

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

P. QUÉZEL*

RÉSUMÉ

A la lumière des travaux et synthèses biogéographiques récentes, la flore méditerranéenne apparaît de plus en plus comme un ensemble hétérogène, reflétant en grande partie l'histoire paléogéographique et paléoclimatique de la région. En particulier la coexistence d'éléments de souche méridionale et d'éléments plutôt septentrionaux, traduit actuellement encore les possibilités d'échanges survenues très tôt au Tertiaire entre les flores de type gondwanien ou du moins tropical et les flores Laurasiennes.

Les éléments tropicaux sont nombreux et peuvent se rattacher à divers ensembles suivant leur âge; un ensemble pantropical réunissant en particulier *Tetraclinis*, *Warionia*, mais aussi diverses familles, est commun à toutes les régions tropicales et sans doute contemporain de la dislocation du Gondwana; un ensemble nord-tropical singulièrement commun à la Californie et à la région méditerranéenne; un ensemble paléotropical lui-même fort hétérogène et complexe. On y retrouve:

- des types sclérophylles thermophiles souvent liés à des espèces de la forêt pluviale africaine,
- des types xérophiles anciens, distribués en Afrique du Sud et au Nord de l'Equateur (randflora),
- des taxa endémiques des hautes montagnes africaines, affines d'espèces d'Ethiopie ou des hautes montagnes africaines.
- des taxa d'immigration plus récente voire des espèces sahéliennes banales mises en place au cours du dernier pluvial.

Les éléments de souche extratropicale sont composés d'éléments autochtones ou méditerranéo-tertiaires, et d'éléments septentrionaux. Les éléments méditerranéo-tertiaires sont les vestiges des flores différenciées en général 'in situ' sur les rives de la Tethys et sur les microplaques qui y sont apparues. Le rôle de la microplaque ibérique est en particulier capital au Maghreb occidental. Il convient d'en rapprocher diverses espèces appartenant à des souches Irano-touraniennes et Saharo-Arabe, dont la mise en place est souvent récente. Un ensemble oro-mésogéen est particulièrement important et rassemble des taxa endémo-vicariants présents en général de l'Atlas à l'Himalaya occidental. Les éléments septentrionaux réunissent un ensemble mésotherme, vestige des flores Laurasiennes préglaciaires, très mal représenté en Afrique du Nord, un ensemble septentrional microtherme groupant en général des espèces à mise en place récente et un ensemble buréo-alpin contemporain des dernières glaciations, extrêmement localisé sur les hautes montagnes atlasiques.

Enfin, l'origine des principales formations caractéristiques des divers étages méditerranéens est envisagée et discutée.

ABSTRACT

PRESENT VEGETATION AND FLORA OF NORTHERN AFRICA, THEIR MEANING IN RELATION TO THEIR ORIGIN, EVOLUTION AND MIGRATIONS OF FLORAS AND THE STRUCTURES OF PAST VEGETATION

In the light of recent works and biogeographic synthesis, the Mediterranean flora appears more and more as a heterogeneous entity, reflecting, to a great extent, the palaeogeographic and palaeoclimatic history of the region. In particular, the co-existence of elements of southern stock and of northerly elements, presently points to the possibilities of exchange which occurred very early in the Tertiary between the Gondwanian type of floras or the less tropical types and the Laurasian floras.

*The tropical elements are numerous and can be linked to various entities according to their age; a pantropical entity comprising in particular, *Tetraclinis* and *Warionia*, but also various families, is common to all the tropical regions and, without any doubt, contemporary with the dismemberment of Gondwana; a north-tropical entity peculiarly common to California and the Mediterranean region; a palaeotropical entity strongly heterogeneous and complex. One finds there:*

- *thermophilous sclerophyll types often linked to the African rainforest species,*
- *old xerophilous types, distributed in South Africa and north of the Equator (randflora),*
- *endemic taxa of high African mountains, showing affinities with Ethiopian species or of the high African mountains,*
- *taxa more recently arrived or even common sahelian species settled during the last pluvial.*

The elements of extratropical stock are composed of autochthonal or Mediterranean-Tertiary elements, and of northern elements. The Mediterranean-Tertiary elements are the remnants of differentiated floras generally in situ on the banks of the Tethys and on the micro-plates which occur there. The role of the Iberian micro-plate is particularly important in the western Magreb. It is advisable to associate them with various species belonging to the Irano-touranian and Saharo-Arab stocks, whose settlement is often recent. An oro-Mesogean entity is particularly important and brings together the endemo-vicariant taxa generally occurring from the Atlas to the western Himalayas. The northern elements bring together a mesothermal entity, a remnant of the pre-glacial Lauresian floras, poorly represented in north Africa, a microthermal northern entity generally comprising species recently established and a north-alpine entity contemporary with the last glaciations, extremely localized on the high Atlas mountains.

Finally, the origin of the main characteristic formations of the Mediterranean stages is examined and discussed.

* Laboratoire de Botanique et d'Ecologie Méditerranéenne, Centre de Saint-Jérôme, Rue Henri Poincaré, 13397 Marseille, Cedex 4, France.

