie*, 361 : 137-149.
- Quézel P. 1964. Végétation des hautes montagnes de la Grèce méridionale. *Vegetatio*, 12 : 289-385+ 32 tabl. h.-t.
- Quézel P. & Zevaco C., 1964. Découverte en Corse de *Pilularia minuta* Dur. *Bulletin de la Société botanique de France*, 111 : 274-275.
- Quézel P., Bruneau de Miré Ph. & Gillet H., 1964. *Carte internationale du tapis végétal au 1/1 000 000*. Feuille de Largeau (Tchad). Gouvernement du Tchad : 1 carte.
-
- 1965**
- Contandriopoulos J. & Quézel P., 1965. À propos de deux véroniques critiques de la flore des montagnes grecques *Veronica erinoides* Boiss. & Spruner et *V. thessalica* Benth. *Candollea*, 20 : 43-48.
- Contandriopoulos J., Quézel P. & Zaffran J. 1965. À propos de deux *Sedum* de la flore grecque. *Bulletin de la Société botanique de France*, 112 : 462-466.
- Quézel P., 1965. *La végétation du Sahara, du Tchad à la Mauritanie*. Geobotanica selecta. G. Fischer, Stuttgart, 333 p.
- Quézel P. & Contandriopoulos J., 1965. Contribution à l'étude de la flore des hautes montagnes de Grèce. *Naturalia monspeliensia*, 16 : 89-149.
- Quézel P. & Contandriopoulos J., 1965. Contribution à l'étude de la flore du Pinde central et septentrional et de l'Olympe de Thessalie. *Candollea*, 20 : 51-90.
- Quézel P. & Contandriopoulos J., 1965. À propos de la végétation des forêts de Hêtres dans le Massif du Pinde. *Bulletin de la Société botanique de France*, 112 : 312-319 + 1 tabl. h.-t.
-
- 1966**
- Quézel P., 1966. Facteurs écologiques et végétation. In : *Journées nationales d'écologie de Marseille*. Annales du Centre régional de documentation pédagogique, Marseille : 53-70.
- Quézel P., 1966. Espèces de souche africaine récemment découvertes au Sahara. *Acta Phytogeographica Suecica*, 54 : 285-286.
- Quézel P., 1966. À propos des xérophytes épineux en coussinet. *Mémoires de la Société botanique de France*, 1966 : 109-120.
- Quézel P. & Contandriopoulos J., 1966. *Teucrium corcyranum*, espèce nouvelle de l'île de Corfou. *Bulletin de la Société botanique de France*, 113 : 351-353.
- Quézel P., Barbero M. & Loisel R., 1966. *Artemisia molinieri*, espèce nouvelle de la flore française. *Bulletin de la Société botanique de France*, 113 : 524-531 + 1 pl. h.-t.
-
- 1967**
- Contandriopoulos J. & Quézel P., 1966. À propos des phénomènes de reviviscence chez *Ramonda nathaliae*. In : *Comptes rendus du 91^e Congrès national des Sociétés savantes, Rennes 1966*. Section des Sciences, Tome III, Gauthier-Villars & Bibliothèque nationale, Paris : 281-289.
- Quézel P., 1967. À propos de quelques hêtraies de Macédoine grecque. *Bulletin de la Société botanique de France*, 114 : 200-210 + 1 tabl. h.-t.
- Quézel P., 1967. À propos des xérophytes épineux en coussinet du pourtour méditerranéen. *Annales de la Faculté des sciences de Marseille*, 39 : 173-180 + 1 pl. h.-t.
- Quézel P., 1967. La végétation des hauts sommets du Pinde et de l'Olympe de Thessalie. *Vegetatio*, 14 : 127-228 + 19 tabl. h.-t.
- Quézel P., 1967 (« 1964-1965 »). Signification biogéographique et paléoclimatique de quelques représentants de la flore saharienne. *Palaeoecology of Africa*, 2 : 62-67.
- Quézel P. & Contandriopoulos J., 1967. À propos de quelques espèces nouvelles des montagnes grecques. *Taxon*, 16 : 239-240.
-
- 1968**
- Quézel P., 1968. Aperçu sur la végétation des hautes montagnes de Grèce. *Le Monde des Plantes*, 358 : 1-3.
- Quézel P., 1968. Premiers résultats de l'exploration botanique du Gourgueil (République du Soudan). *Comptes rendus de l'Académie des sciences de Paris*, 266 : 2061-2063.

Quézel P., 1968. Premier aperçu sur la végétation dans la portion sahélienne du nord Dar-Fur. *Dossiers de la R.C.P. n° 45, dossier 2, mission au Dar-Fur (1967)*. CNRS, Paris : 14-22.

Quézel P., 1968. Signification phytosociologique des Gesnériacées grecques. *Collectanea Botanica*, 7 : 947-973.

Quézel P., Bruneau de Miré Ph. & Gaussen H., 1968. *Carte internationale du tapis végétal et des conditions écologiques au 1/1 000 000. Feuille de Djado*. Institut de la carte internationale du tapis végétal : 1 carte.

Quézel P. & Bourreil P., 1968. Études botaniques (août-septembre 1967). *Dossiers de la R.C.P. n° 45, dossier 2, mission au Dar-Fur (1967)*. CNRS, Paris : 9-13.

Quézel P. & Contandriopoulos J., 1968. Contribution à l'étude de la flore de la Macédoine grecque. *Candollea*, 23 : 17-37.

1969

Quézel P., 1969. Les plateaux du Darfur Nord-Occidental et le jebel Gourgeil (République du Soudan). Étude de la flore et de la végétation. In : *Dossiers de la R.C.P. n° 45*. CNRS, Paris : 146 p. + 4 pl. h.-t.

Quézel P., 1969. La végétation du massif de Bela Voda (Macédoine nord-occidentale). *Biologia Gallo-Hellenica*, 2 : 93-112.

Quézel P. & Pamukçuoğlu A., 1969. Étude phytosociologique des forêts d'*Abies equi-trojani* et de *Fagus orientalis* du Kaz Dag. *Annales de la Faculté des sciences de Marseille*, 42 : 145-151.

Quézel P., Simonneau P., Dutil P. & Kilian J., 1969. *Contribution à l'étude phytosociologique du Sahara oriental sud-constantinois*. Éditions Ophrys, Gap : 56 p. + 1 pl. h.-t.

1970

Quézel P., 1970. Carte de la végétation du Sahara. In : *Carte de la végétation de la région méditerranéenne*. UNESCO ed., Paris.

Quézel P., Contandriopoulos J. & Pamukçuoğlu A., 1970. Contribution à l'étude de la flore des hautes montagnes de l'Anatolie occidentale. *Candollea*, 25 : 341-387.

Quézel P. & Pamukçuoğlu A., 1970. Végétation des hautes montagnes d'Anatolie nord-occidentale. *Israel Journal of Botany*, 19 : 348-400.

1971

Barbero M., Bonin G. & Quézel P., 1971. Signification bioclimatique des pelouses écorchées sur les montagnes du pourtour méditerranéen, leurs relations avec les forêts d'altitude. In : *Colloque interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée*, Perpignan : 17-56.

Contandriopoulos J., Quézel P. & Pamukçuoğlu A., 1971. Campanulacées nouvelles du pourtour méditerranéen oriental. *Annales de l'Université de Provence*, 46 : 53-61 + 2 pl. h.-t.

Quézel P., 1971. Rapport sur le progrès dans la préparation de la Flore d'Afrique du Nord. *Mitteilungen der Botanischen Staatssammlung München*, 10 : 13.

Quézel P., 1971. La haute montagne méditerranéenne. Signification phytosociologique et bioclimatique générale. In : *Colloque interdisciplinaire sur les milieux naturels supra-forestiers des montagnes du bassin occidental de la Méditerranée*, Perpignan : 1-15.

Quézel P., 1971. À propos des pelouses caussenardes à *Stipa pennata* et à *Sesleria coerulea*. *Bulletin de la Société d'études des sciences naturelles de Nîmes*, 51 : 119-141.

Quézel P., 1971. Flora and Vegetation der Sahara. In : Schiffers H. (ed.). *Die Sahara und ihre Randgebiete*, Munich : 429-476.

Quézel P., 1971. A preliminary description of the vegetation in the Sahel region of North Darfur. *Sudan Notes*, 51 : 119-125.

