

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ LINNÉENNE

DE LYON

FONDÉE EN 1822

ET DES

SOCIÉTÉ BOTANIQUE DE LYON
SOCIÉTÉ D'ANTHROPOLOGIE ET DE BIOLOGIE DE LYON

RÉUNIES

ANNÉES 1926-1927

NOUVELLE SÉRIE. — TOME SOIXANTE-TREIZIÈME



α βοτάναι σιγηλῶς τὸ ὠφελοῦν
πρὸς τυχόνται.

LYON

JOANNÈS DESVIGNE & C^{IE}, LIBRAIRES-ÉDITEURS

36 A 42, PASSAGE DE L'HOTEL-DIEU

—
1928

L'ORIGINE
ET
LE DÉVELOPPEMENT DES FLORES
DANS LE MASSIF CENTRAL DE FRANCE
avec aperçu sur les migrations des Flores
dans l'Europe sud-occidentale
(Suite)

PAR

JOSIAS BRAUN-BLANQUET

Présenté à la Société Linnéenne de Lyon, en la Séance du 23 Avril 1921.

Crepis albida Vill. — Cévennes calcaires et Causses, entre 600 et 1.000 mètres environ ! — Corbières, de 400. à 900 mètres environ ; Pyrénées-Orientales, de l'étage du chêne-bianc à l'horizon du sapin. Montagnes de la Provence ; Italie septentrionale ; Espagne, aux étages montagnard et subalpin, jusqu'à 2.275 mètres dans la Sierra Nevada.

Les espèces énumérées, y compris quelques autres en partie déjà citées (*Pinus Laricio* ssp. *Salzmanni*, *Alyssum spinosum*, *A. macrocarpum*, *Linum salsaloides*, *Ptychotis heterophylla*, *Sideritis hyssopifolia*, *Specularia castellana* (vallée du Lot en deux points), *Campanula medium* (bassin supérieur du Gardon), *Aster acris* L. ssp. *trinervis*, etc.), sont cantonnées dans la partie occidentale du bassin méditerranéen.

Parmi les espèces méditerranéo-montagnardes répandues également dans le bassin oriental de la Méditerranée jusqu'en Asie Mineure et parfois jusqu'en Arménie et en Perse, nous citerons :

Silene Saxifraga L. — Toute la partie méridionale du Massif Central, entre 180 et 1.350 mètres ! Vallée de la Truyère ; Cantal. — Corbières, 500-1.150 mètres ; Pyrénées-Orientales, de 550 mètres (Banyuls !) jusqu'à 2.000 mètres environ ; Alpes-Maritimes, 300-2.000 mètres ; descend à 80 mètres au défilé de Donzère ! S'élève à 2.300 mètres dans les Grisons (Piz Nair !) Péninsule ibérique, aux étages montagnard-subalpin ; montagnes, de l'Italie aux Balkans, en Grèce aux étages supérieurs et des Conifères.

Dianthus hyssopifolius L. (*D. monspessulanus* L.). — Cévennes méridionales entre (450-) 750 et 1.600 mètres; Tout le Massif Central jusqu'au Forez et en Auvergne. — Corbières, au-dessus de 600 mètres; Pyrénées-Orientales, 600-2.500 mètres; Jura méridional; Alpes méridionales, entre 800 mètres environ et 2.100 mètres. Montagnes, de l'Espagne aux Balkans.

Minuartia [*Alsine*] *rostrata* (Fenzl) Rechb. — Rochers calcaires et dolomitiques des Cévennes méridionales (descend à 200 mètres près d'Anduze !) et jusqu'en Auvergne et dans la Loire. — Corbières; Pyrénées-Orientales, aux étages subalpin et alpin; s'élève à 2.700 mètres au Col de Ribereta (Pyrénées centrales); Alpes, jusqu'à 2.680 mètres, près de Zermatt ! Montagnes, de l'Espagne à l'Illyrie; hauts plateaux et montagnes de l'Algérie.

Minuartia [*Alsine*] *condensata* (Presl) H.-Maz. (*Alsine Thevenæi* Reut.) — Cévennes sud-occidentales: Espinouse et Caroux (var. *Thevenæi*), Pyrénées-Orientales; Péninsule ibérique, Sicile, Calabre, Balkans, Asie Mineure.

Cerastium Riæi Desm. — Cévennes méridionales, entre 1.000 et 1.300 mètres; Lozère, près de Mende; Vivarais, au Tanargue, 1.300-1.500 mètres (Coste); Forez, vallée du Vizezy, 700-1.000 mètres, etc. — Etages montagnard et alpin de la péninsule ibérique (s'élève à 2.600 mètres dans la Sierra Nevada); Balkans ?; Asie Mineure.

Scleranthus uncinnatus Schur — Cévennes méridionales disséminé: Aigoual, 1.100-1.450 mètres, Mont Lozère; Vivarais; Aubrac; Auvergne. — Aire disjointe qui va des Pyrénées aux hautes montagnes des Balkans et jusqu'en Asie Mineure et en Perse.

Pæonia peregrina Mill. — Bordure calcaire et Causses dans les Cévennes méridionales, rare, entre 300 et 800 mètres d'altitude ! — Pyrénées-Orientales à l'étage montagnard; Alpes sud-occidentales, descend jusqu'aux environs d'Avignon. Montagnes des pays méditerranéens depuis le Portugal méridional jusqu'en Asie Mineure; Arménie.

Aquilegia Kitaibelii Schott — Bordure calcaire et Causses des Cévennes méridionales entre 600 et 900 mètres, rare: Rans-de-Bouc, près de Sumène, la Séranne, Tessonne, 600-700 mètres; Le Larzac, au-dessus de Montclarat, Vallée de la Jonte, près de Meyrueis et de Veyrean, La Malène. — Corbières: Montagne de

Perillos, 650 mètres (G. Gautier) ; Pyrénées-Orientales : Font-de-Comps à l'étage alpin inférieur. Réapparaît en Illyrie : Croatie, à l'étage subalpin et alpin ; Dalmatie.