Il peut paraître irréaliste d'envisager en quelques pages la signification des flores et végétations de l'Afrique septentrionale en fonction de leurs origines, de leur évolution et des migrations qu'elles ont pu subir. En fait, nous nous contenterons d'évoquer ici quelques problèmes généraux, renvoyant le lecteur à d'autres travaux récents (Walter & Straka, 1970; Axelrod, 1973; Raven, 1972-1973; Axelrod & Raven, 1978; Quézel, 1978; Quézel, Gamisans & Gruber, 1980). Nous n'aborderons pas les problèmes historiques et paléobotaniques évoqués par ailleurs, sauf lorsqu'ils apparaîtront indispensables à la compréhension du texte.

L'Afrique septentrionale (Afrique méditerranéenne et saharienne) représente à l'heure actuelle la partie de ce continent où la diversité écologique et biogéographique est de loin la plus importante. En particulier, les modifications survenues depuis la fin du Miocène, tant au niveau des climats que dans la composition des flores n'ont sans doute, nulle part dans le monde, été aussi drastiques. Ces transformations ont déterminé le déferlement de flores extrêmement hétérogènes, tropicales et extratropicales, dont les vestiges actuellement en place posent d'immenses problèmes. Les interprétations proposées ci-dessous restent en partie hypothétiques, mais elles ont au moins le mérite de situer le problème et de constituer une base de discussion.

L'Afrique septentrionale s'intègre dans le même schéma que l'ensemble du monde méditerranéen; elle s'en distingue toutefois surtout par l'existence d'une gamme de climats extrêmement diversifiée, où les types xériques et thermiques accentués sont largement représentés (Daget, 1977), et par une continuité, théorique au moins, avec le monde paléotropical. Rappelons qu'elle se situe sur la charnière historique entre la Laurasia et le bloc africain partie intégrante du Gondwana, et que la microplaque ibérique (Biju-Duval, 1976) a servi de trait d'union de façon quasi ininterrompue entre ces deux grands ensembles. Cette dualité est encore aujourd'hui évidente au niveau de la flore mais également des structures de végétation.

1 LES ÉLÉMENTS DE SOUCHE MÉRIDIONALE

Leur importance dans la flore actuelle de l'Afrique septentrionale est plus grande qu'on ne le pensait il y a encore quelques décennies (Raven, 1972-1973; Quézel, 1978; Quézel, Gamisans & Gruber, 1981), mais leur interprétation historique et biogéographique n'est pas toujours aisée. Il est possible de distinguer divers ensembles:

1.1 L'ensemble pantropical

Il réunit un nombre appréciable de taxons ou de familles, de répartition actuelle fortement disjointe, mais présents sur l'ensemble des territoires tropicaux. Sa mise en place, doit être considérée comme antérieure à la dislocation du bloc continental méridional (Crétacé inférieur ou moyen). Les cas les plus significatifs en Afrique du Nord sont ceux des genres *Tetraclinis*, bien proche des *Callitris* australiens, ou *Warionia*, seul représentant méditerranéen des Astéracées — Mutisiées. En fait, un nombre non

négligeable de genres peut être intégré à ce groupe; c'est le cas pour les suivants: *Aristolochia*, *Acacia*, *Celtis*, *Coriaria*, *Ficus*, *Ilex*, *Maytenus*, *Myrtus*, *Osyris*, *Prosopis*, *Vitis*, *Tamarix*, *Ziziphus*.

1.2 L'ensemble nord-tropical

Quoique plus récent, il reste hautement significatif, puisqu'il réunit des genres de souche méridionale, actuellement présents à la fois en Afrique du Nord et en Amérique nord-occidentale, Californie surtout (Axelrod & Raven, 1978; Quézel, 1978), dont la mise en place, antérieure à la formation de l'Atlantique nord, doit donc remonter à l'Eocène. Citons les genres: *Boerhavia*, *Cleome*, *Commicarpus*, *Fagonia*, *Lycium*, *Pistacia*, *Rhus*, *Smilax*, *Talinum*, *Trianthema*, *Vitex*.

1.3 L'ensemble paléo-tropical

C'est de loin le plus important et le plus complexe; il doit être subdivisé en plusieurs groupes.

1.3.1 Un lot très remarquable est constitué par des taxons sclérophylles jouant actuellement un rôle considérable en région méditerranéenne, en particulier dans la constitution des structures de végétation de l'étage thermo-méditerranéen (Quézel, 1974; Ozenda, 1975). Ils y sont le plus souvent représentés par des espèces particulières, voire par des genres endémiques, en place au moins depuis le Miocène (Suc, 1980). Tel est le cas pour les représentants des genres *Asparagus*, *Capparis*, *Ceratonia*, *Chamaerops*, *Jasminum*, *Laurus*, *Olea*, *Nerium*, *Phillyrea*, *Viburnum*. Divers représentants de la laurisylve canarienne, disparus d'Afrique du Nord, entrent également dans ce lot: *Apollonias*, *Myrsine*, *Ocotea*, *Persea*, *Visnea*.