1972

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1972. Étude phytosociologique des pelouses à *Anthyllis montana*, *Ononis striata*, *Sesleria coerulea* en France méridionale. *Bulletin de la Société botanique de France*, 119 : 141-168 + 4 tabl. h.-t.

Contandriopoulos C., Pamukçuoğlu A. & Quézel P., 1972. À propos des *Cicer* vivaces du pourtour méditerranéen oriental. *Biologia Gallo-Hellenica*, 4 : 3-18.

1973

Contandriopoulos J. & Quézel P., 1973. Deux Dipsacées nouvelles de Grèce. *Biologia Gallo-Hellenica*, 5 : 131-137.

Contandriopoulos J., Quézel P. & Zaffran J., 1973. À propos des campanules du groupe *aizoon* en Grèce méridionale et en Crète. *Bulletin de la Société botanique de France*, 120 : 331-340.

Quézel P., 1973. Contribution à l'étude phytosociologique du massif du Taurus. *Phytocoenologia*, 1 : 131-222 + 1 carte & 8 tabl. h.-t.

Quézel P., 1973. Contribution à l'étude de la végétation du Vardoussia. *Biologia Gallo-Hellenica*, 5 : 139-166.

Quézel P. & Pamukçuoğlu A., 1973. Contribution à l'étude phytosociologique et bioclimatique de quelques groupements forestiers du Taurus. *Feddes Repertorium*, 84 : 185-229 + 5 cartes h.-t.

1974

Afzal Z., Quézel P. & Zevaco C., 1974. À propos de deux espèces de répartition W-méditerranéenne, récoltées en Corse : *Teline linifolia* (L.) Webb. et Berth., *Silene inaperta* L. *Bulletin de la Société botanique de France*, 121 : 293-297.

Contandriopoulos J. & Quézel P., 1974. À propos de l'étude caryologique de quelques *Pinguicula* de Grèce et de Turquie, et en particulier du complexe *Pinguicula hirtiflora* Ten. *Revue de biologie et d'écologie méditerranéenne*, 1 : 27-31.

Gamisans J., Quézel P. & Zevaco C., 1974. Sur la présence en Corse d'*Ophioglossum azoricum* C. Presl. *Bulletin de la Société botanique de France*, 121 : 149-152.

Quézel P. & Katrabassa M., 1974. Premier aperçu sur la végétation du Chelmos (Péloponèse). *Revue de biologie et d'écologie méditerranéenne*, 1 : 11-25.

1975

Barbero M. & Quézel P., 1975. Les forêts de sapin sur le pourtour méditerranéen. *Anales del Instituto Botanico A.J. Cavanilles*, 32 : 1245-1289.

Barbero M. & Quézel P., 1975. Végétation culminale du Mont Ventoux, sa signification dans une interprétation phytogéographique des Préalpes méridionales. *Ecologia mediterranea*, 1 : 3-33.

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1975. Phytosociologie et taxonomie en région méditerranéenne. In : *La flore du bassin méditerranéen : essai de systématique synthétique*. Colloques internationaux du Centre national de la recherche scientifique, n° 235. CNRS, Paris : 469-479.

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1975. Problèmes posés par l'interprétation phytosociologique des *Quercetea ilicis* et des *Quercetea pubescentis*. In : *La flore du bassin méditerranéen : essai de systématique synthétique*. Colloques internationaux du Centre national de la recherche scientifique, n° 235. CNRS, Paris : 481-497.

Barbero M., Bonin G. & Quézel P., 1975. Les pelouses écorchées des montagnes circum-méditerranéennes. Aperçu bioclimatique et syngénétique, leurs rapports avec les forêts d'altitude. *Phytocoenologia*, 1 : 427-459.

Bourreil P., Gillet H. & Quézel P., 1975. À propos des caractères phytosociologiques et écologiques d'*Aristida meccana*, d'*Aristida mutabilis* (Graminées) et de leurs implications. *Boissiera*, 24 : 173-196.

- Chouchani B., Khouzami M. & Quézel P., 1975. À propos de quelques groupements forestiers du Liban. *Ecologia mediterranea*, 1 : 63-77.
- Quézel P. & Bounaga D., 1975. Aperçu sur la connaissance actuelle de la flore d'Algérie et de Tunisie. In : *La flore du bassin méditerranéen : essai de systématique synthétique*. Colloques internationaux du Centre national de la recherche scientifique, n° 235. CNRS, Paris : 125-130.
-
- 1976**
- Abi-Saleh B., Barbero M., Nahal I. & Quézel P., 1976. Les séries forestières de végétation au Liban. Essai d'interprétation schématique. *Bulletin de la Société botanique de France*, 123 : 541-560.
- Barbero M. & Quézel P., 1976. Les groupements forestiers de Grèce centro-méridionale. *Ecologia mediterranea*, 2 : 3-86.
- Barbero M., Chalabi N., Nahal I. & Quézel P., 1976. Les formations à conifères méditerranéens en Syrie littorale. *Ecologia mediterranea*, 2 : 87-99.
- Barbero M., Du Merle P. & Quézel P., 1976. Les peuplements sylvatiques naturels du Mont-Ventoux (Vaucluse). *Documents phytosociologiques*, 15-18 : 1-14 + 1 carte h.-t. (carte de la végétation du massif du Ventoux au 1/25 000 par G. Guende).
- Contandriopoulos J. & Quézel P., 1976. Contribution à l'étude de la flore du Taurus et de l'Amanus. *Bulletin de la Société botanique de France*, 123 : 415-432.
- Quézel P., 1976. Les forêts du pourtour méditerranéen. In : *Forêts et maquis méditerranéens : écologie, conservation et aménagement*. Notes techniques du MAB 2. Les Presses de l'UNESCO, Paris : 9-33.
- Quézel P., 1976. Les chênes sclérophylles en région méditerranéenne. *Options méditerranéennes*, 35 : 25-29.
- Quézel P., 1976. Écosystèmes forestiers méditerranéens. *Nature et Ressources*, 12 : 18-25.
- Quézel P., 1976. Le dynamisme de la végétation en région méditerranéenne. *Collana Verde*, 39 : 375-391.
- Quézel P., 1976. René Molinier, son œuvre scientifique. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 29 : 31-35.
-
- 1978**
- Akman Y. & Quézel P., 1978. Influences phytosociologiques balkaniques et européennes dans la végétation forestière anatolienne. *Communications de la Faculté des sciences de l'Université d'Ankara*, 22 : 35-50.
- Akman Y., Barbero M. & Quézel P., 1978. Contribution à l'étude de la végétation forestière de l'Anatolie méditerranéenne. *Phytocoenologia*, 5 : 1-79 + 1 carte h.-t.
- Barbero M., Du Merle P., Guende G. & Quézel P., 1978. La végétation du Mont Ventoux. In : Merle du P. (coord.). *Le massif du Ventoux, Vaucluse. Éléments d'une synthèse écologique. La Terre et la Vie*, suppl. 1 : 21-38 + 1 carte h.-t.
- Quézel P., 1978. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65 : 479-534.
- Quézel P., Barbero M. & Akman Y., 1978. L'interprétation phytosociologique des groupements forestiers dans le bassin méditerranéen oriental. *Documents phytosociologiques*, 2 : 329-352.
-
- 1979**
- Akman Y., Barbero M. & Quézel P., 1979. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (Deuxième partie). *Phytocoenologia*, 5 : 189-276 + & tabl. h.-t.
- Akman Y., Barbero M. & Quézel P., 1979. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie méditerranéenne (Troisième partie). *Phytocoenologia*, 5 : 277-346.
- Barbero M. & Quézel P., 1979. Contribution à l'étude des groupements forestiers de Chypre. *Documents phytosociologiques*, 4 : 9-34 + 1 tabl. h.-t.
- Barbero M. & Quézel P., 1979. Le problème des manteaux forestiers des *Pistacio-Rhamnetalia alaterni* en Méditerranée orientale. Essai syntaxonomique. *Colloques phytosociologiques*, VIII. Les lisières forestières : 9-21.
- Quézel P., 1979. Les écosystèmes forestiers crétois et chypriotes. Essai de comparaison et d'interprétation phyto-écologique. *Revue forestière française*, 31 : 440-450.
- Quézel P., 1979. La région méditerranéenne française et ses essences forestières. Signification écologique dans le contexte circum-méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, 1 : 7-18.
- Quézel P., 1979. Le Ventoux, réserve de la Biosphère ? *Forêt méditerranéenne*, 1 : 82-85.
- Quézel P., 1979. « Matorrals » méditerranéens et « Chaparrals » californiens. Quelques aspects comparatifs de leur dynamique, de leurs structures et de leur signification écologique. *Annales des sciences forestières*, 36 : 1-12.
-
- 1980**
- Achhal A., Akabli O., Barbero M., Benabid A., M'Hirit A., Peyre C., Quézel P. & Rivas-Martinez S., 1980. À propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecologia mediterranea*, 5 : 211-249.
- Barbero M. & Quézel P., 1980. La végétation forestière de Crète. *Ecologia mediterranea*, 5 : 175-210.
- Quézel P., 1980. Biogéographie et écologie des conifères sur le pourtour méditerranéen. In : Pesson P. (ed.), *Actualités d'écologie forestière*, Gauthiers-Villars, Paris : 205-255.
- Quézel P. & Bonin G., 1980. Les forêts feuillues du pourtour méditerranéen. Constitution, écologie, situation actuelle, perspectives. *Revue forestière française*, 32 : 253-268.
- Quézel P., 1980. L'homme et la dégradation récente des forêts au Maghreb et au Proche-Orient. In : La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circum-méditerranéenne. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. Emberger : 147-152.
- Quézel P., Barbero M. & Akman Y., 1980. Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. *Phytocoenologia*, 8 : 365-519.
- Quézel P., Gamisans J. & Gruber M., 1980. Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. In : La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circum-méditerranéenne. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. Emberger : 41-51.
- Quézel P., Barbero M., Bonin G. & Loisel R., 1980. Essais de corrélations phytosociologiques et bioclimatiques entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne. In : La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circum-méditerranéenne. *Naturalia Monspeliensia*, n° hors série, Colloque L. Emberger : 89-100.
-
- 1981**
- Barbero M. & Quézel P., 1981. La cartographie de la végétation à petite échelle dans le bassin méditerranéen. *Documents de cartographie écologique*, 24 : 44-54.
- Barbero M. & Quézel P., 1981. Les forêts de Méditerranée orientale dans une perspective d'écologie appliquée à la sylviculture méditerranéenne. *Acta Oecologica/Oecologia Applicata*, 2 : 227-239.
- Barbero M., Quézel P. & Rivas-Martínez S., 1981. Contribution à l'étude des groupements forestiers et préforestiers du Maroc. *Phytocoenologia*, 9 : 311-412.
- Barbero M., Benabid A., Peyre C. & Quézel P., 1981. Sur la présence au Maroc de *Laurus azorica* (Seub.) Franco. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37 : 467-472.
- Quézel P., 1981. Les hautes montagnes du Maghreb et du Proche-Orient : essai de mise en parallèle des caractères phytogéographiques. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 37 : 353-372.
- Quézel P., 1981. Floristic composition and phytosociological structure of sclerophyllous matorral around the Mediterranean. In : di Castri