Iberis saxatilis L. — Bordure calcaire et Causses des Cévennes méridionales entre 400 et 800 mètres environ. — Corbières, 400-720 mètres environ ; Pyrénées-Orientales à l'étage montagnard ; Alpes sud-occidentales, au Mont Ventoux, jusqu'à 1.910 mètres ! Jura ; Espagne, aux étages montagnard-subalpin ; Alpes d'Italie ; Apennins ; Dobrouitcha et Tauride (var. *vermiculata* [Willd.] DC.).

Æthionema saxatile (L.) R. Br. — Cévennes calcaires et Causses entre 400 et 1.000 mètres environ. Descend exceptionnellement dans la plaine (Grabels, 50 m. !). — Corbières ; Pyrénées, étages montagnard et subalpin ; Jura méridional ; Alpes, jusqu'à 2.200 mètres (Bormio) ; Italie ; Sicile ; hautes montagnes de l'Illyrie et de la Transylvanie ; Espagne, de l'étage montagnard à l'étage alpin ; montagnes de l'Algérie et du Maroc !

Anthyllis montana L. — Cévennes méridionales et Causses entre 600 et 1.100 mètres ! Manque ailleurs sur le Plateau Central, mais se retrouve dans le Cher, en Bourgogne et dans le Jura. — Corbières, 500-1.150 mètres ; Pyrénées-Orientales, 900-2.400 (Canigou !) ; Alpes occidentales, jusqu'à la Haute-Savoie (Jallouvre, 2.000 m. !). — Montagnes de l'Espagne aux Balkans ; en Grèce, à l'étage alpin. Sommets du Djurdjura en Algérie.

Evonymus latifolius (L.) Mill. — Causses de l'Aveyron : Cornus au bois de Saint-Véran et dans les bois vers Canals, rochers du Guilhomard. Seules localités connues sur le Plateau Central. — Corbières (Tauch, Alaric) ; Pyrénées-Orientales, rare ; montagnes de la région méditerranéenne, de l'Atlas marocain jusqu'en Asie Mineure ; Caucase ; Perse. Localités avancées dans la Suisse septentrionale et en Wurtemberg.

Scrophularia Hoppei Koch — Eboulis calcaires du Larzac occidental (Coste !) entre 600 et 800 mètres environ. — Corbières ; Pyrénées-Orientales et centrales aux étages subalpin et alpin. Alpes occidentales, jusqu'au canton de Fribourg ; Jura ; versant Sud des Alpes (jusqu'à 2.150 mètres dans le Tessin, au Motto Minaccio !). Montagnes de la Catalogne à l'Illyrie et à la Serbie.

Plantago argentea Chaix — Cévennes méridionales calcaires et Causses du Gard, de l'Hérault, de l'Aveyron méridional, entre 700 et 900 mètres environ. — Corbières, au-dessus de 400 mètres ; rare à l'étage du hêtre des Pyrénées-Orientales. Montagnes de la Provence ; Majorque ; Italie ; s'élève à 1.500 mètres dans le Tyrol méridional. Illyrie, surtout à l'étage montagnard-subalpin ; montagnes des Balkans, jusqu'à l'Albanie.

Anthemis montana ssp. *saxatilis* (DC.) Rouy — Cévennes méridionales, 750-1.560 mètres, rochers siliceux à travers tout le Massif Central, jusqu'aux environs de Gannat. — Corbières (montagne de Tauch) ; Pyrénées-Orientales, entre 600 et 2.780 mètres. Montagnes de l'Espagne aux Balkans ; en Grèce, aux étages montagnard et alpin.

Anthemis Triumphetti (All.) DC. — Cévennes méridionales à l'étage du chêne-blanc sur sol calcaire, rare : Avène-les-Bains, entre Lafoux et Vissec, bois de Salbouz et de la Virenque, Brusque (Aveyron). — Pyrénées-Orientales, surtout aux étages montagnard et subalpin ; descend dans la plaine ; montagnes de la Provence. De la péninsule ibérique aux montagnes des Balkans, partout rare et disséminé.

Cnidium apioides Spreng. — Gorges du Tarn, entre La Malène et Les Vignes, 600-750 mètres (Soulié). Unique localité dans le Massif Central. — Alpes sud-occidentales, surtout à l'étage du chêne-pubescent ! Italie, Tessin méridional, Balkans, Crète, Asie Mineure, Syrie, Arménie.

Il convient de mentionner ici en outre : *Tulipa australis* Link (Cévennes, jusqu'à 1.567 m., Auvergne, etc.), *Dianthus collinus* W. et K. (peu de localités dans l'Aveyron et en Auvergne), *Potentilla micrantha* Rana. (tout le Massif Central et jusqu'en Lorraine), *Geranium nodosum* L. (tout le Massif Central, pénètre dans la Suisse septentrionale : Oberland zuricois), *Calamintha grandiflora* L. (Cévennes et Plateau Central, jusqu'à la Loire), *Verbascum Chaixii* Vill. (Cévennes calcaires et Causses ; descend exceptionnellement dans la plaine), *Centranthus angustifolius* (Mill.) DC. (Cévennes calcaires et Causses, descend à 230 mètres, près d'Anduze et au bois de Valène, s'élève à plus de 2.000 mètres en Savoie et pénètre dans le Jura central), *Carlina Cynara* Pourr. (assez rare dans les Cévennes sud-occidentales, vers l'Est jusqu'à Pegayrolles-de-l'Escalette, isolé en

Auvergne), *Carlina acanthifolia* All. (Cévennes méridionales, jusqu'à 1.400 mètres, Massif Central, jusqu'à l'Auvergne, s'élève à 1.800 mètres dans les Alpes occidentales), *Centaurea pectinata* L. (Cévennes, entre 400 et 1.400 mètres ; tout le Massif Central de la France jusqu'en Auvergne et au Forez).

