Analyse de la flore des Alpes. 1: historique et biodiversité

David Aeschimann, Nathalie Rasolofo & Jean-Paul Theurillat

Abstract

AESCHIMANN, D., N. RASOLOFO & J.-P. THEURILLAT (2011). Analysis of the flora of the Alps. 1: historical account and biodiversity. *Candollea* 66: 27-55. In French, English and French abstracts.

First in a series, this paper statistically analyzes some of the data published in «Flora alpina», i.e. that relating to the nomenclature and to the chorology in the Alps. An historical account of the knowledge of vascular plants recorded in the Alps is given: numbers of described taxa and new combinations made over time (two periods highlighted), principal authors and books. Biodiversity is characterized: number of taxa per taxonomic category, country, geographic sector and administrative division. The average taxonomic richness of the Alps is estimated at about 2200 taxa per 10,000 km^2 and a map shows the values calculated for each region. Endemism is also evaluated: by family, genus, country, sector, regrouping of sectors, division and the regrouping of divisions. The southern end of the western Alps and the south-western part of the eastern Alps are confirmed as the Alpine regions where the density of endemics and taxonomic richness are the highest.

Key-words

Flora of the Alps – Alpine arc – Botanical history – Nomenclature – Floristics – Biodiversity – Species-area relationship – Arrhenius plot – Endemism – Weighted endemism

Résumé

AESCHIMANN, D., N. RASOLOFO & J.-P. THEURILLAT (2011). Analyse de la flore des Alpes. 1: historique et biodiversité. *Candollea* 66: 27-55. En français, résumés anglais et français.

Premier d'une série, cet article analyse de manière statistique certaines des données publiées dans le «Flora alpina», soit celles relatives à la nomenclature et à la chorologie dans les Alpes. Un historique de la connaissance des plantes vasculaires recensées dans l'arc alpin est dressé: nombres de taxons décrits et de combinaisons effectuées en fonction du temps (deux périodes mises en évidence), ouvrages et auteurs principaux. La biodiversité est caractérisée: nombres de taxons par catégorie taxonomique, pays, secteur géographique et division administrative. La richesse aréale moyenne de l'arc alpin est estimée à environ 2200 taxons pour 10 000 km^2 et une carte présente la valeur calculée propre à chaque région. L'endémisme est aussi évalué: par famille, genre, pays, secteur, regroupement de secteurs, division et regroupement de divisions. L'extrémité méridionale des Alpes occidentales et le sud-ouest des Alpes orientales se confirment comme les régions des Alpes où la densité d'endémiques et la richesse aréale sont les plus élevées.

Adresses des auteurs: DA: Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève, Laboratoire universitaire de Systématique végétale et Biodiversité, case postale 60, CH-1292 Chambésy, Switzerland. Email: **david.aeschimann@ville-ge.ch**

NR: Planta 47, CH-1223 Cologny, Switzerland.

JPT: Fondation J.-M. Aubert, case postale 71, CH-1938 Champex-Lac, Switzerland, Laboratoire de Biogéographie, Section de Biologie, Université de Genève, case postale 60, CH-1292 Chambésy, Switzerland.

Soumis le 10 septembre 2010. Accepté le 11 novembre 2010. Edité par P. Bungener

 © CONSERVATOIRE ET JARDIN BOTANIQUES DE GENÈVE 2011

Introduction

Au cœur de l'Europe, l'arc alpin est une région naturelle dont l'inventaire des plantes vasculaires a été publié dans le «Flora alpina» (Aeschimann & al., 2004), ouvrage attendu depuis les années 1950 (Chouard, 1951: 5-7). Dans cette Flore, seule une présentation chiffrée succincte des données a été publiée (vol. 1, pp. 37-42), qu'il convient de compléter par des travaux plus détaillés. C'est ce qu'est initié avec le présent travail, dans une démarche comparable à celle de Jeanmonod & al. (2011) à propos des données publiées dans le «Flora Corsica» (Jeanmonod & Gamisans, 2007).

Les analyses statistiques de la composition de la flore d'un territoire sont très rares, surtout dans les Flores, qui contiennent pourtant les données requises à cet effet. Pour les territoires chevauchant partiellement l'arc alpin, même les Flores récentes ne fournissent que des bilans très succincts pour certaines, voire aucun chiffre pour d'autres (p. ex. Hess & al., 1976-1980; Pignatti, 1982; Haeupler & Muer, 2007; Lauber & Wagner, 2007; Aeschimann & Burdet, 2008; Fischer & al., 2008). En revanche, pour la Suisse, Wohlgemuth (1993, 1994, 1996) a analysé les données publiées par Welten & Sutter (1982). Cependant, des Flores ou des Atlas de distribution relatifs à des territoires limités proposent quelques chiffres (p. ex. Chas, 1994; Landolt, 2000; Scheuerer & Schönfelder, 2000; Argenti & Lasen, 2001; Garraud, 2003; Hoffer-Massard & al., 2006; Prosser, 2009; Martini, 2010; Theurillat & al., 2011), de même que certaines Listes Rouges, comme celles de Moser & al. (2002) et Lambelet-Haueter & al. (2006).

Concernant l'ensemble de l'arc alpin, des auteurs tels que Schroeter (1926) ou Favarger (1995) n'ont pas publié d'analyse chiffrée globale de la flore. Certains travaux dressent toutefois des bilans pour les espèces endémiques, sur toutes les Alpes ou seulement pour une partie de la chaîne (p. ex. Pawlowski, 1970; Favarger, 1972a, b; Ozenda, 1995; Ozenda & Borel, 2003, Tribsch & Schönswetter, 2003; Tribsch 2004; Essl & al., 2009; Rabitsch & Essl, 2009). Dans son manuel sur la végétation de la chaîne alpine, Ozenda (1985: 34-35) a tenté un bref essai d'évaluation numérique, ultérieurement complété par un travail donnant quelques chiffres compilés sur la base du «Flora alpina»: Ozenda & Borel (2006: 5-8).

Les données publiées dans le «Flora alpina» permettent de dresser aujourd'hui une statistique générale. Dans ce premier article, les données relatives à la nomenclature et à la chorologie dans les Alpes sont analysées, soit celles des rubriques 1, 2, 15 et 16 des fiches du «Flora alpina (1: 20, 24-27). Les autres données (biologie, phénologie, chorologie mondiale, écologie, milieux et phytosociologie), soit celles des rubriques 10, 11, 12, 14, 17, 18, 19, 20, 21 et 22 des fiches du «Flora alpina» feront l'objet des prochains articles de cette série (en préparation).

Les buts du présent travail sont d'une part de dresser un bref historique de la connaissance des taxons et d'autre part de quantifier et caractériser la biodiversité des plantes vasculaires de l'arc alpin, afin de répondre entre autres aux questions suivantes:

1. Quels sont les ouvrages majeurs et quelle est l'importance de la contribution des principaux auteurs?
2. Comment varient dans le temps les nombres de taxons décrits et de combinaisons effectuées?
3. Quels sont les genres et les familles importants, ainsi que les plus riches en taxons endémiques?
4. Combien de taxons (endémiques, indigènes, xénophytes) sont-ils recensés dans les Alpes, ainsi que dans les pays, les secteurs géographiques et les divisions administratives?
5. Quelles sont les régions où la biodiversité est la plus élevée et celles où l'on rencontre le plus de taxons endémiques?

Matériel et méthodes

Dition et ses divisions

La dition (ou territoire considéré par ce travail) est celle définie dans le «Flora alpina» (1: 13-17), soit une chaîne de montagnes de près de 171 000 km^2, sise entre Nice et Vienne. Cela concerne les parties alpines des pays suivants (fig. 1): Allemagne, Autriche, France, Italie, Slovénie et Suisse, ainsi que le Liechtenstein. Nous renvoyons au «Flora alpina» pour la carte des 55 subdivisions administratives. Pour les analyses, la dition est subdivisée selon deux niveaux de précision. Le premier comporte cinq grands secteurs géographiques: Alpes sud-occidentales, nord-occidentales, centrales, ouest-orientales

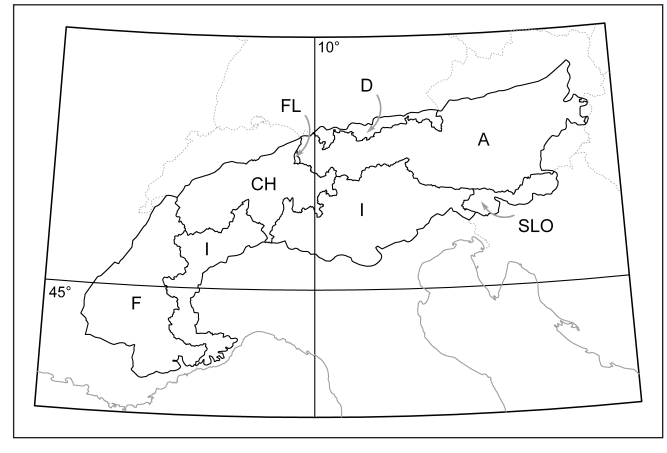


Fig. 1. – Carte de la dition et des parties alpines concernées de 6 pays: Allemagne (D), Autriche (A), France (F), Italie (I), Slovénie (SLO), Suisse (CH); ainsi que l'ensemble du Liechtenstein (FL). La superficie de chaque partie est indiquée dans le tableau 8.