- F., Goodall D.W. & Specht R.L. (eds.), *Mediterranean-Type Shrublands*. Elsevier, Amsterdam : 107-121.
- Quézel P., 1981. The study of plant groupings in the countries surrounding the Mediterranean: Some methodological aspects. In: di Castri F., Goodall D.W. & Specht R.L. (eds.), *Mediterranean-Type Shrublands*. Elsevier, Amsterdam : 87-93.
- Quézel P. & Barbero M., 1981. Contribution à l'étude des formations pré-steppiques à genévriers au Maroc. *Boletim da Sociedade Broteriana*, série 2, 53 : 1137-1160 + 4 tabl. h.-t.

1982

- Assadollahi F., Barbero M. & Quézel P., 1982. Les écosystèmes préforestiers et forestiers de l'Iran. *Ecologia mediterranea*, 8 : 365-408.
- Barbero M. & Quézel P., 1982. Methods of classifying Mediterranean ecosystems in the Mediterranean rim countries and in South-Western USA, a critical approach. *Proceedings of the symposium on dynamics and management of Mediterranean type ecosystems*. Pacific Southwest Forest and Range Experiment Station Publisher. Berkeley, USA : 69-74.
- Barbero M., Benabid A., Quézel P., Rivas-Martínez S. & Santos A., 1982. Contribution à l'étude des *Acacio-Arganietalia* du Maroc sud-occidental. *Documents phytosociologiques*, 6 : 311-338.
- Barbero M., Giudicelli J., Loisel R., Quézel P. & Terzian E., 1982. Étude des biocénoses des mares temporaires à éphémérophytes dominants en région méditerranéenne française. *Bulletin d'Écologie*, 13 : 387-400.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1982. Les pelouses calcariques du sud-est de la France : facteurs de pression et problèmes de protection. *Colloques phytosociologiques*, XI, Les pelouses calcariques : 185-193.
- Quézel P. (ed.), 1982. Définition et localisation des écosystèmes méditerranéens terrestres. Colloque de Saint-Maximin (France) du 16-20.11.1981. *Ecologia mediterranea*, 8 (1/2) : 495 p.
- Quézel P., 1982. Le maquis méditerranéen. *Naturopa (Conseil de l'Europe)*, 42 : 15.
- Quézel P., 1982. Les Réserves de la Biosphère sur le pourtour méditerranéen. Problèmes posés par la mise en place d'un réseau significatif. In : *Colloquio III : Rapporti tra assetto del territorio ed aree protette con la collaborazione dell'UNESCO*. Repubblica Italiana, Bozza ed. : 3-27.
- Quézel P. & Barbero M., 1982. Definition and characterization of Mediterranean-type ecosystems. *Ecologia mediterranea*, 8 : 15-29.
- Quézel P. & Shevock J., 1982. Essai de mise en parallèle de la zonation altitudinale des structures forestières de végétation entre la Californie méridionale et le pourtour méditerranéen. *Ecologia mediterranea*, 8 : 389-408.

1983

- Barbero M. & Quézel P., 1983. La végétation de la Grèce et l'action de l'homme. *Méditerranée*, 2 : 65-71.
- Bonin G., Aubert G., Barbero M., Gamisans J., Gruber M., Loisel R., Quézel P., Sandoz H., Thion M. & Vedrenne G., 1983. Mise en évidence de la dynamique de quelques écosystèmes forestiers et préforestiers provençaux aux étages méditerranéens s.l. à l'aide des taxons indicateurs. *Vegetatio*, 54 : 79-96.
- Boyer A., Gamisans J., Gruber M. & Quézel P., 1983. Les chênaies à feuillage caduc de Corse. *Ecologia mediterranea*, 9 : 41-58.
- Ketenoglu O., Quézel P., Akman Y. & Aydogdu M., 1983. New syntaxa on the gypsaceous formations in the Central Anatolia. *Ecologia mediterranea*, 9 : 211-221.
- Gamisans J., Gruber M. & Quézel P., 1983. Les forêts de *Castanea sativa*, *Alnus cordata* et *Ostrya carpinifolia* du massif du San Petrone (Corse). *Ecologia mediterranea*, 9 : 89-99.
- Quézel P., 1983. Problems of dynamic in mediterranean forests. *Lazaroa*, 5 : 25-32.

- Quézel P., 1983. Flore et végétation actuelles de l'Afrique du Nord, leur signification en fonction de l'origine, de l'évolution et des migrations des flores et structures de végétation passées. *Bothalia*, 14 : 411-416.
- Quézel P., 1983. Conservation et aménagement de la forêt méditerranéenne. *Le Courrier du CNRS*, 52, suppl. *Images de l'environnement* : 80-84.

