



HAL
open science

La flore remarquable des Bouches-du-Rhône. Plantes, milieux naturels et paysages

Frédéric Médail

► **To cite this version:**

Frédéric Médail. La flore remarquable des Bouches-du-Rhône. Plantes, milieux naturels et paysages. Mise en place de la flore Approche biogéographique, 2018. hal-01888954

HAL Id: hal-01888954

<https://amu.hal.science/hal-01888954>

Submitted on 5 Oct 2018

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Mise en place de la flore : approche biogéographique

Le botaniste qui passe rapidement des bords de la mer à la Sainte-Baume est émerveillé de trouver un contraste aussi tranché entre la végétation africaine, qu'il vient de laisser, et celle qu'il rencontre dans ce bois, à près de 1000 mètres d'élévation.

Alphonse Derbès, *Aperçu général sur la végétation des Bouches-du-Rhône* [in Castagne, 1862].

INTRODUCTION

Comprendre l'origine et l'organisation actuelle de la biodiversité d'un territoire donné, nécessite de conduire divers types d'analyses biogéographiques. Celles-ci vont pouvoir fournir des éclairages sur les spécificités des assemblages d'espèces, des taxons eux-mêmes ou de leurs diverses populations considérées à l'échelle de l'aire totale de distribution. Ainsi, « *la biogéographie peut être définie comme l'étude spatio-temporelle des diversités biologiques et de leur régulation dans des milieux hétérogènes et changeants* » [Blondel, 1986].

Il faut donc bien être conscient des limites théoriques et pratiques d'une « approche » restreinte à une entité purement administrative, comme l'est un département français ! Le fameux biogéographe Charles Flahault (1852-1935), professeur à l'université de Montpellier, pourfendait déjà cette « biogéographie administrative » au profit d'analyses basées sur la notion de « groupements végétaux » spécifiques d'une région climatique donnée. Dans son œuvre de synthèse, *La distribution géographique des végétaux dans la région méditerranéenne française* écrite en 1897 mais seulement publiée à titre posthume quarante ans plus tard [Flahault, 1937], il insiste sur les efforts de synthèse à réaliser en s'affranchissant de limites géographiques purement administratives qui sont « *arbitraires, irrationnelles, déterminées par des considérations étrangères à la science* ». Dans sa préface à la *Flore de la France* de Coste (1901), Flahault déplore aussi la tradition purement descriptive des botanistes français : « *ils auraient été conduits à rechercher les conditions qui déterminent leur répartition et leurs associations. Les plantes eussent été pour eux autre chose que des unités spécifiques, elles seraient devenues en même temps des unités phytogéographiques. La connaissance des unités phytogéographiques aurait, plus sûrement encore, conduit à la notion des associations végétales et des groupes phytogéographiques* ».

C'est donc seulement avec ces restrictions que l'on peut évoquer les processus expliquant la mise en place de la flore vasculaire du département des Bouches-du-Rhône, une entité qui reste indéfinissable sur le plan biogéographique, même si quelques entités éco-géographiques (massifs et vallée du Rhône notamment) déterminent certaines signatures biogéographiques.

Ce territoire départemental n'a jamais fait l'objet d'une analyse phytogéographique d'ensemble. En effet, on ne trouvera que des indications biogéographiques éparses dans différentes publications, notamment les monographies phytosociologiques élaborées par René Molinier (1899-1975), professeur à la faculté des sciences de Marseille.

Dès lors, ce chapitre vise à dresser un aperçu général de la structure biogéographique de ce secteur de basse Provence en discutant des processus à l'origine de la mise en place de cette flore. Il comporte d'abord une partie relative à l'histoire biogéographique depuis l'Oligocène (ca. 30 millions d'années), puis une analyse biogéographique des divers éléments floristiques actuels.

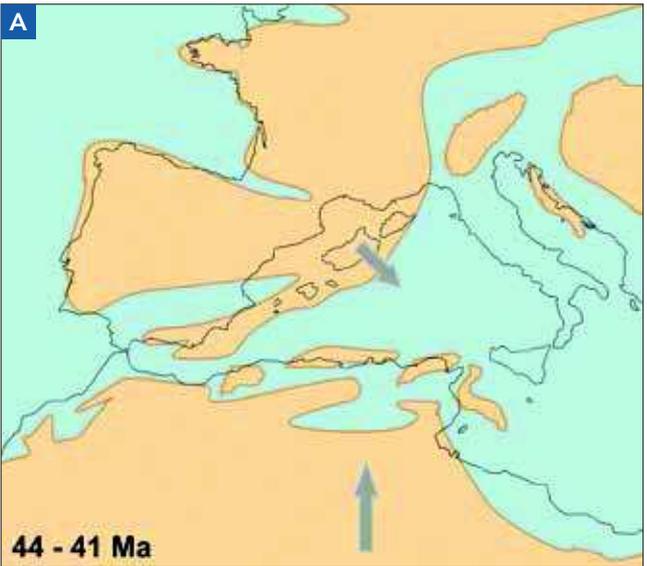
HISTOIRE BIOGÉOGRAPHIQUE

Paysages et flores, de l'Oligocène au Pliocène (34-2,58 Ma)

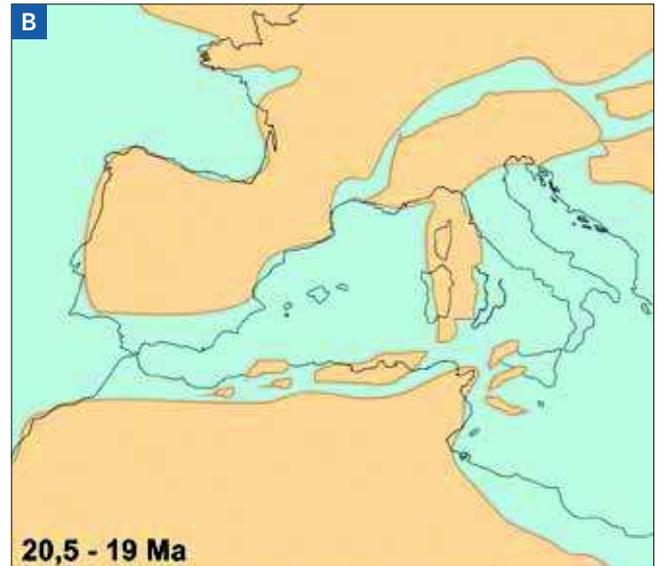
Tout au long du Cénozoïque, la configuration des continents et des océans a été fortement influencée par les mouvements des plaques tectoniques. La mer Méditerranée actuelle est le vestige de l'océan Téthys qui séparait les deux anciens « supercontinents » de la Laurasie et du Gondwana jusqu'à il y a environ 70 millions d'années (Ma). Au Tortonien (10 Ma), elle prend une configuration assez voisine de l'actuelle, en s'isolant de l'Indo-Pacifique.

La région provençale était déjà émergée à l'Éocène (figure 1A) mais on ne dispose pas de données paléobotaniques précises pour cette période. Il faut attendre le début de l'Oligocène (Rupélien, ex Stampien, ca. 34-28 Ma) pour que les dépôts de nature continentale livrent des paléoflores assez riches, notamment dans le bassin de Marseille (Châteauneuf & Nury, 1995). Les lignites de Saint-Zacharie comportent une flore composée de conifères (*Pinus* et *Cathaya*, Cupressaceae, Taxodiaceae) et de Ptéridophytes (Gleicheniaceae, Polypodiaceae, Schizaeceae), et de nombreuses spermatophytes mégathermes [Araliaceae, Arecaceae, Clethraceae, Cyrillaceae, Hamamelidaceae, Myricaceae, Rhamnaceae, Restionaceae, Sapotaceae] caractéristiques des climats tropicaux chauds et humides de l'actuel. L'étude de la formation des Camoins suggère un paysage palustre avec une forêt de *Sequoia* et *Carya*, associés à des Hamamelidaceae, Sapotaceae, Ebenaceae, etc. Les données polliniques de Saint-Zacharie, mais aussi de Saint-Marcel (Marseille), des Camoins et de Peypin montrent par ailleurs la présence concomitante d'une flore de ligneux méso-microthermes (*Abies*, *Acer*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Picea*, *Ulmus*, *Tilia*, *Tsuga*).

À la fin de l'Oligocène (Chattien, ca. 28-23 Ma), la flore de basse Provence comporte d'abord deux principaux ensembles, une forêt de conifères et une végétation hygrophile et palustre, puis au Chattien terminal « *la forêt mésotherme se développe en même temps que la végétation thermophile et xérophile* » [Châteauneuf & Nury, 1995]. Vers 26 millions d'années, les riches assemblages de macrorestes végétaux du bassin d'Aix-en-Provence – l'« *une des localités fossilifères les plus remarquables du Cénozoïque européen* » [Gaudant et al., 2017] – montrent l'expansion de la forêt méso- et mégatherme au détriment de l'étage montagnard à conifères. Il existait alors un vaste lagon oligohalin puis saumâtre, temporairement connecté à la mer, qui s'étendait jusqu'à Manosque. Dans ses eaux, vivaient de nombreux poissons tropicaux (ex. Cyprinidae), alligators, tortues et dugongs. La flore aquatique comportait des Hydrocharitaceae (*Vallisneria*), Nymphaeaceae (*Anoetomeria*, *Nymphaea*) et Potamogetonaceae (*Potamogeton*). Plus remarquable était la flore terrestre, étudiée en détail par le fameux paléobotaniste provençal Gaston de Saporta (1879). Elle était caractéristique d'une forêt tropicale structurée par les palmiers (*Flabellaria*, *Calamus*), dragonniers (*Dracaena*) et bananiers (figure 2), avec des ligneux tels que *Bombax*, *Caesalpinia*, *Catalpa*, *Celastrus*, *Ficus*, *Diospyros*, *Laurus*, *Magnolia*, *Mimosa*, *Myrtus*, *Rhamnus*, *Zygophyllum*, *Ziziphus*. Un peu plus en altitude, persistait un « *étage montagnard à conifères* » composé de divers *Pinus*, *Cataya*, *Picea*, *Abies*, *Callitris*, *Juniperus*, *Podocarpus*, *Tsuga*, *Cedrus*.



Source : J.-P. Suc, in Noble & Diadema, 2011



Source : J.-P. Suc, in Noble & Diadema, 2011

Figure 1 : cartes paléogéographiques du bassin méditerranéen centro-occidental :

A. durant l'Éocène moyen (ca. 44-41 Ma), B. durant le Miocène (ca. 20 Ma). Les flèches représentent les mouvements tectoniques.

Le climat de basse Provence durant tout l'Oligocène paraît se caractériser par « un régime tropical à tendance fraîche, à saisons très contrastées, à régime de mousson d'été, à forte nébulosité l'hiver pendant la saison sèche. Les moyennes des températures annuelles devaient se situer entre 18 et 22 °C. Les températures hivernales pouvaient descendre en dessous de 10 °C pendant un mois ou deux. Ceci est confirmé par l'absence de mangrove typique » (Châteauneuf & Nury, 1995).

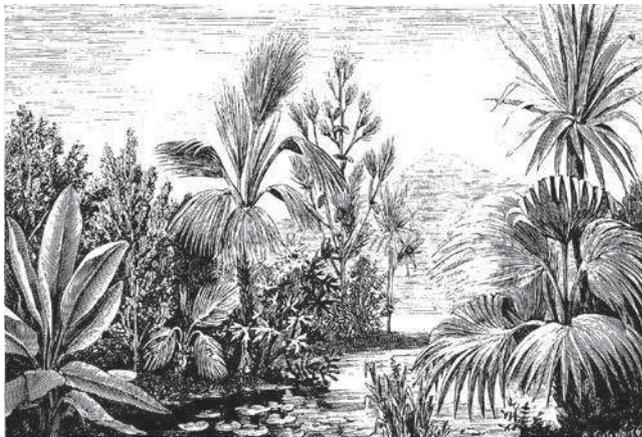


Figure 2 : « Vue idéale des bords du lac d'Aix, à l'époque de la formation des gypses », c'est-à-dire à l'Oligocène terminal, vers 25 millions d'années, d'après la reconstitution réalisée par le paléobotaniste provençal Gaston de Saporta dans son ouvrage *Le monde des plantes avant l'apparition de l'homme* (de Saporta, 1879).

S'il existait à l'Oligocène quelques éléments (genres) ancestraux de taxons méditerranéens actuels (ex. *Laurus*, *Myrtus*, *Nerium*, *Pistacia*, *Rhamnus*, *Quercus*), la diversification de cette flore va se réaliser durant le Néogène. C'est en effet à partir du Miocène (entre 23 et 5,33 Ma), et surtout au Pliocène (entre 5,33 et 2,58 Ma) (figure 3B) que vont se diversifier bon nombre de végétaux structurant les écosystèmes (pins, chênes, oliviers, filaires, cistes, etc.) et qui imposent la réalité d'une végétation, au moins localisée, de type méditerranéen. Des événements paléogéographiques importants, notamment la dislocation à partir du Miocène inférieur du bloc continental protoligure (figure 1B), suivie de la migration des diverses microplaques formées, à l'origine de la Corse, de la Sardaigne,

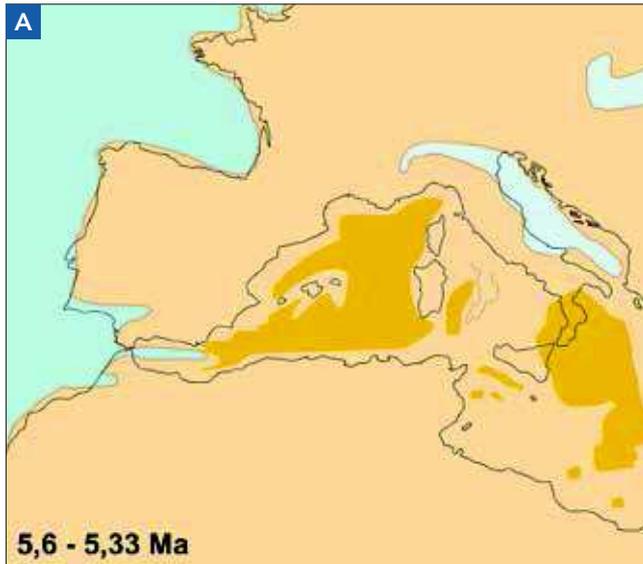


F. Médail

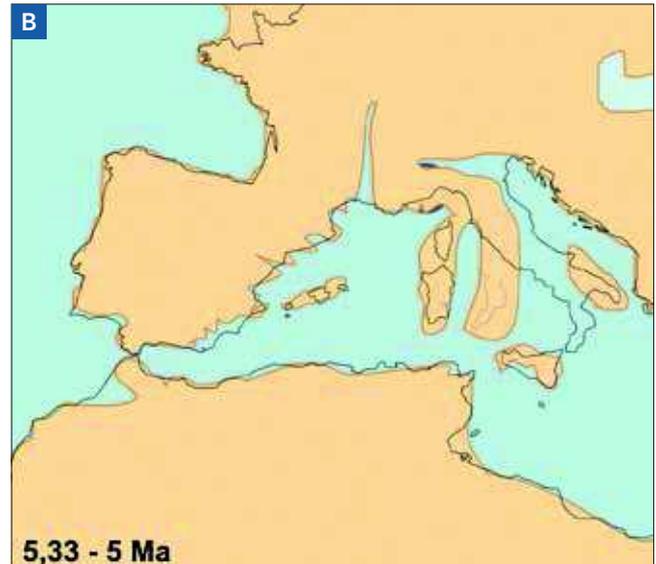


F. Médail

La laurisylve de l'île Madère, une forêt sous climat chaud et humide (ombrophile) composée d'arbres à larges feuilles sclérophylles (espèces dites laurifoliées), un proche analogue des forêts de l'Oligocène-Miocène de Provence ?



Source : J.-P. Suc, in Noble & Diadema, 2011



Source : J.-P. Suc, in Noble & Diadema, 2011

Figure 3 : cartes paléogéographiques du bassin méditerranéen centro-occidental :

A. durant la crise de salinité du Messinien, avec l'assèchement quasi total des bassins profonds (zones en orange) (ca. 5,5 Ma), B. au début du Pliocène (ca. 5 Ma).

des Baléares orientales, des Maures et des Pyrénées-Orientales expliquent certaines distributions tyrrhéniennes actuelles (cf. *infra*).

Un autre événement paléogéographique d'importance se réfère à la crise de salinité du Messinien (entre 5,96 et 5,33 Ma), consécutive à la fermeture du détroit de Gibraltar (figure 3A). Elle a engendré un assèchement presque complet de la Méditerranée d'où l'existence de nombreux ponts terrestres qui ont facilité les dispersions de diverses espèces. Puis, entre 3,5 et 2,4 millions d'années, se met en place le climat méditerranéen proprement dit, avec un renforcement du contraste saisonnier et un abaissement des températures hivernales, conditions qui ont favorisé de nouvelles diversifications d'espèces ou de lignées génétiques, mais aussi l'extinction des ultimes éléments thermophiles mégathermes.

Les changements environnementaux du Quaternaire

Durant le Quaternaire, qui débute il y a environ 2,6 millions d'années, le climat global connaît une succession de cycles de forts refroidissements (les épisodes glaciaires) longs de 90 000–100 000 ans, qui ont alterné avec des phases de réchauffement (les épisodes interglaciaires).

Ces cycles glaciaires – interglaciaires ont joué un rôle important dans la distribution actuelle de la biodiversité terrestre en conduisant à des extinctions, à des migrations ou à des persurances locales dans des territoires refuges, conjointement à la réduction de l'aire de distribution des espèces concernées. Les conséquences biogéographiques majeures ont eu lieu lors des événements climatiques les plus sévères, notamment les grandes glaciations. L'impact de ces dernières sur la biodiversité dépend des exigences écologiques propres à chaque espèce mais aussi de la situation géographique ou microtopographique des différentes populations.

Flore des travertins quaternaires

Quelle était la végétation au début du Quaternaire (Pléistocène inférieur) en basse Provence? Si l'on ne dispose pas de séquences anciennes permettant de reconstituer les paysages végétaux sur la base des pollens fossiles, des indications précieuses sont fournies grâce aux riches flores de macrorestes végétaux piégés dans les séquences sédimentaires des nombreux travertins. Formés principalement lors des épisodes climatiques les plus tempérés,

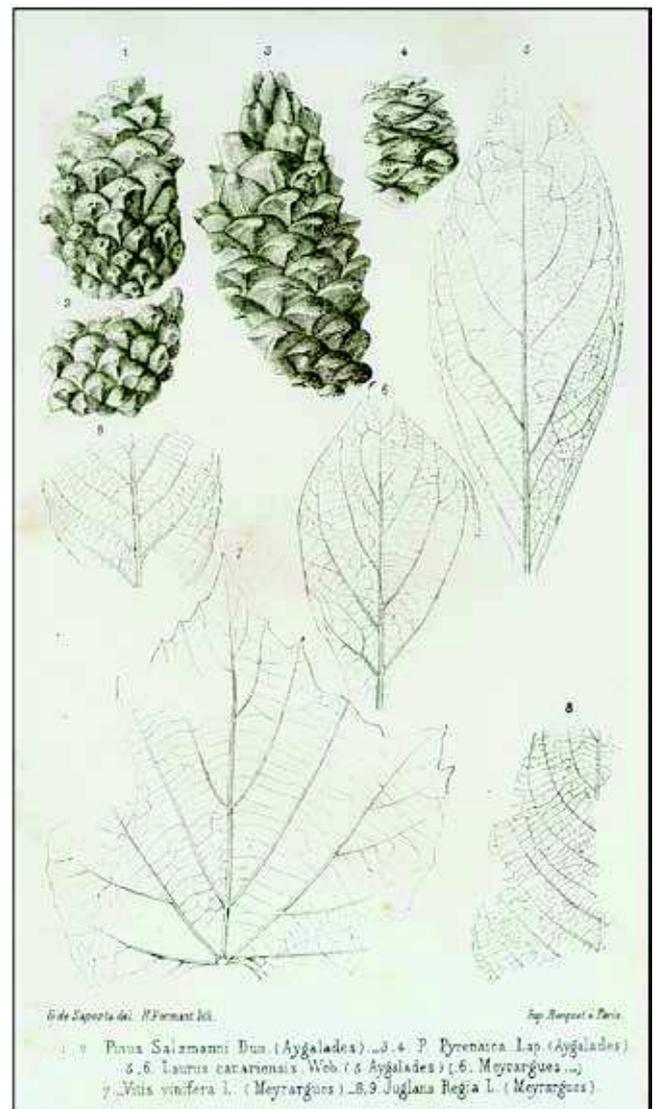


Figure 4 : planche extraite de la synthèse de Gaston de Saporta (1867) *Sur la flore des tufs quaternaires en Provence*, montrant divers ligneux remarquables sur le plan biogéographique aujourd'hui disparus de la région (1-4 : pin de Salzman; 5-6 : laurier des Canaries; 8-9 : noyer) ou dont l'indigénat des populations sauvages est questionné (7 : vigne sauvage).