Les *Festuca spadicca* L. (Cévennes méridionales, entre 600 et 1.660 mètres au Malpertus ! Tout le Massif Central, en Auvergne, jusqu'à 1.880 mètres au sommet du Sancy !) et *Daphne alpina* L. (Cévennes calcaires, entre 500 et 1.000 mètres, Côte-d'Or, Jura), que nous rangeons ici, dépassent de beaucoup vers l'Est la région méditerranéenne et se retrouvent encore dans l'Himalaya.

A ce même groupe méditerranéo-montagnard appartiennent probablement aussi : *Vicia onobrychioides* L. (Cévennes, jusqu'à 1.350 mètres, descend rarement dans la plaine), *Reseda Jaquini* Rchb. (Cévennes siliceuses, entre 200 et 1.350 mètres, Vivarais, jusqu'à 1.200 mètres), *Cotinus Coggygria* Scop. (très rare dans les Causses de l'Aveyron), *Daphne cneorum* L. (assez rare sur les Causses, de 600 à 900 m. environ), *Plantago recurvata* L. (= *P. carinata* Schrad.) (Cévennes siliceuses, entre [250] 400 et 1.650 mètres ! Vivarais, de 200 à 1.000 mètres), *Valeriana tuberosa* L. (Cévennes calcaires, Causses, très rare dans la plaine, s'élève à plus de 2.000 mètres au Djebel Tougourt, dans l'Atlas, et à 1.540 mètres au Roc Couspeau, dans les Préalpes occidentales). Leur distribution allitudinale autour de la Méditerranée n'est pas encore bien fixée.

L'histoire des végétaux méditerranéo-montagnards montre beaucoup d'analogie avec celle des espèces méditerranéennes à aire disjointe, examinées plus haut (v. p. 71). Ils ont dû également peupler la région méditerranéenne avant que la configuration actuelle des côtes fut réalisée. Cette supposition est irréfutable pour les espèces sans adaptations à la dissémination, qui se trouvent à la fois sur notre continent, dans les îles méditerranéennes et en Mauritanie. Les modifications profondes et répétées du climat, les bouleversements tectoniques, les transgressions de la mer, l'érosion, ainsi que l'action de l'homme et le pâturage abusif, ont dû contribuer à morceler les aires jadis plus continues de ces végétaux à pouvoir d'accommodation fai-

ble. Paraissant avoir perdu leur capacité d'expansion, ils sont pour la plupart en infériorité manifeste vis-à-vis de leurs concurrents actuels. Un inventaire complet des localités de ces espèces à aire disjointe permettrait à nos successeurs d'être plus affirmatifs à ce sujet.

S'il est hors de doute que des survivants tertiaires méditerranéo-montagnards se sont conservés dans les parties méridionales du Massif Central pendant l'apogée des glaciations quaternaires, il n'est pas moins certain qu'une émigration partielle a eu lieu vers les plaines du Bas-Languedoc, favorisée par le régime des précipitations atmosphériques très abondantes. Nous sommes documentés sur ce point par les dépôts de tufs interglaciaires de la vallée du Lez, près de Montpellier, qui renferment plusieurs arbres montagnards (v. p. 21).

Au voisinage immédiat des grands glaciers quaternaires, en Auvergne, dans le Forez, ainsi que dans la vallée supérieure du Rhône, en amont de Lyon, les végétaux méditerranéens existant au début de l'âge glaciaire ont dû perdre beaucoup de terrain et disparaître entièrement de certaines contrées : dans les massifs du Cantal et des Monts Dore, sur tout le Plateau suisse, dans le Jura suisse, la Savoie, le Bugey. Les glaciers d'Auvergne et du Rhône couvraient presque entièrement ces contrées lors de leur plus grande extension. La surface de ce dernier atteignit 1.050 mètres environ au Weissenstein, plus de 1.400 mètres dans le Jura neuchâtelois (bloc erratique sur le Mont Damman), 1.100 mètres à la montagne de Lachat dans le Bugey, et près de 300 mètres à Bourg et à Lyon, sur la moraine frontale. Après le retrait du glacier rissien eut lieu une nouvelle poussée de l'élément méditerranéen vers le Nord. Il est probable qu'un certain nombre d'espèces méditerranéo-montagnardes de l'Auvergne (par exemple, *Scleranthus uncinnatus*, *Silvaus virescens*, *Stachys heraclea*, *Carlina Cynara*, etc.) aient alors gagné la partie septentrionale du Massif Central où elles ont persisté jusqu'à nos jours. De même le Jura en a reçu un certain nombre pendant la dernière période interglaciaire. L'espalier rocheux formé par le seuil des Préalpes calcaires et les lisières du Jura facilitait cette immigration dont il est aisé de suivre la direction. Dans le Jura genevois se sont installés : *Dianthus hysso-pifolius* (jusqu'à la Faucille), *Silene Saxifraga* (Fort de Pierre-

Châtel), *Æthionema saxatile* (jusqu'au Fort de l'Ecluse), *Anthyllis montana* (jusqu'au Jura neuchâtelois), *Sideritis hyssopifolia* (jusqu'à la Dôle), *Serratula nudicaulis* (Salève, Vuache) ; d'autres se sont avancés jusque dans le Jura septentrional (*Centranthus angustifolius* (Jura occidental, puis du Creux-du-Van au Weissenstein), *Iberis saxatilis* (Jura soleurois et Crêt-des-Roches dans le Doubs ; réapparaît dans la Drôme et sur les Causses cévenols), *Acer Opalus* (jusqu'au Jura bâlois), *Ononis rotundifolia* (jusqu'au Jura bernois), *Rhamnus alpina* (jusqu'au Jura argovien), etc.

La dernière grande glaciation (würmienne) survient. Le glacier du Rhône s'étale de nouveau dans les plaines et vient buter contre le Jura. Les moraines les plus élevées atteignent ici 1.200 mètres au Chasseron, mais la surface de la glace s'abaisse rapidement vers le Nord-Est ; les coteaux ensoleillés du Jura soleurois restent libres de glace et le glacier se termine près de Wangen-sur-Aar.