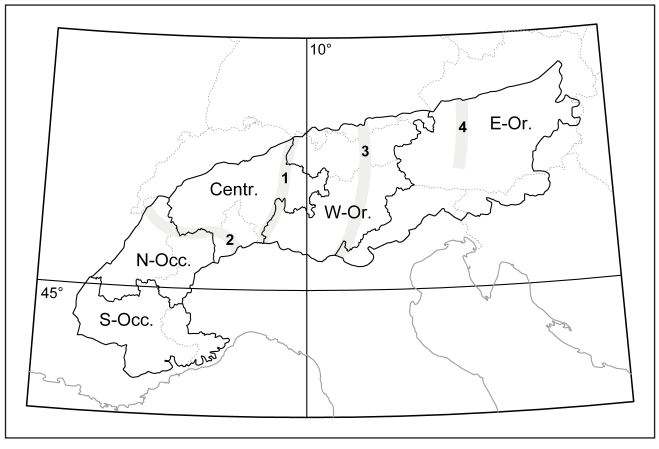


Fig. 2. – Carte de la dition et des 5 secteurs géographiques établis : Alpes sud-occidentales, nord-occidentales, centrales, ouest-orientales et est-orientales. La superficie de chaque secteur est indiquée dans le tableau 9. Certaines limites proposées par divers auteurs sont indiquées en grisé (explications dans le texte) : **1:** ligne allant du lac de Constance au lac de Côme, selon CHODAT & PAMPANINI (1902) et PAMPANINI (1903). **2:** ligne allant du lac Léman au lac Majeur, selon MERXMÜLLER (1952). **3:** ligne Isar – Adige, selon KERNER (1871). **4:** ligne Traun – Lieser, selon VIERHAPPER (1925).

et est-orientales (fig. 2). La superficie de chaque secteur est indiquée dans le tableau 9. Chacun de ces secteurs regroupe plusieurs subdivisions administratives et les détails à ce propos sont fournis dans la section suivante. Le second niveau comporte 29 divisions administratives, qui sont soit des subdivisions administratives seules, soit des regroupements de certaines d'entre elles (fig. 3), dans le but de diminuer leur nombre et d'éviter de trop grands écarts de superficies entre les entités : **1 :** Cuneo (CN) et Savona (SV) ; **2 :** Alpes-Maritimes (06) et Imperia (IM) ; **3 :** Alpes-de-Haute-Provence (04) et Var (83) ; **4 :** Drôme (26) et Vaucluse (84) ; **5 :** Hautes-Alpes° (05) ; **6 :** Torino (TO) ; **7 :** Aosta° (AO) ; **8 :** Isère (38) ; **9 :** Savoie (73) ; **10 :** Haute-Savoie (74) ; **11 :** Vaud (VD), Fribourg (FR) et Berne (BE) ; **12 :** Valais° (VS) ; **13 :** Lucerne (LU), Unterwald° (Nidwald + Obwald : UW), Uri° (UR), Schwyz (SZ), Glaris° (GL), Saint-Gall (SG) et Appenzell (Rhodes-Intérieures + Rhodes-Extérieures : AP) ; **14 :** Liechstenstein° (FL) et Vorarlberg (V) ; **15 :** Grisons° (GR) ; **16 :** Vercelli + Biella (VC), Novara + Verbania (NO), Varese (VA) et Tessin° (TI) ; **17 :** Como + Lecco (CO), Sondrio° (SO), Bergamo (BG) et Brescia (BS) ; **18 :** Schwaben (SW) et Oberbayern (OB) ; **19 :** Tirol septentrional° (NT) ; **20 :** Bolzano° (BZ) ; **21 :** Trento° (TN) ; **22 :** Verona (VR), Vicenza (VI), Belluno° (BL) et Treviso (TV) ; **23 :** Pordenone (PN) et Udine (UD) ; **24 :** Salzbourg (S) ; **25 :** Tirol oriental° (OT) et Carinthie° (K) ; **26 :** Slovénie (SLO) ; **27 :** Styrie (ST) ; **28 :** Haute-Autriche (O) ; **29 :** Basse-Autriche + Vienne (N) et Burgenland (B). Les subdivisions marquées du signe «°» sont entièrement incluses dans la dition et la superficie de chaque division est indiquée dans le tableau 10.

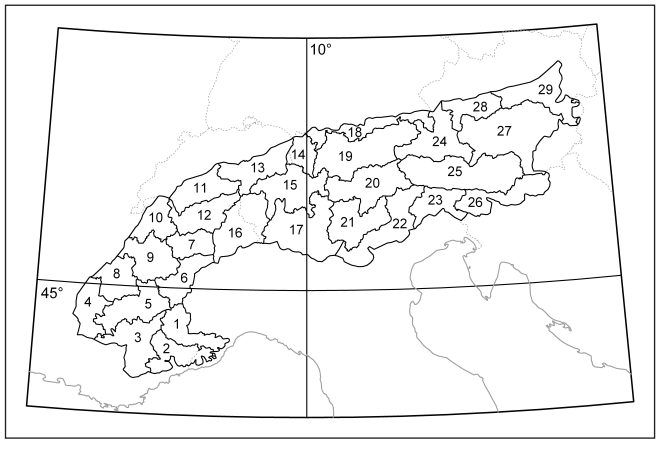


Fig. 3. – Carte de la dition et des 29 divisions administratives établies. La superficie de chaque division est indiquée dans le tableau 10.

Limites des secteurs géographiques

Les questions de savoir comment diviser les Alpes en secteurs géographiques et où placer la limite entre les Alpes occidentales et orientales retiennent l'attention des phytogéographes et des floristes depuis le 19e siècle. Les quatre limites fixées pour séparer les cinq secteurs géographiques établis en figure 2 se rapprochent le plus possible de diverses lignes de séparation proposées par les auteurs.

Par la comparaison d'un grand nombre d'aires de distribution de plantes des Alpes, CHODAT & PAMPANINI (1902 : 106) et PAMPANINI (1903 : 18) arrivent à la conclusion qu'il faut placer la limite entre les Alpes occidentales et orientales le long d'une ligne allant de l'extrémité est du lac de Constance jusqu'au lac de Côme, en passant par le col du Splügen (fig. 2 : n° 1). Cette limite est ensuite devenue la plus classique, adoptée par une majorité d'auteurs, dont SCHARFETTER (1938 : 2-4), PAWLOWSKI (1970 : 183), OZENDA (1985 : 7, 32, 33, 40), TRIBSCH & SCHÖNSWETTER (2003 : 478), TRIBSCH (2004), OZENDA & BOREL (2006 : 3-4), etc. En effet, des considérations géographiques, topographiques, géologiques, climatiques et historiques (glaciations) viennent renforcer les conclusions des études floristiques. La limite que nous fixons entre les Alpes centrales et ouest-orientales suit relativement bien cette ligne classique de séparation entre les Alpes occidentales et orientales (n° 1). Dans les Grisons (division 15), il est vraisemblable qu'une portion de la limite se situe plutôt au niveau de l'Engadine et dès lors nous incluons ce canton dans les Alpes centrales.

Comparant aussi de nombreuses aires de distribution, MERXMÜLLER (1952 : 80, 95-96) propose quant à lui de placer la limite entre les Alpes occidentales et orientales le long d'une ligne allant de l'extrémité sud du lac Léman jusqu'au lac Majeur, en passant par le sud des Alpes valaisannes ; une ligne qu'il nomme «pennine-savoyarde» (fig. 2 : n° 2). Cette limite se situe un peu au nord-est de la ligne de VIERHAPPER (1924 :

182; 1925: 15) allant de l'Isère à la Doire Baltée, qui permet à cet auteur de définir une «province gallique» au sud-ouest des Alpes. La limite que nous fixons entre les Alpes centrales et nord-occidentales correspond assez bien à la ligne proposée par Merxmüller (1952) ou à la coupure «E – F» d'Ozenda & Borel (2006), les frontières administratives des divisions ne permettant pas une meilleure optimisation du positionnement de cette limite.

Pour séparer les Alpes occidentales *sensu stricto* en deux secteurs nommés Alpes nord-occidentales et Alpes sud-occidentales (fig. 2), nous suivons Ozenda (1981: 11, 29; 1985: 32, 33), Ozenda & Borel (2006) et Richard & Pautou (1983: 12-13), qui placent cette limite au voisinage du 45e parallèle, sur une ligne allant approximativement de Valence à Turin, non loin de la «limite des cols» (de la Croix Haute, Bayard et du Lautaret). Bien que les frontières des divisions administratives ne permettent pas de suivre rigoureusement cette limite, la constitution des secteurs est optimisée en plaçant les divisions 6 (Torino), 8 (Isère) et 9 (Savoie) dans les Alpes nord-occidentales (fig. 2 et 3).

Pour séparer les Alpes orientales en deux secteurs nommés Alpes ouest-orientales et Alpes est-orientales (fig. 2), les tracés des frontières des divisions administratives (fig. 3) ne laissent pas beaucoup de choix. Dans sa moitié nord, la limite que nous retenons inclus la division 24 (Salzbourg) dans les Alpes est-orientales. De ce fait, la séparation choisie se situe à l'est de la ligne proposée par Kerner (1871: 157) pour séparer les Alpes occidentales et orientales (fig. 2: n° 3), une ligne allant de la vallée de l'Isar à celle de l'Adige, en passant par le Tribulaun. La ligne tracée ultérieurement par Vierhapper (1924: 182; 1925: 15-16) est similaire à celle de Kerner, mais dans sa partie nord elle suit un cours plus occidental, par le Lechtal. La séparation que nous choisissons se situe un peu à l'ouest d'une autre ligne retenue par Vierhapper (1925: 16), pour scinder cette fois sa «province norique» en deux groupes, l'un occidental, l'autre oriental (fig. 2, ligne n° 4: Traun – Radstädter Tauernpass – Katschberg – Lieser). En revanche notre limite se rapproche de celle que Merxmüller (1952: 5, 19-21) utilise pour définir des aires de distribution nord-est orientales, puisque cet auteur estime que plusieurs de ces aires dépassent vers l'ouest la vallée de la Traun, pour atteindre celle de la Salzach, voire celle de la Saalach. Dans sa moitié sud, longeant la frontière nord de la division 22, la limite que nous choisissons rejoint la coupure géographique du fossé gardésan et ainsi également la ligne (n° 3) Isar – Adige de Kerner (1871).

Considérant que les Alpes orientales atteignent l'Ortler à l'ouest, le phytogéographe Drude (1896: Beilage 3) montre une conception comparable à celles de Kerner (1871) et Vierhapper (1924, 1925). Pour Drude (1896) d'autre part, les Alpes occidentales ne dépassent pas le Mont-Blanc vers le nord-est, si bien qu'il intercale un secteur d'Alpes centrales entre le Mont-Blanc et l'Ortler, séparant clairement les Alpes occidentales et orientales. Le secteur des Alpes centrales de la figure 2 correspond assez exactement à celui intercalé par Drude (1896) entre les Alpes occidentales selon cet auteur (ou Alpes occidentales *sensu stricto* selon notre conception) et les Alpes orientales.