Tableau 1 : bilan synthétique des différentes espèces végétales identifiées dans les travertins des Bouches-du-Rhône datant du Quaternaire : les taxons en gras correspondent aux végétaux anciennement présents mais disparus de nos jours à l'état naturel ; les taxons soulignés se réfèrent aux végétaux dont l'indigénat a été souvent discuté mais qui peuvent être considérés comme indigènes dans le département (même si tout ou partie de ces populations ont pu être détruites par l'homme ultérieurement).

Sites	Datations (dates calibrées, en âge avant le présent)	Flores fossiles (macrorestes d'empreintes foliaires)	Références
Basse vallée de l'Huveaune (Saint-Marcel / La Valentine) N 43°29' – E 5°46' Alt. 125 m	Pliocène / Pléistocène inférieur ?	<i>Chamaerops humilis</i>, <i>Magnolia vasseuri</i>, <i>Nerium oleander</i> <i>Pinus halepensis</i> , <i>Ficus</i> sp., <i>Laurus nobilis</i> , <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Populus nigra</i> , <i>Ribes</i> sp.	Laurent (1932)
Aygalades-La Viste (Marseille) N 43°21' – E 5°21' Alt. 45 m	Pléistocène inférieur (2,58-0,78 Ma)	<i>Laurus canariensis</i>, <i>Magnolia vasseuri</i>, <i>Phoebe barbusana</i>, <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>salzmannii</i> <i>Celtis australis</i> , <i>Ficus carica</i> , <i>Laurus nobilis</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Populus alba</i> , <i>Salix viminalis</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Tilia x europaea</i> , <i>Viburnum tinus</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Acer monspessulanum</i> , <i>Malus sylvestris</i> , <i>Crataegus oxyacantha</i> , <i>Rubus idaeus</i> , <i>Cercis siliquastrum</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Asplenium scolopendrium</i>	de Saporta (1867) Roiron et al. (2013)
Meyrargues N 43°38' – E 5°31' Alt. 230 m	Pléistocène inférieur (période glaciaire du Riss) - Niveau inférieur (170 000 ans) - Niveau supérieur (145 000 ans)	<i>Quercus</i> décidus, <i>Laurus nobilis</i> , <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Smilax aspera</i> <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>salzmannii</i> (cônes) <i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus</i> cf. <i>pubescens</i> , <i>Acer campestre</i> , <i>Fraxinus</i> cf. <i>angustifolia</i> , <i>Salix viminalis</i> , cf. <i>Evonymus europaeus</i> NB : de Saporta (1867) indique aussi parmi les ligneux : <i>Juglans regia</i> , <i>Ulmus campestris</i> , <i>Celtis australis</i> , <i>Populus alba</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Rhus cotinus</i> , <i>Cercis siliquastrum</i> ; le <i>Laurus canariensis</i> correspond en fait à <i>Laurus</i> cf. <i>nobilis</i> (Roiron, 1988).	de Saporta (1867) Roiron (1988) Magnin et al. (1990) Roiron et al. (2013)
Roquevaire N 43°21' – E 5°36' Alt. 172 m	Pléistocène supérieur (Würm pléniglaciaire) 47 400 ans (± 8 500 ans)	<i>Fraxinus ornus</i>, <i>Pinus nigra</i> subsp. <i>salzmannii</i> <i>Acer opalus</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Hedera helix</i>	Otto (1987) D'Anna et al. (1988) Roiron et al. (2013)
Saint-Antonin N 43°31' – E 5°35' Alt. 400 m	Holocène inférieur (10 200-9 960 ans) Holocène moyen (5 780-5 500 ans)	<i>Quercus pubescens</i> (dominant), <i>Acer monspessulanum</i> , <i>Populus alba</i> , <i>Sorbus domestica</i> , <i>Acer opalus</i> , <i>Acer campestre</i> , <i>Cornus sanguinea</i> , <i>Amelanchier ovalis</i> , <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> , <i>Salix</i> spp., <i>Phragmites communis</i> , <i>Olea europaea</i> , <i>Buxus sempervirens</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Fraxinus angustifolia</i> subsp. <i>oxycarpa</i> <i>Quercus</i> décidus, <i>Acer campestre</i> , <i>Juniperus</i> sp., <i>Pinus halepensis</i>	Ali et al. (2003) Roiron et al. (2004)
Haute vallée de l'Huveaune (Auriol, Pont de Joux) N 43°36' – E 5°61' Alt. 195 m	Holocène moyen (Post-Würm) (8 000 ± 150-4 085 ± 220 ans)	<i>Pinus halepensis</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Vitis vinifera</i> subsp. <i>sylvestris</i> , <i>Fraxinus angustifolia</i> subsp. <i>oxycarpa</i> , <i>Salix</i> cf. <i>capraea</i> ; plus rarement : <i>Acer monspessulanum</i> , <i>Acer campestre</i> , <i>Acer opalus</i> , <i>Prunus spinosa</i> , <i>Sorbus torminalis</i> , <i>Laurus</i> cf. <i>nobilis</i> , <i>Alnus glutinosa</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Populus alba</i> , <i>Ficus carica</i> , <i>Ulmus minor</i> , <i>Juniperus communis</i>	de Saporta (1867) Bonifay & Molinier (1955) D'Anna et al. (1988)

notamment les interglaciaires, ils sont caractéristiques des milieux fluviatiles en région karstique (ex. Vaudour, 1994).

Les flores de ces travertins ou tufs ont été localement étudiées dès le XIX^e siècle par le paléobotaniste Gaston de Saporta (1823-1895) ; il en dresse une première synthèse (de Saporta, 1867) (figure 4) qui sera complétée par ses riches travaux ultérieurs, puis plus ponctuellement par ceux de A.-F. Marion et L. Laurent. Certes, il conviendrait de reprendre en détail ces études qui souffrent de

nombreuses incertitudes stratigraphiques et de l'absence de cadre chronologique robuste. Certains sites ont toutefois fait l'objet de recherches plus récentes (tableau 1), ce qui permet de dégager les principales tendances dans l'évolution de la flore depuis le Pléistocène inférieur.

Les travertins les plus anciens, situés en périphérie du centre de Marseille (Aygalades, Saint-Marcel, La Valentine), comportent encore une flore avec quelques éléments archaïques. Certains

(*Laurus canariensis*, *Phoebe barbusana*) sont caractéristiques de la laurisylve humide actuelle présente sur les îles de Macaronésie, d'autres le sont de l'étage de végétation thermo-méditerranéen surtout présent au sud de la Méditerranée, avec le palmier-nain (*Chamaerops humilis*) et le laurier-rose (*Nerium oleander*). Il faut signaler la présence a priori «tardive» d'un magnolia (*Magnolia vasseuri*), «dont les axes floraux sont d'une merveilleuse conservation, et accompagnés de nombreuses feuilles» [Laurent, 1932], qui se rapprocherait des magnolias américains selon cet auteur, mais dont la valeur biostratigraphique, datant peut être du Néogène, reste à préciser. La faune vertébrée comprend l'éléphant à défenses droites (*Palaeoloxodon antiquus*), tandis que la riche malacofaune des travertins de La Viste (Marseille) suggère durant le Pléistocène inférieur (ca. 1,7 Ma) un environnement ayant «un cachet typiquement méditerranéen, xéothermique même, et comparables à certaines associations actuelles du littoral» [Dubar & Magnin, 1992].

La tendance climatique générale au refroidissement, qui se manifeste en Méditerranée depuis 2,4 millions d'années, va entraîner l'extinction locale des végétaux les plus thermophiles indiqués précédemment. Seules vont persister des espèces plus tolérantes au froid ou à l'aridification climatique concomitante. Les deux dernières grandes périodes glaciaires (Riss et Würm *sensu lato*) ont profondément marqué les paysages nord-méditerranéens. Entre ces deux glaciations, un interglaciaire (compris entre 130 000 et 116 000 ans avant le présent) correspond à une période tempérée dont le climat était voisin de l'actuel. Lors du passage interglaciaire-glaciaire, l'augmentation de l'aridité semble précéder la baisse des températures et elle paraît jouer un plus grand rôle que le froid dans la mise en place d'une végétation steppique [Magnin *et al.*, 1990].

Cependant, même une longue période glaciaire comme le Riss ou le Würm a pu être entrecoupée de phases climatiques plus tempérées avec végétation forestière. Dans le cas de la glaciation du Riss, cela a été mis en évidence grâce à l'analyse des travertins de Meyrargues (Magnin *et al.*, 1990) : une première phase datée de 170 000 ans avant le présent se caractérise par

une chênaie caducifoliée thermophile avec le laurier noble, la salsepareille et la vigne sauvage ; vers 145 000 ans, une seconde phase forestière un peu plus fraîche montre la présence d'une chênaie mixte à chêne vert et chêne caducifolié avec l'érable champêtre, et surtout le pin de Salzmann (*Pinus nigra* subsp. *salzmannii*), assemblage qui évoque une forêt actuelle de l'étage supraméditerranéen.

La présence du pin de Salzmann à Meyrargues est très intéressante, mais elle ne constitue pas un cas isolé puisque ce pin, actuellement de distribution ibéro-cévenole, a été aussi relevé dans les travertins des Aygalades à Marseille et de Roquevaire (Roiron *et al.*, 2013) (tableau 1, figure 4). Son extinction est récente en Provence puisque des charbons ont été identifiés dans des niveaux datant de la fin du Tardiglaciaire (ca. 10 000 ans avant le présent à la grotte de Fontbrégoua, Var). Cette disparition est sans doute liée à l'exclusion compétitive par d'autres ligneux (pin d'Alep, chêne vert) qui ont été favorisés par les perturbations anthropiques, l'augmentation des feux et l'accroissement de la sécheresse estivale (Roiron *et al.*, 2013).

Enfin, les macrorestes identifiés dans ces divers sites montrent la persistance locale de certains ligneux dont l'indigénat en Provence est souvent discuté. Les occurrences, au début de l'Holocène, du micocoulier (*Celtis australis*), de l'arbre de Judée (*Cercis siliquastrum*), du figuier (*Ficus carica*), du laurier sauge (*Laurus nobilis*), du pommier sauvage (*Malus sylvestris*), de l'olivier sauvage (*Olea europaea*), du peuplier blanc (*Populus alba*, voir Roiron *et al.*, 2004), du cormier (*Sorbus domestica*), et de la vigne sauvage (*Vitis vinifera* subsp. *sylvestris*) (tableau 1) vont dans le sens de leur présence naturelle dans la région, même si tout ou partie de ces populations ont pu être ultérieurement détruites ou introgressées par des variants domestiqués.

Conséquences de la dernière glaciation du Würm

La glaciation «würmienne» peut être résumée par deux grandes périodes froides et arides, entrecoupées par un épisode plus tempéré autour de 35 000 ans avant le présent ; le dernier maximum glaciaire (LGM) représente la période froide la plus

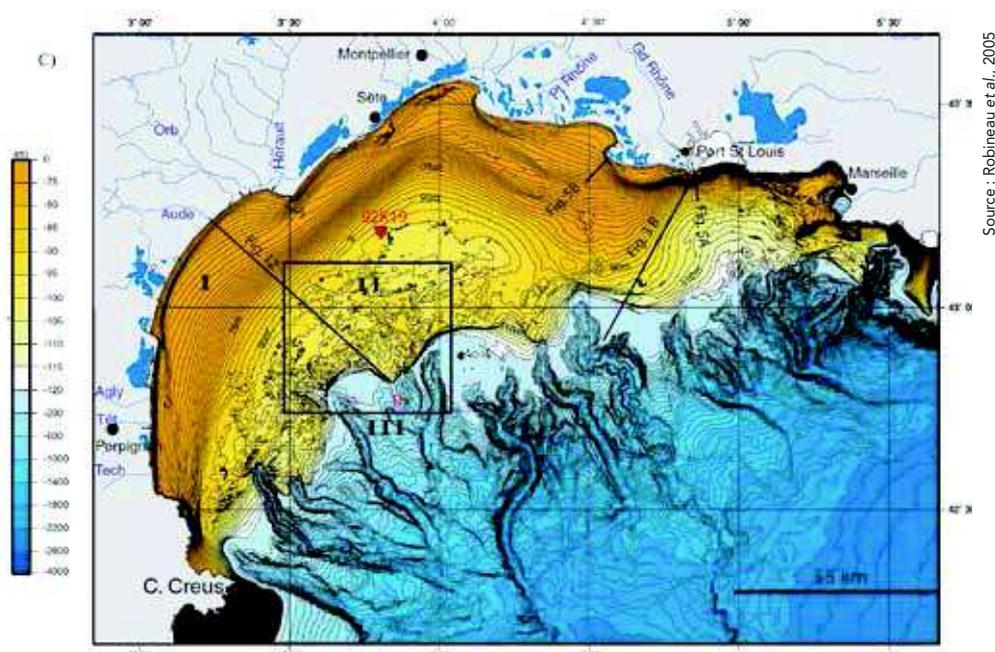


Figure 5 : carte bathymétrique du golfe de Lion ; les isobathes sont représentés tous les 25 m, de 0 à 120 m de profondeur, au-delà, ils sont représentés tous les 50 m.

récente et la plus intense, survenue vers 20000 ans avant le présent. D'imposants glaciers de vallée couvraient alors une grande part de la chaîne alpine. Si ces fronts glaciaires se sont arrêtés à la haute Provence (vallée de la Durance, au seuil de Sisteron et aux environs de Digne et de Castellane), on peut imaginer aisément les puissants refroidissements climatiques que ces imposantes masses de glace ont engendrés en basse Provence, y compris le long du littoral. Ces environnements glaciaires, froids et arides, sont attestés par la présence régionale d'une faune boréo-arctique avec l'antilope saïga et le grand pingouin qui est figuré sur les peintures pariétales de la grotte Cosquer (massif des Calanques).

Le niveau marin était alors environ 120 mètres plus bas que l'actuel ce qui a déterminé une configuration topographique du littoral bien différente de celle qui caractérise de nos jours le golfe du Lion (figure 5). La paléogéographie de ce rivage pourrait avoir facilité certaines « disjonctions » floristiques de l'élément ibéro-provençal (taxons absents des plaines du Languedoc et du Roussillon) ou la différenciation par isolement de certains taxons de ce contingent (cf. *infra*).

De plus, des sols polygonaux, dus à des mouvements de cryoturbation, ont été signalés en Crau, tout comme des coins de glace qui sont « des fentes verticales ouvertes dans le sol gelé qui se remplissaient en été d'éléments fins apportés par le vent » (<http://www.geoglaciare.net>). Ces formations glaciaires en Crau attestent de la sévérité des conditions climatiques locales, et seules des espèces de steppes froides (armoises, éphédras) ont pu alors résister à de telles conditions. Il est aussi plausible que quelques éléments actuels à distribution globale bien plus septentrionale aient pu coloniser l'habitat très particulier des *laurons* de Crau lors de cet ultime glaciaire (cf. *infra*).

Durant ces épisodes glaciaires, les versants sud (adrets) des massifs de basse Provence, notamment dans les Calanques, ont été soumis à des épisodes répétés de fracturation des roches calcaires liés aux forts contrastes thermiques entre le jour et la nuit et entre les saisons. Ces phénomènes ont engendré d'imposants éboulis qui ont pu être colonisés par des végétaux endémiques très spécialisés comme la sabline de Provence (*Arenaria provincialis*) ou la scrophulaire de Provence (*Scrophularia provincialis*), sans doute issus du contingent ancien des orophytes (cf. *infra*). Signalons également la présence du gui nain de Gamby (*Arceuthobium gambyi*) dans les falaises et rocaïlles xériques des Calanques de Marseille; cette espèce parasitant le genévrier rouge (*Juniperus phoenicea* subsp. *phoenicea*) et découverte récemment, n'est connue à ce jour que de Provence et du nord-est de l'Espagne (Fridlender, 2015). De par sa situation géographique littorale et la présence d'une topographie très hétérogène déterminant des micro-habitats contrastés, le massif des Calanques a donc pu jouer le rôle de zone refuge pour certains taxons. Ce massif a ainsi facilité la persistance puis la diversification de certaines lignées génétiques originales comme l'a montré l'étude phylogéographique d'une espèce endémique, la sabline de Provence (voir encadré). Une telle configuration se retrouve dans la majorité des refuges péri-méditerranéens identifiés par les analyses phylogéographiques (Médail & Diadema, 2009).

Sur la base de l'analyse palynologique (pollens fossiles contenus dans les sols) de divers sondages effectués dans les formations tourbeuses de la basse vallée du Rhône par Hélène Triat-Laval (1975, 1978), deux types de refuges pour les végétaux thermophiles ou mésothermes ont été mis en évidence :

- (i) des refuges littoraux localisés sur les côtes rocheuses plus ou moins abruptes, où quelques lignaux méditerranéens thermophiles ont pu persister (accompagnés d'un cortège d'herbacées non identifiables précisément par l'analyse pollinique), comme aux

Histoire biogéographique de la sabline de Provence, une endémique de basse Provence

La phylogéographie de la sabline de Provence (*Arenaria provincialis*, voir p. 204) a été réalisée sur la base de séquences de l'ADN plastidique à hérédité maternelle (voir Pouget *et al.*, 2013; Pouget, 2014). La diversité moléculaire de l'ADN plastidique et la distribution de cette diversité dépendent étroitement de l'histoire des populations, en particulier de la stabilité démographique de celles-ci et du processus lié à leurs migrations.

Un premier résultat inattendu a été la grande diversité moléculaire de l'ADN plastidique (29 haplotypes mis en évidence) de la sabline, indiquant une persistance sur le long terme de ses populations (plusieurs milliers d'années). Un deuxième résultat inattendu à une échelle spatiale aussi fine a été la très forte structure phylogéographique de la sabline de Provence offrant la possibilité de reconstruire l'histoire de ses migrations pour l'ensemble de son aire située entre Marseille (Calanques), la Sainte-Baume et le nord-ouest de Toulon. Cette forte structure peut s'expliquer par une migration à courte distance et par la stabilité des populations fondées. L'expansion de la sabline a commencé à partir de la zone centrale de sa distribution géographique actuelle, située aux environs de Cassis. Depuis cette population ancestrale, les migrations se sont d'abord effectuées dans deux directions, vers l'ouest, colonisant le massif des Calanques, et vers le nord, colonisant le massif de l'Étoile. La population de l'Étoile a poursuivi son expansion vers l'est en colonisant la Sainte-Baume, les environs du Castellet (Var), pour atteindre le bau de Quatre-Ouros au nord-ouest de Toulon. Suite à cette expansion ancienne, il existe maintenant deux lignées bien distinctes chez la sabline de Provence. Séparées par la vallée de l'Huveaune, ces deux lignées se rencontrent ponctuellement au nord du cap Canaille.

La thèse de Sami Youssef (université Aix-Marseille, 2011) a montré que ces deux lignées occupent une niche écologique différente, ce qui soutient, en complément de la phylogéographie, une forte originalité organisée en deux entités éco-géographiques (Youssef *et al.*, 2011). Cet héritage évolutif doit être pris en compte dans la conservation de ce remarquable représentant de la flore provençale.