Les lacunes dans la distribution actuelle des plantes méditerranéo-montagnardes du Jura s'expliquent en admettant que certaines espèces aient pu se maintenir dans les parties occidentale et orientale de la chaîne qui ont échappé à la dernière glaciation. Ces espèces ont des exigences thermiques modérées ; aussi pensons-nous avec M. Chodat (1912) qu'on ne peut les considérer comme témoins d'une période postglaciaire chaude et sèche. A quelques exceptions près (p. ex., *Æthionema*, *Iberis saxatilis*, *Serratula nudicaulis*, *Ononis rotundifolia*), toutes croissent vigoureusement à l'étage du hêtre dans les Cévennes. *Æthionema* atteint 2.200 mètres dans les Alpes bormiaises (Furrer et Longa, 1915), *Iberis saxatilis* abonde au sommet du Ventoux à 1.910 mètres au milieu d'une flore franchement alpine, *Ononis rotundifolia* s'élève à 1.970 mètres dans les Alpes rhétiques au voisinage des glaciers. Tous ces faits sont contraires à l'hypothèse d'une période postglaciaire xéothermique. Quant à *Buxus sempervirens*, nous savons positivement qu'il a existé pendant la dernière période interglaciaire dans le Jura septentrional (tufs de Flurlingen près de Schaffhouse). Aujourd'hui, il en est disparu et ses localités les plus proches se trouvent dans le Jura bâlois et argovien-occidental.

Nous avons insisté sur les réultats des recherches se rappor-

tant au Jura voisin parce qu'ils permettent d'entrevoir au moins une solution du problème plus complexe et moins bien étudié des végétaux méditerranéo-montagnards de l'Auvergne. L'étude détaillée de chaque colonie d'échappés et de chaque localité isolée de ces espèces, l'étude de leurs moyens de dissémination, de leurs possibilités de migration, etc., devraient précéder toute discussion relative à l'époque et aux conditions climatiques de leur immigration. Cette méthode mieux fondée n'est pas applicable pour le moment, et la solution définitive doit être remise à plus tard.

M. d'Alverny (1911, p. 11) est plus affirmatif à l'égard de ce problème. Il est enclin à voir les traces d'un réchauffement et d'un dessèchement postglaciaires accentués « dans la présence sur certains points les plus élevés du Forez [au-dessus de 1.200 m.] des *Genista purgans*, *Sedum maximum*, *Amelanchier vulgaris* et divers autres xérophiles méridionales, ainsi que du chêne ». Or, rien n'est plus sujet à caution que des déductions basées sur les exigences climatiques d'espèces dont la répartition géographique n'est pas suffisamment connue. Nous avons rencontré *Genista purgans* jusqu'à 2.550 mètres dans les Pyrénées, *Amelanchier* en fleurs jusqu'à 2.130 mètres dans les Alpes suisses ; *Sedum maximum* est fréquent aux étages montagnard et subalpin des Pyrénées et des Alpes. Il s'élève dans les Cévennes à 1.510 mètres et manque dans la plaine méditerranéenne. Ces faits infirment donc les conclusions de M. d'Alverny. L'apparition du chêne-blanc au-dessus de l'horizon du sapin et du pin, disséminé jusqu'à près de 1.300 mètres, trouve son analogie à l'Aigoual où le chêne-vert atteint la même altitude et pénètre dans la hêtraie grâce surtout à son mode de dissémination synzoïque (v. p. 64).

En terminant ce chapitre, nous nous croyons à même d'affirmer que la répartition des végétaux méditerranéens et méditerranéo-montagnards du Massif Central ne fournit pas de preuve en faveur d'une période postglaciaire xérothermique accentuée. Les colonies méditerranéennes dans ce Massif sont en partie dues à une immigration successive et plus ou moins continue, postglaciaire, en partie à une survivance depuis les périodes interglaciaires et surtout depuis le Tertiaire.

B. Élément aralo-caspien.

1° CARACTÉRISTIQUE PHYTOSOCIOLOGIQUE ET FLORISTIQUE.

Les steppes et déserts de l'Asie centrale se rapprochent par leur flore et leur végétation des déserts de l'Arabie et de la Lybie. La Mésopotamie constituerait un territoire (sous-région d'après E. Boissier) de transition. Le riche développement des Thérophytes et des Géophytes à bulbes et à tubercules et de certaines sippes systématiques supérieures, genres et familles (1), prouve d'autre part, que des liens assez étroits existent entre les steppes centro-asiatiques et la région méditerranéenne. Une illustration de ces rapports anciens est la curieuse famille des Théligonacées qui compte deux seules espèces : *Theligonum Cynocrambe*, méditerranéenne, et *Th. macranthum*, centro-asiatique.

La délimitation exacte de la région aralo-caspienne n'est guère possible aujourd'hui. D'une façon générale, elle coïncide à peu près avec la « région orientale » d'Edmond Boissier, qui s'étend des hauts plateaux arides de l'Asie Mineure à l'Afghanistan et aux déserts de la Mongolie. Au climat excessif, continental au sens le plus extrême, correspond une végétation particulière, caractérisée surtout par des groupements discontinus : steppes à Graminées xéromorphes (*Stipa*, *Aristida*, *Agropyron*, etc.), steppes subdésertiques à arbrisseaux halophiles sociaux (*Artemisia*, Polygonacées, Chenopodiacées, etc.), steppes broussailleuses à arbustes très clairsemés frappant l'imagination par leur port spécial : *Eremosparton*, *Alhagi*, *Smirnowia* [Légumineuses], Astragales élevés, *Haloxylon* [Chenopod.] le « Saxaoul », *Calligonum* [Polygonacée], etc., « arbres sans ombre, sans fraîcheur et sans vie » qui dépassent peu la taille d'un homme. La surface transpiratoire de la plupart des végétaux est très réduite ; ils cherchent, par des « xéromorphoses » (adaptations xérophytiques) variées, à se conformer et à s'adapter aux conditions climatiques extrêmes. Parmi les formes biologiques particulièrement nombreuses en individus se rangent les arbustes épineux et les Chaméphytes fortement pubescents ; mais la forme biologique dominant numéri-

1) Par exemple : *Erysimum*, *Convolvulus*, *Salvia*, *Iurinea*, *Scorzonera*, etc.

quement est celle des Thérophytes annuelles. Les Lichens, les Mousses et les Cryptogames en général par contre, jouent un rôle tout à fait subordonné.