Taxons traités

Les taxons traités sont ceux présentés dans le «Flora alpina», à l'exclusion de ceux cités dans les annexes 1-4 (vol. 2, pp. 1155-1188). Toutefois, six espèces recensées à proximité immédiate de la dition mais faisant partie du corps principal du livre ne sont pas incluses dans les analyses; il s'agit d'*Arabis scopoliana, Erysimum aureum, E. carniolicum, Hladnikia pastinacifolia, Primula carniolica* et *Saxifraga berica.* Ce sont donc 4485 taxons qui sont traités ici, classés en 148 familles et 932 genres. Les conceptions des familles n'ont pas été remaniées selon APGIII (2009) et sont identiques à celles adoptées dans le «Flora alpina», soit celles du «Syllabus» d'Engler (Melchior & Werdermann, 1954, 1964) pour les *Pteridophyta* et *Pinophytina,* et celles de Cronquist (1981) pour les *Magnoliophytina.* Ces 4485 taxons correspondent, selon les solutions taxonomiques retenues dans le «Flora alpina», à des agrégats (33), à des espèces (4022, dont 27 hybrides), ou à des sous-espèces différant de leur type (430). Ces 4485 taxons seront traités indifféremment dans les analyses, quelle que soit leur appartenance à l'un ou l'autre de ces trois rangs. Les taxons totalement référencés (auteur(s), publication, date) sont au nombre de 4452, car les 33 agrégats n'ont pas de référence bibliographique. On compte 1346 combinaisons parmi ces 4452 noms (et donc 3106 noms n'ayant pas fait l'objet d'une combinaison).

Indications chorologiques

Parmi les indications figurant sur les cartes publiées dans le «Flora alpina» (1: 25), c'est généralement et sauf indication contraire l'état «Présent» qui est utilisé dans les analyses. Pour calculer les états des indications des regroupements de subdivisions administratives en divisions, secteurs géographiques, pays et autres regroupements, l'ordre de primauté suivant a été retenu: «Présent», «A compléter», «Douteux», «Eteint», «Absent». Concernant le statut de chaque taxon dans la dition, seuls trois états sont considérés: «endémique» (501 taxons), «indigène» (3482 taxons indigènes non endémiques) et «xénophyte» (502 taxons). En effet, pour les analyses nous avons réuni sous «endémique» les indications «End.» (417 endémiques), «Subend.» (60 subendémiques) et «End.?» (24 endémiques probables). De même sont réunies sous «xénophyte» les indications «Ξ» (448 xénophytes) et «Ξ?» (54 xénophytes probables) (voir le «Flora alpina»: 1: 24).

Base de données

Toutes les données ici analysées sont celles qui figurent dans le «Flora alpina», auxquelles aucune mise à jour n'a été appliquée, de manière à faire référence à un état homogène de l'information, publié à une date unique : 2004. Les données ont été extraites du Système d'Informations Botaniques de Genève (SIBG – base de données Oracle 10g) pour certaines d'entre elles et de divers tableaux Excel pour d'autres. Des tables normalisées regroupant l'ensemble de l'information ont ensuite été constituées, afin qu'elles soient exportables vers une base de données relationnelle. Toutes ces tables ont été importées dans une nouvelle base de données SQL Server 2008, où les requêtes nécessaires ont été écrites.

Outils mathémathiques

La «richesse aréale» est une densité conventionnellement définie par le nombre de taxons recensés sur une superficie de référence de 10 000 km^2 (Ozenda, 1982 : 48 ; 1985 : 34 ; 1994 : 35). Comme le précise Ozenda (1982 : 45 ; 1994 : 34), un calcul de la richesse aréale ne doit «prendre en compte que la flore spontanée, à l'exclusion des espèces introduites, parfois assez nombreuses pour fausser complètement les comparaisons». Ainsi, seule la flore indigène totale (= endémiques+indigènes) est ici considérée, à l'exclusion des xénophytes. Pour exprimer la relation entre les superficies des 29 divisions de la dition et le nombre de taxons recensés dans chacune d'elles, puis calculer la richesse aréale, les équations proposées entre autres par Williamson (1988 : 95) et Rosenzweig (2002 : 12) sont retenues, formules qui se basent sur la loi d'Arrhenius (1921), soit :

$$S = c\ A^z$$

et

$$\log S = z \log A + \log c$$

où S est le nombre de taxons, A la superficie, z la pente de la droite de régression et c son interception.

Pour mesurer l'endémisme par division, le nombre de taxons endémiques dont l'aire de distribution est strictement limitée à une division, puis à 1-2 divisions, 1-3, etc. est compté dans chacune des 29 divisions. De plus, il est fait appel au concept d'«endémisme pondéré», utilisé notamment par Crisp & al. (2001) et Tribsch (2004), où la pondération est inversement proportionnelle au nombre de divisions occupées. Dans ce cas, le nombre total de taxons endémiques à la dition est compté dans chaque division, mais le poids d'un taxon endémique n'occupant qu'une division est de 1, celui d'un endémique occupant 2 divisions est de 0,5, pour 4 divisions occupées le poids est de 0,25, pour 10 divisions il est de 0,1 et pour 29 il n'est plus que de 0,03448.

Résultats et discussions

Historique

1. Taxons décrits

Notre analyse historique porte sur les 4452 taxons totalement référencés. Un comptage du nombre de taxons décrits par année de 1753 à 2003 a été effectué sur les 3106 noms pas combinés et les 1346 basionymes de combinaisons. Les résultats sont regroupés par demi-siècles en figure 4. On constate que 3802 taxons sont décrits de 1753 à 1849, soit 85%.

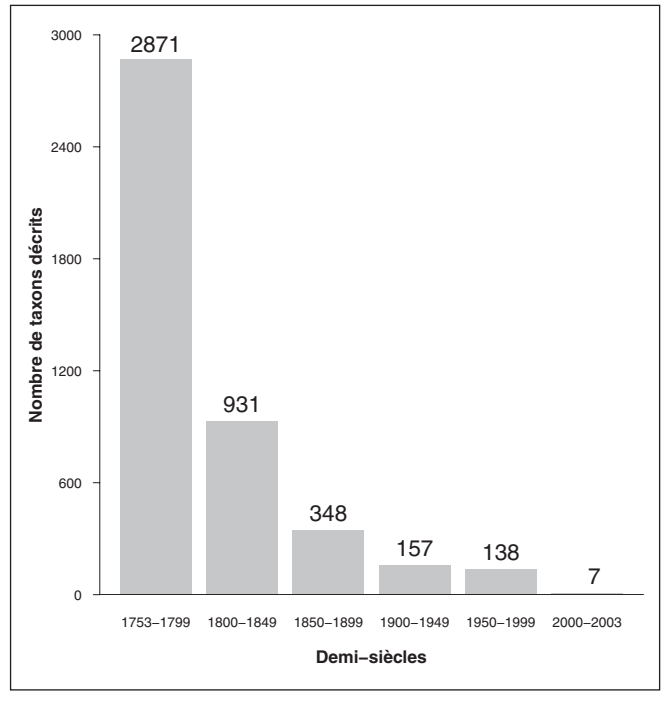


Fig. 4. – Nombre de taxons décrits par demi-siècle, de 1753 à 2003. Total : 4452 taxons référencés.

En 1753, Linné décrit 1798 taxons (dont 28 endémiques), soit environ 40% des 4452 taxons étudiés (1795 dans le «Species plantarum» et 3 dans les «Demonstrationes plantarum»). Pour le 60% restant, soit 2654 taxons, un histogramme donne le nombre par année, de 1754 à 2003 (fig. 5). La décroissance des descriptions est logarithmique. Les années des deux guerres mondiales se caractérisent par de très faibles nombres de taxons décrits, de même que de manière plus générale toute la période 1914-1956. La décennie troublée suivant la révolution française de 1789 montre aussi une décrue des descriptions. Ces creux se retrouvent bien marqués en ne tenant compte que des taxons endémiques (fig. 6). La décroissance des descriptions en fonction du temps est en revanche ici beaucoup moins accusée.

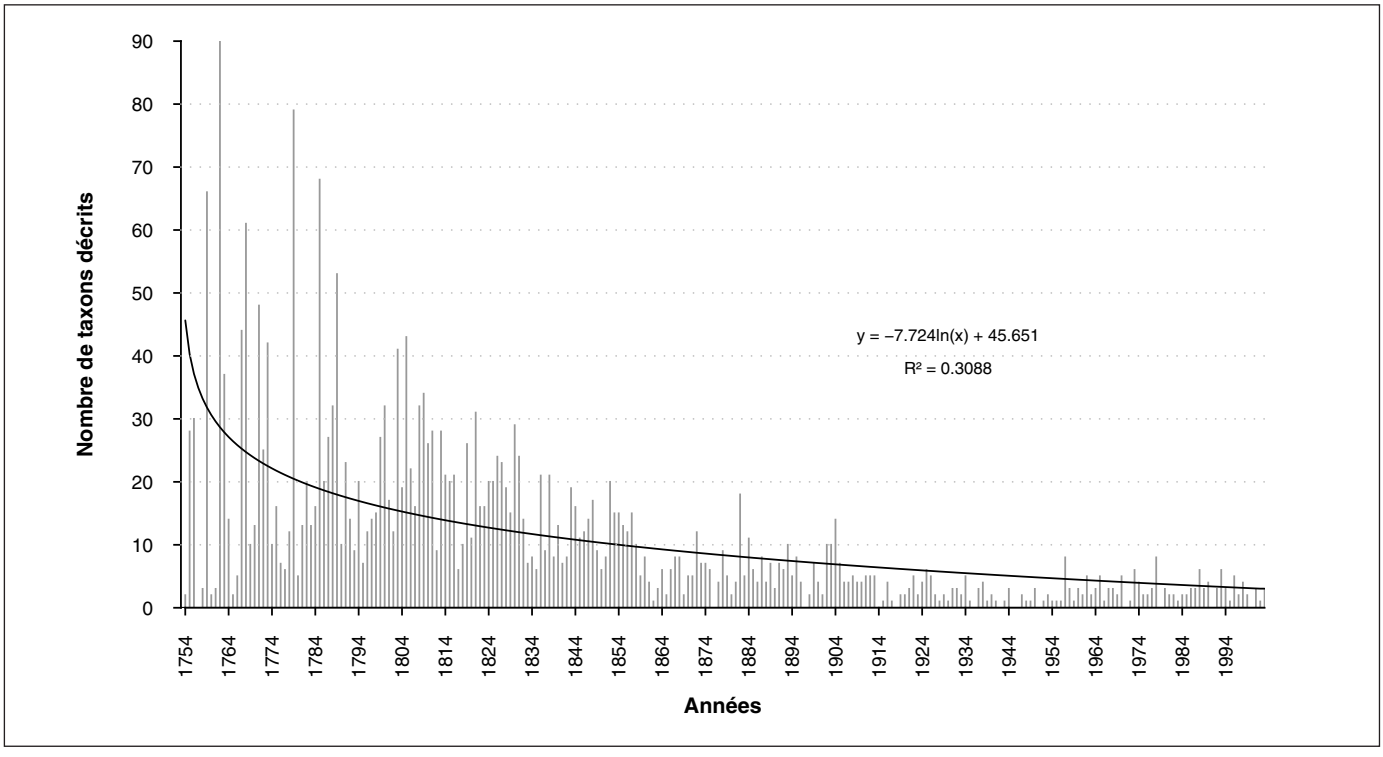


Fig. 5. – Nombre de taxons décrits par année, de 1754 à 2003 (avec courbe de tendance logarithmique et son équation). Total : 2654 taxons référencés (1798 ayant déjà été décrits en 1753).