1984

- Akman Y., Ketenoglu O., Quézel P. & Demirors M., 1984. A syntaxonomic study of steppe vegetation in Central Anatolia. *Phytocoenologia*, 12 : 563-584.
- Barbero M. & Quézel P., 1984. Caractérisation bioclimatique des étages de végétation forestière sur le pourtour méditerranéen. Aspects méthodologiques posés par la zonation. *Documents d'écologie pyrénéenne*, 3-4 : 49-56.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1984. Rôle des facteurs anthropiques dans le maintien des forêts et de leurs stades de dégradation en région méditerranéenne. *Comptes rendus de la Société de biogéographie*, 59 : 475-488.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1984. Incidences des pratiques culturales sur la flore et la végétation des agrosystèmes en région méditerranéenne. *Comptes rendus de la Société de biogéographie*, 59 : 463-473.
- Fennane M., Barbero M. & Quézel P., 1984. Le thuya de Berbérie au Maroc : aperçu phytogéographique et écologique. *Bulletin de l'Institut scientifique de Rabat*, 8 : 115-134.
- Quézel P., 1984. Les forêts méditerranéennes. *Coévolution*, 15 : 11-14.
- Quézel P., 1984. Écologie et systématique, biogéographie, paléoécologie. *Bulletin d'Écologie*, 15 : 113-114.
- Quézel P., 1984. Conclusions. *Bulletin de la Société botanique de France*, 131, *Actualités botaniques*, 2-3-4 : 585-589.
- Quézel P., 1984. Problèmes posés par l'enseignement de l'écologie en France. *Bulletin d'Écologie*, 15 : 115-116.
- Quézel P. & Taylor H.C., 1984. Les fruticées sempervirentes des régions méditerranéennes de l'ancien monde. Essai comparé d'interprétations des structures biologiques et des données historiques. *Botanica Helvetica*, 94 : 133-144.
- Quézel P. & Taylor H.C., 1984. Problèmes posés par les relations climat-dynamique de la végétation dans les régions méditerranéennes de l'Ancien Monde, du Cap et de Californie. *Bulletin de la Société botanique de France*, 131, *Actualités botaniques*, 2-3-4 : 235-245.

1985

- Abbas H., Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1985. Les forêts de pin d'Alep dans le Sud-Est méditerranéen français. Analyses écodendrométriques. Première partie. *Forêt méditerranéenne*, 7 : 35-42.
- Abbas H., Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1985. Les forêts de pin d'Alep dans le Sud-Est méditerranéen français. Analyses écodendrométriques. Deuxième partie. *Forêt méditerranéenne*, 7 : 123-130.
- Akman Y., Ketenoglu O. & Quézel P., 1985. A new syntaxon from Central Anatolia. *Ecologia mediterranea*, 9 : 111-121.
- Bonin G., Abbas H., Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1985. Diversité des milieux et de la production de quelques essences forestières en France méridionale. *Documents phytosociologiques*, XIV, Phytosociologie et foresterie : 527-543.
- Loisel R., Aubert G., Barbero M., Bonin G. & Quézel P., 1985. Incidences du débroussaillage ; relations sol-végétation au niveau des tranchées pare-feu en France méridionale. *Documents phytosociologiques*, XIV, Phytosociologie et foresterie : 483-506.
- Mathez J., Quézel P. & Raynaud C., 1985. The Maghreb countries. In: Gómez-Campo C. (ed.). *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht : 141-157.
- Pons A. & Quézel A., 1985. The history of the flora and vegetation and past and present human disturbance in the Mediterranean

- region. In: C. Gómez-Campo (ed.). *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht : 25-43.
- Quézel P., 1985. Definition of the Mediterranean region and the origin of its flora. In: Gómez-Campo C. (ed.). *Plant conservation in the Mediterranean area*. Dr W. Junk Publishers, Dordrecht : 9-24.
- Quézel P., 1985. Les sapins du pourtour méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, 7 : 27-34.
- Quézel P., 1985. Écologie des forêts sclérophylles et à conifères méditerranéens. In: *Actes du Colloque PIREN "Recherches sur l'environnement rural, bilan et perspectives"*. CNRS, Paris : 157-170.
- Quézel P. & Barbero M., 1985. Carte de la végétation potentielle de la région méditerranéenne. Feuille n° 1 : Méditerranée orientale. CNRS, Paris : 69 p. + 1 carte h.-t.
-
- 1986**
- Barbero M. & Quézel P., 1986. Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du Sud. *Lazaroa*, 9 : 255-275.
- Quézel P., 1986. Les pins du groupe « *halepensis* ». Écologie, végétation, écophysologie. *Options méditerranéennes*, 86 : 11-23.
- Quézel P., 1986. The forest vegetation of Turkey. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 89B : 113-122.
- Quézel P. & Barbero M., 1986. Aperçu syntaxinomique sur la connaissance actuelle de la classe des *Quercetea ilicis* au Maroc. *Ecologia mediterranea*, 12 : 105-111.
- Quézel P. & Barbero M., 1986. À propos des forêts de *Quercus ilex* dans les Cévennes. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 38 : 101-117.
-
- 1987**
- Akman Y., Quézel P., Yurdakulol E., Ketenoglu O. & Demirors M., 1987. La végétation des hauts sommets de l'Ilgaz Dağ. *Ecologia mediterranea*, 13 : 119-129.
- Barbero M. & Quézel P., 1987. La végétation du Ventoux. Diversité, stabilité et utilisation actuelles des écosystèmes. In: *Voyage autour du Ventoux. Études vaclusiennes*, n° spécial 3 : 79-84.
- Barbero M., Hammoud A. & Quézel P., 1987. Le genévrier thurifère dans les Alpes ligures. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 39 : 75-79.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R., Miglioretti F. & Quézel P., 1987. Impact of forest fire on structure and architecture of mediterranean ecosystems. *Ecologia mediterranea*, 13 : 39-50.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R., Miglioretti F. & Quézel P., 1987. Incidence of exogenous factors on the regeneration of *Pinus halepensis* after fires. *Ecologia mediterranea*, 13 : 51-56.
- Quézel P., 1987. Conclusions. In: *Voyage autour du Ventoux. Études vaclusiennes*, n° spécial 3 : 229-233.
- Quézel P., Barbero M. & Benabid A., 1987. Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-forestiers du Haut-Atlas oriental (Maroc). *Ecologia mediterranea*, 13 : 107-117.
-
- 1988**
- Akman Y., Quézel P., Barbero M., Aydoğdu M., Demirors M. & Ekim T., 1988. La végétation du Keltepe (région de Karabük). *Ecologia mediterranea*, 14 : 150-154.
- Baldy C., Barbero M., Madjidieh H. & Quézel P., 1988. Caractères biophysiques foliaires du modèle sclérophylle en situation de stress hydrique. Le cas du chêne vert. In: *5th International conference Medecos, Montpellier, Time scale and water stress*. I.U.B.S., Paris : 267-276.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1988. Perturbations et incendies en région méditerranéenne française. In: *Homenaje a Pedro Montserrat. Institut Pyrenaico de Ecologia, Jaca y Huesca*, 12 : 409-419.
- Barbero M., Hammoud A. & Quézel P., 1988. Sur la découverte dans les Alpes maritimes italiennes du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.). *Webbia*, 42 : 49-55.
- Quézel P., 1988. Carte de la végétation naturelle des états membres des Communautés européennes et du Conseil de l'Europe. In: Noirfalise (ed.). *Office des Communautés européennes*, Luxembourg : 76 p. + cartes.
- Quézel P., 1988. Esquisse phytogéographique de la végétation climacique potentielle des grandes îles méditerranéennes. *Bulletin d'Écologie*, 19 : 121-127.
- Quézel P. & Barbero M., 1988. Signification phytoécologique et phytosociologique des peuplements naturels de pin de Salzmann en France. *Ecologia mediterranea*, 14 : 41-63.
- Quézel P., Barbero M., Benabid A., Loisel R. & Rivas-Martinez S., 1988. Contribution à l'étude des groupements pré-forestiers et des matorrals rifains. *Ecologia mediterranea*, 14 : 77-122.
-
- 1989**
- Barbero M. & Quézel P., 1989. La forêt méditerranéenne. *Le Courrier du CNRS*, 72 : 50-51.
- Barbero M. & Quézel P., 1989. Structures, architectures forestières à sclérophylles et prévention des incendies. *Bulletin d'Écologie*, 20 : 7-14.
- Barbero M. & Quézel P., 1989. Contribution à l'étude phytosociologique des matorrals de Méditerranée orientale. *Lazaroa*, 11 : 37-60 + 4 tabl. h.-t.
- Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1989. Sclerophyllous *Quercus* forests of the Mediterranean area: Ecological and ethological significance. *Bielefelder Ökologische Beiträge*, 4 : 1-23.
- Barbero M., Brisse H. & Quézel P., 1989. Échantillonnage, paramètres, hiérarchie, contraintes de l'information écologique en vue de la protection des espaces : l'exemple des ZNIEFF en région Provence-Alpes-Côte d'Azur (PACA). *Ecologia mediterranea*, 15 : 33-46.
- Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1989. Problèmes écologiques et économiques liés à l'introduction d'essences forestières en région méditerranéenne. In: *Les experts sont formels*, Secrétariat d'Etat à l'environnement, Paris, 24 p.
- Quézel P., 1989. Mise en place des structures de végétation circum-méditerranéenne actuelles. In: Clawson W.J. (ed.). *Proceedings of the Man and the Biosphere Symposium, XVI International Grasslands Congress*. Nice : 16-32.
- Quézel P., 1989. Contribution à l'étude phytosociologique des pelouses écorchées culminales du massif du Falakron. *Bios (Thessaloniki)*, 11 : 187-193.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Zonation altitudinale des structures forestières de végétation en Californie méditerranéenne. Leur interprétation en fonction des méthodes utilisées sur le pourtour méditerranéen. *Annales des sciences forestières*, 46 : 233-250.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Change and disturbance in forest ecosystems caused by human activity in the Western Mediterranean basin. In: Sjögren E. (ed.), *Forests of the world diversity and dynamics. Studies in Plant Ecology*, 18 : 20-23.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Altitudinal zoning of forests structures in California and around the Mediterranean: A comparative study. *Bielefelder Ökologische Beiträge*, 4 : 25-44.
- Quézel P. & Barbero M., 1989. Les formations à genévriers rampants du Djurdjura (Algérie). Leur signification écologique, dynamique et syntaxinomique dans une approche globale des cédraies kabyles. *Lazaroa*, 11 : 85-99 + 2 tabl. h.-t.
-
- 1990**
- Barbero M. & Quézel P., 1990. La déprise rurale et ses effets sur les superficies forestières dans la région Provence-Alpes-Côte d'Azur. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 41 : 77-88.
- Barbero M., 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.
- Quézel P. & Barbero M., 1990. Les forêts méditerranéennes. Problèmes posés par leur signification historique, écologique et leur conservation. *Acta Botanica Malacitana*, 15 : 145-178.