1.3.2 Un groupe important de taxa xérophiles de souche indiscutablement africaine est à signaler ici. Il est en général rapporté à l'élément érémitique africain ou 'randflora' (Aubréville, 1949; Monod, 1951; Quézel, 1958) et donne lieu à de multiples disjonctions nord-sud tropicales en Afrique. Son individualisation ne semble pas pouvoir être antérieure à des phases franchement arides qu'il est difficile de repérer en amont de la fin du Miocène (Messinien en particulier); son extension a été au moins en partie assurée au cours des épisodes xériques plio-pleistocènes. De très nombreux représentants existent en Afrique du Nord méditerranéenne et au Sahara (*Amphinomia*, *Andrachne*, *Aristida* (p.p.), *Caralluma*, *Enneapogon*, *Gaillonia*, *Oropetium*, *Periploca*, *Tribulus*, *Trichodesma*, *Zygophyllum*). Il convient également de rattacher à ce groupe, divers taxons xérophiles en général présents aux Canaries (y compris le secteur macaronésien marocain) mais aussi souvent sur les rives de la Mer Rouge, voire parfois sur les hautes montagnes sahariennes. C'est le cas pour les *Euphorbia* cactoïdes, mais aussi pour divers représentants des genres *Acacia*, *Ceropegia*, *Commelina*, *Dracaena*, *Kalanchoe*, *Kleinia*, *Mesembryanthemum*, *Pentzia*, *Wahlenbergia*. L'endémisme est ici très généralement spécifique, exceptionnellement générique (*Argania*), ce qui paraît bien correspondre aux hypothèses énoncées plus haut quant à l'ancienneté de cette unité.

1.3.3 Une mention spéciale doit être faite pour diverses espèces des massifs montagneux sud et centro-sahariens, dont les affinités sont à rechercher auprès d'éléments montagnards africains, voire afro-alpins, présents sur la dorsale africaine et en particulier en Ethiopie et au Jebel Marra (Quézel, 1965). Leur mise en place qui ne saurait être antérieure à la surrection de cette chaîne volcanique, soit au début du Miocène (Axelrod & Raven, 1978), s'est poursuivie épisodiquement jusqu'à des dates récentes (Hedberg, 1965) et en particulier durant les pluviaux pleistocènes. La présence à ce niveau de taxa endémiques diversifiés avec types endémoviciants (*Rhynchosia*, *Pentas*, *Phagnalon*, *Helichrysum*, *Dichrocephala*, *Albuca*, *Kosteletzkia*) à côté de types simplement disjoints (*Eleocharis intricata*, *Dicoma capensis*, *Erhetia obtusifolia*, *Hermannia abyssinica*) paraît le confirmer. Rappelons d'ailleurs que c'est au moins en partie par cette voie qu'ont pu s'effectuer des échanges entre les flores du Cap et celles de la région méditerranéenne, comme le confirme très clairement la répartition des *Erica* du groupe *Erica arborea* (Bruneau de Miré & Quézel, 1959) et l'existence entre ces deux régions d'un nombre appréciable de couples génériques vicariants (Burt, 1971; Goldblatt, 1978). Cette voie de migration a d'ailleurs fonctionné dans les deux sens, ce qui permet d'expliquer également la présence sur les hautes montagnes africaines d'éléments de souche mésogéenne, voire européenne (Hedberg, 1965).

1.3.4. Enfin, l'existence de phases pluviales africaines récentes, dont la dernière ne saurait remonter au delà de quelques millénaires (Quézel & Martinez, 1961), a largement permis l'invasion des vallées sahariennes par une flore sahéenne typique et qui n'a pas eu le temps d'évoluer, notamment sur les revers sud-occidentaux du Hoggar et du Tibesti (Quézel, 1965) où elle réunit près de 250 espèces. Certains de ces éléments ont atteint largement la région méditerranéenne, mais sans doute déjà plus anciennement pour plusieurs d'entre eux comme notamment les Andropogonées (Quézel, 1958), ou au contraire très récemment et peut-être par ornithochorie ou anthropochorie, en particulier pour diverses espèces hygrophiles et aquatiques, *Fimbristylis*, *Fuirena*, *Oldenlandia*, *Laurembergia*, ou encore culturales, *Echinochloa*, *Panicum*, *Eragrostis*.

2 LES ÉLÉMENTS DE SOUCHE EXTRA-TROPICALE

Ils représentent le lot le plus important dans la flore de l'Afrique septentrionale. On peut y distinguer deux groupes principaux, l'un réunissant les éléments autochtones, l'autre plus spécifiquement septentrional ou holarctique; leur distinction n'est pas toujours aisée.

2.1 Le complexe autochtone ou mésogéen

Diversifié sur les rives de la Méditerranée tertiaire, cette unité peut être subdivisée à son tour en plusieurs ensembles (Quézel, 1978), en particulier, un ensemble autochtone ou méditerranéo-tertiaire, un ensemble irano-touranien et un ensemble saharo-arabe; nous envisagerons aussi séparément l'ensemble oromésogéen.