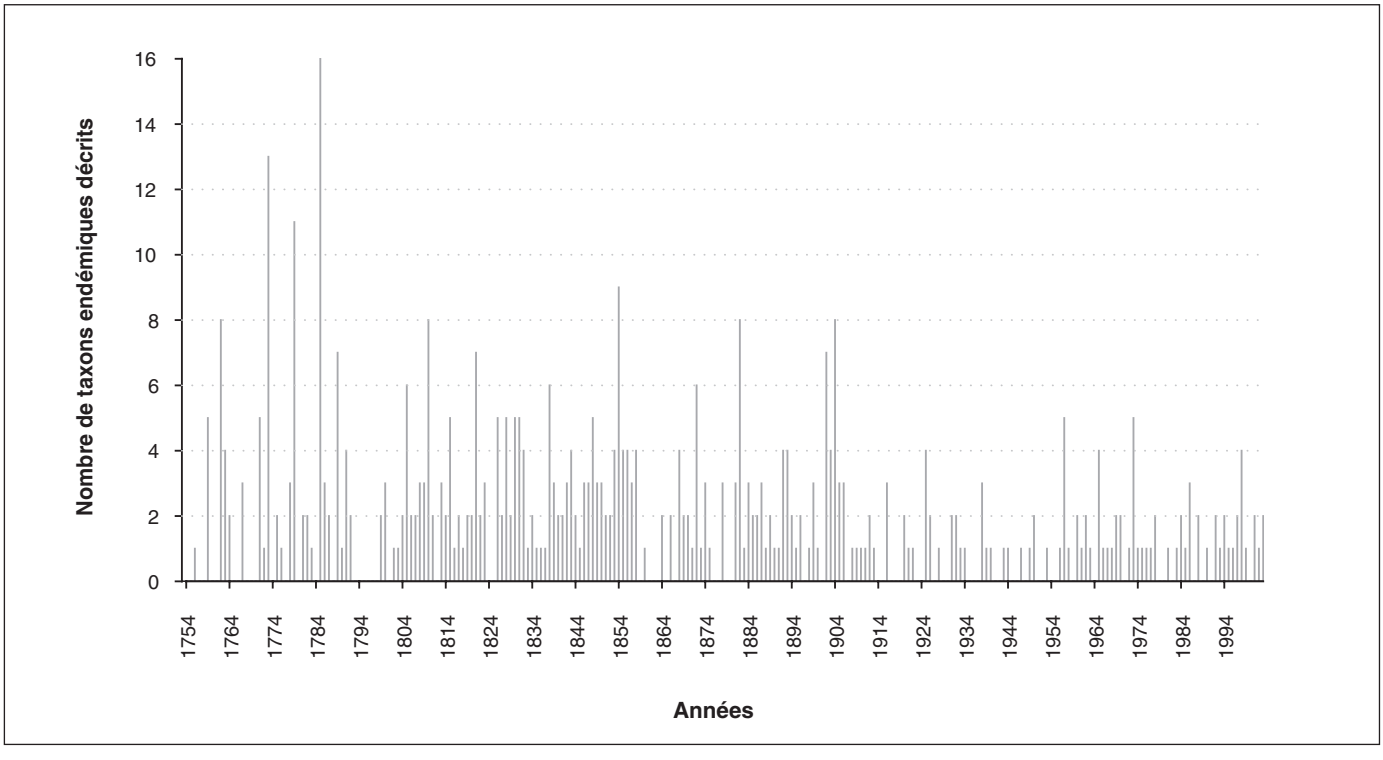


Fig. 6. – Nombre de taxons endémiques décrits par année, de 1754 à 2003. Total : 473 taxons endémiques référencés (28 ayant déjà été décrits en 1753).

2. Combinaisons effectuées

Les 1346 combinaisons effectuées de 1754 à 2003 font aussi l'objet d'un histogramme (fig. 7), où se remarque une intense activité au 19e siècle principalement. Les creux des périodes de guerres relevés à propos des descriptions de taxons ne se retrouvent pas, le travail relatif aux combinaisons nécessitant moins de présence sur le terrain. Regroupés par demi-siècles (fig. 8), les nombres de taxons décrits et de combinaisons effectuées montrent : 1) la décroissance marquée et régulière des descriptions de taxons non endémiques au fil du temps ; 2) une légère augmentation des descriptions de taxons endémiques au 19e siècle, qui ne diminue que de moitié au 20e siècle tout en se stabilisant (le ratio endémiques / non endémiques s'égalisant de plus avec le temps) ; 3) une nette augmentation au 19e siècle des combinaisons effectuées (697 combinaisons durant ce siècle, soit 51,8%), suivie d'une stabilisation au 20e siècle (avec encore 473 combinaisons durant ce siècle, soit 35,1%). On constate donc un transfert de l'effort de connaissance des taxons non endémiques vers les endémiques, de même que vers un raffinement de la taxonomie, qui implique de nouvelles combinaisons.

Le temps de latence qui s'écoule entre la description d'un taxon (publication du basionyme) et l'exécution d'une éventuelle combinaison fait l'objet de la figure 9. On constate que 249 combinaisons (18,5%) ont été effectuées durant les 19 premières années qui suivent la description correspondante. Une baisse sensible à 73 combinaisons se fait sentir après 20 à 29 ans de latence, puis un maximum de 129 combinaisons est atteint pour le temps de latence de 50 à 59 ans. A noter que 540 combinaisons (40,1%) ont été effectuées dans un temps de 0 à 49 ans, 687 (51%) dans un temps de 30 à 99 ans et 1009 (75%) dans un temps de 0 à 99 ans.

Une combinaison peut impliquer un changement de genre du taxon considéré, ou bien seulement une modification de rang taxonomique, voire un simple transfert d'un taxon infraspécifique d'une espèce à une autre, sans changement de genre. Un histogramme (fig. 10) donne par décennie les nombres de combinaisons effectuées avec ou sans changement de genre (pourcentages en fig. 11). Au cours d'une première période allant jusqu'à la décennie 1860, ce sont les combinaisons reflétant des remaniements génériques qui dominent (54,5%-100% de combinaisons avec changement de genre, en moyenne 86,4% sur la période 1754-1869), alors que dès la décennie 1870 la situation s'inverse (36%-81,8% de combinaisons sans changement de genre, en moyenne 53,4% sur la période 1870-2003). Les botanistes de la première période ont généralement remanié les conceptions génériques linnéennes, alors que ceux de la seconde période se sont plutôt concentrés sur des questions de niveaux infraspécifiques (voir plus bas sous «4. Auteurs» quelques détails concernant ces botanistes). Une majorité des combinaisons de la première période fait partie des quelque 50% de combinaisons effectuées dans un temps de latence de 30 à 99 ans. On notera d'autre part que la seconde

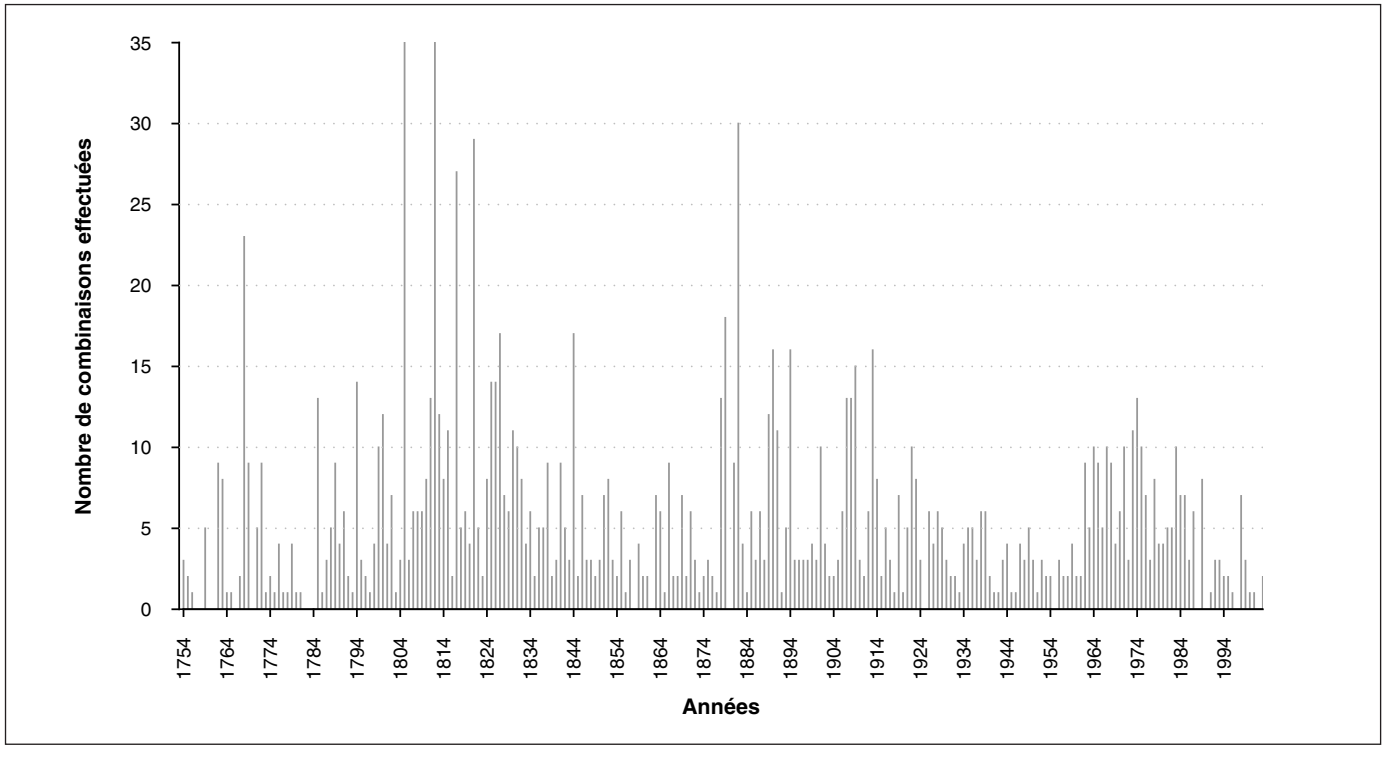


Fig. 7. – Nombre de combinaisons effectuées par année, de 1754 à 2003. Total : 1346 combinaisons référencées (0 en 1753).