Des travaux récents de modélisation de la coalescence des séquences d'ADN dans des « populations théoriques », réalisés par Nicolas Le Galliot (Master 1 BEE, université Aix-Marseille, 2017) soutiennent que la divergence entre les deux lignées aurait eu lieu lors de la transition du Pléistocène moyen, il y a environ un million d'années. À partir de cette date, les périodes glaciaires plus longues et plus intenses auraient limité le développement de la forêt favorisant la végétation de milieux ouverts et l'expansion géographique de la sabline. Les modélisations soutiennent également un déclin démographique récent, commencé après la dernière glaciation, et ce déclin serait plus prononcé pour les populations de la lignée nord actuellement en situation de fort isolement dans une matrice paysagère forestière.

Alex Baumel

abords de l'étang de Berre où le filaire est présent au Préboréal et l'olivier dès le Boréal; le développement local précoce d'un chêne sclérophylle, sans doute le chêne kermès, atteste aussi de l'existence de ces refuges thermophiles littoraux;

- (ii) des refuges de basse altitude « situés dans la partie inférieure des paléothalwegs du Rhône et des fleuves côtiers (l'Arc en particulier) » (Triat-Laval, 1978) ont facilité la survie, lors du pléniglaciaire, de divers ligneux mésothermes tels que le chêne pubescent, le noisetier, le hêtre ou le sapin pectiné; ces arbres ont pu bénéficier localement de la « relative douceur thermique liée à la proximité de la mer » et « d'une certaine humidité édaphique compensant pour partie au moins l'aridité générale du climat ».

Ce second type de refuge a disparu de nos jours sous la remontée marine, mais il a pu jouer un rôle de refuge transitoire à la recolonisation post-glaciaire par ces ligneux.

À la fin de la dernière glaciation du Würm, au Tardiglaciaire (Dryas récent), vers 10 000 ans avant le présent, si les glaciers alpins étaient en cours de rétraction, il régnait encore des conditions climatiques froides et arides qui expliquent la présence de paysages ouverts de steppes composées de graminées et armoises (Triat-Laval, 1978; Andrieu-Ponel *et al.*, 2000). Puis à l'Holocène inférieur (ca. 10 000-8 000 ans avant le présent), l'amélioration des conditions climatiques et la proximité de refuges méridionaux, ou de refuges cryptiques localisés à des latitudes ou altitudes un peu plus élevées, expliquent la mise en place précoce d'une chênaie caducifoliée à noisetier mais aussi, l'expansion des pins. À l'Holocène moyen (ca. 8 000-5 000 ans avant le présent), l'optimum climatique et les premiers impacts majeurs de l'homme engendrent la présence de chênes mixtes (« *Quercetum mixtum* »), composées de chênes caducifoliés et sclérophylles et mêlées d'orme, de frêne, de tilleul, d'érables, et riches en noisetier, ou seulement de peuplements dominés par les ligneux sclérophylles (bruyères, filaires, lentisque).

À partir de 5 000 ans avant le présent, l'homme néolithique va modifier de façon profonde les paysages végétaux de basse Provence, en favorisant par ses pratiques agro-sylvo-pastorales les milieux ouverts de pelouses ou de fruticées basses. Mais il existait encore, comme près des marais des Baux, des formations sylvatiques planitiaires dominées par le hêtre, avec le sapin bien présent sur les reliefs proches des Alpilles (Andrieu-Ponel *et al.*, 2000). Les données polliniques de la plupart des sites provençaux montrent en effet la présence de peuplements de sapin ou de hêtre à basse altitude, mais ces peuplements vont par la suite disparaître (hormis la hêtraie de la Sainte-Baume dans le Var), sous le joug combiné de l'action de l'homme et de l'aridification du climat.

ANALYSE BIOGÉOGRAPHIQUE GLOBALE

Richesse spécifique et composition biogéographique de la flore

L'estimation de la richesse floristique du département des Bouches-du-Rhône a évolué depuis le premier bilan de la fin du XIX^e siècle (*Catalogue* de H. Roux 1881), avec l'amélioration progressive des connaissances. Si l'on s'en tient aux seules espèces et sous-espèces (variétés, formes et hybrides exclus), il est possible d'établir le bilan suivant pour la flore indigène et exotique du département (tableau 2).

La flore indigène du département des Bouches-du-Rhône compte actuellement 1 826 espèces et sous-espèces, soit la moitié (50,5 %) des taxons indigènes de la région administrative Provence-Alpes-Côte d'Azur qui comporte 3 615 taxons selon le *Catalogue de la flore vasculaire de la région PACA* (Noble *et al.*, 2016, complété).

Une première analyse biogéographique de la flore d'un territoire peut se baser sur la définition des types chorologiques. Chaque espèce possède une aire géographique déterminée qui peut être transcrite dans un type chorologique donné. L'ensemble va fournir un spectre biogéographique qui permet de dégager les principaux éléments composant la flore de ce territoire.

Le spectre biogéographique établi par Molinier (1981), sur la base des données disponibles figurant dans son catalogue, a été comparé à celui établi grâce aux données de la *Flore de France méditerranéenne continentale* (Tison *et al.*, 2014). Afin de rendre possible la comparaison, des regroupements ont été réalisés entre types chorologiques et certaines dénominations ont été mises en parallèle (notamment sub-méditerranéen = eury-méditerranéen; eu-méditerranéen = sténo-méditerranéen) (figure 6).

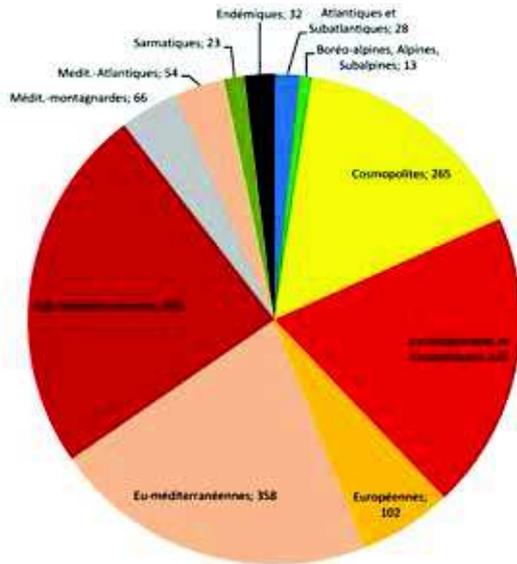
La répartition des types biogéographiques (ou chorologiques) est très semblable entre les deux approches, et l'on peut dégager les caractéristiques principales suivantes :

- (i) la prédominance des espèces méditerranéennes qui représentent 41 % (bilan actuel) ou 45 % (bilan R. Molinier) de la flore indigène des Bouches-du-Rhône (*cf. infra* pour l'analyse plus détaillée de ce contingent);
- (ii) l'importance des espèces eurasiatiques et eurosibériennes qui représentent 16 % (bilan actuel) ou 20 % de la flore (bilan R. Molinier);
- (iii) la place des espèces cosmopolites qui forment 15 % (bilan actuel) ou 16 % de la flore (bilan R. Molinier).

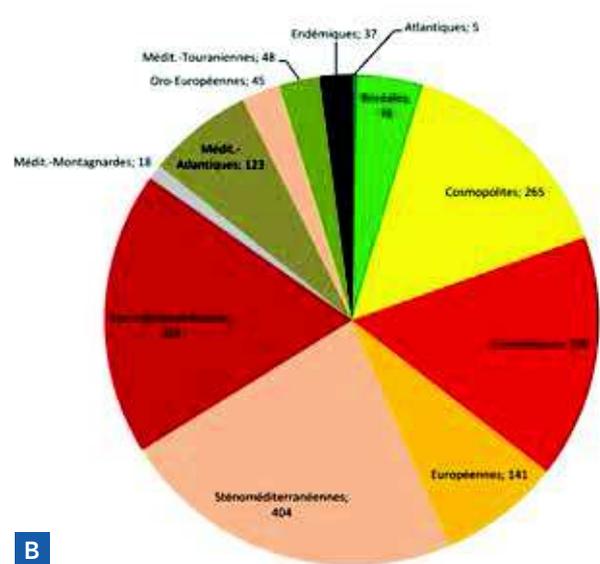
Les disparités entre les deux bilans concernent la place des espèces méditerranéo-montagnardes qui représentent 66 taxons pour R. Molinier mais seulement 18 dans l'approche actuelle; toutefois, si l'on fusionne la catégorie des méditerranéo-montagnardes avec celle des orophytes-européennes on obtient un contingent similaire, égal à 3,5-3,9 %.

Tableau 2. Comparaison de la richesse floristique du département des Bouches-du-Rhône, selon divers inventaires publiés ou les bilans issus de la base de données SILENE-Flore (source : <http://flore.silene.eu>).

	Catalogue de Roux (1881)	Catalogue de Molinier (1981)	Flore totale (données historiques et actuelles)	Flore actuelle (données postérieures à 1990)
Espèces et sous-espèces indigènes	1 897	1 887	2 122	1 826
Espèces et sous-espèces exotiques	150	1 011	696	424
Total	2 047	2 898	2 818	2 250



A



B

Figure 6 : spectres des types biogéographiques de la flore indigène des Bouches-du-Rhône :
 A. d'après le *Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône* (Molinier, 1981) (n = 1675 taxons),
 B. d'après les indications de Tison et al. (2014) (n = 1783 taxons).

Une autre différence tient aux espèces méditerranéo-atlantiques (n = 54 pour R. Molinier, contre n = 123 selon le bilan actuel); mais si l'on fusionne cette catégorie avec celle des espèces atlantiques et subatlantiques, on obtient des taux plus voisins: env. 5 % pour R. Molinier et 7 % selon le bilan actuel. Finalement, l'une des plus fortes divergences concerne les espèces boréales *sensu lato* qui formerait un contingent restreint à 13 espèces pour R. Molinier contre 78 espèces selon l'approche actuelle.

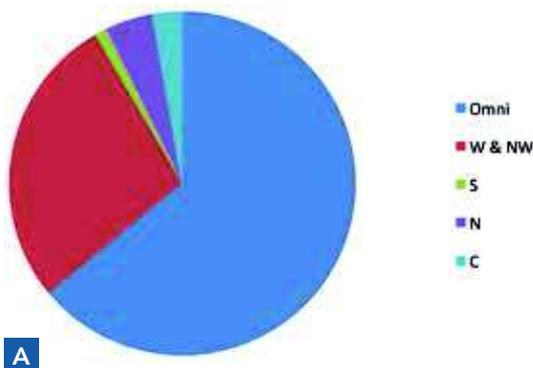
Le cas des espèces méditerranéennes

La comparaison des espèces eu-méditerranéennes de R. Molinier (n = 358 taxons), qui correspondent aux espèces sténoméditerranéennes considérées dans le bilan actuel (n = 399 taxons), montre la prépondérance des végétaux ayant une vaste répartition en Méditerranée: pour R. Molinier les espèces omni-méditerranéennes représentent 64 % tandis que selon l'approche actuelle, les sténoméditerranéennes *sensu lato* regroupent 52 % des taxons (figure 7). Puis viennent les espèces méditerranéennes occidentales et nord-occidentales qui représentent 28 % de l'ensemble selon R. Molinier et 44 % selon la présente approche. Ce résultat n'est pas surprenant, vu la situation géographique des Bouches-du-Rhône au sein de la région méditerranéenne. Les autres catégories ne comportent qu'un nombre très réduit de taxons.

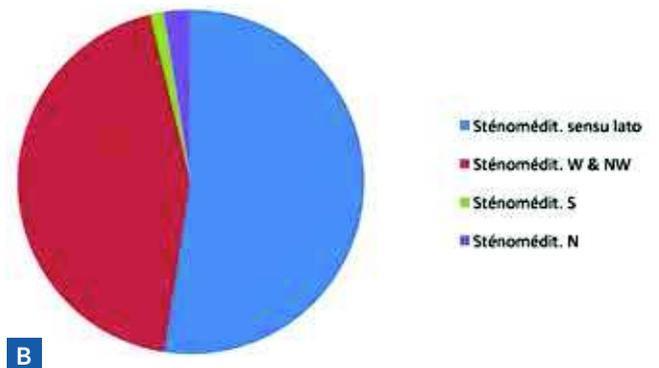
La flore exotique

Si Roux (1881) ne considérait que 150 espèces étrangères à la flore des Bouches-du-Rhône, la synthèse détaillée de Marnac et Reynier (1910) dans leur monographie portant sur la flore exotique du département, augmentait sensiblement ce chiffre, en considérant 624 espèces et sous-espèces non indigènes. Pour sa part, Molinier (1981) recense 1011 espèces exotiques (i.e. adventices, subspontanées ou naturalisées).

L'actuel *Catalogue de la flore vasculaire de la région PACA* (Noble et al., 2016), permet d'identifier 424 taxons considérés comme non indigènes (taxons exotiques et archéophytes) dans le département. La forte disparité, du simple au double, par rapport à l'estimation de R. Molinier tient au fait que de nombreuses xénophytes fugaces (taxons adventices ou subspontanés) n'ont pas été revues depuis 1990. Cette flore exogène évolue en permanence dans sa composition, et l'on trouvera par ailleurs une discussion sur les causes de ces introductions à l'échelle du département (Vela & Hill, 1998). On note des cas de plus en plus fréquents de taxons naturalisés qui deviennent pour certains des espèces envahissantes: à ce jour, les Bouches-du-Rhône comportent 97 des 121 espèces exotiques envahissantes de la région PACA (Terrin et al., 2014). Ce processus planétaire d'invasion biologique conduit ainsi à une «homogénéisation biogéographique» préoccupante de la biodiversité végétale.



A



B

Figure 7 : spectres des types biogéographiques des espèces méditerranéennes *sensu stricto* indigènes dans les Bouches-du-Rhône :
 A. d'après le *Catalogue des plantes vasculaires des Bouches-du-Rhône* (Molinier, 1981), B. d'après les indications de Tison et al. (2014).

L'endémisme végétal des Bouches-du-Rhône

Concept clé en biogéographie, la notion d'endémisme permet d'estimer l'originalité de la biodiversité d'une région en se référant aux espèces endémiques, qui ont des aires de distribution géographiquement restreintes relativement aux taxons voisins sur le plan évolutif. Un centre d'endémisme représente un territoire qui comporte une concentration importante en espèces endémiques et où ces espèces sont les plus abondantes. Une telle concentration s'explique par des spécificités géomorphologiques locales et par une stabilité climatique plus élevée à long terme, lors des oscillations majeures du climat global (notamment les cycles glaciaires-interglaciaires). Les influences de la stabilité climatique et des caractéristiques topographiques ont été récemment combinées dans la notion de «vélocité au changement climatique» des espèces (Loarie *et al.*, 2009; Harrison & Noss, 2017); celle-ci est plus rapide dans le cas de climats instables au sein de régions continentales à faibles reliefs, contrairement aux massifs littoraux qui forment des refuges majeurs pour la persistance des espèces et des endémiques (Médail & Diadema, 2009). La présence de reliefs, de falaises, de vallées et canyons engendre en effet des hétérogénéités environnementales, et donc des niches écologiques contrastées, sur de courtes distances. De telles structures topographiques facilitent à la fois la persistance des espèces les plus anciennes (paléoendémiques) et la différenciation de lignées plus récentes sur le plan évolutif (néoendémiques) (Médail & Verlaque, 1997; Verlaque *et al.*, 1997).

Une analyse statistique de la distribution des 175 espèces et sous-espèces de végétaux vasculaires endémiques (*Alchemilla* et *Hieracium* exclus) de France méditerranéenne continentale (Tison *et al.*, 2014), a été conduite en se basant sur un indice de richesse spécifique pondérée en fonction de la rareté des taxons (Noble *et al.*, in prep.). Cette étude a permis d'identifier une trentaine de centres d'endémisme, mais un seul a pu être individualisé dans les Bouches-du-Rhône: «Marseilleveyre» avec 14 taxons endémiques, alors que les départements des Alpes-Maritimes et du Var comportent six centres d'endémisme chacun. De topographie très tourmentée, le secteur des Calanques correspond bien au contexte d'un massif littoral qui joue un rôle notable de refuge, d'où la présence d'assez nombreux végétaux endémiques dont quelques-uns sont propres à ce secteur: cas de l'orobanche de la stéhéline (*Orobanche staeheлинаe*), récemment décrite comme parasite de *Staeheлина dubia* (Pavon *et al.*, 2015), et de la germandrée des îles (*Teucrium polium* subsp. *purpurascens*), ou qui ont leur aire de distribution centrée dans les Calanques de Marseille et Cassis: cas de la sabline de Provence (*Arenaria provincialis*).

Le constat d'un niveau d'endémisme réduit dans les Bouches-du-Rhône se retrouve dans le nombre total d'endémiques présents: seulement 38 espèces et sous-espèces (voir tableau 3), soit 22 % des endémiques de France continentale méditerranéenne, contre 106 pour les Alpes-Maritimes qui représentent un territoire d'une grande originalité biogéographique (Noble & Diadema, 2011). Le taux d'endémisme de la flore des Bouches-du-Rhône est ainsi égal à 2 % si l'on considère qu'il existe 1 826 espèces et sous-espèces de plantes indigènes dans le département.

L'analyse de la distribution des taxons endémiques (richesse brute par mailles de 4 km²) montre les profondes disparités dans la structure spatiale de cet endémisme (figure 8). Les endémiques se concentrent pour l'essentiel dans le tiers oriental du département, partie qui abrite la plupart des massifs calcaires d'altitude moyenne à élevée. Le secteur le plus riche (nombre d'endémiques compris entre 11 et 18) est le massif de Sainte-Victoire, suivi par le massif des Calanques (Marseilleveyre à Carpiagne), la Sainte-

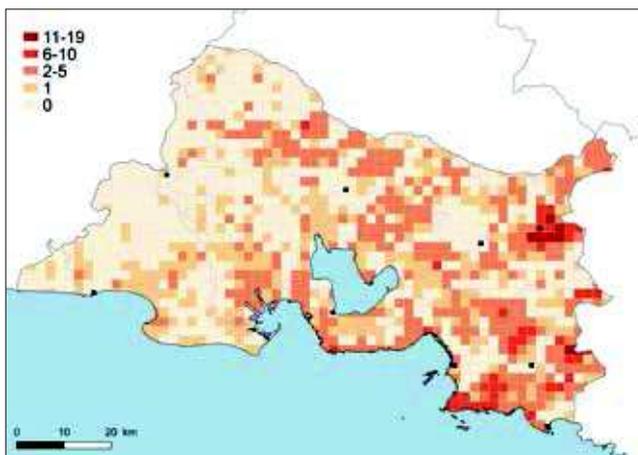
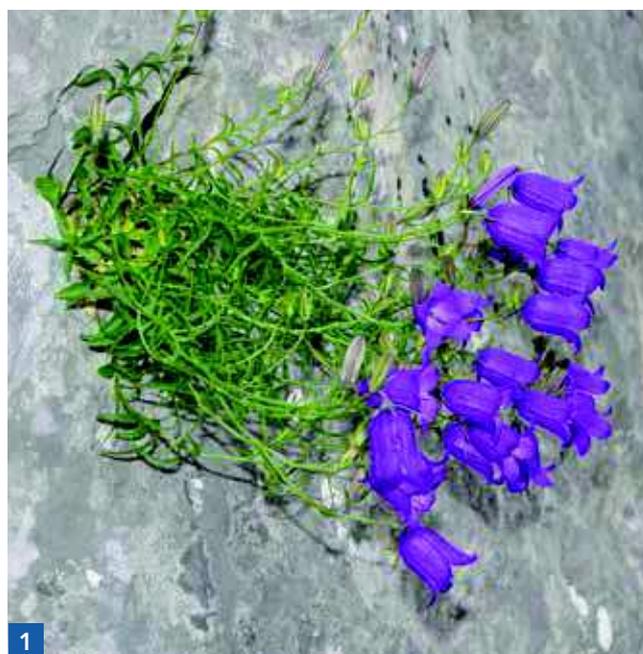


Figure 8: carte de la richesse spécifique brute en végétaux endémiques (n = 37 espèces, *Carduus nigrescens* étant considéré au sens large) présents dans les Bouches-du-Rhône, selon un maillage de 2 x 2 km; les données d'occurrences (n = 14 850 données) proviennent de la base de données Silene-Flore (<http://flore.silene.eu>).