Quézel P. & Girerd B., 1990. *Leucoium fabrei*, espèce nouvelle du flanc sud du Mont Ventoux. *Bulletin de la Société botanique de France*, 137, *Lettres botaniques* : 77-81.

Quézel P., Barbero M. & Loisel R., 1990. Les reboisements en région méditerranéenne. Incidences biologiques et économiques. *Forêt méditerranéenne*, 12 : 103-114.

Quézel P., Barbero M. & Loisel R., 1990. Les apports de la phytocologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt méditerranéenne*, 12 : 194-215.

Quézel P., Barbero M., Bonin G. & Loisel R., 1990. Recent plant invasions in the circum-Mediterranean region. In: di Castri F., Hansen A.J. & Debussche M. (eds.). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht : 51-60.

1991

Akman Y., Quézel P., Barbero M., Ketenoglu O. & Aydogdu M., 1991. La végétation des steppes, pelouses écorchées et à xérophytes épineux de l'Antitaurus dans la partie sud-ouest de l'Anatolie. *Phytocoenologia*, 19 : 391-428.

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1991. Sclerophyllous *Quercus* forests in the Eastern Mediterranean area: Ethological significance. *Flora et Vegetatio Mundi*, 9 : 189-198.

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1991. Méditerranée : les incendies et l'évolution des forêts. *La Recherche*, 238 : 1154.

Bonin G., Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1991. Successions and regenerations after clear-cutting in French Mediterranean forests. In: Ravera O. (ed.). *Terrestrial and aquatic ecosystems: Perturbation and recovery*. E. Horwood, New York : 237-245.

Quézel P. 1991. Structures de végétation et flore en Afrique du Nord : leurs incidences sur les problèmes de conservation. In : Rejdali M. & Heywood V.H. (eds.). *Conservation des ressources végétales*. Actes Éditions, Institut agronomique et vétérinaire Hassan II, Rabat : 19-32.

Quézel P. & Barbero M., 1991. Caractéristiques écologiques, dynamiques et structurales des populations naturelles de sapins sur le pourtour méditerranéen. In : Ducrey M. & Oswald H. (eds.). *Sapins méditerranéens : adaptation, sélection et sylviculture*. Avignon (France) 11-15 juin 1990 : 3-25.

1992

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1992. Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio*, 99-100 : 19-34.

Barbero M., Bonin G., Loisel R. & Quézel P., 1992. La dynamique du couvert végétal en région méditerranéenne. Séquences secondaires et matorralisation. In : *Montagnes et forêts méditerranéennes. Agriculture et transformation des terres dans le bassin méditerranéen*. Icalpe, Le Bourget-du-Lac : 115-128.

Di Pasquale G., Garfi G. & Quézel P., 1992. Sur la présence d'un *Zelkova* nouveau en Sicile sud-orientale (Ulmaceae). *Biocosme mésogéen*, 8-9 : 401-409.

Quézel P., 1992. Les forêts méditerranéennes. In : Lorgnier A. (ed.), *Forêts*. AGEF, Marseille : 167-179.

Quézel P. & Barbero M., 1992. Le pin d'Alep et les espèces voisines : répartition et caractères écologiques généraux, sa dynamique récente en France méditerranéenne. *Forêt méditerranéenne*, 13 : 158-170.

Quézel P., Barbero M. & Akman Y., 1992. Typification de syntaxa décrits en région méditerranéenne orientale. *Ecologia mediterranea*, 18 : 81-87.

Quézel P., Barbero M., Benabid A. & Rivas-Martínez S., 1992. Contribution à l'étude des groupements forestiers et pré-forestiers du Maroc Oriental. *Studia Botanica*, 10 : 57-90.

Quézel P., Barbero M., Benabid A., Loisel R. & Rivas-Martínez S., 1992. Contribution à la connaissance des matorrals du Maroc Oriental. *Phytocoenologia*, 21 : 117-174.

Quézel P., Barbero M., Bonin G. & Loisel R., 1992. Pratiques agricoles et couvert forestier en région méditerranéenne humide et sub-humide. In : *Montagnes et forêts méditerranéennes. Agriculture et transformation des terres dans le bassin méditerranéen*. Icalpe, Le Bourget-du-Lac : 71-90.

1993

Akman Y., Quézel P., Ketenoglu O. & Kurt L., 1993. Analyse syntaxonomique des forêts de *Liquidambar orientalis* en Turquie. *Ecologia mediterranea*, 19 : 49-57.

Quézel P. & Barbero M., 1993. Variations climatiques au Sahara et en Afrique sèche depuis le Pliocène : enseignements de la flore et de la végétation actuelles. *Bulletin d'Écologie*, 24 : 191-202.

Quézel P., Di Pascale G. & Garfi G., 1993. Découverte d'un *Zelkova* en Sicile sud-orientale. Incidences biogéographiques et historiques. *Comptes rendus de l'Académie des sciences*, 316, série III : 21-26.

1994

Akman Y., Quézel P., Aydogdu M., Ketenoglu O., Kurt L. & Evren H., 1994. A phytosociological research on the steppe vegetation of the Yaprakli mountains (Cankiri, Turkey). *Ecologia mediterranea*, 20 : 1-7.

Aydogdu M., Akman Y., Quézel P., Barbero M., Ketenoglu O. & Kurt L., 1994. Syntaxonomic analysis of gypsaceous vegetation of the surrounding area between Ayas-Polatli and Beypazari (Ankara, Turkey). *Ecologia mediterranea*, 20 : 9-19.

Barbero M. & Quézel P., 1994. Place, rôle et valeur historique des éléments laurifoliés dans les végétations préforestières et forestières ouest-méditerranéennes. *Annali di Botanica*, 52 : 81-133.

Barbero M., Lebreton P. & Quézel P., 1994. Sur les affinités biosystématiques et phytoécologiques de *Juniperus thurifera* L. et *Juniperus excelsa* Bieb. *Ecologia mediterranea*, 20 : 21-37.

Loisel R., Médail F. & Quézel P., 1994. Syntaxonomie, habitats et intérêt patrimonial de la plaine des Maures (sud-est continental français). *Colloques phytosociologiques*, 22, *Syntaxonomie typologie des habitats*. Bailleul : 555-564.