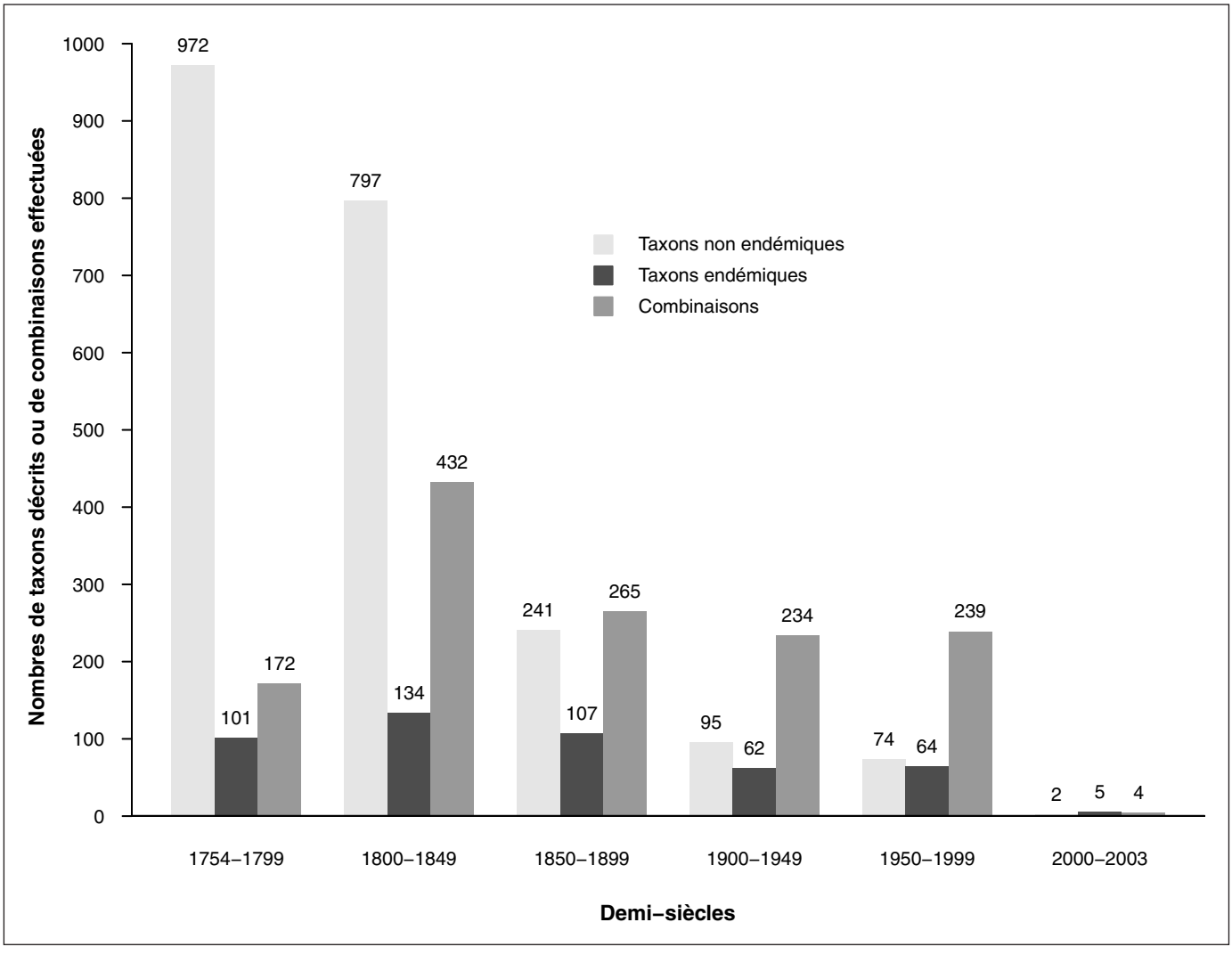


Fig. 8. – Nombres de taxons décrits ou de combinaisons effectuées par demi-siècle, de 1754 à 2003. Totaux: 2181 taxons non endémiques référencés (1770 ayant déjà été décrits en 1753), 473 taxons endémiques référencés (28 ayant déjà été décrits en 1753) et 1346 combinaisons référencées (0 en 1753).

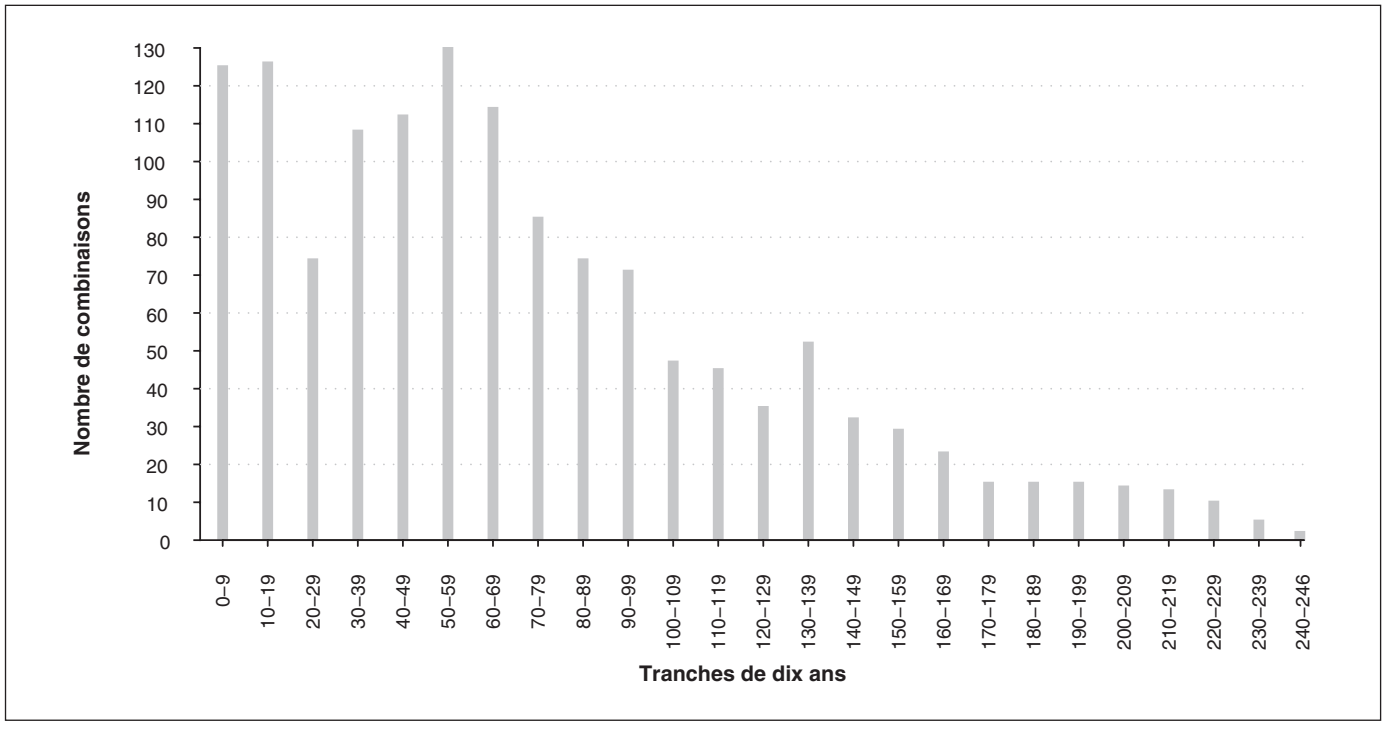


Fig. 9. – Nombre de combinaisons effectuées en fonction du temps de latence (par tranche de dix ans) entre la description d'un taxon (publication du basionyme) et l'exécution de la combinaison. Total : 1346 combinaisons référencées.

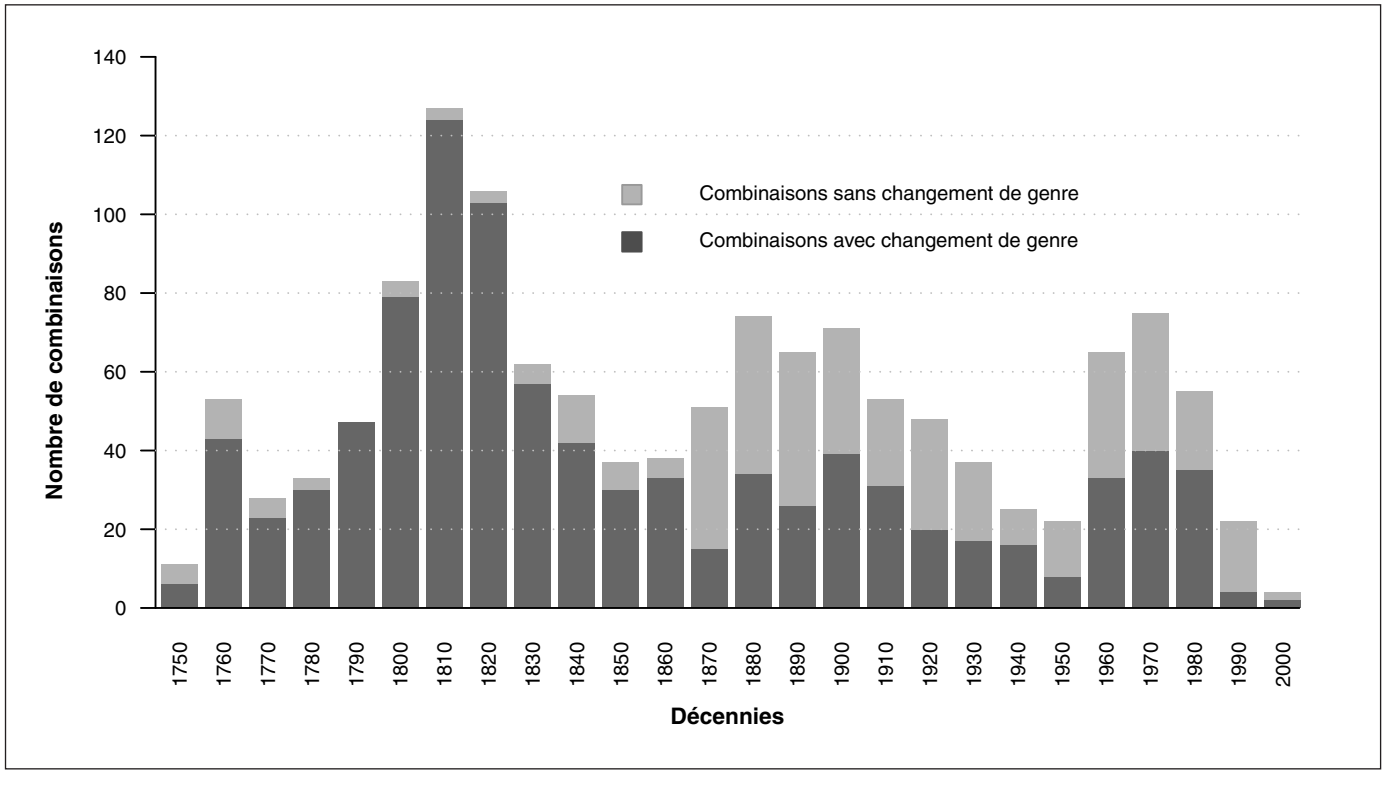


Fig. 10. – Nombres de combinaisons effectuées par décennie, de 1754 à 2003, avec ou sans changement de genre. Total : 1346 combinaisons référencées.