D. Pavon



D. Pavon

Deux espèces endémiques *sensu lato* caractéristiques des falaises calcaires: 1. campanule à racine épaisse (*Campanula rotundifolia* subsp. *macrorhiza*), massif de Sainte-Victoire, secteur du Prieuré; 2. épervière de Liotard (*Hieracium liotardii*), massif de Sainte-Victoire.



D. Pavon



D. Pavon

Deux espèces endémiques *sensu lato* caractéristiques des pelouses et fruticées xérophiles : 1. chardon noirâtre (*Carduus nigrescens*), Rognes, vallon du Ru; 2. thym d'Emberger (*Thymus embergeri*), réserve biologique domaniale de Cadarache.

Baume occidentale, les monts Regagnas et Aurélien, l'Étoile et le Garlaban qui comportent chacun entre 6 et 10 endémiques. À une échelle plus grossière, on peut déceler une certaine bipartition du département, avec la partie occidentale globalement très pauvre en endémiques (majorité de mailles avec 0 ou 1 endémique), hormis le massif des Alpilles au nord, tandis que la partie orientale est bien plus riche, hormis les secteurs de plaines et les zones urbanisées.

Parmi ces 38 taxons endémiques, trois sont des «endémiques restreints» qui se caractérisent par une aire incluse en totalité dans ce département (*Orobanche staezelinae* et *Teucrium polium* subsp. *purpurascens*), ou débordant un peu à l'est, dans le Var (*Arenaria provincialis*). D'autres sont des endémiques provençales de distributions un peu plus vastes et centrées sur la moyenne Provence et les Préalpes (ex. *Leucanthemum burnatii*, *Ophrys provincialis*, *O. saratoi*).



Figure 9: cartes de distribution de quelques espèces endémiques du sud-est de la France présentes dans les Bouches-du-Rhône : A. corisperme de France (*Corispermum gallicum*), B. euphorbe à feuille de graminée (*Euphorbia graminifolia*), C. saladelle dure (*Limonium duriusculum*), D. ophrys de Provence (*Ophrys provincialis*). NB : les étoiles correspondent aux populations micro-insulaires et les points aux stations très ponctuelles.

Tableau 3. Liste des 38 taxons endémiques *sensu lato* présents dans le département des Bouches-du-Rhône.

Famille	Nom du taxon endémique
Asteraceae	<i>Anthemis cretica</i> L. subsp. <i>gerardiana</i> (Jord.) Greuter
Caryophyllaceae	<i>Arenaria provincialis</i> Chater & G.Halliday
Brassicaceae	<i>Brassica repanda</i> (Willd.) DC. subsp. <i>saxatilis</i> (DC.) Heywood
Campanulaceae	<i>Campanula rotundifolia</i> L. subsp. <i>macrorhiza</i> (J.Gay ex A.DC.) Bonnier & Layens
Asteraceae	<i>Carduus nigrescens</i> Vill. subsp. <i>vivariensis</i> (Jord.) Bonnier & Layens
Asteraceae	<i>Carduus nigrescens</i> Vill. subsp. <i>nigrescens</i>
Asteraceae	<i>Centaurea paniculata</i> L. subsp. <i>polycephala</i> (Jord.) Nyman
Asteraceae	<i>Cirsium ferox</i> (L.) DC.
Amaranthaceae	<i>Corispermum gallicum</i> Iljin
Iridaceae	<i>Crocus versicolor</i> Ker Gawl.
Caryophyllaceae	<i>Dianthus scaber</i> Chaix
Orchidaceae	<i>Epipactis leptochila</i> (Godfery) Godfery subsp. <i>provincialis</i> (Aubenas & Robatsch) J.M.Tison
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia graminifolia</i> Vill.
Liliaceae	<i>Fritillaria involucreta</i> All.
Rubiaceae	<i>Galium cinereum</i> All.
Fabaceae	<i>Genista lobelii</i> DC.
Fabaceae	<i>Genista provincialis</i> Coulot, Rabaute & Rebuffel
Asteraceae	<i>Hieracium jaubertianum</i> Timb.-Lagr. & Loret
Asteraceae	<i>Hieracium liotardii</i> Vill.
Asteraceae	<i>Hieracium stelligerum</i> Froël.
Asteraceae	<i>Leucanthemum burnatii</i> Briq. & Cavill.
Plumbaginaceae	<i>Limonium cordatum</i> (L.) Mill.
Plumbaginaceae	<i>Limonium cuspidatum</i> (Delort) Erben
Plumbaginaceae	<i>Limonium duriusculum</i> (Girard) Fourr.
Plumbaginaceae	<i>Limonium pseudominutum</i> Erben
Orchidaceae	<i>Ophrys arachnitiformis</i> Gren. & Philippe
Orchidaceae	<i>Ophrys provincialis</i> (Baumann & Künkele) Paulus
Orchidaceae	<i>Ophrys saratoi</i> E.G.Camus
Orobanchaceae	<i>Orobanche fuliginosa</i> Reut. ex Jord.
Orobanchaceae	<i>Orobanche staehelinae</i> D.Pavon, Michaud, Véla & J.M.Tison
Asteraceae	<i>Santolina decumbens</i> Mill.
Plantaginaceae	<i>Scrophularia provincialis</i> Rouy
Crassulaceae	<i>Sempervivum calcareum</i> Jord.
Asteraceae	<i>Senecio leucanthemifolius</i> Poir. subsp. <i>crassifolius</i> (Willd.) Ball
Lamiaceae	<i>Sideritis provincialis</i> (Jord. & Fourr. ex Rouy) Coulomb & J.M.Tison
Asteraceae	<i>Taraxacum autumnale</i> Castagne
Lamiaceae	<i>Teucrium polium</i> L. subsp. <i>purpurascens</i> (Benth.) S.Puech
Lamiaceae	<i>Thymus embergeri</i> Roussine

Positionnement phytogéographique des Bouches-du-Rhône

Le positionnement phytogéographique d'un territoire dépend de la présence d'éléments biogéographiques originaux à ce dernier, en particulier les taxons endémiques (depuis le niveau de la famille jusqu'à celui de l'espèce). Il est ainsi possible de dresser théoriquement un canevas de la structure biogéographique d'un territoire et de ses rapports avec les zones adjacentes. Mais cette

«approche classique» mériterait un réexamen complet afin de définir des subdivisions biogéographiques plus robustes basées sur des analyses spatialisées d'occurrences de tous les taxons indigènes, voire en développant une approche de régionalisation phylogénétique [Daru *et al.*, 2017].

Au sens biogéographique classique, la Provence, et donc les Bouches-du-Rhône, s'intègre en totalité dans l'empire holarctique, région méditerranéenne, sous-région ouest-méditerranéenne. Mais les subdivisions plus fines, basées sur des approches



Figure 10. Extrait de la Carte biogéographique de l'Europe établie par Rivas-Martínez et al. (2004), montrant l'inclusion de la France méditerranéenne continentale au sein de la province valenciano-provenço-baléarique, secteur occitano-provençal (code 19b).

empiriques, sont évidemment loin de faire consensus chez les biogéographes. Dans l'ouvrage fondamental de Takhtajan (1986) *Floristic regions of the world*, la Provence est intégrée à une province liguro-tyrrhénienne qui englobe la France méditerranéenne continentale, la Ligurie et toute la côte occidentale de l'Italie jusqu'à la Calabre, la Sicile, Malte, la Sardaigne et la Corse. La conception développée par Rivas-Martínez et al. (2004) est bien différente puisque le midi méditerranéen français est intégré à la Province valenciano-provenço-baléarique, dont elle constitue

le secteur occitano-provençal (figure 10); cette province s'étend depuis Valencia jusqu'à Menton. Ainsi, Armen Takhtajan considère comme prépondérantes les influences tyrrhéniennes dans la mise en place de cette flore, tandis que Salvatore Rivas-Martínez et collaborateurs insistent sur les liens floristiques forts entre le midi de la France et la façade orientale de la péninsule Ibérique. En considérant les diverses influences biogéographiques qui caractérisent la flore des Bouches-du-Rhône (cf. *infra*) et dans l'état actuel de nos connaissances empiriques, il faut sans doute retenir la seconde conception car la place des plantes tyrrhéniennes y reste très modeste.

Pour la France méditerranéenne, Flahault (1937) a proposé une «subdivision du domaine méditerranéen français» en trois secteurs: un secteur occidental (Roussillon et basses Corbières), un secteur central (bas Languedoc et Rhône inférieur) et un secteur oriental (Provence maritime et Corse). Le delta du Rhône, la Crau et le pourtour de l'étang de Berre sont inclus dans le secteur central, le reste du département (dès le massif de la Nerthe) l'est dans le secteur oriental. Mais à l'échelle des Bouches-du-Rhône, il n'existe pas de tentative de sectorisation biogéographique fine; seul R. Molinier (1981) a proposé de distinguer empiriquement 19 «unités géographiques», mais sans les définir précisément sur le plan floristique (figure 11).

Il serait donc nécessaire de développer une approche géostatistique de sectorisation biogéographique pour élaborer une régionalisation phytogéographique robuste, incluant un partitionnement à fine échelle qui pourrait permettre l'individualisation d'entités de niveau «secteur» et «sous-secteur», ainsi que d'éventuelles zones de transition biogéographique. Cette approche serait aussi utile dans une optique de conservation biogéographique des territoires.

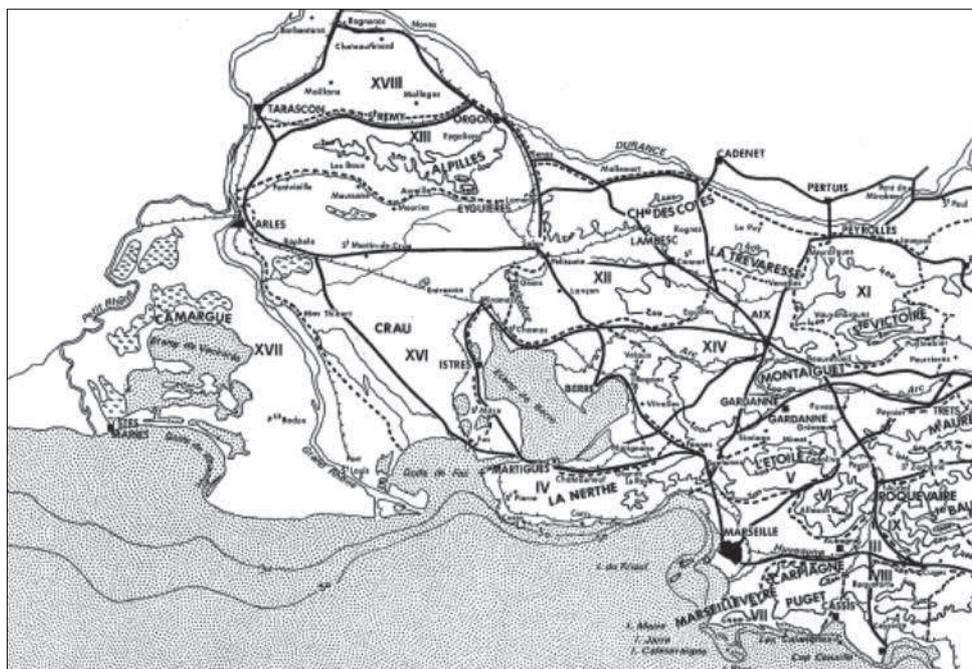


Figure 11. Les diverses «unités géographiques» des Bouches-du-Rhône proposées par Molinier & Martin (1981) dans leur *Catalogue des plantes vasculaires*.

STRUCTURES ET ORIGINALITÉS BIOGÉOGRAPHIQUES

Le contingent littoral des espèces sud-ouest méditerranéennes (ibéro-provençales et maghrébo-ibéro-provençales)

La présence d'un contingent de végétaux à distribution centrée dans la partie sud-ouest du bassin méditerranéen, et le plus souvent en limite nord-orientale de répartition dans les Bouches-du-Rhône, représente l'une des originalités biogéographiques majeures de ce territoire. Cet ensemble englobe des espèces ibéro-provençales ou maghrébo-ibéro-provençales.

Parmi le contingent des **taxons ibéro-provençaux**, la plupart ont une aire de distribution plus ou moins continue depuis la façade sud-orientale de la péninsule Ibérique jusqu'en Provence (figure 12). Ce sont des taxons des pelouses rocailleuses (*Narcissus assoanus*, *N. dubius*), des rochers thermophiles calcaires (*Cheirolophus intybaceus*) ou de la frange littorale sableuse (*Limonium girardianum*, *Rumex roseus*). Certains présentent un hiatus plus ou moins prononcé de distribution au niveau du Roussillon ou du Languedoc, mais elles réapparaissent en Provence (*Helianthemum marifolium*, *Phelipanche camphorosmae*, *Poa flaccidula*, *Teucrium aristatum*).

Le contingent des **taxons maghrébo-ibéro-provençaux** englobe aussi plusieurs végétaux très intéressants sur le plan de leur distribution géographique (figure 13). Certains de ces taxons calcariques (*Polygala rupestris sensu lato*, *Viola arborescens*) peuvent

atteindre la Sardaigne, mais ils sont absents de Corse, sans doute pour des raisons édaphiques, les roches calcaires étant très rares sur l'île de Beauté. Les résultats préliminaires d'une étude phylogéographique portant sur le liseron laineux (*Convolvulus lanuginosus*) montrent la grande différenciation génétique des populations provençales, alors que celles du Languedoc-Roussillon sont similaires aux populations espagnoles (B. Khadari & G. Papuga/CBNMed, inéd., 2017).

On peut rapprocher de ce contingent quelques taxons méridionaux à distribution centro-ouest méditerranéenne tel que *Teucrium campanulatum* (récemment découvert dans le département) qui atteint le sud de l'Italie et certaines îles tyrrhéniennes (Corse, Sardaigne ou Sicile).

Dans la dition, ces taxons sud-ouest méditerranéens occupent pour l'essentiel le littoral, mais ils se rencontrent dans des habitats variés. Il s'agit notamment des rochers et falaises en situation thermophile (*Cheirolophus intybaceus*, *Chiliadenus glutinosus*, *Polygala rupestris*, *Viola arborescens*), des phryganes littorales (*Astragalus tragacantha*), des pelouses rocailleuses (*Convolvulus lanuginosus*, *Helianthemum marifolium*, *Teucrium pseudochamepitys*), plus rarement des sansouires (*Limonium girardianum*), des mares temporaires (*Teucrium aristatum*), des habitats halo-nitrophiles (*Phelipanche camphorosmae*) notamment en situation micro-insulaire (*Fumaria munbyi*, *Stachys brachyclada*), ou des poches argileuses de *terra rosa* incluses dans le karst littoral comme la mérendère à feuilles filiformes (*Colchicum filifolium*).

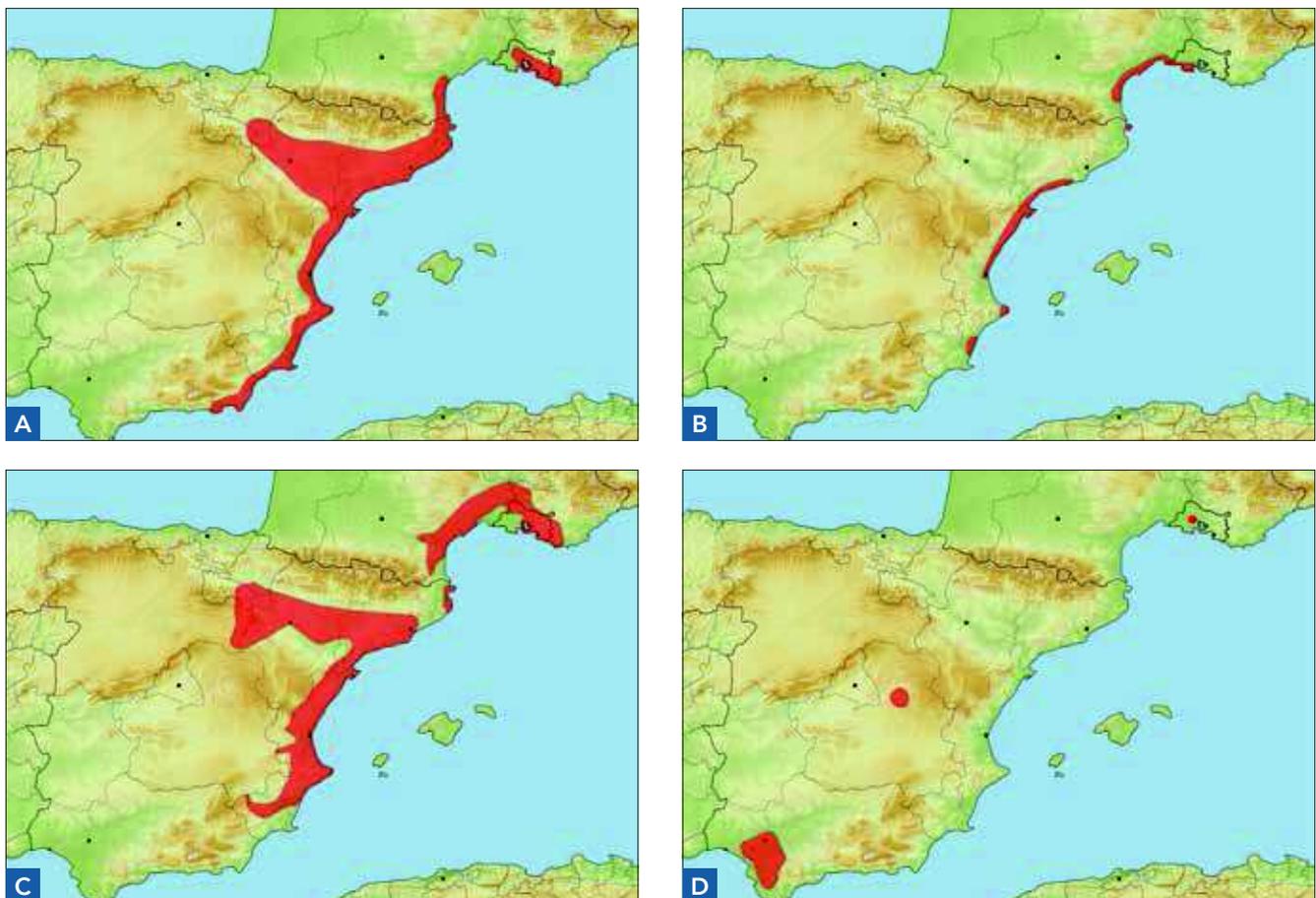


Figure 12: cartes de distribution d'espèces ibéro-provençales en limite nord-est de distribution en Provence :

- A. cheirolophus fausse-chicorée (*Cheirolophus intybaceus*), B. saladelle de Girard (*Limonium girardianum*),
C. narcisse douteux (*Narcissus dubius*), D. germandrée aristée (*Teucrium aristatum*). NB : les points correspondent aux stations très ponctuelles.



D. Pavon



D. Pavon

Deux narcisses à distribution ibéro-provençale :

1. narcisses d'Asso (*Narcissus assoanus*), La Roque-d'Anthéron ; 2. narcisses douteux (*Narcissus dubius*), archipel du Frioul (île de Ratonneau, Marseille).