2.1.1 L'ensemble autochtone ou méditerranéo-tertiaire

L'Afrique septentrionale n'est ici qu'un cas particulier du monde méditerranéen. Comme nous l'écrivions récemment (Quézel, Gamsans & Gruber, 1980), la richesse actuelle de la région méditerranéenne et le haut niveau d'endémisme qui s'y observe paraissent être la preuve de l'individualisation 'in situ' de très nombreux taxons. Le problème majeur est que ceux-ci sont actuellement liés à un type climatique très particulier dont la mise en place progressive et intermittente (Suc 1980a) ne saurait remonter, du moins dans l'état actuel de nos connaissances, au delà du Miocène terminal, Messinien en particulier. Toutefois, très curieusement, l'existence d'un lot appréciable de taxons vicariants (à l'échelon spécifique) entre les régions climatiquement méditerranéennes de l'Ancien et du Nouveau Monde septentrionaux pose question. A moins d'admettre une singulière adaptation écologique parallèle, la présence en Méditerranée et en Californie de représentants des genres *Arbutus*, *Berberis*, *Helianthemum*, *Lavatera*, *Salvia*, *Cupressus* ou encore de *Quercus* sclérophylles, ne peut être expliquée que par une mise en place probablement Eocène (Axelrod, 1973; Axelrod & Raven, 1978; Quézel, 1978) et de toute façon antérieure à l'apparition définitive de l'Atlantique Nord. La région circum-méditerranéenne malgré son extrême richesse floristique et en endémiques, ne possède toutefois aucune famille particulière, alors que la région méditerranéenne du Cap, territorialement fort exiguë, en offre au moins 6 (Goldblatt, 1978).

Si les éléments de souche méditerranéenne en Afrique septentrionale représentent le contingent le plus important, leur richesse et en particulier leur richesse en endémiques varie considérablement suivant les régions. C'est ainsi (Quézel, Gamsans & Gruber, 1980), qu'une partie importante du Maghreb occidental correspond au moins à une partie des vestiges de la microplaque ibérique (cf. supra), ce qui explique le haut niveau d'endémisme présenté par cette région (26 genres endémiques sur les 38 existant dans les 3 pays de l'Afrique du Nord y sont présents ou localisés, plus une douzaine de genres strictement ibéro-marocains). Cette richesse contraste avec la relative homogénéité floristique des autres portions de l'Afrique septentrionale méditerranéenne, sauf toutefois, mais à bien moindre titre, le secteur macaronésien marocain (*Hannonia*, *Sclerosciadium*, *Traganopsis*) mais aussi la Cyrénaïque (*Pachytenium*, *Libyella*, *Euhesperida*).

2.1.2 L'ensemble Irano-Touranien

Le développement d'une flore essentiellement steppique liée à un climat fortement contrasté mais toujours de type mésogéen est un phénomène dont l'origine reste encore mal connue. C'est sans doute sur le revers septentrional de la Méditerranée orientale (Quézel, Gamsans & Gruber, 1980) qu'elle s'est individualisée à la faveur des phases sèches et froides, épisodiques au moins depuis la fin du Miocène, comme le montre sa richesse en éléments endémiques. Cette flore est actuellement assez mal représentée en Afrique septentrionale (une quarantaine de taxa avec de rares espèces endémiques), ce

qui paraît plaider en faveur d'une immigration récente et sans doute contemporaine des épisodes pléni- et post-glaciaires quaternaires, périodes correspondant à l'extension des flores polliniques à *Artemisia*, *Ephedra*, Chénopodiacées et *Juniperus* sur le pourtour méditerranéen occidental (Bazile-Robert, Suc & Vernet, 1980; Quézel, Barbero, Bonin & Loisel, 1980). Son rôle dans l'individualisation de la flore oro-mésogéenne est également à rappeler (cf. infra).

2.1.3 L'ensemble Saharo-Arabe

L'installation des vastes zones désertiques au sud de la région méditerranéenne, ne saurait être antérieure à la charnière mio-pliocène comme le montrent les données géomorphologiques (Butzer & Hansen, 1968; Rognon, 1976) et palynologiques (Maley, 1980); encore a-t-elle été progressive et intermittente et il apparaît que la situation actuelle est la pire connue par ces régions. La flore correspondante (Quézel, 1978) s'est constituée à partir des éléments les plus xérophiles appartenant aux éléments floristiques voisins, ce qui a en particulier permis l'extension de la 'randflora' africaine, mais aussi de nombreux éléments de souche mésogéenne où l'endémisme dépasse rarement l'échelon spécifique, sauf sur les marges sahariennes nord-occidentales climatiquement moins hostiles, où sont présents, mais pas toujours localisés, 14 des 15 genres endémiques du Sahara.