Quézel P., Barbero M., Benabid A. & Rivas-Martínez S., 1994. Le passage de la végétation méditerranéenne à la végétation saharienne sur le revers méridional du Haut-Atlas oriental (Maroc). *Phytocoenologia*, 22 : 537-582.

1995

Barbero M. & Quézel P., 1995. À propos de l'iris de Suze et description d'une sous-espèce nouvelle, *Iris susiana* L. subsp. *caesari*. *Bulletin de la Société linnéenne de Provence*, 46 : 95-97.

Barbero M. & Quézel P., 1995. Desertification, desertisation, aridification in the Mediterranean region and "global change". In: Bellan D., Bonin G. & Emig C. (eds.). *Functioning and dynamics of natural and perturbed ecosystems*. Lavoisier, Intercept Ltd : 549-569.

Barbero M., Loisel R. & Quézel P., 1995. Les essences arborées des îles méditerranéennes : leur rôle écologique et paysager. *Ecologia mediterranea*, 20 : 53-69.

Quézel P., 1995. La flore du bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecologia mediterranea*, 20 : 19-39.

Quézel P., 1995. Synthèses et conclusions. In : *Actes des 6^{èmes} Rencontres de l'Agence régionale pour l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique Bio'Mes*. Digne : 263-265.

Quézel P. & Médail F., 1995. La région circum-méditerranéenne, centre mondial majeur de biodiversité végétale. In : *Actes des 6^{èmes} Rencontres de l'Agence régionale pour l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique Bio'Mes*. Gap : 152-160.

Quézel P., Barbero M., Benabid A. & Rivas-Martínez S., 1995. Les structures de végétation arborées à *Acacia* sur le revers méridional de l'Anti-Atlas et dans la vallée inférieure du Draa (Maroc). *Phytocoenologia*, 25 : 279-304.

1996

- Akman Y. & Quézel P., 1996. La steppe centro-anatolienne : interprétation phyto-écologique. In : *Actes des 7^{es} Rencontres de l'Agence régionale pour l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique Bio'Mes*. Digne : 127-131.
- Akman Y., Vural P., Quézel P., Kurt L., Ketenoglu O., Serin M. & Barbero M., 1996. Étude de la végétation steppique de la région de Karaman et d'Ermenek (sud de l'Anatolie Centrale). *Ecologia mediterranea*, 22 : 1-7.
- Kurt L., Akman Y., Quézel P., Ekim T. & Demiryurek E., 1996. Étude synécologique des forêts de *Quercus vulcanica* des environs d'Ispartha-Egirdir (Turquie). *Ecologia mediterranea*, 22 : 53-57.
- Médail F. & Quézel P., 1996. Signification climatique et phytoécologique de la redécouverte en France méditerranéenne de *Chamaerops humilis* L. (Palmae). *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Sciences de la vie / Life Sciences*, 319 : 139-145.
- Quézel P., 1996. La Sierra Nevada, centre majeur de diversification des habitats sur le pourtour méditerranéen occidental. In : *1a Conferencia Internacional Sierra Nevada, 20-22 mars 1996* : 235-243.
- Quézel P., 1996. Valeur biologique et écologique des ripisylves méditerranéennes. In : *Rivières et activités humaines. Gestion des rivières et des ripisylves en région méditerranéenne*. Colloque Maison régionale de l'Eau, 28 septembre 1995, Barjols : 11 p + annexes.
- Quézel P., 1996. Synthèses et conclusions. In : *Actes des 7^{es} Rencontres de l'Agence régionale pour l'environnement Provence-Alpes-Côte d'Azur. Colloque scientifique Bio'Mes*. Digne : 191-193.

1997

- Debussche M. & Quézel P., 1997. *Cyclamen repandum* Sibth. & Sm. en Petite Kabylie (Algérie) : un témoin biogéographique méconnu au statut taxinomique incertain. *Acta Botanica Gallica*, 144 : 23-33.
- Médail F. & Quézel P., 1997. Hot-spots analysis for conservation of plant biodiversity in the Mediterranean basin. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 84 : 112-127.
- Quézel P. 1997. High mountains of the Central Sahara: Dispersal, speciation, origin and conservation of the flora. In: Barakat H.N. & Hegazy A.K. (eds.). *Reviews in ecology: Desert conservation and development*. Metropole, Cairo : 159-175.
- Quézel P. & Gast M., 1997. Euphorbes. In : *Encyclopédie Berbère*, XVIII (Escargotière-Figuig). Edisud, Aix-en-Provence : 2707-2710.
- Verlaque R., Médail F., Quézel P. & Babinot J.F., 1997. Endémisme végétal et paléogéographie dans le bassin méditerranéen. *Geobios*, mémoire spécial, 21 : 159-166.

1998

- Akman Y., Kurt L., Demiryurek E., Quézel P., Kurt F., Evren H. & Küçüködük M., 1998. Les groupements à *Pinus brutia* sur roches ultra-basiques et calcaires, dans la région de Marmaris et Bodrum (Mugla), à l'étage thermo-méditerranéen du sud-ouest anatolien (Turquie). *Ecologia mediterranea*, 24 : 63-71.
- Barbero M., Loisel R., Quézel P., Richardson D.M. & Romane F., 1998. Pines of the Mediterranean Basin. In: Richardson D.M. (ed.). *Ecology and biogeography of Pinus*. Cambridge University Press, Cambridge : 153-170.
- Beaulieu de J.L., Andrieu V., Barbero M., Bonin G., Cheddadi R., Guiot J., Loisel R., Médail F., Quézel P., Reille M., Roche P., Tatoni T. & Verlaque R., 1998. The Mediterranean continental ecosystems: Past, present, future. *Proceedings University Science in the Mediterranean, 8th Annual Meeting of the EADS, Marseille, 22-25 April 1998* : 77-91.
- Debussche M. & Quézel P., 1998. *Cyclamen repandum* is native and alive but endangered in North Africa. *Cyclamen, the journal of the Cyclamen Society*, 22 : 45-46.

- Fauquette S., Quézel P., Guiot J. & Suc J.-P., 1998. Signification bioclimatique de taxons-guides du Pliocène méditerranéen. *Geobios*, 31 : 151-169.
- Pons A. & Quézel P., 1998. À propos de la mise en place du climat méditerranéen. *Comptes rendus de l'Académie des sciences, Series IIA, Earth and Planetary Science*, 327 : 755-760.
- Quézel P., 1998. Présentation biogéographique de la flore des Cévennes. In : *Flore des Cévennes*. Parc national des Cévennes, Florac : 23-33.
- Quézel P., 1998. Diversité et répartition des sapins sur le pourtour méditerranéen. *Forêt méditerranéenne*, 19 : 93-104.
- Quézel P., 1998. Cèdres et cédraies du pourtour méditerranéen : signification bioclimatique et phytogéographique. *Forêt méditerranéenne*, 19 : 243-260.
- Quézel P., 1998. La végétation des mares transitoires à *Isoetes* en région méditerranéenne, intérêt patrimonial et conservation. *Ecologia mediterranea*, 24 : 111-117.
- Quézel P., 1998. Caractérisation des forêts méditerranéennes. In : *Conférence internationale sobre la conservacion y el uso sostenible del Monte Mediterraneo*. Empresa de gestion medioambiental, Malaga : 19-34.
- Quézel P. & Gast M., 1998. Genévrier. In : *Encyclopédie Berbère*, XX (Gauda-Girrei). Edisud, Aix-en-Provence : 3016-3023.