Le plus intéressant consiste à comprendre les processus à l'origine de ces distributions actuelles. Trois types d'événements peuvent en rendre compte :

- (i) une séparation tertiaire très ancienne d'une aire autrefois plus vaste, du fait d'événements paléogéographiques (séparation de microplaques continentales, émergence de barrières montagneuses) qui vont fragmenter et isoler les diverses populations (événement de vicariance). Ainsi, durant l'Oligocène (ca. 33 millions d'années), les chaînes montagneuses ibériques méridionale (chaîne bétique) et orientale (chaîne dianique), les îles Baléares et la Provence formaient un seul et même ensemble géologique, qui s'est fragmenté en plusieurs microplaques à la fin de cette période géologique, vers 28 millions d'années (figure 1B) ;
- (ii) une différenciation et migration progressive sud – nord de cette flore thermo-xérophile qui s'est réalisée lors d'épisodes climatiques favorables, après la mise en place du climat méditerranéen il y a 3,2 millions d'années. Ces migrations d'espèces à l'origine sud-ouest méditerranéennes ont pu se produire à la faveur de phases glaciaires plus sèches ou de transitions glaciaires – interglaciaires déjà sèches mais encore chaudes. Par la suite, l'aire de distribution de ces espèces a pu régresser et se fragmenter. L'isolement consécutif des populations provençales a pu se réaliser dans certains cas (ex. *Convolvulus lanuginosus*), en liaison avec les importantes variations du niveau de la mer, et donc du trait de côte, dans le golfe du Lion durant le Quaternaire (Rabineau *et al.*, 2005, figure 5) ;
- (iii) des migrations à longue distance plus ou moins anciennes qui ont été induites par l'avifaune, notamment les oiseaux marins (goélands, puffins) pouvant jouer le rôle d'agent disséminateur passif (processus de dyszoochorie) surtout pour les végétaux liés aux zones humides ou aux pelouses halonitrophiles du littoral.

Bien entendu, chacun de ces événements n'est pas mutuellement exclusif et la distribution actuelle d'une espèce est le fruit de processus composites de vicariance des populations ou de migration des individus, c'est-à-dire finalement d'une histoire biogéographique dite réticulée. Mais en l'état actuel de nos connaissances, force est de constater que l'on dispose de peu de données phylogéographiques permettant d'étayer telle ou telle hypothèse !

La seule espèce de ce contingent qui ait fait l'objet d'une approche phylogéographique détaillée est une composée rupicole, la centaurée fausse-chicorée (*Cheirolophus intybaceus*) (Garnatje *et al.*, 2013). Pour cette espèce, l'hypothèse d'une origine à partir d'un des taxons ancestraux situés dans la partie méridionale de la péninsule Ibérique ou en Afrique du Nord (Maroc) est soutenue par la plus grande diversité génétique des populations andalouses par rapport à celles du nord de l'aire de distribution. Le scénario phylogéographique retenu repose sur une migration vers le nord des populations ancestrales (datant du Pliocène) présentes au sud-est de la péninsule Ibérique (figure 14), d'abord vers l'est de la péninsule (régions d'Alicante et de Valencia), au début du Pléistocène ; puis, durant le Pléistocène moyen et final (il y a environ 400 000 ans), une migration progressive pas à pas (modèle de colonisation de type « pas japonais » ou « *stepping-stone model* ») se serait produite d'une

part vers les îles Baléares, et d'autre part vers le nord-est de la péninsule et finalement dans le sud-est de la France, les populations de Provence dérivant de celles du Languedoc-Roussillon (Garnatje *et al.*, 2013).

Un scénario biogéographique assez différent de celui de *Cheirolophus* peut être inféré de l'étude phylogénétique des astragales épineuses en coussinet de la section *Tragacantha* (Hardion *et al.* 2016). La diversification de la section s'est produite au Pliocène par vicariance et fragmentation est-ouest d'un taxon ancestral, et cet isolement géographique est à l'origine des cinq lignées actuelles. L'astragale de

Marseille (*Astragalus tragacantha*) forme un clade bien défini incluant aussi cinq astragales corso-sardes néoendémiques ; pour l'Astragale de Marseille, il existe plus de divergence phylogénétique entre les trois groupes de France, Catalogne et Portugal qu'entre les taxons corso-sardes. La population d'astragale présente au Portugal est isolée sur le plan phylogénétique par rapport à l'ensemble provenço-catalan ; cette séparation géographique entre les deux groupes se serait produite au Pléistocène inférieur, il y a environ 2,5 millions d'années, suite à la fragmentation de l'aire d'un taxon ancestral déjà ouest-méditerranéen.

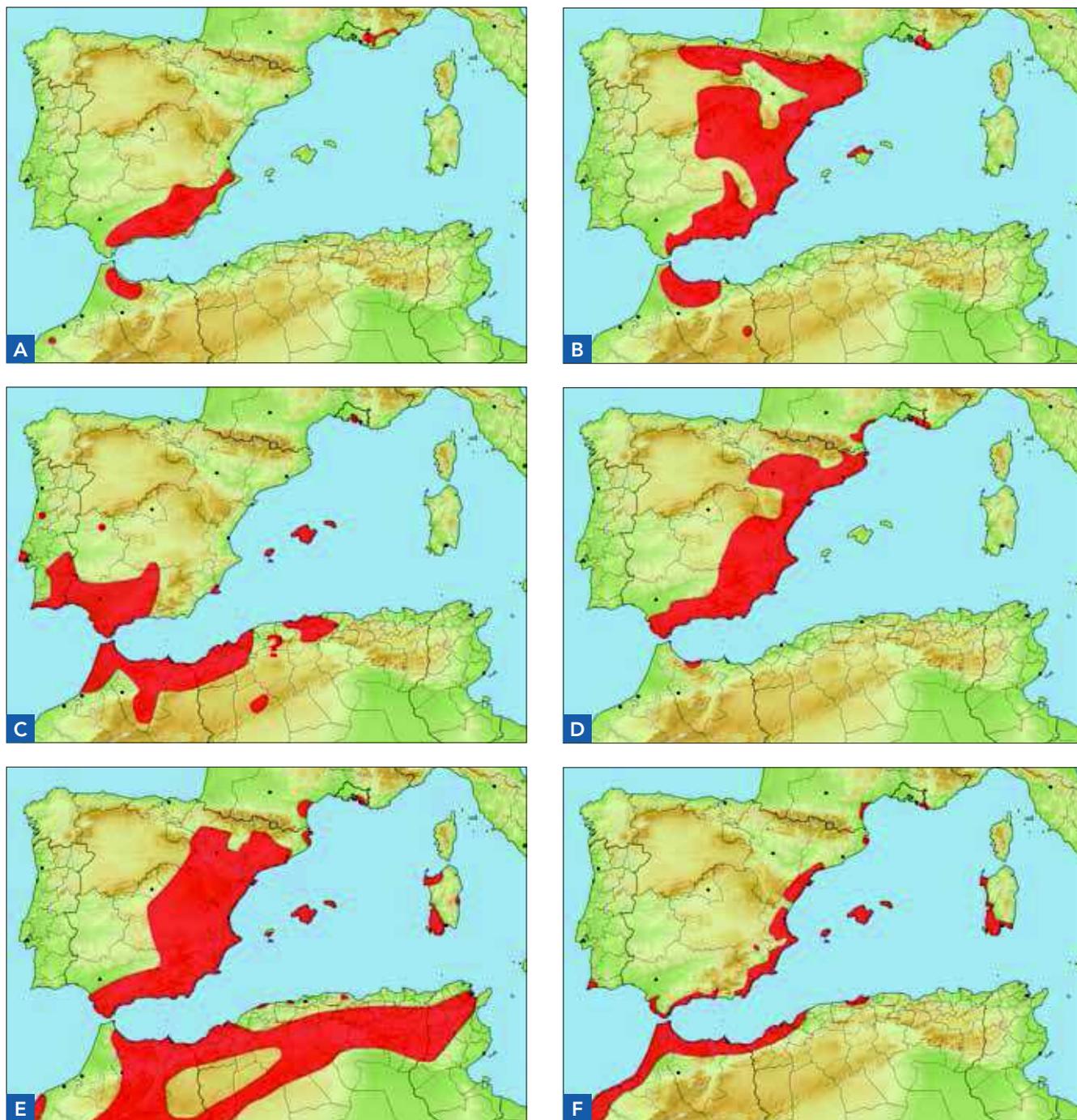


Figure 13 : cartes de distribution d'espèces maghrébo-ibéro-provençales en limite nord-est de distribution en Provence :

A. mufler à fleurs lâches (*Anarrhinum laxiflorum*), B. jasonia glutineux (*Chilidactylus glutinosus*), C. mérendère à feuilles filiformes (*Colchicum filifolium*), D. liseron duveteux (*Convolvulus lanuginosus*), E. polygale des rochers (*Polygala rupestris sensu lato*), F. violette ligneuse (*Viola arborescens*). NB : les points correspondent aux stations très ponctuelles et le point d'interrogation indique une absence de données.



Source : Garnatje et al., 2013, modifié

Figure 14 : voies potentielles de colonisation des populations de cheirolophus fausse-chicorée (*Cheirolophus intybaceus*) depuis le sud-est de la péninsule Ibérique vers les îles Baléares au Pléistocène moyen-supérieur (ca. 0,4 Ma), puis vers le nord-est (avec incursion dans la vallée de l'Èbre) jusqu'en Provence

La présence discrète des espèces tyrrhéniennes

Peu de végétaux à distribution tyrrhénienne (ex: *Allium acutiflorum*, *Allium savii*, *Anthemis secundiramea*) se localisent dans les Bouches-du-Rhône, essentiellement le long de la frange littorale (figure 16). Parmi eux, mentionnons la coronille de Valence (*Coronilla valentina* subsp. *valentina*), sous-espèce diploïde qui, contrairement à son nom, présente une distribution surtout tyrrhénienne, bien qu'elle atteigne l'Albanie; elle se rencontre en limite occidentale de distribution sur l'île de Riou dans son unique population du département.

Ce contingent tyrrhénien est très intéressant sur le plan biogéographique car il peut englober des taxons dont la distribution fragmentée est de mise en place ancienne. Il a pour origine la plaque tyrrhénienne qui s'est séparée de l'Europe continentale à l'Oligocène final, il y a environ 30 millions d'années. Cette plaque regroupait des territoires maintenant séparés au sein du bassin méditerranéen occidental: Italie du Sud (Calabre), Sicile, Malte, Sardaigne, Corse, Provence, Pyrénées orientales, îles Baléares, chaînes bétiques de la péninsule Ibérique, Kabylies et chaîne du Rif en Afrique du Nord. Il y a environ 22 millions d'années, la plupart de ces territoires étaient déjà individualisés à l'exception du secteur bético-rifain, mais la configuration géographique actuelle de l'ensemble ne date que de 2 millions d'années (Rosenbaum et al., 2002). Plusieurs travaux (ex. Pfenninger et al., 2010) suggèrent l'importance des événements de vicariance liés à la séparation de la plaque tyrrhénienne pour expliquer ces distributions très fragmentées d'une espèce ou d'un même genre au sein de tout ou partie de ces territoires.

La seule étude phylogéographique qui intègre une population provençale d'une plante supposée d'origine tyrrhénienne, porte sur la composée halo-nitrophile *Anthemis secundiramea* (Lo Presti & Oberprieter, 2011). Les résultats montrent que ce taxon est d'origine relativement récente (1,6 million d'années), ce qui est incompatible avec une origine oligocène ou miocène. Selon toute vraisemblance, cet excellent colonisateur a pu atteindre grâce à des événements de



F. Médail

Figure 15. Haut : carte de distribution de l'astragale de Marseille (*Astragalus tragacantha*) (les triangles rouges indiquent les populations d'indigénat douteux) ; bas : communauté de phrygane littorale à astragale de Marseille sur l'île de Pomègues (archipel du Frioul, Marseille).

dispersion à longue distance (par les oiseaux, le vent, les courants marins, ou l'homme), l'Afrique du Nord, diverses îles (Baléares, Ustica, Pantelleria) et la Provence. Tel est aussi le cas de la colonisation récente en Provence d'un escargot (*Tudorella sulcata*) appartenant à un genre de distribution tyrrhénienne (Pfenninger et al., 2010) mais dont l'arrivée en France méridionale est sans doute d'origine humaine et date du Néolithique!

Par contre, l'étude phylogénétique de salicornes pérennes (*Sarcocornia*) montre la claire séparation entre la salicorne en buisson (*Sarcocornia fruticosa*) de distribution tyrrhénienne (Languedoc, Provence, Corse, Sardaigne côtes occidentales de la péninsule Italienne, Sicile), et la salicorne de Lagasca (*Sarcocornia lagascae*), taxon affine du littoral oriental de la péninsule Ibérique et des îles Baléares (De La Fuente et al., 2016). Au vu de l'importance en péninsule Ibérique des terrains salés et de leur continuité géographique jusqu'en Roussillon, Languedoc et Camargue, on se serait attendu à des liens évolutifs et biogéographiques étroits entre les diverses salicornes pérennes ibériques et celle de France méditerranéenne, ce qui n'est pas le cas.

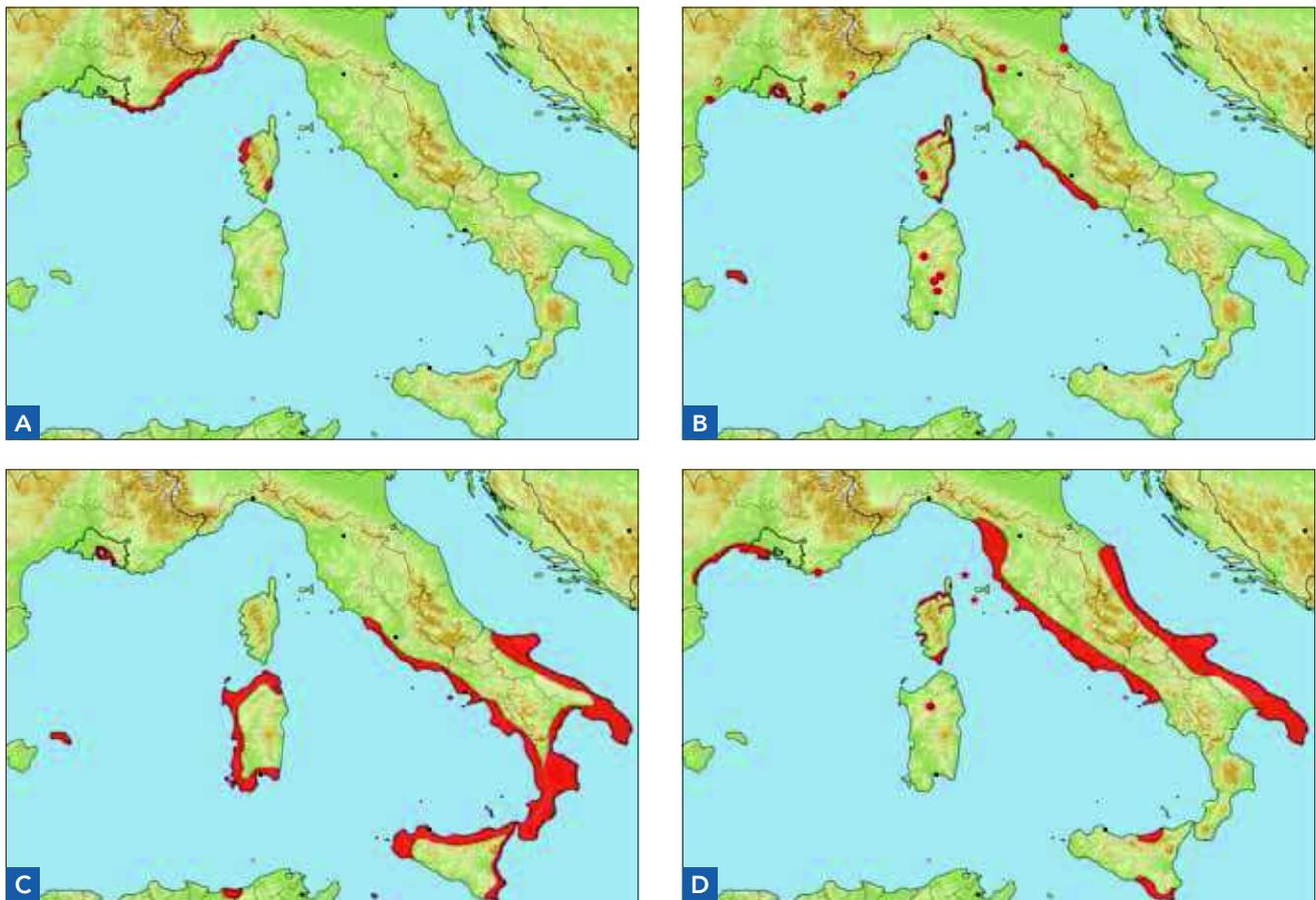


Figure 16 : cartes de distribution d'espèces à distribution tyrrhénienne, en limite nord dans les Bouches-du-Rhône :

A. ail à fleurs aiguës (*Allium acutiflorum*), B. ail des salines (*Allium savii*), synthèse de D. Pavon d'après les données inédites du CBNMed, du CBNC, de Arrigoni (2015) et de Brullo et al. (1994), C. camomille littorale (*Anthemis secundiramea*) d'après Lo Presti & Oberprieler (2011), D. céréaiste de Sicile (*Cerastium siculum*) d'après Traclet & Pires (à paraître). NB : les étoiles correspondent aux populations micro-insulaires, les points aux stations très ponctuelles, et les points d'interrogations aux stations douteuses.

Les espèces provenço-ligures

Dans la partie nord-est du département (massif de Sainte-Victoire et ses abords), se rencontrent quelques taxons provenço-ligures, c'est-à-dire dont l'aire de distribution est centrée sur la Provence, et les Alpes maritimes et ligures, même si certaines peuvent se retrouver plus au nord, jusqu'en Dauphiné (ex. *Crocus versicolor* et *Scrophularia provincialis*).

Ce contingent d'endémiques *sensu lato* englobe quelques taxons thermophiles comme *Carduus litigiosus* qui atteint à l'est l'Apennin septentrional et *Campanula rotundifolia* subsp. *macrorhiza*; mais ce sont surtout des espèces de moyenne altitude (*Anthemis cretica* subsp. *gerardiana*, *Crocus versicolor*, *Fritillaria involucrata*, *Leucanthemum burnatii*, *Sempervivum calcareum*) qui atteignent leur limite sud-ouest de distribution dans cette partie nord-orientale du département (figure 17).

Une étude phylogéographique portant sur la fritillaire à involucre (*Fritillaria involucrata*) montre la forte diversité génétique de ce taxon pourtant endémique [analyse de l'ADN chloroplastique : 38 haplotypes différents détectés dans 47 populations] (J. Migliore et al., IMBE, inéd.). Si l'espèce est plus commune dans la partie française qu'en Ligurie, l'haplotype ancestral se situe au Nord d'Albenga (Monte Carmo); l'haplotype centro-occidental, le plus largement répandu et le seul présent dans les Bouches-du-Rhône, est celui qui s'est différencié le plus récemment. Ces résultats suggèrent l'existence de refuges glaciaires en Ligurie et une colonisation

progressive via les populations les plus septentrionales, grâce à une migration est – ouest durant le Pléistocène.

Mais d'autres travaux phylogéographiques seront nécessaires afin de mieux comprendre la mise en place et la différenciation de ce contingent provenço-ligure.

La flore des massifs calcaires : des assemblages hétérogènes

Les massifs calcaires et leurs piémonts de l'est des Bouches-du-Rhône concentrent, on l'a vu précédemment, la majorité des espèces endémiques du département. Ces endémiques peuvent être issus de l'isolement d'espèces d'origine plutôt montagnarde, puis d'une différenciation consécutive à l'isolement géographique dans certains massifs (cas de *Arenaria provincialis*, *Genista lobelii*).