2.1.4 L'ensemble oro-mésogéen

La surrection de hautes chaînes, de l'Atlas à l'Himalaya, surrection qui s'est poursuivie durant le Pliocène, voire le Pléistocène, a déterminé, l'individualisation de flores particulières, dont l'histoire est complexe. Cette flore orophile s'est constituée d'éléments autochtones, mais a bénéficié d'importants apports à l'occasion des périodes glaciaires. L'ensemble oro-mésogéen est formé d'un fond floristique commun avec apparition de nombreux phénomènes d'endémo-vicariance particulièrement perceptible sur les chaînes actuellement soumises à un climat méditerranéen (Atlas — Taurus — Liban — Himalaya occidental). Nous en avons indiqué de nombreux exemples (Quézel, 1957-1978) et notamment ceux des genres *Abies*, *Asperula*, *Berberis*, *Cedrus*, *Cotoneaster*, *Cerasus*, *Dracocephalum*, *Juniperus*, *Lonicera*, *Papaver*, *Silene*, etc. Pour des raisons climatiques mais aussi biogéographiques, c'est au niveau de cette flore que divers taxa plus spécifiquement Irano-Touraniens ont pu persister: *Artemisia*, *Astragalus*, *Scutellaria*, *Onosma*. Bien évidemment la flore autochtone planitiaire a fourni de nombreux éléments, mais il faut signaler l'absence de genres endémiques orophiles, du moins sur les monts Atlas, alors que l'endémisme spécifique y atteint environ 25%. Sa mise en place préglaciaire est évidente.

2.2 Le complexe septentrional

Il réunit divers ensembles de valeur historique et biogéographique très différente, individualisés sur le bloc Laurasien et échappant aujourd'hui aux contraintes climatiques méditerranéennes.

2.2.1 L'ensemble septentrional mésotherme

Nous réunissons dans ce groupe (Quézel, Gams & Gruber, 1980) une flore caractéristique de climats perhumides tempérés voire tempérés chauds, de souche Laurasienne évidente, qui a joué un rôle de premier plan dans la constitution des flores préglaciaires dans toute la région méditerranéenne et en Afrique du Nord, notamment au Pliocène (Arambourg, Arènes & Depape, 1953; Van Campo *et al.*, 1965-1968; Axelrod, 1973).

Les familles suivantes sont en particulier à citer: Taxodiacées, Juglandacées, Hammamélidacées, Platanacées. Si cet élément, qui a fort mal supporté les modifications climatiques pléistocènes, a pratiquement disparu du Maghreb, il y a toutefois laissé quelques vestiges *Epimedium*, *Laurocerasus*, *Paeonia* et *Chrysosplenium dubium*.

2.2.2 L'ensemble septentrional microtherme

Il est constitué par des taxa essentiellement liés, en Afrique septentrionale, aux milieux humides et montagnards. Son arrivée est en grande partie contemporaine des phases pluviales quaternaires et on peut lui rapporter divers représentants des genres *Acer*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Ulmus* et de nombreux éléments herbacés (Quézel, 1978); l'endémisme y est absent ou atteint tout au plus le niveau subsppécifique. Toutefois la présence dans la flore orophile atlasique d'endémiques de haut niveau (sections) dans les genres *Gentiana* et *Draba* doit faire envisager les possibilités d'une origine plus ancienne. L'existence au Tibesti (Quézel, 1958) de quelques éléments endémiques pouvant s'y rattacher (*Asplenium quezelii*, *Helosciadium muratianum*, etc.) pose d'ailleurs le même problème.

2.2.3 Les éléments boréo-alpins

La découverte (Maire, 1924) sur les sommets du Haut Atlas d'espèces et de structures de végétation d'affinité boréo-alpine a été une immense surprise. Rappelons simplement ici qu'une vingtaine de taxons boréo-alpins et une quinzaine d'éléments orophiles européens (Quézel, 1957) y ont été recensés. Leur mise en place est certainement contemporaine des grandes phases glaciaires quaternaires, comme semble le prouver l'absence quasi complète d'endémisme.

3 LES STRUCTURES DE VÉGÉTATION

L'analyse des structures actuelles de végétation en Afrique septentrionale est susceptible de fournir de précieux renseignements sur leur signification historique. Elle confirme en grande partie les conclusions auxquelles conduit l'étude de la flore. Nous avons déjà largement abordé cette question (Quézel, 1978), mais quelques points particuliers méritent toutefois d'être précisés. En effet, les interprétations biogéographiques fournies ci-dessus, ont été établies en fonction de l'origine historique des taxons. Actuellement, ces divers ensembles et spécialement les plus anciens, sont confondus au niveau des grandes structures de végétation imposées par le climat. Si l'on s'en tient aux critères physiologiques (Quézel, 1974), quelques faits restent cependant à souligner.

- à l'étage thermoméditerranéen, les essences dominantes sont pratiquement toutes des éléments anciens de souche méridionale et à feuilles sempervirentes (*Ceratonia*, *Chamaerops*, *Maytenus*, *Myrtus*, *Olea*, *Nerium*, *Pistacia*, *Rhus*, *Tetraclinis*, etc.).
- à l'étage mésoméditerranéen dominant au contraire les éléments sclérophylles autochtones (*Arbutus*, *Cupressus*, *Quercus*), sans que les lignées méridionales n'aient totalement disparu (*Jasminum*, *Phillyrea*, *Viburnum*).
- au contraire, à l'étage supraméditerranéen, la végétation de type caducifolié accuse une origine septentrionale (Chênes caducifoliés, *Acer*, *Fraxinus*, *Tilia*, *Ulmus*, etc.).
- la végétation de l'étage montagnard méditerranéen est presque exclusivement constituée par des éléments autochtones (Sapins méditerranéens, *Cedrus*, *Juniperus* arborescents, *Pinus* spp.).
- enfin, à l'étage oroméditerranéen, la végétation est encore essentiellement de souche autochtone, enrichie d'éléments Irano-Touraniens en ambiance xérique, voire d'éléments septentrionaux en ambiance hygrophile.