Des forêts climatiques n'existent pas dans la région en dehors des montagnes. Le long des rivières seules on rencontre par-ci par-là de maigres bosquets de peupliers (*Populus pruinoso*, *P. euphratica*), de saules, de tamaris, de *Caragana* (Légumineuse).

La situation centrale de la région aralo-caspienne devait de tout temps faciliter l'échange floristique avec les territoires voisins. Aussi, malgré son climat extrême, la spécialisation de sippes supérieures y est moins accusée que dans d'autres régions plus isolées géographiquement. Trois grands groupes systématiques caractérisent particulièrement la région aralo-caspienne :

1° Les *Astragalinæ* (Légumineuses) avec 11 genres, dont 6 endémiques dans la région (*Halimodendron*, *Caragana*, *Calophaca*, *Gueldenstædtia*, *Sewerzowia*, *Didymopelta*) et deux (*Astragalus* avec plus de 1.600 espèces et *Oxytropis*) ayant leur principal foyer de développement dans l'Asie centrale.

2° Les groupes des *Corispermæ*, *Suædeæ* et *Salsoleæ*, halophytes de la famille des *Chenopodiaceæ*. Deux des 3 genres des *Corispermæ* (*Agriophyllum* et *Anthochlamys*) sont endémiques. Parmi les endémiques caractéristiques, nous citerons encore : 4 genres des *Suædeæ* sur 5 existants (*Hypocylix*, *Alexandra*, *Borsczowia* et *Bienertia*), 9 genres de *Salsoleæ* sur 15 (*Ofaiston*, *Girgensohnia*, *Nanophyton*, *Halocharis*, *Halimocnemis*, *Piptoptera*, *Halanthium*, *Halarchon*, *Sympegma*).

3° Les *Polygonoïdeæ-Atraphaxideæ*, comprenant les genres *Atraphaxis*, *Pteropyrum* et *Calligonum*, arbustes typiques des steppes et déserts. Peu d'espèces de ces genres se retrouvent dans l'Afrique du Nord et en Syrie ; *Atraphaxis Billardieri* a pénétré jusqu'en Grèce. Sur 20 espèces du genre *Calligonum*, 19 sont cantonnées dans les steppes désertiques de l'Asie centrale ; une seule, *Calligonum comosum*, s'étend de la Perse au Sahara occidental.

La région aralo-caspienne possède en outre de nombreux genres spéciaux (dont beaucoup de monotypes) appartenant à des familles très diverses. Les espèces endémiques abondent.

Pour le seul territoire transcaspien, M. Paulsen (1912) compte 169 espèces endémiques, soit 22 % du total des plantes vasculaires. Les familles les plus riches en endémiques y sont les Légumineuses (31), Composées (28), Chenopodiacees (17), Polygonacees (14), Ombellifères (10).

2° SOUS-ÉLÉMENT SARMATIQUE (1)

Délimitation du domaine sarmatique, p. 90; colonies sarmatiques dans l'Europe moyenne, p. 91; les espèces sarmatiques du Massif Central, p. 92; aires disjointes, p. 92; les espèces sarmatiques de la péninsule ibérique, p. 94; causes du morcellement, p. 95; le passé de l'élément sarmatique sur le Plateau Central et dans l'Europe occidentale, p. 96.

La région aralo-caspienne se subdivise en plusieurs domaines; mais un seul, le plus occidental, nous intéresse ici. C'est le domaine *sarmatique*, territoire de transition entre les steppes asiatiques et les forêts de feuillus médio-européennes. Il se rattache à la région aralo-caspienne par sa végétation steppique où dominent les Graminées xéromorphes, les Chenopodiacees, Composées (*Artemisia*), Astragalées, ainsi que par les affinités floristiques générales.

La délimitation du domaine sarmatique vers l'Ouest et le Nord-Ouest présente des difficultés. Aucun obstacle physiographique ne s'oppose de ce côté à l'extension de la végétation steppico-désertique; le climat seul intervient comme facteur limitatif. C'est pourquoi le pourtour du domaine dessine des sinuosités nombreuses et, des deux côtés de la limite générale, des enclaves floristiques de la région voisine occupent, en colonies plus ou moins importantes, des stations favorisées par des conditions édaphiques (ou biotiques) spéciales, ou par un climat local particulier. De cette façon, les avant-postes de la région aralo-caspienne [domaine sarmatique appelé autrefois pontique (2)], rayonnent jusqu'en Hongrie et en Bohême, voire

(1) Le terme « sous-élément » (Subelement) a déjà été employé par M. Diels (1906, p. 34 et suiv.).

(2) Nous avons cru devoir rejeter ce terme parce que, employé dans des sens très divers, il prête à confusion. Pour n'en citer qu'un exemple, rappelons que M. Drude, dans son Manuel classique (1890), parle d'abord (p. 345) d'un « élément de flore » « pontico-orientale (centro-asiatique) », un peu plus loin d'une « région de végétation des steppes pontiques ou de la Russie méridionale » (p. 381) et enfin d'une « région forestière pontico-

même jusqu'au centre de l'Allemagne. Ils sont strictement liés aux contrées les plus sèches, à climat excessif, de caractère plus ou moins continental et trahissent même ainsi leur origine.

La plus occidentale de ces colonies s'est établie sur les sables mouvants des environs de Mayence. Elle compte une trentaine d'espèces nettement sarmatiques qui, grâce aux conditions spéciales du sol, arrivent encore à former des groupements tranchés, de physionomie franchement steppique. Aux *Stipa capillata* et *pennata* s'associent les *Kochia arenaria*, *Gypsophila fastigiata*, *Adonis vernalis*, *Linum perenne*, *Onosma arenarium*, *Jurinea cyanoides*, *Helichrysum arenarium*, *Scorzonera purpurea*, etc. (Jännicke, 1892.)