Les secteurs les plus alticoles de la dition abritent aussi un ensemble d'espèces que l'on peut qualifier d'orophytes *sensu lato*. Si l'on retient la définition de Charles (1994), ces espèces « se caractérisent par leur absence quasi totale dans les massifs provençaux en dessous de 600 m d'altitude, sauf cas exceptionnels », telles que le genêt de Lobel (*Genista lobelii*) et la séslerie bleue (*Sesleria caerulea*). Pour le territoire situé entre la vallée du Rhône, à l'ouest, le fleuve Var, à l'est, les massifs du Verdon, Lure et Ventoux, au nord, et la mer Méditerranée, au sud, il estime que ce contingent d'orophytes représente 109 taxons. Parmi les massifs à climat subcontinental, la Sainte-Victoire avec 72 orophytes et la Sainte-Baume avec

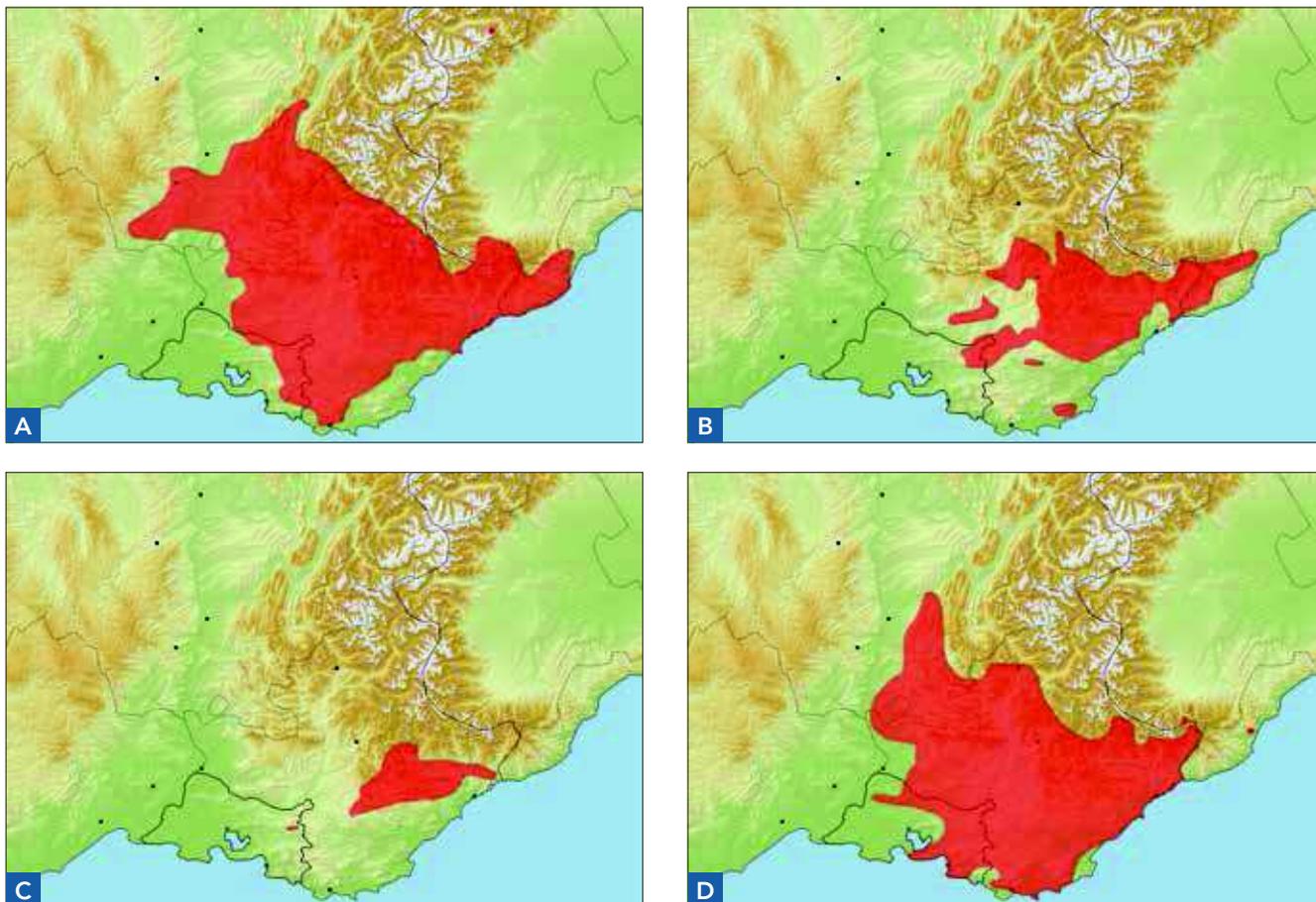


Figure 17 : cartes de distribution d'espèces provenço-ligures en limite sud-ouest de distribution dans les Bouches-du-Rhône (d'après Noble & Diadema, 2011, modifié) :

A. crocus bigarré (*Crocus versicolor*), complété par Peruzzi et al. (2013), B. fritillaire à involucre (*Fritillaria involucreta*), C. marguerite de Burnatii (*Leucanthemum burnatii*), D. scrophulaire de Provence (*Scrophularia provincialis*).

68 orophytes sont les plus riches, en raison de l'importance des parois et des crêtes rocailleuses, mais aussi de leur altitude assez élevée : les secteurs de plus forte richesse étant situés au-dessus de 900 m. À partir d'une altitude de 800 m, il existe à la Sainte-Baume, de 10 à 30 % d'orophytes par rapport au reste de la flore localement présente, mais ce pourcentage s'élève à 20-30 % pour la Sainte-Victoire (Charles, 1994). Les monts Aurélien (Var) et Olympe, qui ne dépassent pas 880 m d'altitude, ne comportent que 37 orophytes

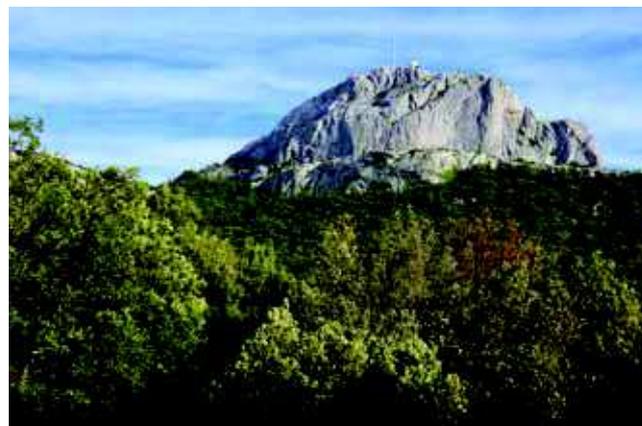
et les Alpilles, plus basses encore (493 m), ne renferment que 13 orophytes selon Charles (1994).

La flore des massifs calcaires comporte un ensemble de végétaux orophiles qui se caractérisent par des enveloppes biogéographiques variées, bien que deux contingents prédominent :

- **les taxons méditerranéo-montagnards**: les rocailles sommitales des monts Aurélien et Olympe, et surtout des



F. Médail



F. Médail

Les crêtes et pentes rocheuses des massifs calcaires de Sainte-Victoire (gauche) et de la Sainte-Baume (droite), constituent des « îles biogéographiques » où se concentrent les divers éléments de la flore orophile du département.

Alpilles abritent le grand éphédre (*Ephedra major*), qui est curieusement absent de Sainte-Victoire. *Ephedra distachya*, un taxon morphologiquement proche, se rencontre souvent au sein du même habitat, dans les Alpilles, Sainte-Victoire, Sainte-Baume et Étoile-Garlaban d'où de nombreuses confusions d'identification; dans ces trois derniers massifs, il peut être associé à une orophyte sud-ouest méditerranéenne, la jurinée naine (*Jurinea humilis*). Parmi les autres espèces rupicoles, la saxifrage à feuilles en languette (*Saxifraga lantoscana*) a été signalée, en limite sud-ouest de distribution, sur les rochers en ubac de Sainte-Victoire (non revu) et de la Sainte-Baume; dans ces deux derniers massifs, deux autres taxons méditerranéo-montagnards (*Hesperis laciniata* et *Lamium garganicum*) se rencontrent au pied des falaises ombragées, fraîches et humides.

– **Les orophytes sud-européennes:** elles se rencontrent pour l'essentiel dans les deux massifs principaux de Sainte-Victoire et Sainte-Baume (*Arenaria grandiflora*, *Daphne alpina*, *Euphrasia salisburgensis*, *Hieracium humile*), mais au moins un taxon (*Rosa montana*) existe aussi plus au sud, sur le massif de l'Étoile. D'autres espèces de ce contingent (*Globularia cordifolia*, *Lomelosia graminifolia*, *Minuartia capillacea* et *Sempervivum calcareum*) atteignent leur limite méridionale de distribution à la Sainte-Victoire, souvent en populations très disjointes par rapport à celles des Préalpes sud-occidentales.

Les autres taxons présentant des disjonctions biogéographiques intéressantes sont des espèces à plus vastes distributions dans l'hémisphère nord (taxons boréaux, eurasiatiques, européo-caucasiens, eurosibériens ou paléotempérés); ils sont surtout présents en limite méridionale à la Sainte-Victoire (*Arctostaphylos uva-ursi*, *Orthilia secunda*, *Rumex scutatus*, *Trifolium alpestre*).

Plus curieusement, quelques taxons, absents du massif de Sainte-Victoire, atteignent la Sainte-Baume, au sud: l'arabette des Alpes (*Arabis alpina*) à distribution boréale et la corydale (*Corydalis solida*), espèce paléotempérée présente aussi au mont Aurélien (Var). Les aléas des processus de colonisation ou d'extinction de petites populations très isolées sur ces véritables «îles biogéographiques» peuvent expliquer certaines distributions, a priori contre-intuitives. Mais les modes et tempos de ces colonisations restent encore méconnus. L'analyse génétique d'un papillon inféodé à la corydale, le Semi-Apollon (*Parnassius mnemosyne*), montre que les populations de la Sainte-Baume sont issues de celles des Préalpes de Digne et de Grasse. La colonisation du lépidoptère vers le sud, par sauts discontinus (*stepping-stone model*), s'accompagne d'une perte progressive du polymorphisme enzymatique, et serait «assez récente», postérieure au dernier maximum glaciaire (Descimon & Napolitano, 1993; Napolitano & Descimon, 1994).

Ce bilan non exhaustif montre, d'ores et déjà, la place déterminante que joue le massif de Sainte-Victoire dans la persistance des orophytes, y compris en versant sud de cette montagne emblématique de la Provence. En outre, deux végétaux



D. Pavon



D. Pavon

Deux orophytes sud-européennes présentes dans le massif de Sainte-Victoire : (haut) daphné des Alpes (*Daphne alpina*) ; (bas) épervière peu élevée (*Hieracium humile*).



F. Médail



D. Pavon

La topographie très hétérogène du massif des Calanques (ici secteur des Pételins) a déterminé une grande diversité d'habitats et de micro-habitats, favorisant la présence de végétaux d'origine variée, dont certains très rares ou de fort intérêt biogéographique (*Arceuthobium gambyi*, *Arenaria provincialis*, *Asplenium sagittatum*, *Orobanche staelheliae*).



D. Pavon



B. Huynh-Tan



D. Pavon



D. Pavon

Les crêtes des massifs calcaires abritent des communautés végétales très spécialisées comportant diverses espèces orophiles ou endémiques : 1. lande à genêt de Lobel (*Genista lobelii*) près de la Croix de Provence (946 m), massif de Sainte-Victoire ; 2. lande à genêt de Lobel sur la crête du bau de Saint-Cassien (Plan-d'Aups-Sainte-Baume) ; 3. pelouse xérophile dominée par le vélar de Provence (*Erysimum nevadense* subsp. *collisparsum*) et la santoline de Provence (*Santolina decumbens*), crête de Sainte-Victoire ; 4. individus en fleur de fritillaire à involucre (*Fritillaria involucreta*) dans une vire herbacée à seslérie bleue (*Sesleria caerulea*), en versant nord de la crête de Sainte-Victoire.

endémiques orophiles (*Anthemis cretica* subsp. *gerardiana* et *Brassica repanda* subsp. *saxatilis*) « connaissent un développement étonnant à Sainte-Victoire alors qu'ils restent rares dans les autres massifs ou sont absents » (Charles, 2007). Il faut aussi souligner la présence exceptionnelle de cinq espèces de cotonéaster sur ce même massif, quatre étant très localisées [*Cotoneaster delphinensis*, *C. integerrimus*, *C. intermedius*, *C. nebrodensis*], une dernière (*Cotoneaster tomentosus*) étant un peu plus dispersée ailleurs dans le département.

Du fait de leurs altitudes réduites, les massifs calcaires sublittoraux (Calanques, Nerthe, Étoile, Garlaban) abritent un nombre plus réduit d'orophytes, estimé toutefois à 31 taxons pour le massif de l'Étoile et à 20 taxons pour l'ensemble Calanques-Carpiagne (Charles, 1994). Celles qui structurent l'habitat de crête rocailleuse ventée, comme le genêt de Lobel (*Genista lobelii*), un taxon endémique diploïde de basse Provence et deux éphédres (*Ephedra distachya* et *E. major*), sont les mieux adaptées aux conditions bioclimatiques méditerranéennes. Toutefois, quelques orophytes à distribution eurasiatique (*Thalictrum minus*: Étoile et Carpiagne, ou *Scorzonera austriaca*: Étoile et Garlaban) atteignent ces massifs méridionaux.

Remarquons aussi sur ces crêtes rocailleuses de basse altitude, l'absence curieuse de quelques orophytes (*Brassica oleracea* subsp. *robertiana*, *Hormatophylla spinosa*) qui représentent pourtant des espèces structurantes de cet habitat sur les massifs calcaires péri-toulonnais (Bau de Quatre-Ouro, monts Caume, Faron et Coudon).

La spécificité biogéographique des îles

Les petites îles, même très proches des côtes, montrent souvent certaines originalités biogéographiques, du fait de leur isolement, de conditions environnementales et d'interactions biotiques différentes par rapport aux terres continentales adjacentes (ex. Médail, 2017). Les petites îles et îlots qui s'égrènent le long du littoral des Bouches-du-Rhône montrent ainsi certaines spécificités dans leur peuplement végétal (voir la fiche écorégion « Les îles et les archipels »).

La combinaison des événements biogéographiques et de processus liés au hasard (stochasticités démographiques et environnementales) peut expliquer ces distributions ou abondances particulières d'espèces que l'on peut rencontrer sur les petites îles de la dition: (i) grande abondance de végétaux rares (cas de *Anthemis secundiramea*, *Ephedra distachya*, *Sedum litoreum*, *Teucrium polium* subsp. *purpurascens*) ou absence (cas de *Coronilla valentina* subsp. *valentina*, *Fumaria munbyi* et *Stachys brachyclada*: figure 19) sur le continent tout proche; (ii) présence de végétaux spécialistes de conditions micro-insulaires tels que l'ail des îles (*Allium commutatum*), la fumeterre bicolore (*Fumaria bicolor*), ou le séneçon à feuilles crassulescentes (*Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius*); (iii) *a contrario*, absence d'espèces communes sur le continent ou d'endémiques spécialisées assez communes sur le littoral continental proche: cas de la sabline de Provence (*Arenaria provincialis*), endémique des massifs de basse Provence calcaire, qui est absente de l'archipel de Riou, alors qu'existent des niches écologiques *a priori* similaires et favorables à l'espèce sur ces îles.

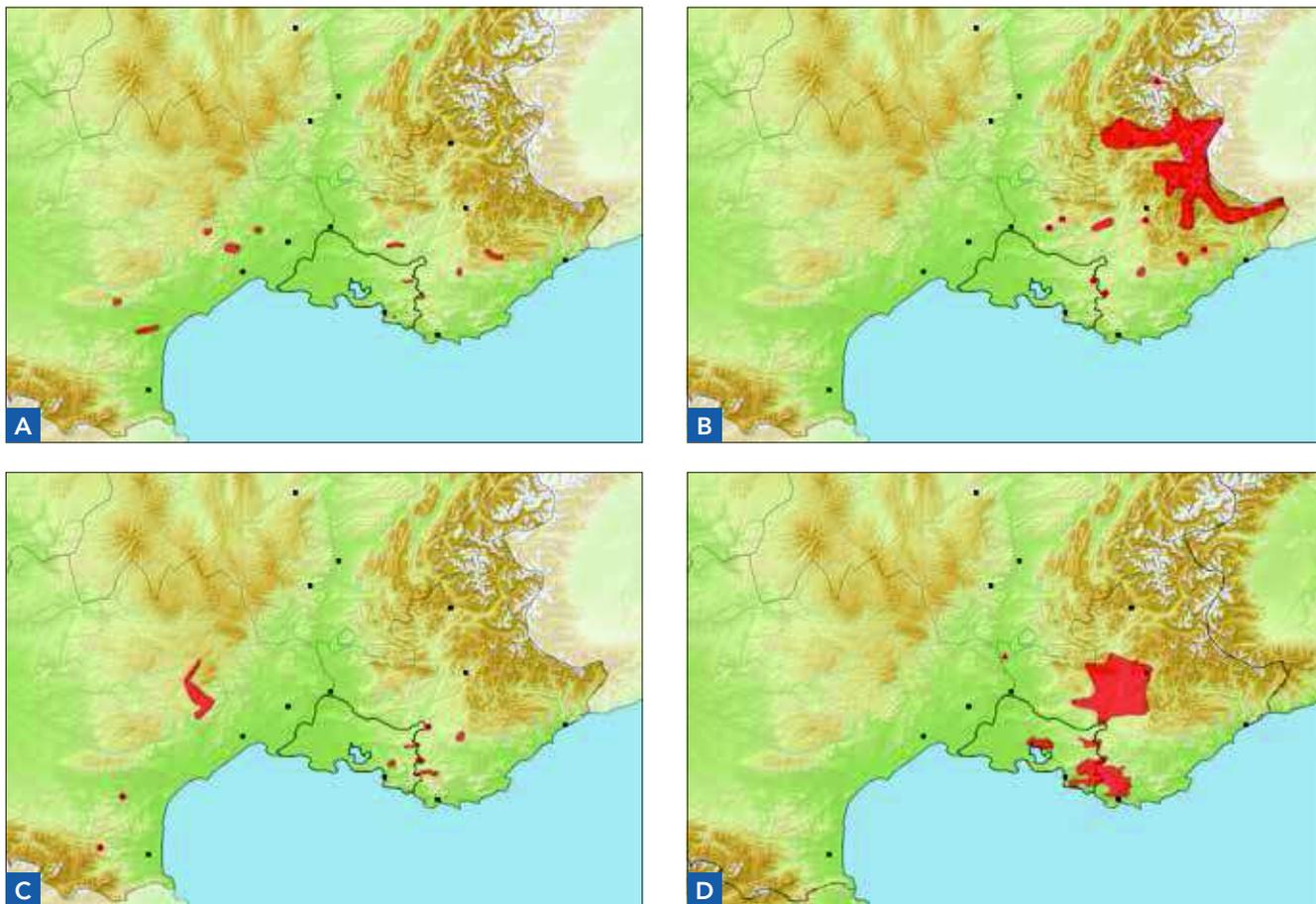
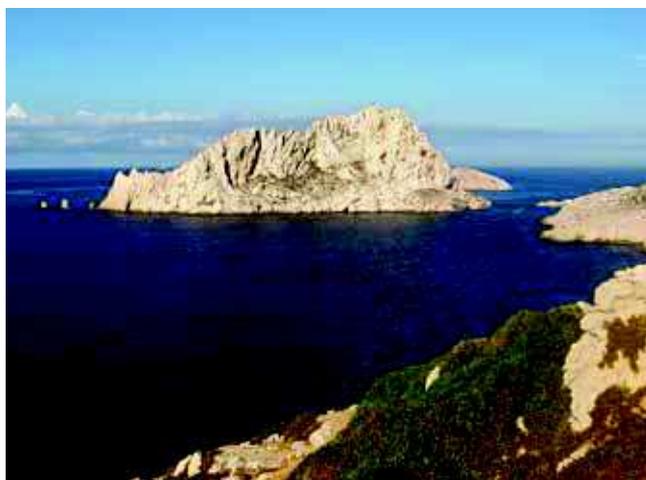


Figure 18 : cartes de distribution d'orophytes caractéristiques des massifs calcaires des Bouches-du-Rhône :

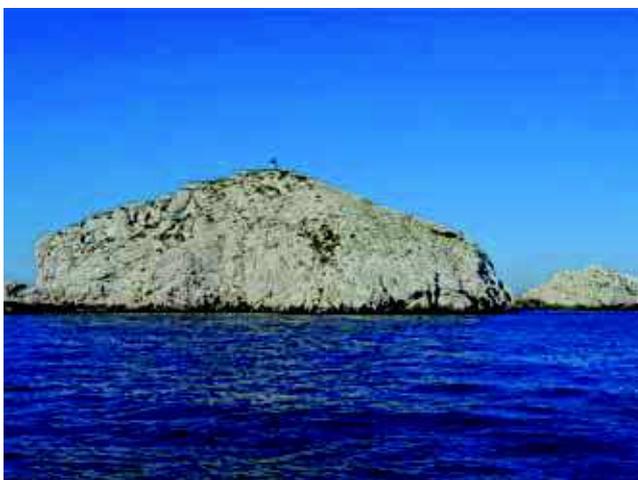
A. chou des rochers (*Brassica repanda* subsp. *saxatilis*), B. lomélosie à feuilles de graminée (*Lomelosia graminifolia*), C. jurinée naine (*Jurinea humilis*), D. santoline de Provence (*Santolina decumbens*). NB : pour les trois premiers taxons, seule l'aire française a été considérée dans ces cartes. Les points correspondent aux stations très ponctuelles et les triangles rouges indiquent les populations d'indigénat douteux.