Pour des raisons écologiques évidentes, la flore Saharo-Arabe reste liée au climat saharien, alors que les influences Irano-Touraniennes sont perceptibles surtout en climat aride (steppique) froid.

Quelques précisions peuvent encore être ajoutées: ainsi, la 'randflora' présente au Sahara devient dominante à l'étage inframéditerranéen défini essentiellement par les *Euphorbia* cactoïdes et présents aux Canaries et au Maroc sud-occidental, sous un climat aride chaud, à humidité atmosphérique élevée. La laurisilve, structure de végétation largement représentée en région méditerranéenne au Mio-Pliocène (Roiron, 1979; Suc, 1980; Bessedik, 1981), a pratiquement disparu du continent africain* à la suite des cataclysmes climatiques quaternaires. Elle a persisté par contre aux Canaries, où elle reste liée à un climat humide chaud à nébulosité élevée. Pour les mêmes raisons, l'ensemble septentrional mésotherme a été lui aussi presque totalement éliminé du Maghreb.

Il est intéressant d'évoquer en conclusion, l'exemple fourni actuellement par les Canaries, où les contraintes climatiques ont peu varié depuis le Pliocène. Ces îles océaniques, dont le peuplement n'a pu s'effectuer que par transport hydrochore ou zoochore de diaspores, permettent en effet de retracer de façon synthétique l'histoire du peuplement végétal de l'Afrique du Nord. Les grands ensembles biogéographiques, malgré l'exiguïté du territoire, sont particulièrement aisés à appréhender et déterminent même des paysages très spécifiques en fonction des critères bioclimatiques. Il ne faut pas oublier cependant que ce type de colonisation n'a pas permis le transport efficace sur ces îles de graines lourdes ou fragiles (Cupulifères et Juglandacées en particulier).

En ambiance thermique (m, Emberger, 1930 > 5°C) apparaissent, en fonction des précipitations ou plus exactement du bilan hydrique, des structures de végétation fort différentes:

- sous climat humide c'est la laurisilve, reflet au moins partiel de la forêt thermo-hygrophile méditerranéenne Mio-Pliocène.
- sous climat semi-aride ce sont des formations de type thermoméditerranéen typique (brousse à *Olea-Lentiscus*).
- sous climat aride s'installe au contraire une végétation de type africain, où dominent largement, du moins du point de vue physiologique, les représentants de la 'randflora'.
- sous climat désertique enfin, sur les îles orientales, apparaît une végétation de type Saharo-Arabe.

En ambiance fraîche voire tempérée (0°C > m < 5°C), la végétation est celle d'un étage mésoméditerranéen sub-humide (*Pinus canariensis* avec en sous-bois matorrals à *Adenocarpus*, *Cistus*, *Sideritis*, *Teline*, etc.).

En ambiance froide et très froide (m < 0°C), la végétation supraforestière trouve surtout des affinités avec la flore orophile atlasique de type semi-aride à Génistées arbustives.

Soulignons en terminant que si ce schéma reste significatif dans ses grandes lignes, il ne tient pas compte des phénomènes intenses de spéciation qui se sont manifestés sur ces îles et qui en ont singulièrement accru l'individualité floristique.

BIBLIOGRAPHIE

- ARAMBOURG, C., ARÈNES, J. & DEPAPE, G., 1953. Contribution à l'étude des flores fossiles d'Afrique du Nord. *Arch. Mus. natn. Hist. nat.*, Paris, Sér. 7,2: 1-81.
- AUBREVILLE, A., 1949. Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale. *Soc. Edit. Geogr. Marit. et Colonn.* p. 99. Paris.
- AXELROD, D. I., 1973. History of the Mediterranean Ecosystem in California. In Di Castri & Mooney, *Mediterranean type ecosystems, origina and structure*: 225-283 London: Chapman & Hall.
- AXELROD, D. I. & RAVEN, P., 1978. Late Cretaceous and Tertiary History of Africa. In M. J. A. Werger, *Biogeography and ecology of southern Africa* 77-130. The Hague: Junk.
- BAZILE-ROBERT E., SUC, J. P. & VERNET, J. L., 1980. Les flores méditerranéennes et l'histoire climatique depuis le Pliocène. *Coll. Fond. Emberger, Montpellier* 9-10 Avril 1.3: 15.
- BESSEDIK, M., 1981. *Recherches palynologiques sur quelques sites du Burdigalien du Midi de la France*. p. 43. Thèse de 3ème cycle Univ. Sc. et Tech. du Languedoc, Montpellier.
- BIJU-DUVAL B. & MONTADERT, L., 1977. Structural history of the Mediterranean Basin. *Proceedings International Symposium, Split, Tecnip edit.* p. 448. Paris.
- BRUNNEAU DE MIRÉ, P. & QUÉZEL, P., 1959. Sur la présence de la Bruyère en arbre (*Erica arborea* L.) sur les sommets de l'Emi Koussi (massif du Tibesti). *Bull. Soc. Biogr. Paris* 66-70.
- BURTT, B. L., 1971. From the south: an African view of the floras of western Asia. In P. Davis, P. C. Harper & I. C. Hedge, *Plant life of south-west Asia* 134-149. Aberdeen: Botanical Society of Edinburgh.
- BUTZER, K. W. & HANSEN, C. L., 1968. *Desert and river in Nubia*. pp.584. Madison: University of Wisconsin Press.
- DAGET, P., 1977. Le bioclimat méditerranéen: analyse des formes climatiques par le système d'Emberger. *Vegetatio* 34: 87-104.