En France, des enclaves sarmatiques caractérisent les grandes vallées intérieures des Alpes centrales, qui jouissent, par leur position même, d'un climat local subcontinental (précipitation annuelle de 60 à 80 cm.). Leur flore a des rapports étroits avec les colonies semblables des vallées piémontaises de Suse et d'Aoste, avec celles du Valais central, de la Basse Engadine, de la vallée supérieure de l'Adige. Plusieurs Légumineuses, Borraginacées, Crucifères, etc., sarmatiques ont dans les vallées centrales des Alpes leurs uniques localités françaises (p. ex.: *Allium strictum*, *Sisymbrium strictissimum*, *Oxytropis pilosa*, *Astragalus austriacus*, *A. vesicarius*, *A. alopecuroides*, *Onosma tauricum*, *Dracocephalum austriacum*, etc.) (1).

Dans le Massif Central de France, les espèces sarmatiques comptent parmi les raretés. Cependant, quelques-unes des plus expressives aident à faire ressortir le caractère presque steppique du district des Causses (*Stipa capillata*, *St. pennata*, *Piptatherum virescens*, *Adonis vernalis*, *Scorzonera purpurea*).

D'autres apparaissent çà et là dans l'étage du chêne-blanc (*Quercus sessiliflora*) et bien plus rarement dans celui du

occidentale » (p. 379), cette dernière se rattachant à la « région des Conifères de l'Europe moyenne ». Le territoire « pannonien » (les steppes du bassin danubien) constituerait vraisemblablement un secteur du domaine sarmatique.

(1) En Suisse ce sont également les vallées centrales des Alpes (district du pin sylvestre) qui ont reçu les colonies sarmatiques les plus importantes (v. Br.-Bl., 1917).

chêne-vert. Mais rarement (1) elles entrent d'une façon déterminante dans la constitution du tapis végétal. Voici d'ailleurs leur énumération :

<i>Stipa capillata</i> L.	<i>Peucedanum Oreoselinum</i> (L.) Mch.
— <i>pennata</i> L.	<i>Seseli annuum</i> L.
<i>Phleum phleoides</i> (L.) Sim.	— <i>Libanotis</i> (L.) Koch
<i>Avena pratensis</i> L.	<i>Myosotis micrantha</i> Pallas
<i>Piptatherum virescens</i> (Trin.) Boiss.	<i>Leonurus Cardiaca</i> L.
<i>Melica transilvanica</i> Schur (Haute-Loire).	<i>Stachys germanicus</i> L.
<i>Carex nitida</i> Host	<i>Veronica spicata</i> L.
— <i>præcox</i> Schreb.	— <i>Teucrium</i> L.
<i>Allium flavum</i> L.	— <i>prostrata</i> L.
<i>Tunica saxifraga</i> (L.) Scop.	— <i>Dillenii</i> Crantz
<i>Silene Otites</i> Sm.	— <i>verna</i> L.
<i>Adonis vernalis</i> L.	<i>Orobanche levis</i> L.
<i>Anemone Pulsatilla</i> L. s. l.	<i>Globularia vulgaris</i> L.
<i>Potentilla canescens</i> Bess.	<i>Asperula glauca</i> (L.) Bess.
<i>Prunus Mahaleb</i> L.	<i>Aster Amellus</i> L.
<i>Trifolium alpestre</i> L.	— <i>Linosyris</i> (L.) Bernh.
<i>Astragalus Onobrychis</i> L.	<i>Artemisia campestris</i> L.
<i>Lathyrus albus</i> Kitt.	<i>Achillea tomentosa</i> L.
<i>Linum tenuifolium</i> L.	<i>Onopordum Acanthium</i> L.
<i>Euphorbia Segueriana</i> Neck.	<i>Centaurea maculosa</i> Lamk.
<i>Caucalis daucoides</i> L.	<i>Tragopogon dubius</i> Scop.
	<i>Scorzonera purpurea</i> L. (2)

Cette liste comprend quelques espèces qui se distinguent par leur grande rareté et par le démembrement exceptionnel de leur aire.

Ainsi *Scorzonera purpurea* n'est connu en France qu'aux Cévennes ; il réapparaît dans quelques colonies sarmatiques de l'Allemagne, de la Bohême, des pays danubiens, de la Styrie, de la Carniole, de l'Italie septentrionale et moyenne. Disséminé en Bosnie, Serbie, Roumanie, il traverse la Pologne méridionale, la Russie méridionale (Ukraine) et moyenne et se retrouve dans l'Asie centrale. Les localités cévenoises du Larzac, du Guilhomard, du Causse Noir près de Meyrueis, du Causse

(1) Par exemple : *Stipa capillata*, *St. pennata*, *Adonis vernalis* sur les Causses !

(2) Le mélange des éléments méditerranéen et eurosibérien avec le sous-élément sarmatique rend difficile son individualisation. Pour attribuer une espèce à tel ou tel élément, nous nous sommes toujours fondé sur sa répartition générale actuelle. Les espèces citées ci-dessus qui ont leur plus grande extension dans le domaine sarmatique s'avancent cependant assez loin vers l'Europe occidentale et méridionale, de sorte qu'on pourrait les appeler *sub-sarmatiques* à l'exemple des espèces subméditerranéennes.

de Campestre, des prairies de Barre (Lozère) et du bois de la Vabre près de Mende, sont distantes de plus de 700 kilomètres des localités les plus voisines de l'Allemagne du Sud.

Allium flavum, assez répandu dans tous les Causses, descend à Fauzières, près de Bédarieux. On le retrouve dans la Montagne Noire, le Vivarais (vallée supérieure de l'Ardèche et sur les pentes du Coiron) et en Auvergne (Puy-Long, près de Clermont, près d'Issoire, Molompize).