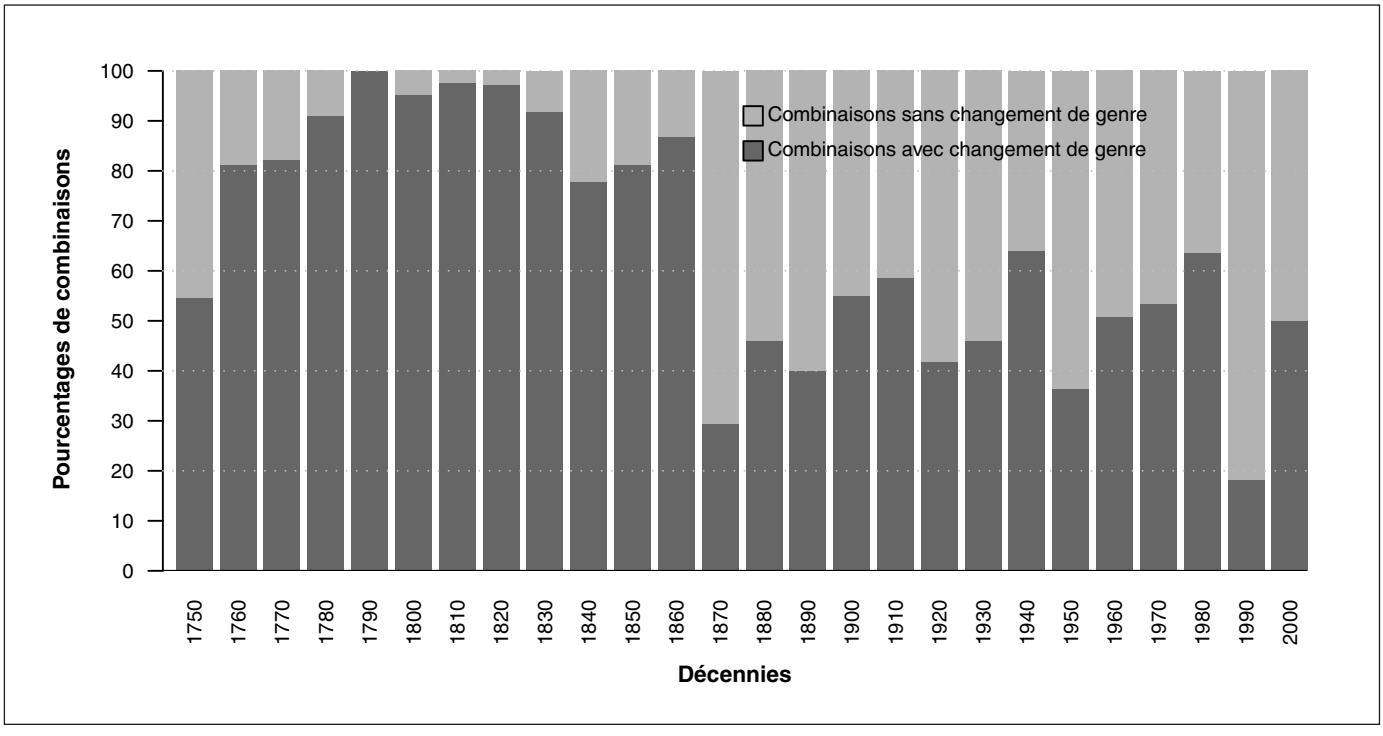


Fig. 11. – Pourcentages de combinaisons avec ou sans changement de genre, par décennie, de 1754 à 2003.

période commence après un creux d'activité durant l'intervalle 1850-1869 (fig. 10), les remaniements infraspécifiques ayant provoqué un regain d'activité en taxonomie dès les années 1870. Il est clair également que le nombre de combinaisons effectuées reste considérable au 20e siècle (fig. 8 et 10), une tendance qui pourrait se poursuivre durant le 21e siècle, notamment en raison des conceptions taxonomiques revisitées sous l'éclairage nouveau des recherches en biologie moléculaire.

3. Ouvrages

Près de 85% des taxons, soit 3770, ont été décrits dans plus de 450 ouvrages, alors que les 682 autres taxons ont été décrits dans plus de 200 périodiques. Pour ce qui est des ouvrages, le tableau 1 liste ceux dans lesquels au moins 20 taxons ont été décrits. La première édition du «Species plantarum» en 1753 mise à part, les 21 ouvrages venant ensuite contiennent à eux seuls les descriptions de 747 taxons, soit près de 17%. Seuls deux périodiques ont publié les descriptions de plus de 20 taxons: 61 dans «Flora (Regensburg)» et 49 dans «Österreichische Botanische Zeitschrift».

En figure 5, cinq années voient chacune la description de plus de 60 taxons. Par année, voici la liste des ouvrages dominants, avec entre parenthèses le rapport entre le nombre de taxons décrits par ouvrage et celui durant l'année: 1759, «Systema naturae» ed. 10 (60/66); 1762, «Species plantarum» ed. 2 (27/90); 1768, «Gardeners dictionary» ed. 8 (58/61); 1779, «Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné» (55/79); 1785, «Flora pedemontana» (40/68). En figure 6, trois années voient chacune la description de plus de 10 taxons endémiques. Par année, voici la liste des ouvrages dominants, avec entre parenthèses le rapport entre le nombre de taxons endémiques décrits par ouvrage et celui durant l'année: 1773, «Auctuarium ad synopsim methodicam stirpium horti regii taurinensis» (13/13); 1779, «Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné» (11/11); 1785, «Flora pedemontana» (11/16).

4. Auteurs

Linné a décrit 2036 taxons, soit près de 46% des 4452 taxons référencés recensés dans le «Flora alpina»! Les 25 autres auteurs ayant chacun décrit au moins 20 taxons sont listés dans le tableau 2, pour un total de 959 taxons, soit 21,5% (le tableau réunissant 2995 taxons, soit 67,3%). On constate qu'à eux seuls, Linné, Villars et Allioni ont décrit près de 50% des taxons. Parmi les 26 auteurs du tableau 2, trois se distinguent par un taux élevé ($\geq$ 40%) de taxons endémiques dans leurs descriptions: Hoppe, Kerner et Reichenbach.

Le tableau 3 liste les 14 auteurs ayant chacun effectué au moins 20 combinaisons, pour un total de 374, soit 27,8% (sur 1346). A. P. de Candolle se détache nettement avec 64 combinaisons, dont 30 effectuées dans la «Flore française» ed. 3 et 14 dans le «Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis». A eux seuls, A. P. de Candolle, Nyman et Arcangeli ont

Tableau 1. – Liste des 22 ouvrages dans lesquels au moins 20 taxons ont été décrits. Les numéros sont ceux des ouvrages dans Stafleu & Cowan (1976-1988), qui ne citent pas les «Plantae vapincenses» (*) ; des informations sur cet ouvrage sont toutefois notamment fournies par Perret & Burdet (1981). (Les auteurs des ouvrages ne sont pas toujours les auteurs de tous les taxons qui y sont décrits).

Nb taxons décrits	Ouvrage	Date(s)	Auteur(s)	Numéro(s)
1795	Species plantarum	1753	Linné, C. von (1707-1778)	4769
60	Species plantarum ed. 2	1762-1763	Linné, C. von (1707-1778)	4817
60	Systema naturae ed. 10	1759	Linné, C. von (1707-1778)	4794
58	Gardeners dictionary ed. 8	1768	Miller, P. (1691-1771)	6045
55	Prospectus de l'histoire des plantes de Dauphiné	1779	Villars, D. (1745-1814)	16170
48	Mantissa plantarum	1767-1771	Linné, C. von (1707-1778)	4831
46	Centuria plantarum	1755-1756	Linné, C. von (1707-1778)	4781+4788
40	Flora pedemontana	1785	Allioni, C. (1728-1804)	100
38	Flora carniolica ed. 2	1771-1772	Scopoli, J. A. (1723-1788)	11546
37	Species plantarum	1797-1810	Willdenow, C. L. (1765-1812)	17658
34	Encyclopédie méthodique. Botanique	1783-1817	Lamarck, J. B. A. P. M. de (1744-1829) & al.	4136
31	Florae austriacae	1773-1778	Jacquin, N. J. (1727-1817)	3247
28	Flore française ed. 3	1805-1815	Lamarck, J. B. A. P. M. de (1744-1829) & Candolle, A. P. de (1778-1841)	987
26	Auctuarium ad synopsim… stirpium… taurinensis	1773	Allioni, C. (1728-1804)	99
26	Enumeratio stirpium… vindobonensi	1762	Jacquin, N. J. (1727-1817)	3242
25	Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae	1799-1812	Waldstein, F. de P. A. (1759-1823) & Kitaibel, P. (1757-1817)	16560
24	Flora anglica	1762	Hudson, W. (1730-1793)	3108
24	Histoire des plantes de Dauphiné	1786-1789	Villars, D. (1745-1814)	16171
23	Collectanea	1786-1796	Jacquin, N. J. (1727-1817)	3253
23	Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis	1823-1873	Candolle, A. P. de (1778-1841) & Candolle, A. de (1806-1893)	999
21	Flora taurico-caucasica	1808-1819	Marschall von Bieberstein, F. A. (1768-1826)	5452
20	Plantae vapincenses	1785	Chaix, D. (1730-1799)	(*)

effectué 130 combinaisons, soit 9,7%. Parmi les auteurs du tableau 3, quatre se distinguent par un taux très élevé (> 95%) de combinaisons avec changement de genre: A. P. de Candolle, Palisot de Beauvois, Reichenbach et Schultes; à ce titre, ces auteurs sont très caractéristiques de la période où dominent les remaniements génériques (voir plus haut sous «2. Combinaisons effectuées»). En revanche, Arcangeli et Nyman se particularisent par un taux très bas (< 23%) de combinaisons avec changement de genre et sont typiques du début de la période où les remaniements infraspécifiques deviennent beaucoup plus nombreux (dès les années 1870).