Ces particularismes micro-insulaires sont en partie liés aux populations nicheuses d'oiseaux marins qui ont pu transporter à longue distance les diaspores de ces taxons (cf. supra : cas de l'espèce « tyrrhénienne » *Anthemis secundiramea*) et qui créent des conditions environnementales très particulières, dont seules les plantes à la fois halophiles et rudérales tirent profit. L'analyse de

la structure phylogéographique de taxons comme *Fumaria munbyi* et *Stachys brachyclada*, qui ont des distributions très disjointes sud-ouest/nord-est dans le bassin méditerranéen occidental, serait du plus haut intérêt; elle permettrait d'estimer l'influence des voies migratoires liées aux oiseaux marins sur les dispersions à longue distance de certains végétaux spécialistes micro-insulaires.



F. Médail



F. Médail

Les petites îles calcaires de l'archipel marseillais telles que l'île Maïre (gauche) ou l'îlot du Tiboulon de Maïre (droite) abritent un contingent original d'espèces spécialisées aux conditions micro-insulaires, dont plusieurs taxons de grand intérêt biogéographique (*Asplenium sagittatum*, *Sedum litoreum*, *Stachys brachyclada*, *Teucrium polium* subsp. *purpurascens*, etc.).

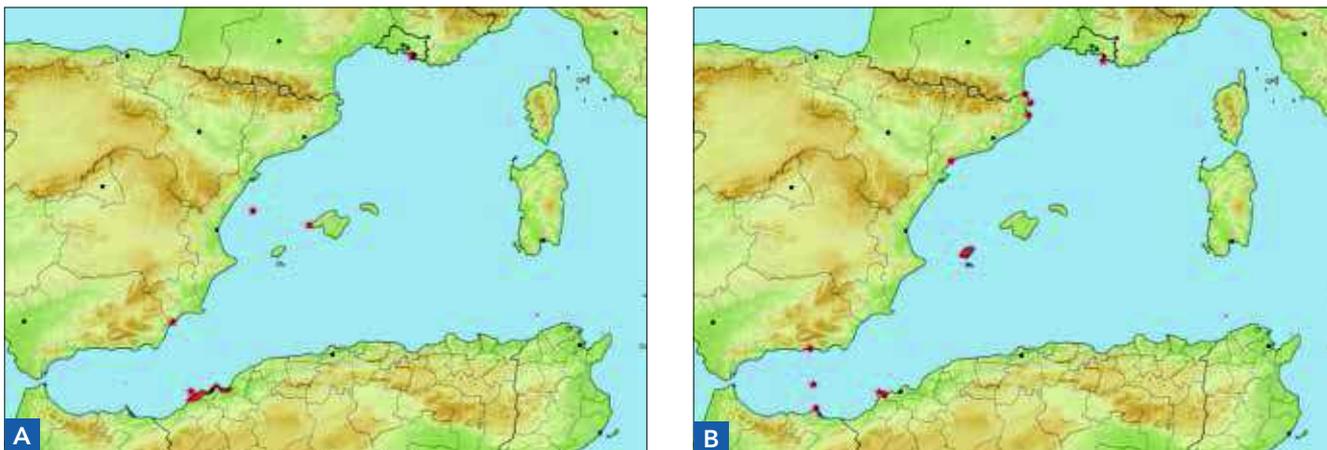
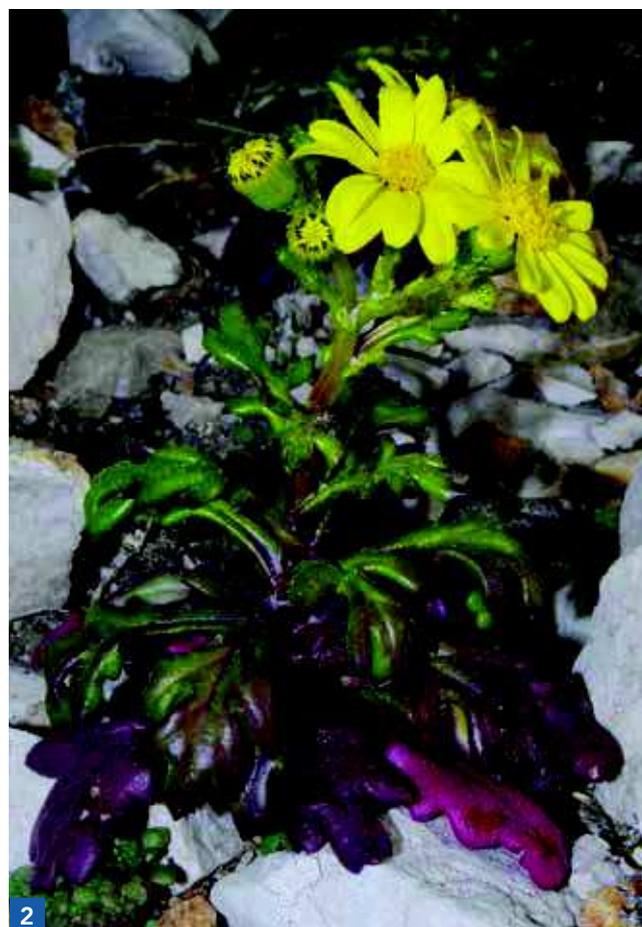


Figure 19: cartes de distribution de deux espèces spécialistes micro-insulaires en limite nord de distribution dans les Bouches-du-Rhône :

A. fumeterre de Munby (*Fumaria munbyi*), d'après Pavon et al. (2016) complété, B. épiaire à rameaux courts (*Stachys brachyclada*), d'après Médail (2017) complété. NB : les étoiles correspondent aux populations micro-insulaires et les points aux stations très ponctuelles.



D. Pavon



D. Pavon

Deux espèces « spécialistes micro-insulaires » présentes dans l'archipel de Riou (Marseille) : 1. épiaire à rameaux courts (*Stachys brachyclada*), île de Riou ; 2. séneçon à feuilles crassulescentes (*Senecio leucanthemifolius* subsp. *crassifolius*), île Maire.

Les espèces « reliques » des zones humides ou des plaines alluviales

Il est nécessaire de séparer deux cas bien distincts, qui ont été ici regroupés car ils correspondent à des éléments relictuels non-méditerranéens :

(i) celui des végétaux présents au sein des hydrosystèmes d'eau douce, le long des cours d'eau, dans les marais et leurs abords ou au sein de zones humides ponctuelles très originales, les *laurons* ;

(ii) celui des végétaux d'affinités steppiques présents dans des plaines alluviales vestigiales.

Les zones humides et les bords des cours d'eau majeurs (Rhône et Durance) abritent un contingent remarquable d'espèces végétales mésophiles à distribution eurasiatique, médio-européenne ou alpine. Le rôle de corridor biologique joué par les hydrosystèmes connectés aux massifs alpins ou préalpins explique la présence d'un ensemble de végétaux à distribution majoritairement septentrionale au sein du bioclimat régional méditerranéen. Ce type de populations isolées en situation méridionale a souvent été qualifié de « population ou colonie abyssale ». Plusieurs cas intéressants sont à citer sur les rives méridionales du Rhône : *Bidens cernua*, *Cyperus michelianus*,

Potamogeton perfoliatus, *Rorippa amphibia*, *Schoenoplectus triqueter*, *Stachys palustris*.

La Durance, depuis sa source dans les Alpes cottiennes, permet quant à elle la « descente » de diverses espèces d'affinité alpines qui sont dispersées par les eaux comme l'argousier (*Hippophae rhamnoides*) rencontré épisodiquement dans la partie inférieure de cette rivière, l'aulne de montagne (*Alnus incana*), la myricaire d'Allemagne (*Myricaria germanica*) ou la petite massette (*Typha minima*).



J.-C. Arnoux

Berge du Petit-Rhône où la végétation indigène est concurrencée par la jussie (*Ludwigia peploides* subsp. *montevidensis*), une exotique très dynamique.

Aux abords de plusieurs marais d'eau douce de la « Crau humide » a été mis en évidence la présence d'une flore tempérée fraîche, surtout distribuée en Europe centrale et septentrionale. Cet ensemble se compose notamment de la gentiane des marais (*Gentiana pneumonanthe*), de la gesse des marais (*Lathyrus palustris*), du, maintenant disparu, liparis de Loesel (*Liparis loeselii*), de la pédiculaire des marais (*Pedicularis palustris*), de la fougère des marais (*Thelypteris palustris*), de la scutellaire à casque (*Scutellaria galericulata*), du séneçon des marais (*Jacobaea paludosa*) et du pigamon jaune (*Thalictrum flavum*). Ces taxons se rencontrent dans une communauté (« association du *Gentiano-Cladietum* ») – souvent parsemée de « touradons » de choin (*Schoenus nigricans*) – qui occupe une zone de transition entre la formation à molinie (*Molinia caerulea*) et les peuplements denses de marisque (*Cladium mariscus*). Ils ont été

signalés dans les marais de Meyranne et des Chanoines (marais de Raphèle) au sud-ouest d'Arles, et dans le secteur de l'Audience-Fos. Deux autres espèces en situation d'isolat biogéographique ont aussi été mentionnées dans ce type d'habitat : l'aldrovandie (*Aldrovanda vesiculosa*), disparue dans le marais de Raphèle, et la grassette du Portugal (*Pinguicula lusitanica*) (figure 20A), de distribution subatlantique, toujours présente au marais de l'Audience en Crau.

Les marais plus ou moins tourbeux de la bordure occidentale de la Crau (marais du Vigueirat) ont pour origine des résurgences de la nappe phréatique de Crau, au niveau de « laurons », ouvertures circulaires de taille restreinte (0,5 à 2 m de diamètre pour une profondeur de 1,5 à 2,3 m) dans la « carapace » continue du poudingue craven d'épaisseur variable (de 1,5 m au sud à une vingtaine de mètres au nord de la Crau). On peut distinguer deux ensembles de laurons, ceux du Coucou et ceux du Tonkin, qui fonctionnent de façon identique (résurgence de la nappe de Crau) mais n'ont pas exactement la même physico-chimie, notamment pour la conductivité de l'eau ; on trouve des laurons isolés, d'autres qui communiquent par des drains (origine anthropique), certains sont colmatés, d'autres non, et la nature variée de leur environnement peut modifier sensiblement leurs caractéristiques (A. Thiéry, comm. pers.). Les eaux de ces résurgences ont un pH très stable, compris entre 7 et 8, et une assez faible chlorinité. Mais les caractéristiques les plus remarquables concernent leur stabilité thermique (moyenne annuelle de 12,6 °C ; minimum de 11,9 °C en décembre et de 13 °C en juin) au fil de l'année et à leur renouvellement permanent (Giudicelli *et al.*, 1980). De fait, « l'hydroclimat créé dans les laurons par les résurgences de la nappe de Crau confère à ce biotope un caractère d'enclave froide de type septentrional qui échappe largement aux caractéristiques bioclimatiques de la région méditerranéenne » (Giudicelli *et al.*, 1980). Ces remontées d'eau douce, claire et fraîche favorisent ainsi le maintien de cette flore tempérée fraîche. D'ailleurs, les laurons abritent aussi une faune originale d'invertébrés aquatiques composée surtout d'espèces sténothermes d'eau froide, à distribution paléarctique ou boréale (Giudicelli *et al.*, 1980 ; Thiéry, 1982). Toutefois, une étude plus récente montre que les températures de ces eaux ont augmenté, sans doute en raison du réchauffement global : en juin 2014, ont été relevées des températures de 15,2 à 15,8 °C, (voire 17,4 °C en dans un lauron du Tonkin), et la conductivité apparaît aussi plus élevée que dans les années 1980 (A. Thiéry, comm. pers.).

Ces végétaux en populations très isolées au sein de la région méditerranéenne n'ont pas manqué d'intriguer les biogéographes du ^{xx}e siècle qui les ont considérés comme des « espèces



A. Thiéry



A. Thiéry

Les laurons de Crau, résurgences d'eau fraîche, abritent des communautés et espèces souvent considérées comme des « reliques glaciaires » : (gauche) lauron colmaté avec nénuphar blanc (*Nymphaea alba*), marais du Coucou ; (droite) lauron en eau libre et ceinturé par le marisque (*Cladium mariscus*), marais du Coucou.

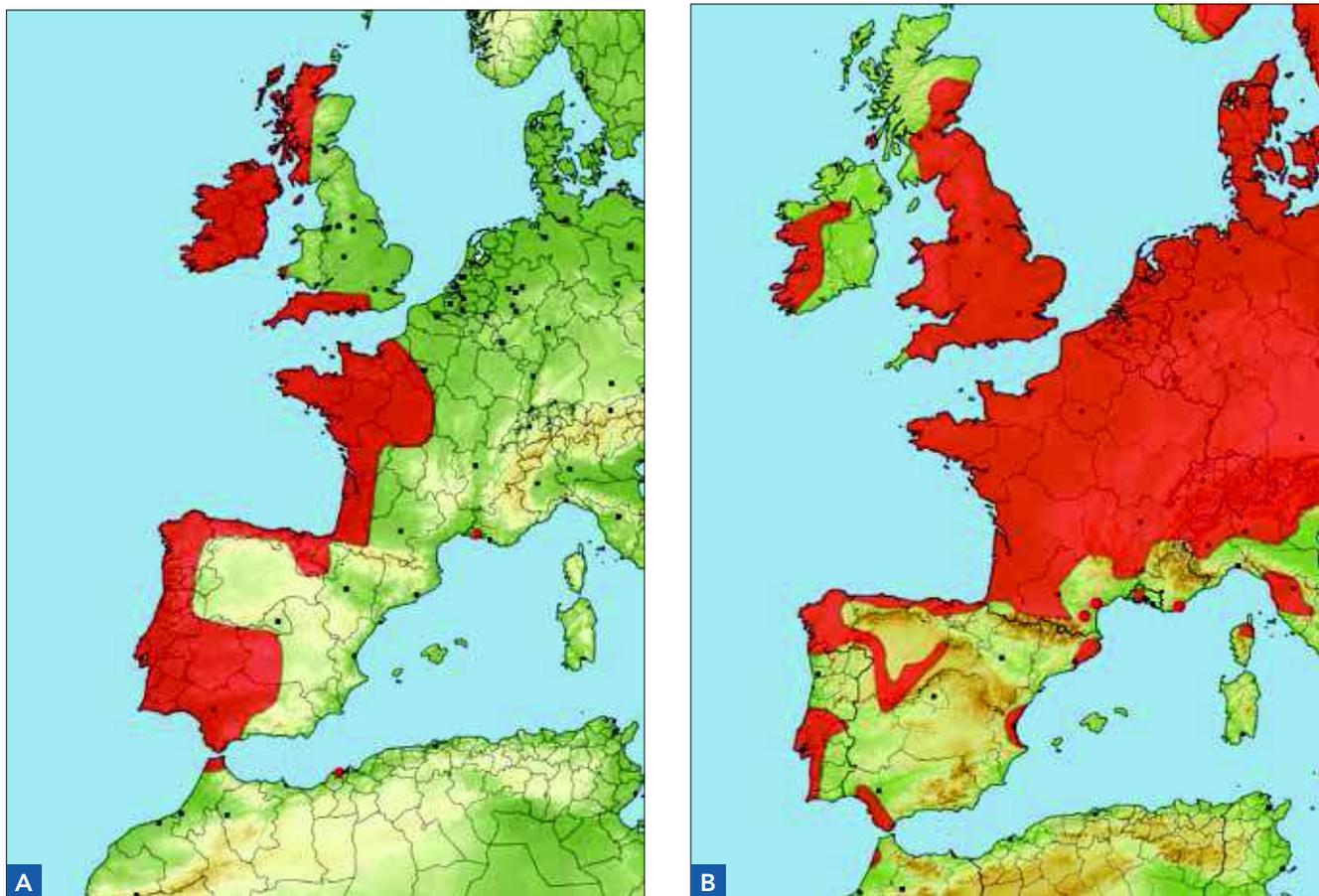


Figure 20: cartes de distribution de deux espèces à distribution disjointe, présentes dans les laurons de Crau :

A. grasse de Portugal (*Pinguicula lusitanica*), d'après Casper (1966) et Heslop-Harrison (2004), B. fougère des marais (*Thelypteris palustris*).

eurosibériennes survivantes glaciaires» de la « colonie du Bas-Rhône » (Roi, 1937; Molinier & Tallon, 1949-1950; Molinier *et al.*, 1964). Roi (1937) avait estimé que 62 espèces faisaient partie de ce contingent floristique pour le Bas-Rhône, et dans les relevés de végétation associée au liparis de Loesel, Molinier *et al.* (1964) ont montré que plus de la moitié des espèces (52 %, soit 25 taxons) correspondaient à des eurosibériennes.

Toutefois, la nature relictuelle de ces peuplements isolés au sein de micro-refuges très originaux sur le plan fonctionnel a été sérieusement remise en question par les paléoécologues spécialistes des pollens fossiles, suite aux premiers sondages palynologiques réalisés dans le secteur (Triat, 1975; Triat-Laval, 1978). Certes, la présence sporadique de pollen de gentiane « se signale précocement » (vers 4000 ans avant notre ère) aux Grands Paluds de Fos, mais selon Hélène Triat, « pour expliquer la présence de la majorité de ces taxons à aire disjointe, on est conduit à invoquer plutôt un transport relativement récent de graines et diaspores par des oiseaux, pour lesquels le marais constituait un gîte, une étape et donc une survivance récente ». Hélène Triat évoque aussi curieusement l'existence possible, au Postglaciaire, de refuges situés plus au sud dans le golfe de Fos, alors que des refuges plus septentrionaux ont pu tout aussi bien exister et faciliter la persistance locale de cette flore froide. Enfin, si Roi (1937) soutient l'hypothèse du caractère relictuel de cette véritable « enclave au milieu de la région méditerranéenne », il souligne aussi la possibilité d'une dispersion à longue distance (plus de 250 km) de graines de ces espèces, entraînées depuis l'amont lors des grandes crues du Rhône.

Ainsi, cette intrigante question biogéographique doit-elle être considérée comme définitivement close? Sans doute pas, car

l'absence de preuve ne constitue pas une preuve tangible! Des analyses palynologiques ultérieures, effectuées dans le marais des Baux, montrent ainsi la présence locale à l'Holocène moyen (8000-5000 ans BP) du sapin (probablement *Abies alba*), accompagné ensuite de l'expansion du hêtre, et celle d'autres taxons mésophiles comme *Circeae* (sans doute *C. lutetiana*), *Cladium mariscus*, *Osmunda regalis* et *Parnassia palustris* (Andrieu-Ponel *et al.*, 2000). Ces données suggèrent donc l'existence de végétations liées à un climat plus frais et humide que l'actuel, ce qui est compatible avec une flore palustre de mise en place assez ancienne et riche en éléments septentrionaux.