* *Laurus azoricus* vient toutefois d'être trouvé dans l'Atlas de Ksiba au Maroc (Barbero, Benabid, Peyre & Quézel, 1980).

416 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

- EMBERGER, L., 1930. La végétation de la région méditerranéenne. Essai d'une classification des groupements végétaux. *Revue gén. Bot.* 42: 641-662, 705-721.
- GOLDBLATT, P., 1978. An analysis of the flora of southern Africa. Its characteristics, relationships and origins. *Ann. Mo. bot. Gdn* 65: 369-436.
- HEDBERG, O., 1965. Afroalpine flora elements. *Webbia* 19: 519-529.
- MAIRE, R., 1924. Etude sur la flore et la végétation du Grand Atlas et du Moyen Atlas marocains. *Mém. Soc. Hist. nat., Maroc.* 7: 220.
- MALEY, J., 1980. Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique, leurs conséquences sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In H. Faure & M. A. J. Williams, *The Sahara and the Nile* 63-86. Rotterdam: Balkema.
- MONOD, T., 1951. Biologie des régions arides. *Basses écol. Regen. Veg. zones arides, Paris:* 33-34.
- OZENDA, P., 1975. Sur les étages de végétation dans les montagnes du bassin méditerranéen. *Docum. Cartogr. Econ.* 16: 1-32.
- QUÉZEL, P., 1957. *Peuplement végétal des hautes montagnes de l'Afrique du Nord.* pp. 463. Paris: Lechevalier.
- QUÉZEL, P., 1958. Mission botanique au Tibesti. *Mem. Inst. Rech. sahar.*, 4: 357.
- QUÉZEL, P., 1965. *La végétation du Sahara du Tchad à la Mauritanie* pp. 333. Stuttgart: Vischer Verlag.
- QUÉZEL, P., 1974. *Les forêts du pourtour méditerranéen.* Notes tech. MAB 2, UNESCO. 9-34. Paris.
- QUÉZEL, P., 1978. Analysis of the flora of Mediterranean and Saharan Africa. *Ann. Mo. bot. Gdn* 65: 479-534.
- QUÉZEL, P., BARBERO, M., BONIN, G & LOISEL, R., 1980. Essai de corrélation phytosociologique et bioclimatique entre quelques structures actuelles et passées de la végétation méditerranéenne. In Colloque Fondation Louis Emberger, Montpellier 9-10 Avril 1980, *La mise en place, l'évolution et la caractérisation de la flore et de la végétation circumméditerranéenne Naturalia monspel.*, numéro spécial.
- QUÉZEL, P., GAMISANS, J. & GRUBER, M., 1980. Biogéographie et mise en place des flores méditerranéennes. *Coll. Fond. Emberger, Montpellier* 9-10 Avril 1980 1,4: 17.
- QUÉZEL, P. & MARTINEZ, C., 1961. Le dernier pluvial au Sahara central. *Libyca, Alger* 6-7: 211-227.
- RAVEN, P., 1972. Plant species disjunction, a summary, *Ann. Mo. bot. Gdn* 59: 234-246.
- RAVEN, P., 1973. The evolution of mediterranean flora. In Di Castri & Mooney, *Mediterranean type ecosystems.* Berlin: Springer Verlag. 213-224.
- ROGNON, P., 1976. Essai d'interprétation des variations climatiques au Sahara depuis 40 000 ans. *Revue Géogr. phys. Geol. dyn.* 18: 251-282.
- ROIRON, P., 1979. Recherches sur les flores Plio-Quaternaires méditerranéennes: la macroflore de Pichegru près de St-Gilles (Gard). pp. 221. Thèse 3ème cycle. Univ. Sc. et Tech. du Languedoc, Montpellier.
- SUC, J. P., 1980a. Aperçu sur la végétation et le climat des régions méditerranéennes d'Europe occidentale au Pliocène et au Pléistocène inférieur d'après l'analyse pollinique. *Mem. Mus. Nat. Phys. Nat.* In press.
- SUC, J. P., 1980b. *Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur 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).* Thèse ès-Sciences, Univ. Sc. et Tech. du Languedoc, Montpellier.
- VAN CAMPO, M., COHEN, J., GUINET, P & ROGNON, P., 1965. Contribution à l'étude de peuplement végétal quaternaire des montagnes sahariennes. *Pollen Spores* 7: 361-371.
- VAN CAMPO, M., GUINET, P. & COHEN, J., 1968. Fossil pollen from late Tertiary and middle Pleistocene deposits of the Kurkur oasis. In K. W. Butzer & C. L. Hansen, *Desert and river in Nubia* 515-520. Madison: University of Wisconsin Press.
- WALTER H. & STRAKA, H., 1970. *Arealkunde.* p. 478. Stuttgart: Verslag Eugen Ulmer.