1999

- Médail F. & Quézel P., 1999. Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin: setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13 : 1510-1513.
- Médail F. & Quézel P., 1999. The phytogeographical significance of S.W. Morocco compared to the Canary Islands. *Plant Ecology*, 140 : 221-244.
- Quézel P., 1999. Biodiversité végétale des forêts méditerranéennes, son évolution éventuelle d'ici à trente ans. *Forêt méditerranéenne*. 20 : 3-8.
- Quézel P., 1999. Les grandes structures de végétation en région méditerranéenne : facteurs déterminants dans leur mise en place post-glaciaire. *Geobios*, 32 : 19-32.
- Quézel P., 1999. Diversità e repartizione degli abietti nel bacino mediterraneo. *Linea Ecologica (Economia montana)*, 31 : 4-12.
- Quézel P., 1999. Biodiversità vegetale delle foreste mediterranee. *Linea Ecologica (Economia montana)*, 31 : 14-17.
- Quézel P., Médail F., Loisel R. & Barbero M., 1999. Biodiversity and conservation of forest species in the Mediterranean basin. *Unasylva*, 197 (vol. 50) : 21-28.
- Suc J.-P., Fauquette S., Bessedik M., Bertini A., Zheng Z., Clauzon G., Suballyova D., Quézel P., Feddi N., Clet M., Bessais E., Bachiri-Diniz P., Taoufiq N., Meon H. & Combourieu-Nebout N., 1999. Neogene vegetation changes in west European and west circum-Mediterranean areas. In: Agustí J., Rook L. & Andrews P. (eds.). *Hominoid evolution and climatic change in Europe. Volume 1, The evolution of Neogene terrestrial ecosystems in Europe*. Cambridge Univ. Press, Cambridge : 378-388.
- Vural M., Akman Y. & Quézel P., 1999 : Contribution à l'étude de la végétation forestière du Taurus central : analyse phyto-écologique d'un transect nord-sud entre Silifke et Karaman. *Fitosociologia*, 36 : 3-21.

2000

- Combourieu-Nebout N., Fauquette S. & Quézel P., 2000. What was the late Pliocene Mediterranean climate like; a preliminary quantification from vegetation. *Bulletin de la Société géologique de France*, 171 : 271-277.
- Quézel P., 2000. Taxonomy and biogeography of Mediterranean pines (*Pinus halepensis* and *P. brutia*). In: Ne'eman G. & Trabaud L. (eds.). *Ecology, biogeography and management of Pinus halepensis and P. brutia forest ecosystems in the Mediterranean Basin*. Backhuys Publishers, Leiden : 1-12.

Quézel P., 2000. *Réflexions sur l'évolution de la flore et de la végétation au Maghreb méditerranéen*. Ibis Press, Paris : 117 p.

Quézel P., 2000. Préface. In : Benabid A. (dir.), *Flore et écosystèmes du Maroc. Évaluation et préservation de la biodiversité*. Ibis Press, Paris : 9-11.

2001

Barbero M., Loisel R., Médail F. & Quézel P., 2001. Signification biogéographique et biodiversité des forêts du bassin méditerranéen. *Bocconea*, 13 : 11-25.

Beaulieu de J.-L., Pons A. & Quézel P., 2001. Quand l'écologie rencontre la paléocologie. Origine et histoire d'une unité marseillaise, l'Institut méditerranéen d'écologie et de paléocologie. *La Revue pour l'histoire du CNRS*, 4 : 55-65.

Médail F., Quézel P., Besnard G. & Khadari B., 2001. Systematics, ecology and phylogeographic significance of *Olea europaea* L. ssp. *maroccana* (Greuter & Burdet) P. Vargas *et al.*, a relictual olive tree in south-west Morocco. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 137 : 249-266.

Lebreton P., Barbero M. & Quézel P., 2001. Contribution morphométrique et biochimique à la structuration et à la systématique du complexe spécifique chêne vert *Quercus ilex* L. *Acta Botanica Gallica*, 148 : 289-317.

2002

Quézel P., 2002. Préface. In : Amigues S. (dir.), *Études de botanique antique*. Mémoires de l'Académie des inscriptions et belles-lettres, 25. Éditions de Brocard, Paris : X.

Quézel P. & Médail F., 2002. Réponses de l'élément végétal (flore et végétation du bassin méditerranéen) à d'éventuelles modifications climatiques. In : *Changement climatique, fantasme ou réalité ? Actes des tables rondes*, mardi 15 mai 2001. EID Méditerranée, EDEN, ADEGE & IRD, Montpellier : 39-45.

Subally D. & Quézel P., 2002. Glacial or interglacial: *Artemisia* a plant indicator with dual responses. *Review of Paleobotany and Palynology*, 120 : 123-130.

2003

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

Papadopoulos A., Barbero M. & Quézel P. 2003. Caractérisation climatique et bioclimatique de l'aire de répartition du pin d'Alep (*Pinus halepensis* Mill.) en Grèce ; l'action du climat sur la dynamique de ses populations. *Ecologia mediterranea*, 23 : 27-37.

Quézel P. & Médail F. 2003. *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier (collection environnement), Paris : 573 p.

Quézel P. & Médail F., 2003. Que faut-il entendre par « forêts méditerranéennes » ? *Forêt méditerranéenne*, 24 : 11-31.

Quézel P. & Médail F., 2003. Valeur phytoécologique et biologique des ripisylves méditerranéennes. *Forêt méditerranéenne*, 24 : 231-248.

2004

Quézel P., 2004. Large-scale post-glacial distribution of vegetation structures in the Mediterranean region. In: Mazzoleni S., Di Pascale G., Di Martino P., Rego F. & Mulligan M. (eds.). *Recent dynamics of Mediterranean vegetation and landscape*. John Wiley & Sons, London : 3-12.

2007

Asensi A., Díez-Garretas B. & Quézel P., 2007. Plant communities of *Juniperus turbinata* Guss. subsp. *turbinata* in the Mediterranean region. A biogeographical, bioclimatical and syntaxonomical survey. *Phytocoenologia*, 37 : 599-623.

2008

Bournérias M. & Quézel P., 2008. Préface. In : Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G. & Gauberville C. (dirs.), *Flore forestière française. Guide écologique illustré 3. Région méditerranéenne*. Institut pour le développement forestier, Paris : 7-8.

2009

Quézel P., 2009. Éditorial. *Forêt méditerranéenne*, 30 : 283.

2011

Quézel P., 2011. Préface. In : Girerd B. & Roux J.-P. (dirs.), *Flore du Vaucluse, troisième inventaire, descriptif, écologique et chorologique*. Biotope (collection Parthénope), Mèze : 6-7.

2014

Quézel P., 2014. La végétation méditerranéenne en France continentale. In : Tison J.-M., Jauzein P. & Michaud H. (dirs.), *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia Publications, Turriers : 25-40.

2015

Biltekin D., Popescu S.-M., Suc J.-P., Quézel P., Jiménez-Moreno G., Yavuz N. & Çağatay M.N., 2015. Anatolia: A long-time plant refuge area documented by pollen records over the last 23 million years. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 215 : 1-22.

2018

Médail F. & Quézel P., 2018. *Biogéographie de la flore du Sahara. Une biodiversité en situation extrême*. IRD Éditions & Conservatoire et jardin botaniques de Genève, Marseille : 366 p.

Fabrication :

Transfaire / *naturalia*
PUBLICATIONS

04250 Turriers

www.transfaire.com

www.naturalia-publications.com

Achévé d'imprimer : janvier 2019

Editors-in-Chief: Dr Élise Buisson
et Dr Brigitte Talon

UMR CNRS IRD IMBE
Université d'Avignon, IUT
Site Agroparc, BP 1207
84911 Avignon cedex 09
France

Editorial Board

D^r Pierre CHEVALDONNÉ, CNRS, Université
Aix-Marseille, Marseille, France

D^r Marc CHEYLAN, EPHES, Montpellier,
France

D^r Cécile CLARET, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Bruno FADY, INRA, Avignon, France

P^r Thierry GAUQUELIN, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Grant WARDELL-JOHNSON, Université
Western, Australie

D^r Raphaël GROS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Frédéric GUITER, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r Serge KREITER, SupAgro, Montpellier,
France

D^r Audrey MARCO, École nationale
supérieure du paysage, Marseille,
France

P^r Frédéric MÉDAIL, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

P^r François MESLÉARD, Université
Avignon-Tour du Valat, France

D^r Tom PARKER, San Francisco State
University, États-Unis

D^r Philippe PONEL, CNRS, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Roger PRODON, EPHE, Montpellier,
France

D^r Sandra SAURA-MAS, Autonomous
University of Barcelona, Espagne

D^r Isabelle SCHWOB, Université Aix-
Marseille, Marseille, France

D^r Thekla K. TSITSONI, Aristotle
University of Thessaloniki, Grèce

D^r Éric VIDAL, IRD, France

D^r Mercedes VIVAS, Universidad of
Concepción, Chili

D^r Ioannis VOGIATZAKIS, Open University
of Cyprus, Chypre

ISSN 0153-8756

http://ecologia-mediterranea.
univ-avignon.fr

ecologia mediterranea publishes original research reports and syntheses in the fields of fundamental and applied ecology of Mediterranean areas, except for descriptive articles or articles about systematic. The editors of *ecologia mediterranea* invite original contributions in the fields of: bioclimatology, biogeography, conservation biology, marine biology, population biology, community ecology, forest ecology, marine ecology, genetic ecology, landscape ecology, microbial ecology, restoration ecology, plant and animal ecology, ecophysiology, palaeoecology, palaeoclimatology. The journal also publishes reviews, short communications, book reviews, Ph. D. thesis abstracts and comments on papers recently published in the journal. *ecologia mediterranea* invite conference organizers to get in touch with the editors for special issues as part of conference/symposium proceedings.