La médiocre stratigraphie de la plupart de ces archives paléoenvironnementales, leur chronologie souvent mal ou non résolue, et surtout l'absence d'analyse phylogéographique de ce contingent eurosibérien et atlantique ne permettent donc pas d'écarter l'hypothèse de « mise en place et survivance glaciaires » de certains taxons, même si des événements de dispersion plus récente de graines par les oiseaux d'eau ou par le Rhône ont aussi pu jouer un rôle important. Une approche de phylogéographie comparative permettrait peut-être de connaître enfin le ou les processus à l'origine de ces peuplements faunistiques et floristiques très similaires sur le plan biogéographique.

Les plaines alluviales, très fortement altérées depuis des siècles par le développement de l'agriculture, elles abritent (ou ont abrité) des éléments floristiques variés comportant : (i) des « descentes d'espèces » montagnardes, mais surtout continentales, et (ii) des témoins ponctuels d'une histoire biogéographique « steppique ». Ces derniers ont pu être favorisés par l'accroissement médiéval du



F. Andrieu



D. Pavon

Deux espèces caractéristiques de la flore tempérée fraîche des prairies de Crau humide :
1. gentiane des marais (*Gentiana pneumonanthe*) ; 2. fougère des marais (*Thelypteris palustris*).



B. Huynh-Tan

Paysage caractéristique de la steppe de Crau ou coussoul, riche en végétaux xérophiles annuels.



D. Pavon



D. Pavon

Deux espèces caractéristiques des pelouses steppiques de Crau :
1. stipe capillaire (*Stipa capillata*) ; 2. rue des montagnes (*Ruta montana*).

pâturage d'où ce processus de steppisation incluant des espèces qui ont sans doute disparu du département comme la bassie des sables (*Bassia laniflora*), l'orcanette des sables (*Onosma arenaria* subsp. *pyramidata*), citée autrefois de Petite Camargue, et la sauge d'Éthiopie (*Salvia aethiopsis*), tandis que d'autres tels le corisperme de France (*Corispermum gallicum*), le grand polycnème (*Polycnemum majus*) et le stipe capillaire (*Stipa capillata*) persistent de nos jours (V. Noble, comm. pers.). Ces milieux de pelouses steppiques ou de sables alluviaux fixés abritent d'ailleurs un mélange biogéographique hétérogène d'espèces, qui inclut aussi des méditerranéennes de plaine tels que l'asphodèle d'Ayard (*Asphodelus ayardii*), le stipe capillaire ou la rue des montagnes (*Ruta montana*), signe probable de la forte empreinte anthropique de ces assemblages...

On retrouve certains de ces taxons dits «steppiques» dans le coussoul de Crau (voir fiche écorégion «*La Crau sèche et la Crau verte*»).

La barrière biogéographique induite par le Rhône

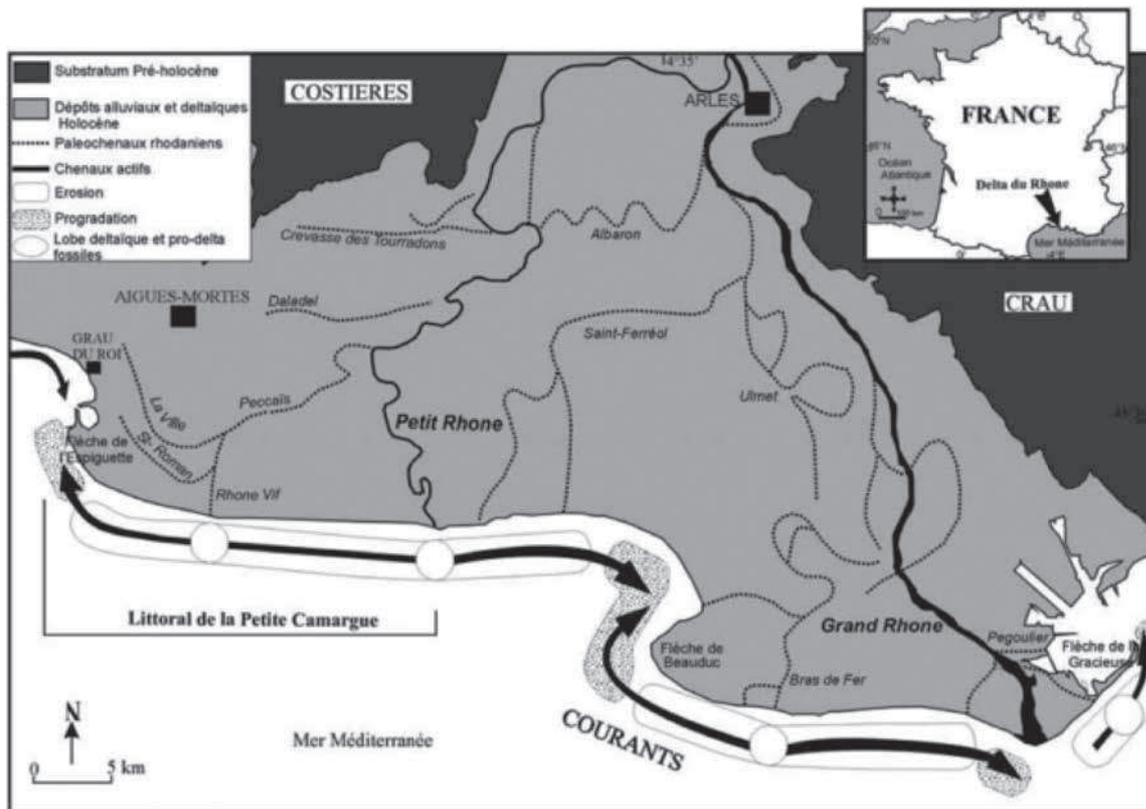
La topographie et la géomorphologie de la basse vallée du Rhône et du vaste delta formé par ce fleuve ont fortement fluctué durant les derniers millénaires en fonction de l'importance respective des processus fluviaux ou marins (Rey, 2010). Au début de notre ère, la ligne de rivage antique était plus en retrait que l'actuelle, comme l'atteste la présence des paléogolfes d'Aigues-Mortes et de Fos. Ce delta forme à l'heure actuelle une vaste plaine de 1740 km², longue de 50 km et large de 70 km. Très anthropisée par les

mises en cultures, elle était à l'origine couverte d'une végétation de marais d'eau douce ou saumâtre et d'étendues de sansouires dans les secteurs d'interface avec le biseau salé. De plus, les dépôts holocènes du delta ont été segmentés par divers paléochenaux en majorité orientés nord-sud (figure 21) (Rey, 2010). Au moins cinq paléochenaux majeurs se sont succédés au cours des deux derniers millénaires ; ils confluaient en un chenal principal situé sur le plateau continental, vers -150 à -200 mètres de profondeur par rapport au niveau actuel de la mer.

Cette topographie du delta rhodanien, bien plus accidentée que l'actuelle, a engendré des obstacles physiques et environnementaux importants à la dispersion longitudinale de bon nombre de végétaux méditerranéens de basse et moyenne altitudes. Le Rhône et ce territoire qui correspond à la Camargue ont donc joué le rôle de barrière biogéographique à la migration d'un ensemble d'espèces, que ce soit des végétaux des forêts méditerranéennes, des matorrals thermo-xérophiles ou de la flore rupicole de basse altitude.

La configuration du littoral et des étangs de Camargue et de Crau a d'ailleurs fortement varié depuis le IV^e siècle de notre ère (Desjardins, 1866 ; Rey, 2010), et ces changements plus récents ont induit de profondes recompositions dans les paysages et les écosystèmes de la basse vallée du Rhône.

De fait, il existe un certain nombre de plantes absentes d'un côté ou de l'autre de la vallée du Rhône ou de son delta, ou bien qui présentent des niveaux d'abondance très contrastés de leurs populations. Certaines présentent seulement des populations isolées plus en amont du delta (Gard, Ardèche), là où le substratum calcaire assure à nouveau une certaine continuité éco-



Source: Rey, 2010

Figure 21 : configuration de la plaine deltaïque actuelle du Rhône et des paléo-chenaux rhodaniens incisant les dépôts alluviaux et deltaïques holocènes, ce qui a pu induire diverses barrières à la dispersion des espèces.



T. Paquier



D. Pavon

Les divers chenaux du Rhône, comme ici l'actuel Petit-Rhône, ont pu jouer le rôle de barrière biogéographique à la dispersion longitudinale de certains végétaux entre le Languedoc et la Provence.

géographique entre les habitats de garrigues, pré-forêts et forêts méso-méditerranéennes.

Parmi les taxons potentiellement affectés par la rupture biogéographique induite par cette barrière rhodanienne, on peut distinguer deux groupes (H. Michaud, D. Pavon, M. Pires, comm. pers.):

- Les végétaux seulement présents, ou plus communs, à l'ouest du Rhône: plusieurs espèces à distribution occidentale comme *Hippocrepis scorpioides* (à rechercher dans les Alpilles), *Sideritis fruticulosa*, *Teucrium polium* subsp. *clapae* ne dépassent pas le Rhône plus vers l'est; d'autres, sont localement communes à l'ouest du Rhône mais deviennent très rares à l'est: *Mentha cervina* (présent dans le haut Var et les Alpes-de-Hautes-

Provence, une mention ancienne dans les Abruzzes) (figure 22A); *Jasonia tuberosa* (absent des Bouches-du-Rhône), commun en Languedoc mais restreint, à l'est du Rhône, à un petit secteur autour de Forcalquier; *Mercurialis tomentosa*, commun en Languedoc-Roussillon, mais très rare en Provence et probablement pas indigène (figure 22B).

- Les végétaux seulement présents, ou plus communs, à l'est du Rhône: plusieurs taxons endémiques provenço-ligures ne franchissent pas le Rhône (ex. *Fritillaria involucreta*, *Leucanthemum burnatii*, *Limonium cordatum*), mais d'autres comme divers ophrys (*O. saratoi*, *O. splendida*) comportent quelques populations disjointes dans le Gard ou l'Ardèche.

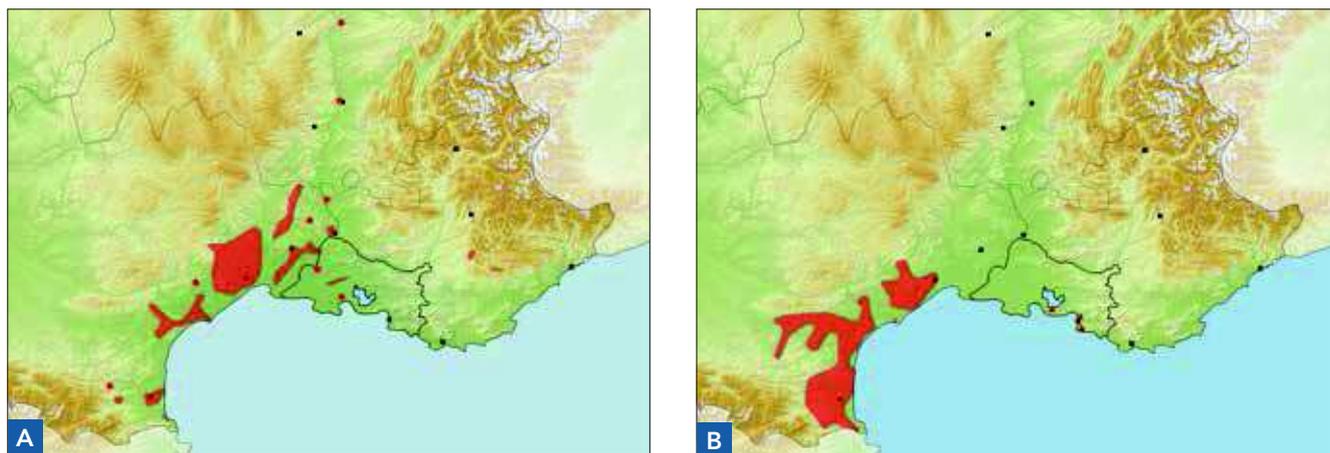


Figure 22: cartes de distribution de deux espèces présentes surtout à l'ouest du Rhône :

A. menthe des cerfs (*Mentha cervina*),
 B. mercuriale tomenteuse (*Mercurialis tomentosa*) dont les populations provençales (triangles rouges) ne sont sans doute pas indigènes.
 NB : seule l'aire française a été considérée sur ces cartes.

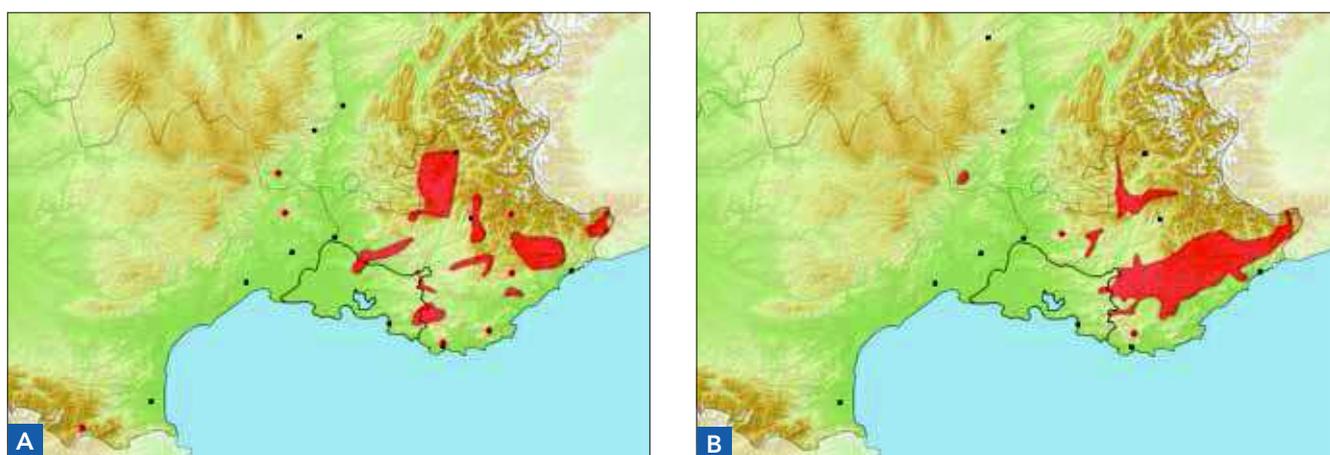


Figure 23: cartes de distribution de deux espèces présentes surtout à l'est du Rhône :

A. dauphinelle fendue (*Delphinium fissum*), B. violette de Jordan (*Viola jordani*).
 NB : seule l'aire française a été considérée sur ces cartes.

D'autres taxons sont très rares à l'ouest du Rhône, citons : *Delphinium fissum* qui comporte une station au mont Bouquet près d'Alès dans le Gard et deux stations dans les Pyrénées orientales, mais dont la distribution est majoritairement alpine (figure 23A); *Viola jordani* qui possède une toute petite aire à l'ouest du Rhône, dans le sud Ardèche (figure 23B); *Picris pauciflora* qui est relativement fréquent à l'est du Rhône, devient très rare à l'ouest où il atteint tout juste l'Hérault; *Hyacinthoides italica* qui est présent dans les Alpes-Maritimes et le Var (absent des Bouches-du-Rhône) et ne réapparaît que ponctuellement entre les gorges de l'Ardèche et La Cèze (Gard).

Cette barrière biogéographique induite par la vallée du Rhône et son delta a été aussi révélée par quelques études phylogéographiques, mais elle n'a pas encore été analysée en détail. De part et d'autre du Rhône, existent des différences dans la distribution des haplotypes chez le chêne vert (*Quercus ilex*), la vallée rhodanienne étant une zone de contact entre les lignées issues de la péninsule Ibérique et celles originaires de la péninsule Italienne [Lumaret *et al.*, 2002]. Rappelons aussi la structuration génétique différente trouvée entre les populations de liseron laineux (*Convolvulus lanuginosus*) de Provence par rapport à celles du Languedoc-Roussillon [B. Khadari & G. Papuga/CBNMed, inéd., 2017].

La Durance, affluent majeur du Rhône, représente aussi une certaine barrière biogéographique car plusieurs espèces ne se retrouvent pas ou très peu plus au sud; mais cette césure s'explique aussi par la barrière longitudinale du massif du Luberon.

CONCLUSION

Les Bouches-du-Rhône forment une entité administrative artificielle sur le plan biogéographique, dont l'originalité reste peu tranchée, comparée à celle de territoires proches de Provence (Var) ou des Alpes maritimes. Cette «signature biogéographique» ténue s'explique par l'existence de reliefs en général assez peu marqués qui n'ont pu jouer un rôle important de refuges face aux fortes fluctuations climatiques du Pléistocène. Ceci explique aussi le faible endémisme végétal de ce territoire, qui ne comporte que 38 endémiques *sensu lato* soit un taux d'endémisme égal à 2%.

On pourrait considérer que l'ensemble de ce territoire a constitué une sorte de vaste «zone-relais temporaire» servant de refuge transitoire, où les végétaux n'ont pas pu persister sur le très long terme mais y ont peut-être survécu le temps d'un épisode plus propice sur le plan climatique [K. Diadema, comm. pers.]. Les Bouches-du-Rhône formeraient un territoire de transition servant



D. Pavon



D. Pavon

Deux espèces distribuées principalement à l'est du Rhône :

1. dauphinelle fendue (*Delphinium fissum*), pont Mirabeau, Jouques ; 2. picride pauciflore (*Picris pauciflora*), massif de Sainte-Victoire, à Roques-Hautes.

de relais phytogéographique qui aurait facilité les processus de migration ou de persistance temporaire de tel ou tel contingent végétal, lors des différentes fluctuations climatiques passées.

Toutefois, certaines originalités du peuplement végétal se manifestent dans les massifs de l'est du département (Sainte-Victoire; partie des monts Aurélien, Olympe et Regagnas; partie occidentale de la Sainte-Baume) et sur les massifs littoraux des Calanques et de la Nerthe. Ces massifs ont pu jouer le rôle de zone refuge pour un ensemble de populations de divers taxons lors des épisodes glaciaires – interglaciaires du Pléistocène. Certes, l'importance de ces refuges pléistocènes paraît limitée dans l'espace et dans le temps, comparée à la situation des Alpes maritimes, mais quelques résultats relatifs à d'autres groupes taxinomiques attestent de leur fonctionnalité (ex. : cas de l'escargot *Retinella olivetorum*, une espèce relictive de l'interglaciaire éémien découverte près du mont Olympe, voir Magnin *et al.*, 2012). La flore orophile des massifs calcaires de la partie nord-occidentale du département reste ainsi remarquable par la richesse en orophytes de diverses origines (méditerranéo-montagnardes, orophytes sud-européennes, eurasiatiques, boréales, paléotempérées, etc.), qui présentent souvent des populations très disjointes par rapport à leur aire de distribution principale. Ces isolats biogéographiques mériteraient donc des analyses phylogéographiques comparatives, afin de bien comprendre les processus de colonisation et les modalités de persistance des diverses lignées génétiques impliquées, piégées dans ces massifs ou leurs abords, au gré des sévères fluctuations climatiques du Pléistocène.

L'histoire biogéographique de ce territoire reste donc complexe à décrypter, car il a été colonisé par des courants floristiques variés, mais souvent discrets. En raison de la prédominance de l'influence ibéro-maghrébine, il est possible de le rattacher, en attendant une sectorisation plus rigoureuse, à la province biogéographique valenciano-provenço-baléarique et au secteur occitano-provençal. D'autres influences plus ténues existent, notamment celle du contingent tyrrhénien, peut-être sous-estimé en raison de la rareté des études phylogéographiques et phylogénétiques, et celle du contingent provenço-ligure. Il faut aussi mettre en exergue la singularité biogéographique du système des marais d'eau douce et des laurons de Crau qui abritent de nombreux éléments boréaux, eurasiatiques ou atlantiques dont l'origine locale reste non résolue (relictives glaciaires ou dispersions récentes à longue distance).

Finalement, la présente synthèse souligne davantage l'ampleur des lacunes de connaissance biogéographique qu'il reste à combler afin de mieux comprendre les processus de mise en place, de persistance ou de diversification de cette flore composite. Ces éclairages seront aussi nécessaires afin de développer des actions de conservation biogéographique et évolutive, sans nul doute les plus pertinentes face à la rapidité des changements globaux en cours (Ladle & Whittaker, 2011).

Frédéric Médail