En dehors du Massif Central, il est dans les Corbières, à la Clape, près de Narbonne, dans le Dauphiné méridional et en Provence, puis isolé dans la forêt de Fontainebleau, près de Paris, où il paraît introduit (Coste). Sa présence en Espagne demande à être confirmée ; indiqué en Castille, il n'y a pas été retrouvé. A l'Est, il réapparaît en Italie, dans la Basse Autriche où il devient fréquent, en Hongrie, Istrie, Illyrie, dans les Balkans, en Sarmatie, puis dans l'Asie occidentale jusqu'en Perse.

Adonis vernalis, disséminé sur la Meseta ibérique, ne se montre en France qu'en Alsace (introduit ?) et, certainement spontané, dans plusieurs localités assez étroitement groupées sur les plateaux arides des Causses, entre 800 et 1.000 mètres environ (Causses Noir, de Sauveterre et Méjean). Ses localités les plus proches se trouvent dans le Bas Valais (isolé), dans la vallée du Rhin moyen, le Frioul. Il accompagne les colonies sarmatiques de l'Allemagne, de la Pologne (s'avance avec d'autres végétaux steppiques jusqu'aux îles Oeland et Gotland), traverse l'Autriche et la Hongrie, une partie des Balkans (manque aux parties méridionales et méditerranéennes), la Russie centrale et méridionale, la Sibérie sud-occidentale, le Turkestan, la Songarie.

Lathyrus albus montre une répartition semblable ; il est cependant bien plus répandu en France et ne craint pas le voisinage de l'Océan.

Piptatherum virescens (*Piptatherum arisitense* Coste), qui a le port du *P. paradoxum*, fut découvert par l'abbé Coste près de Millau, et plus tard dans la vallée du Lot, à Salvagnac-Carjac. Il se rencontre également à Cahors et dans les Causses de la Lozère. En dehors de ce petit territoire français, avant-poste occidental extrême, cette Graminée xérophile est connue

de l'Italie moyenne et septentrionale, de l'Istrie, de la Hongrie et de la basse vallée du Danube, de la Russie méridionale, du Caucase, de l'Asie Mineure, de la Perse nord-orientale. Les localités françaises sont distantes de près de 700 kilomètres de celles de l'Italie.

Il serait illusoire de vouloir expliquer une distribution aussi morcelée par des causes actuelles. La question se complique encore si, dépassant nos frontières, nous envisageons les échappés sarmatiques de la péninsule ibérique. Ces vestiges isolés d'un ancien élément oriental ont de tout temps intrigué les botanistes. Willkomm, dans son Mémoire sur la distribution des végétaux dans la péninsule ibérique, énumère un certain nombre de ces espèces à aire double, ibéro-orientale. Il s'agit en partie de Thérophytes, surtout cantonnés dans les moissons et pour lesquels l'introduction avec les céréales à l'époque de l'invasion arabe paraît probable ou du moins possible (*Lycopsis orientalis*, *Echinosperrnum patulum*, *Rochelia stel-lulata*, *Zizyphora tenuior*, etc.).

Mais il y a en outre des espèces montagnardes orientales et quelques arbrisseaux caractéristiques des steppes aralo-caspiennes, dont la présence en Espagne restait énigmatique (cf. Willkomm, l. c., p. 325) (1). *Trisetum Cavanillesii*, *Astragalus exscapus*, *A. vesicarius* des montagnes bétiques ont leurs localités les plus proches dans les vallées chaudes et sèches des Alpes centrales, *Agropyron cristatum* et *Eurotia ceratoides* habitent la Meseta ibérique, les steppes du bas Danube et une grande partie de la région aralo-caspienne. D'après Sven Hedin, l'*Eurotia* est très commun sur les hauts plateaux du Tibet et du Pamir, entre 3.000 et 4.000 mètres d'altitude. *Kalidium foliatum* et *Eurotia ferruginea* sauteraient de l'Espagne à la Russie méridionale et à l'Asie centrale. La présence en Espagne du *Scorzonera tuberosa*, est douteuse et demande à être confirmée.

Un représentant curieux de la flore française se range dans ce groupe : *Spiraea obovata* W. K. (*S. hypericifolia* L. var. *obo-*

(1) Aux exemples cités par Willkomm, on peut ajouter *Edra anaticus* Boiss. et Heldr. forma *hispanicus* Degen et Herv., découvert en 1904, à 1.900 mètres d'altitude, dans la Sierra de la Malessa (Hervier, 1907, p. 46). Cette espèce réapparaît en Asie Mineure, en Syrie, Arménie et en Mésopotamie.

vata Maxim.), arbuste dont les affinités systématiques mettent hors de doute son origine sarmatique — centro-asiatique, mais dont l'aire actuelle ne touche pas le domaine sarmatique. Du port ramassé d'un petit *Cratægus*, il couvre, par endroits, de ses buissons divariqués certains pacages pierreux des Causses entre 600 et 900 mètres d'altitude. Il y est certainement indigène et non pas subspontané, ce qui paraît être le cas en Carniole, en Styrie et en Hongrie où il possède des localités isolées (v. aussi Schneider, Handbuch d. Laubholzkunde I, p. 452). L'arbuste est représenté en outre, à l'état spontané, en Espagne et au Maroc (Cap Cotelte, leg. Gandoger sub. nom. -*Sp. Cavanillesii*) par des formes légèrement distinctes (var. *rhodoclada* [Levier] et var. *Cavanillesii* [Gandoger. in sched.] pro species). Ce *Spiræa* représente le dernier rameau occidental d'un genre de souche centro-asiatique, très riche en espèces dans l'Asie centrale, se réduisant progressivement vers l'Ouest. Des espèces affines du *S. obovata* habitent l'Italie centrale (*S. flabellata* Bertol.), le domaine sarmatique (*S. hypericifolia* L., *S. crenata* L.), la Sibérie (*S. aquilegifolia* Pallas), l'Arménie (*S. anatolica* Hausskn.). Selon O. Heer, une forme affine (*Spiræa vetusta* Heer) était répandue dans l'Europe centrale pendant la période miocène. Heer a relevé ses traces dans la Molasse d'eau douce supérieure du Jura suisse (Le Locle) et d'Oeningen. La continuité de l'aire de ce groupe systématique aujourd'hui disloqué aurait donc existé encore vers la fin du Tertiaire. Remarquons toutefois que les restes fossiles de la plante en question, conservés dans les collections de l'Ecole polytechnique à Zurich, sont trop fragmentaires pour permettre une détermination rigoureusement exacte.