Aspects of the phytogeography of African Pteridophyta

E. A. C. L. E. SCHELPE*

ABSTRACT

A diversity of distribution patterns exhibited by African pteridophytes on intercontinental and continental scales are presented. Occasional random dispersal among the Pteridophyta over long distances is accepted. The ecological importance of the gametophyte phase is inferred. Future progress in the elucidation of African fern phytogeography will require a broader alpha-taxonomic pan-African base and the plotting of many more distribution maps.

RÉSUMÉ

ASPECTS DE LA PHYTOGÉOGRAPHIE DES PTÉRIDOPHYTES AFRICAINS

Une diversité de modes de distribution montrée par les ptéridophytes africains sur des échelles intercontinentales et continentales est présentée. Une dispersion occasionnelle due au hasard parmi les Ptéridophytes sur de longues distances est acceptée. L'importance écologique de la phase gamétophyte est présumée. Les progrès à réaliser dans la connaissance de la phytogéographie des fougères africaines nécessiteront une base pan-africaine alpha-taxonomique plus vaste ainsi que l'établissement de beaucoup plus de cartes de distribution.

INTRODUCTION

Although the spores of pteridophytes are small in comparison to the seeds of most angiosperms and could be liable to widespread dispersal by wind, many African pteridophytes exhibit distribution patterns similar to those of some African angiosperms. As in angiosperms there are endemic species in various habitats and in various regions. At the other extreme there are pantropic fern species as well as those occurring in two continents.

Phytogeographic concepts are immediately suspect unless there are sound taxonomic data bases. There are few critical world wide revisions of pteridophyte genera; consequently the data presented and used in this paper has been investigated and evaluated by the author.

DISTRIBUTION PATTERNS OF SOME WORLD-WIDE SPECIES COMPLEXES

Dryopteris wallichiana is a large and conspicuous fern confined to mountain habitats in many parts of the world. It has a distribution ranging through the Himalayas and high mountains of Sri Lanka, south east Asia, the Hawaiian islands and the mountains of central America and along the Andes. In the African region, it is only known from Inyangani Mountain in Zimbabwe in the shade of *Widdringtonia* sp. and the highest mountain in Madagascar; it is absent from the high mountains of east tropical Africa.

A different distribution pattern is exhibited by the predominantly temperate *Asplenium trichomanes* complex. It is widely distributed in temperate south America, Europe, eastern Asia, South Africa and temperate Australia; it is apparently absent from temperate South America and the east tropical African mountains. Yet another pattern is shown by the *Hymenophyllum tunbridgense* complex, which is apparently absent from North America and Asia.

One even more puzzling distribution pattern is that exhibited by the *Polypodium vulgare* complex which is widely distributed in the northern hemisphere but which is only represented in the southern hemisphere in South Africa and on Kerguelen Island in the Indian Ocean. Other species, such as *Doryopteris concolor*, are virtually confined to the southern hemisphere.

SOME OTHER INTERCONTINENTAL DISTRIBUTION PATTERNS

The *Polypodium polypodioides* complex is widespread in the Americas and is represented in south and east Africa by *P. polypodioides* subsp. *ecklonii*. *Asplenium platyneuron* exhibits a similar but more restricted range in eastern North America and South Africa. *Woodsia montevidensis* which is widespread in South America is confined in Africa to the Natal Drakensberg. Conversely, *Cyathea capensis*, which is widespread in southern Africa, is restricted in South America to a small area in south eastern Brazil. Among the strictly tropical species common to the Americas and Africa, it is interesting to note comparable wide variation in frond dissection in the South American and west African populations of *Ctenitis protensa*.

A number of African fern species also occur in Asia. Some, such as *Nephrolepis acutifolia* and *Lindsaea odorata*, are widespread in south east Asia but are only known from a few localities in tropical Africa and the Mascarene Islands. Others can be regarded as African species with outliers in Asia; an example is *Pellaea angulosa* from East Africa and the Mascarenes which also occurs in Sri Lanka and the southern tip of India.

Among the more temperate South African ferns, *Todea barbara* is represented by a possibly distinct subspecies in south eastern Australia and New Zealand. At even more southerly latitudes, the cold temperate, south circumpolar *Grammitis poeppigiana* only occurs on the African continent on two high mountain summits near its south western extremity.

* Bolus Herbarium, University of Cape Town, Rondebosch 7700, South Africa.