Nombres de taxons par catégories taxonomiques

1. Embranchements et classes

Le tableau 4 regroupe une série de nombres et pourcentages fondamentaux pour l'embranchement des *Pteridophyta,* le sous-embranchement des *Pinophytina,* et les classes des *Magnoliopsida* et *Liliopsida.* Selon une estimation citée par Groombridge (1992: 66) et basée sur le «Flora europaea» (Tutin & al., 1964-1993), la flore des plantes vasculaires d'Europe comporte environ 12500 espèces; c'est dire que le total des 4485 taxons du tableau 4 représente un peu plus du tiers de la flore d'Europe. C'est un peu moins que les $^{3}/_{7}$ évalués par Ozenda (1985: 35; 1994: 194), soit 5000 ± 500 espèces, car ce dernier se réfère à une dition un peu plus large, notamment dans le sud des Alpes occidentales.

2. Familles et genres

Les 12 familles réunissant chacune plus de 100 taxons dans les Alpes sont listées dans le tableau 5 et totalisent 2755 taxons, soit 61,4% (dont 303 endémiques, soit 60,5% de cette catégorie). La famille des *Asteraceae* est la plus vaste, avec 557 taxons, soit 12,4%. Les cinq premières familles réunissent 1670 taxons, soit 37,2%, ce sont les *Asteraceae, Poaceae, Fabaceae, Brassicaceae* et *Caryophyllaceae.* Les 15 genres réunissant chacun au moins 40 taxons dans les Alpes sont listés dans le tableau 6 et totalisent 778 taxons, soit 17,3% (dont 142 endémiques, soit 28,3% de cette catégorie). Le genre *Carex* est le plus vaste, avec 115 taxons, soit 2,6%. Les sept premiers genres réunissent 446 taxons, soit près de 10%, ce sont *Carex, Festuca, Saxifraga, Ranunculus, Campanula, Galium* et *Gentiana*.

Tableau 2. – Liste des 26 auteurs ayant chacun décrit au moins 20 taxons, avec le nombre et le pourcentage de taxons endémiques par auteur, ainsi que le nombre de publications différentes concernées par ces descriptions. (Pour chaque auteur, le nombre de taxons est un total de ceux décrits seul et de ceux décrits en collaboration avec un ou plusieurs autres auteurs).

Auteur	Nb taxons décrits	Endémiques	%	Nb publications
Linné, C. von (1707-1778)	2036	42	2,1	13
Villars, D. (1745-1814)	89	18	20,2	4
Allioni, C. (1728-1804)	76	27	35,5	3
Jacquin, N. J. (1727-1817)	66	8	12,1	7
Candolle, A. P. de (1778-1841)	61	10	16,4	7
Miller, P. (1691-1771)	58	0	0,0	1
Willdenow, C. L. (1765-1812)	57	5	8,8	6
Lamarck, J. B. A. P. M. de (1744-1829)	49	1	2,0	3
Scopoli, J. A. (1723-1788)	41	5	12,2	2
Jordan, A. (1814-1897)	40	13	32,5	11
Koch, W. D. J. (1771-1849)	39	9	23,1	7
Kitaibel, P. (1757-1817)	31	0	0,0	3
Tenore, M. (1780-1861)	31	0	0,0	10
Gaudin, J. (1766-1833)	30	10	33,3	5
Reichenbach, L. (1793-1879)	30	12	40,0	10
Wulfen, F. X. von (1728-1805)	30	9	30,0	5
Hudson, W. (1730-1793)	28	0	0,0	3
Kerner, A. (1831-1898)	27	11	40,7	7
Host, N. T. (1761-1834)	26	1	3,8	4
Waldstein, F. de P. A. (1759-1823)	25	0	0,0	1
Hoppe, D. H. (1760-1846)	22	10	45,5	6
Marschall von Bieberstein, F. A. (1768-1826)	22	0	0,0	3
Schreber, J. C. D. von (1739-1810)	21	0	0,0	6
Crantz, H. J. N. von (1722-1799)	20	3	15,0	4
Persoon, C. H. (1761-1836)	20	2	10,0	3
Smith, J. E. (1759-1828)	20	1	5,0	6

Tableau 3. – Liste des 14 auteurs ayant chacun effectué au moins 20 combinaisons, avec le nombre et le pourcentage de celles impliquant un changement de genre. (Pour chaque auteur, le nombre de combinaisons est un total de celles effectuées seul et de celles effectuées en collaboration avec un ou plusieurs autres auteurs).

Auteur	Nb combinaisons effectuées	Avec changement de genre	%
Candolle, A. P. de (1778-1841)	64	63	98,4
Nyman, C. F. (1820-1893)	35	3	8,6
Arcangeli, G. (1840-1921)	31	7	22,6
Palisot de Beauvois, A. M. F. J. (1752-1820)	25	25	100,0
Greuter, W. R. (1938-)	25	17	68,0
Thellung, A. (1881-1928)	23	20	87,0
Schultes, J. A. (1773-1831)	22	22	100,0
Reichenbach, L. (1793-1879)	22	21	95,5
Holub, J. (1930-1999)	22	19	86,4
Burdet, H. M. (1939-)	22	14	63,6
Linné, C. von (1707-1778)	22	13	59,1
Schinz, H. (1858-1941)	21	17	81,0
Miller, P. (1691-1771)	20	17	85,0
Hayek, A. von (1871-1928)	20	10	50,0

Tableau 4. – Nombre de familles, genres, agrégats et taxons (% sur 4485) dans quatre grandes catégories taxonomiques : *Pteridophyta, Pinophytina, Magnoliopsida* et *Liliopsida*. La partie droite du tableau précise combien de taxons sont endémiques (% sur le nombre de taxons de la catégorie), indigènes, endémiques+indigènes (= flore indigène totale) et xénophytes (% sur le nombre de taxons de la catégorie).

Catégorie	Familles	Genres	Agrégats	Taxons	%	Endémiques	%	Indigènes	Endémiques+ indigènes	Xénophytes	%
Pteridophyta	9	33	0	105	2,3	3	2,9	100	103	2	1,9
Pinophytina	4	11	0	26	0,6	1	3,8	19	20	6	23,1
Magnoliopsida	111	688	33	3470	77,4	437	12,6	2641	3078	392	11,3
Liliopsida	24	200	0	884	19,7	60	6,8	722	782	102	11,5
Total	**148**	**932**	**33**	**4485**	**100,0**	**501**	**11,2**	**3482**	**3983**	**502**	**11,2**

Tableau 5. – Nombre de genres et taxons (% sur 4485) dans les 12 familles réunissant chacune plus de 100 taxons, ainsi que les nombres de taxons endémiques (% sur le nombre de taxons dans la famille, puis sur le total de 501), indigènes (% sur le nombre de taxons dans la famille) et xénophytes (% sur le nombre de taxons dans la famille).

Famille	Genres	Taxons	%	Endémiques	%	% sur 501	Indigènes	%	Xénophytes	%
Asteraceae	99	557	12,4	68	12,2	13,6	419	75,2	70	12,6
Poaceae	84	359	8,0	39	10,9	7,8	270	75,2	50	13,9
Fabaceae	42	280	6,2	21	7,5	4,2	225	80,4	34	12,1
Brassicaceae	67	264	5,9	42	15,9	8,4	189	71,6	33	12,5
Caryophyllaceae	30	210	4,7	46	21,9	9,2	159	75,7	5	2,4
Scrophulariaceae	30	190	4,2	26	13,7	5,2	154	81,1	10	5,3
Rosaceae	29	181	4,0	10	5,5	2,0	136	75,1	35	19,3
Apiaceae	63	163	3,6	14	8,6	2,8	135	82,8	14	8,6
Cyperaceae	17	160	3,6	4	2,5	0,8	150	93,8	6	3,8
Ranunculaceae	20	144	3,2	20	13,9	4,0	121	84,0	3	2,1
Lamiaceae	32	138	3,1	6	4,3	1,2	121	87,7	11	8,0
Liliaceae	31	109	2,4	7	6,4	1,4	86	78,9	16	14,7
Autres	388	1730	38,6	198	–	39,5	1317	–	215	–
Total	**932**	**4485**	**100,0**	**501**	**–**	**100,0**	**3482**	**–**	**502**	**–**

Tableau 6. – Nombre de taxons (% sur 4485) dans les 15 genres réunissant chacun au moins 40 taxons, ainsi que les nombres de taxons endémiques (% sur le nombre de taxons dans le genre, puis sur le total de 501), indigènes (% sur le nombre de taxons dans le genre) et xénophytes (% sur le nombre de taxons dans le genre).

Genre	Famille	Taxons	%	Endémiques	%	% sur 501	Indigènes	%	Xénophytes	%
Carex	*Cyperaceae*	115	2,6	4	3,5	0,8	110	95,7	1	0,9
Festuca	*Poaceae*	70	1,6	23	32,9	4,6	46	65,7	1	1,4
Saxifraga	*Saxifragaceae*	59	1,3	28	47,5	5,6	30	50,8	1	1,7
Ranunculus	*Ranunculaceae*	56	1,2	4	7,1	0,8	52	92,9	0	0,0
Campanula	*Campanulaceae*	51	1,1	21	41,2	4,2	29	56,9	1	2,0
Galium	*Rubiaceae*	51	1,1	10	19,6	2,0	41	80,4	0	0,0
Gentiana	*Gentianaceae*	44	1,0	13	29,5	2,6	31	70,5	0	0,0
Centaurea	*Asteraceae*	43	1,0	7	16,3	1,4	35	81,4	1	2,3
Euphorbia	*Euphorbiaceae*	43	1,0	6	14,0	1,2	31	72,1	6	14,0
Viola	*Violaceae*	42	0,9	9	21,4	1,8	31	73,8	2	4,8
Hieracium	*Asteraceae*	41	0,9	2	4,9	0,4	39	95,1	0	0,0
Potentilla	*Rosaceae*	41	0,9	4	9,8	0,8	36	87,8	1	2,4
Trifolium	*Fabaceae*	41	0,9	1	2,4	0,2	37	90,2	3	7,3
Veronica	*Scrophulariaceae*	41	0,9	2	4,9	0,4	36	87,8	3	7,3
Silene	*Caryophyllaceae*	40	0,9	8	20,0	1,6	30	75,0	2	5,0
Autres		3707	82,7	359	–	71,7	2868	–	480	–
Total		**4485**	**100,0**	**501**	**–**	**100,0**	**3482**	**–**	**502**	**–**

3. Agrégats

Les 5 familles et les 10 genres contenant les 33 agrégats retenus dans le «Flora alpina» sont listés dans le tableau 7. Les *Asteraceae* et *Rosaceae* sont principalement concernées, regroupant à elles seules 30 agrégats. Pour la plupart apomictiques, les «petites-espèces» contenues dans ces agrégats échappent en majeure partie à nos analyses, puisqu'elles n'ont pas été traitées dans le «Flora alpina».