Les traits essentiels de l'histoire du sous-élément sarmatique peuvent se résumer de la façon suivante :

Une première et forte invasion eut lieu pendant la période mio-pliocène. Les avant-postes de cet essaim migrateur ont pénétré jusqu'à la péninsule ibérique encore en contact avec le continent africain ; quelques-uns ont même franchi le seuil de Gibraltar. Les lacunes immenses entre l'aire occidentale gallo-ibérique et l'aire sarmatique de certains types de formation ancienne s'expliquent par les vicissitudes climatiques du Quaternaire, surtout par l'alternance répétée de phases pluviales

(interglaciaires) et froides (glaciaires), provoquant l'extinction de la plupart d'entre eux dans l'Europe centrale. Un nombre relativement faible devait se maintenir dans des stations sèches soustraites à l'influence directe des glaciers, notamment sur le versant méridional des Alpes (cf. Br.-Bl., 1917, p. 23), dans la plaine du Rhin moyen, en Thuringe, dans la vallée du Danube, la Bohême, en Galicie, dans la Podolie. En ce qui concerne la plaine du Rhin, M. Lauterborn (1917, II, p. 65) partage cette manière d'interpréter les faits de distribution florale. Remarquons dans cet ordre d'idées que les colonies sarmatiques les plus avancées de l'Allemagne occupent précisément les contrées qui n'ont jamais été couvertes de glace. Or, bon nombre de végétaux de ces colonies (p. ex. : *Stipa pennata*, *Stipa capillata*, *Festuca vallesiaca*, *Carex nitida*, *Allium strictum*, *Sisymbrium strictissimum*, *Oxytropis pilosa*, *Astragalus exscapus*, *Trifolium alpestre*, *Artemisia campestris*, *Lactuca perennis*, etc.), croissent encore de nos jours au voisinage immédiat de grands glaciers dans les Alpes centrales ; quelques-unes gagnent même des altitudes considérables, dépassant la limite supérieure des forêts. Nous avons récolté *Carex nitida* à 3.000 mètres, près de Zermatt, *Allium strictum* à 2.500 mètres au Lautaret. *Stipa pennata*, *Koeleria gracilis*, *Astragalus exscapus*, *Trifolium alpestre*, *Artemisia campestris*, *Lactuca perennis* et d'autres s'élèvent à 2.200 mètres et au delà. Mais ces mêmes plantes sont très rares ou font complètement défaut dans les vallées voisines, extérieures, moins continentales.

On ne peut donc nier la possibilité de la coexistence de grands glaciers et de colonies d'espèces sarmatiques.

Les preuves fossiles que nous possédons sur la végétation glaciaire militent en faveur d'un climat froid et assez sec, permettant pourtant, au moins dans certaines contrées (Est de la France, etc.), l'existence de forêts de Conifères et de bouleaux (v. chap. I). La faune glaciaire, bien mieux conservée, comprend quelques animaux habitant les forêts (*Cervus alces*, *C. euryceros*, *Bos primigenius*, etc.), mais surtout des rongeurs steppiques, tels que : *Spermophilus rufescens*, *Myodes torquatus*, *Arctomys bobac*, *Alactaga jaculus*, etc., aujourd'hui en partie cantonnés dans les steppes et les toundras de l'Europe orientale et boréale et de l'Asie centrale et boréale. Aux

périodes glaciaires correspond aussi la formation du Loess, sédiment éolien, qui a dû se déposer dans un territoire dépourvu, au moins en partie, de végétation forestière continue (1).

Il est évident que certains végétaux sarmatiques à exigences thermiques modestes ont pu se maintenir dans l'Europe moyenne (y compris le Centre de la France) même pendant l'extension maximum de la calotte glaciaire, profitant de conditions stationnelles particulièrement favorables. La distribution actuelle de ces survivants pliocènes en fait foi.

A ce point de vue, les recherches phyto-historiques récentes dans l'Europe moyenne-orientale (en Podolie, par M. Paczoski [1910], en Galicie, par M. Szafer, dans la vallée supérieure du Danube, par M. Bertsch [1919]; par M. Vierhapper [1919] à l'occasion d'une étude sur la répartition de l'*Allium strictum*) ont donné des résultats conformes à notre opinion.

Pendant les périodes interglaciaires déjà (v. Dziubaltowski 1915, p. 118-20), mais surtout après le retrait définitif des grands glaciers quaternaires, les espèces sarmatiques étendaient de nouveau leur aire. Elles gagnaient alors les vallées intérieures des Alpes, s'établissant en colonies plus ou moins importantes suivant le caractère local subcontinental plus ou moins accusé (v. Br.-Bl., 1917, p. 22).

Le Massif Central de la France a bénéficié dans une très faible mesure de cette seconde extension. Peut-être *Astragalus Onobrychis*, *Achillea tomentosa* et quelques autres espèces lui sont parvenues à cette époque par l'intermédiaire des Alpes occidentales. Mais les survivants sarmatiques tertiaires, comme par exemple : *Piptatherum virescens*, *Adonis vernalis*, *Scorzonera purpurea* n'ont pu reprendre le terrain perdu pendant le Quaternaire. Aujourd'hui relégués en quelques localités des Causses, ils apparaissent comme derniers témoins en voie de régression. Cette explication est d'autant plus plausible que le climat des Causses, soumis au régime atlantique, serait nettement défavorable à l'immigration actuelle. Le nombre des jours pluvieux y est élevé et la quantité d'eau tombée (750-1100 m/m. par an) dépasse de beaucoup celle recueillie par exemple dans les plaines de Montbrison et de la Limagne (v. carte des pluies).

(A suivre).

(1) Voir Koken E. (1909) et Scerger W. (1919).