Manuscripts are peer-reviewed by appropriate referees. The final decision to accept or reject the manuscript is made by the editors. To submit a paper, please send an electronic version of your paper to ecologia.mediterranea@imbe.fr (doc(x) or rtf). Please read the following guidelines to prepare your manuscript. When the article is accepted, the authors should take reviewer's comments into consideration. They will send back to the journal Editorial Office, within 2 months. After this deadline, the manuscript will be considered as a new submission.

TYPES OF MANUSCRIPTS

Please, mention the type of manuscript you are submitting on the first page of your submission.

Research article: research report of broad scope that is an original contribution to science. The typical length of research papers is about 6,000 to 8,000 words.

Short communication: brief report of new observations or of important findings that deserve publication before broader studies are completed. The typical length of short communications is about 3,000 to 4,000 words.

Reviews: critical appraisal of broad areas of investigation or research in Mediterranean ecology. The typical length of reviews is about 6,000 to 8,000 words.

Commentaries: opinion on topics recently published in *ecologia mediterranea* or essays on topics of general interest in Mediterranean ecology. The typical length of short communications is about 1,000 to 3,000 words.

Book review: critical appraisal of a Book interesting to the readers of *ecologia mediterranea*. Editors who wish to see their book reviewed in *ecologia mediterranea* should get in touch with the editors of the journal.

Ph. D. thesis abstracts: abstract of the Ph. D. thesis recently defended in the fields covered by *ecologia mediterranea*. Author, Year, Title, University (e.g. Ph. D. thesis defended on April, 4th 2014 at University of California, Irwin, USA, Lab xxx), Composition of board, Keywords, Abstract (1,000 words max.).

MANUSCRIPT PREPARATION

Manuscripts (typewritten Times 12, with double line spacing) must be written in English or in French. If the language is not English, you should join an English short version and English titles of figures and tables. The manuscript must be complete: e.g. title in English and French, author(s) and address(es), abstract in English and French, an English short version (if English is not the language used in the article), keywords in English and French, text, acknowledgements, references, figures and tables (one / page). For the submission, figures and tables are integrated in the

word document and not sent separately. For research papers, the text should normally consist of 4 sections: introduction, methods, results, discussion which are not numbered. Subtitles are not be numbered either:

- Introduction
- Methods
 - Study site
 - Experimental design
 - Statistical analyses
- Results
- Discussion

Use lower-case letter type for names in the text and in the reference section. Do not underline any word. In English, there is one blank after any punctuation, never before. Copy editing of manuscripts is performed by the journal.

FIRST PAGE

The first page contains:

- 1) the type of manuscript (research paper, short communication, etc.);
- 2) the title of the article;
- 3) the names of the authors;
- 4) the address of each author + an email at least of the corresponding author;
- 5) the total number of words from the introduction to the references included.

ABSTRACTS, KEYWORDS AND SHORT VERSION

Abstracts should be no longer than 300 words. The English short version should not exceed one page long (1,000 words). Do not use more than six keywords. Keywords should not be present in the title.

REFERENCES

All publications cited in the text should be presented in a list of references following the text of the manuscript. The list of references should be arranged alphabetically on author's names, and chronologically for each author. You should abbreviate the titles of periodicals mentioned in the list of references (except if you are not sure of it; ISI Journal Abbreviations Index). Check the manuscript to make sure that all references are cited and that all citations in the text are included in the references. Use following system to write the references:

Journal article

Andow D.A., Karieva P., Levin S.A. & Okubo A., 1990. Spread of invading organisms. *J. Ecol.* 4: 177-188.

Book

Harper J.L., 1977. *Population biology of plants*. Academic Press, London, 300 p.

Book chapters

May R.M., 1989. Levels of organisation in ecology. In: Cherret J.M. (ed.), *Ecological concepts*. Blackwell Scientific Public, Oxford: 339-363.

Conference proceedings

Grootaert P., 1984. Biodiversity in insects, speciation and behaviour in Diptera. In: Hoffmann M. & Van der Veken P. (eds.), *Proceedings of the symposium on "Biodiversity: study, exploration, conservation"*. Ghent, 18 November 1992: 121-141.

IN-TEXT CITATIONS

The words "figure" and "table" announced in-text should be written in extenso and with lower-case letter type. In the text refer to the author's name and year of publication (followed by pages only if it is a quotation). If a publication is written by more than two authors, the name of the first author should be used followed by "et al." (this indication, however, should never be used in the list of references: first author and co-authors should be mentioned in it). Examples: "Since Dupont (1962) has shown that...", or "This is in agreement with previous results (Durand et al. 1990; Dupont & Dupont 1997)..."

ABBREVIATES, NOMENCLATURE AND LATIN WORDS

Explanation of a technical abbreviate is required when the first use. International convention codes for nomenclature should be used. Latin words should be in italic (et al., a priori, etc.), particularly for plants or animals' denomination (the first time, please precise author's name: for example, *Olea europaea* L.).

FIGURES AND TABLES

All illustrations should be included in the word document after the section "References". Once the paper is accepted for publication, illustrations should be sent separately (3,000 dpi). All the illustrations should be cited and should have a legend.

REPRINTS

A pdf version will be supplied free of charge for each paper.

SUBSCRIPTION

(contact : ecologia@naturalia-publications.com)

1 year = 2 issues

	Subscription	Postage	Total
France	60 €	6 €	66 €
Europe	60 €	12 €	72 €
World	60 €	16 €	76 €

Mail this subscription to:

SARL Transfaire
Avenue Maréchal Leclerc
F-04250 TURRIERS

Bank: CA SISTERON
IBAN: FR76 1910 6008 3913 9956 2600 062
BIC: AGRIFRPP891

Sommaire – Contents

Éditorial – <i>Editorial</i>	3
Pierre Quézel (1926-2015), une vie et une œuvre scientifique entre Méditerranée et Sahara F. MÉDAIL	5
Pierre Quézel et les montagnes méditerranéennes M. BARBERO	23
L'importance de la continentalité hydrique dans les montagnes méditerranéennes : l'exemple du Maroc et de la Californie R. MICHALET	31
Cartographie écologique et gestion du territoire : une résistible ascension J. LEPART	45
Reconstruction of Mediterranean flora, vegetation and climate for the last 23 million years based on an extensive pollen dataset J.-P. SUC, S.-M. POPESCU, S. FAUQUETTE, M. BESEDIK, G. JIMÉNEZ-MORENO, N. BACHIRI TAOUFIQ, Z. ZHENG, F. MÉDAIL, S. KLOTZ	53
Connaître le passé pour comprendre le présent : histoires d'arbres et d'oiseaux dans l'espace méditerranéen J. BLONDEL	87
L'association de la paléoécologie et de la phylogéographie : une autre approche de la biogéographie J.-L. DE BEAULIEU	95
La végétation des montagnes d'Italie méridionale et ses caractéristiques biogéographiques G. BONIN	101
État des connaissances sur les systèmes forestiers d'Algérie M. DAHMANI-MEGREROUCHE	111
Pierre Quézel et l'association Forêt méditerranéenne J. BONNIER	119
Apport de Pierre Quézel à la floristique et à la phytosociologie au Maroc M. FENNANE	123
eFlore du Maghreb, une flore électronique basée sur la <i>Nouvelle flore d'Algérie</i> de P. Quézel et S. Santa C. CHATELAIN, B. MEDJAHDI, S. BENHOUHOU	131
Mes souvenirs de Pierre Quézel (1926-2015), un naturaliste, un saharien, un ami. Un aperçu de son œuvre entomologique P. BRUNEAU DE MIRÉ	137
Annexes : Liste chronologique (1947-2018) des publications scientifiques du Professeur Pierre Quézel	143

Revue indexée dans Pascal-Cnrs et Biosis