Tableau 7. – Nombre d'agrégats dans les 5 familles et 10 genres concernés.

Famille	Genres	Agrégats
Amaranthaceae	*Amaranthus*	1
Asteraceae	*Aster*	1
Asteraceae	*Hieracium*	10
Asteraceae	*Leucanthemum*	1
Asteraceae	*Taraxacum*	8
Polygonaceae	*Rumex*	1
Ranunculaceae	*Ranunculus*	1
Rosaceae	*Alchemilla*	8
Rosaceae	*Potentilla*	1
Rosaceae	*Rubus*	1
Total		**33**

Biodiversité

1. Pays et secteurs géographiques

Le tableau 8 regroupe les nombres de taxons présents dans chacune des parties concernées des sept pays de la dition (fig. 1). Par sa grande superficie et touchant presque toute la bordure méridionale de l'arc alpin, la partie italienne héberge près de 85% de la flore des Alpes. De superficie bien inférieure à la partie autrichienne, la partie française renferme pourtant un plus grand nombre de taxons, indice d'une richesse aréale supérieure à la moyenne (voir plus bas sous 2). Bien que de superficie très restreinte, le Liechtenstein héberge encore plus de 30% de la flore des Alpes. Le tableau 9 regroupe les nombres de taxons présents dans chacun des cinq secteurs géographiques de la dition (fig. 2). Malgré leur faible superficie, les Alpes sud-occidentales hébergent plus de 70% de la flore des Alpes. La biodiversité élevée de ce secteur a déjà été soulignée, notamment par Ozenda & Borel (2006). Certains chiffres présentés par ces auteurs dans le cadre de leur évaluation générale de la flore seront commentés dans le second article de cette série (en préparation), où notamment des analyses par étage de végétation seront effectuées.

Tableau 8. – Nombre et % de taxons présents par pays (voir figure 1, superficies en km² et %), ainsi que les nombres de taxons endémiques de la dition (% sur 501), indigènes, endémiques+indigènes (= flore indigène totale) et xénophytes.

Pays	Superficie	%	Taxons	% sur 4485	Endémiques	% sur 501	Indigènes	Endémiques+ indigènes	Xénophytes
I	50148	29,3	3757	83,8	390	77,8	2955	3345	412
F	32082	18,8	3308	73,8	220	43,9	2796	3016	292
A	53865	31,5	2928	65,3	207	41,3	2395	2602	326
CH	24982	14,6	2599	57,9	144	28,7	2229	2373	226
SLO	5358	3,1	1985	44,3	99	19,8	1771	1870	115
D	4374	2,6	1546	34,5	54	10,8	1414	1468	78
FL	151	0,1	1384	30,9	26	5,2	1276	1302	82

Tableau 9. – Nombre et % de taxons présents par secteur géographique (voir figure 2, superficies en km² et %), ainsi que les nombres de taxons endémiques de la dition (% sur 501), indigènes, endémiques+indigènes (= flore indigène totale) et xénophytes.

Secteur	Superficie	%	Taxons	% sur 4485	Endémiques	% sur 501	Indigènes	Endémiques+ indigènes	Xénophytes
Alpes est-orientales	57407	33,6	3356	74,8	256	51,1	2715	2971	385
Alpes ouest-orientales	40211	23,5	3252	72,5	250	49,9	2594	2844	408
Alpes sud-occidentales	23592	13,8	3149	70,2	202	40,3	2703	2905	244
Alpes nord-occidentales	20357	11,9	2922	65,2	179	35,7	2476	2655	267
Alpes centrales	29393	17,2	2803	62,5	154	30,7	2361	2515	288

2. Divisions administratives et richesse aréale

Le tableau 10 regroupe les nombres de taxons présents dans chacune des 29 divisions administratives établies dans la dition (fig. 3) ; sont aussi fournies les valeurs calculées de richesse aréale. Pour la préparation des cartes de distribution du «Flora alpina» (1 : 25-27), les différents experts régionaux ont apprécié à divers degrés les deux états «Absent» et «A compléter». Plus prudents, certains experts ont préféré classer plus de taxons sous «A compléter», mais la connaissance de la flore était aussi assez inégale d'une subdivision à l'autre, si bien que certaines des 29 divisions peuvent comporter des taux élevés de taxons classés sous «A compléter», en proportion inverse des taxons classés sous «Absent» (fig. 12). Il ne fait aucun doute qu'un pourcentage de taxons considérés comme «A compléter» seraient à classer sous «Présent» et divers recoupements conduisent à penser que pour la flore indigène totale ce pourcentage avoisine en moyenne 20%. Les valeurs ainsi calculées figurent également dans le tableau 10. La relation entre les superficies des 29 divisions et le nombre de taxons recensés dans chacune d'elles fait l'objet des figures 13 et 14. Le premier graphique tient compte des nombres de taxons réellement recensés. Dans ce cas, la richesse aréale moyenne de la dition est de 2141 taxons et l'on peut considérer que les valeurs comprises dans un intervalle de 200 taxons (9,34%) de part et d'autre de la droite de régression sont proches de la moyenne (soit de 1941 à 2340 taxons). Le second graphique est établi sous l'hypothèse que 20% des taxons de chaque division considérés comme «A compléter» sont à classer dans la catégorie «Présent». La richesse aréale moyenne calculée est alors de 2199 taxons et pour 9,34% l'intervalle des valeurs proches de

Tableau 10. – Nombre et % de taxons présents dans chacune des 29 divisions administratives établies en figure 3 (superficies en km² et %), ainsi que les nombres de taxons endémiques de la dition (% sur 501), indigènes, endémiques+indigènes (= flore indigène totale) et xénophytes. La partie droite du tableau donne la richesse aréale calculée sur la base des valeurs de la colonne endémiques+indigènes (= taxons réellement recensés : voir le texte et la figure 13). La *richesse aréale + 20% «A compléter»* est calculée sur la base des valeurs de la colonne *endémiques+indigènes + 20% «A compléter»* (= nombres de taxons recensés incrémentés de 20% des taxons considérés comme *«A compléter»:* voir le texte et les figures 12 et 14).

Division	Superficie	%	Taxons	% sur 4485	Endémiques	% sur 501	Indigènes	Endémiques+ indigènes	*E.+i. + 20% «A compléter»*	Xénophytes	Richesse aréale	*R. a. + 20% «A compléter»*
1	4020	2,4	2085	46,5	133	26,5	1870	2003	*2193*	82	2390	*2583*
2	4111	2,4	2248	50,1	140	27,9	2032	2172	*2315*	76	2580	*2715*
3	5868	3,4	2503	55,8	136	27,1	2218	2354	*2463*	149	2610	*2710*
4	4007	2,3	2087	46,5	58	11,6	1897	1955	*2113*	132	2334	*2490*
5	5586	3,3	2271	50,6	133	26,5	2023	2156	*2267*	115	2414	*2516*
6	4009	2,3	2039	45,5	121	24,2	1820	1941	*2106*	98	2317	*2481*
7	3116	1,8	1788	39,9	101	20,2	1608	1709	*1805*	79	2142	*2225*
8	4139	2,4	2151	48,0	89	17,8	1915	2004	*2177*	147	2378	*2550*
9	5437	3,2	2109	47,0	111	22,2	1885	1996	*2014*	113	2246	*2246*
10	3656	2,1	1985	44,3	58	11,6	1747	1805	*1816*	180	2194	*2176*
11	4808	2,8	1799	40,1	57	11,4	1628	1685	*1754*	114	1942	*2000*
12	5036	2,9	2010	44,8	100	20,0	1786	1886	*1950*	124	2154	*2205*
13	5430	3,2	1837	41,0	57	11,4	1672	1729	*1789*	108	1946	*1996*
14	2545	1,5	1760	39,2	49	9,8	1517	1566	*1604*	194	2042	*2051*
15	6925	4,1	1931	43,1	93	18,6	1732	1825	*1885*	106	1960	*2013*
16	7194	4,2	2371	52,9	115	23,0	2030	2145	*2269*	226	2286	*2407*
17	9450	5,5	2774	61,9	182	36,3	2301	2483	*2545*	291	2510	*2571*
18	4374	2,6	1546	34,5	54	10,8	1414	1468	*1490*	78	1723	*1728*
19	10459	6,1	1871	41,7	94	18,8	1627	1721	*1756*	150	1706	*1742*
20	7320	4,3	2238	49,9	139	27,7	1874	2013	*2019*	225	2138	*2135*
21	6063	3,5	2343	52,2	163	32,5	1992	2155	*2186*	188	2374	*2391*
22	7095	4,2	2477	55,2	152	30,3	2083	2235	*2306*	242	2389	*2452*
23	3942	2,3	2024	45,1	120	24,0	1772	1892	*1946*	132	2266	*2299*
24	6699	3,9	1733	38,6	87	17,4	1521	1608	*1620*	125	1738	*1740*
25	11155	6,5	2308	51,5	148	29,5	1908	2056	*2087*	252	2013	*2047*
26	5358	3,1	1985	44,3	99	19,8	1771	1870	*1931*	115	2110	*2160*
27	13122	7,7	2089	46,6	117	23,4	1801	1918	*1927*	171	1820	*1835*
28	3647	2,1	1445	32,2	59	11,8	1313	1372	*1387*	73	1668	*1661*
29	6389	3,7	2035	45,4	62	12,4	1808	1870	*1878*	165	2040	*2035*

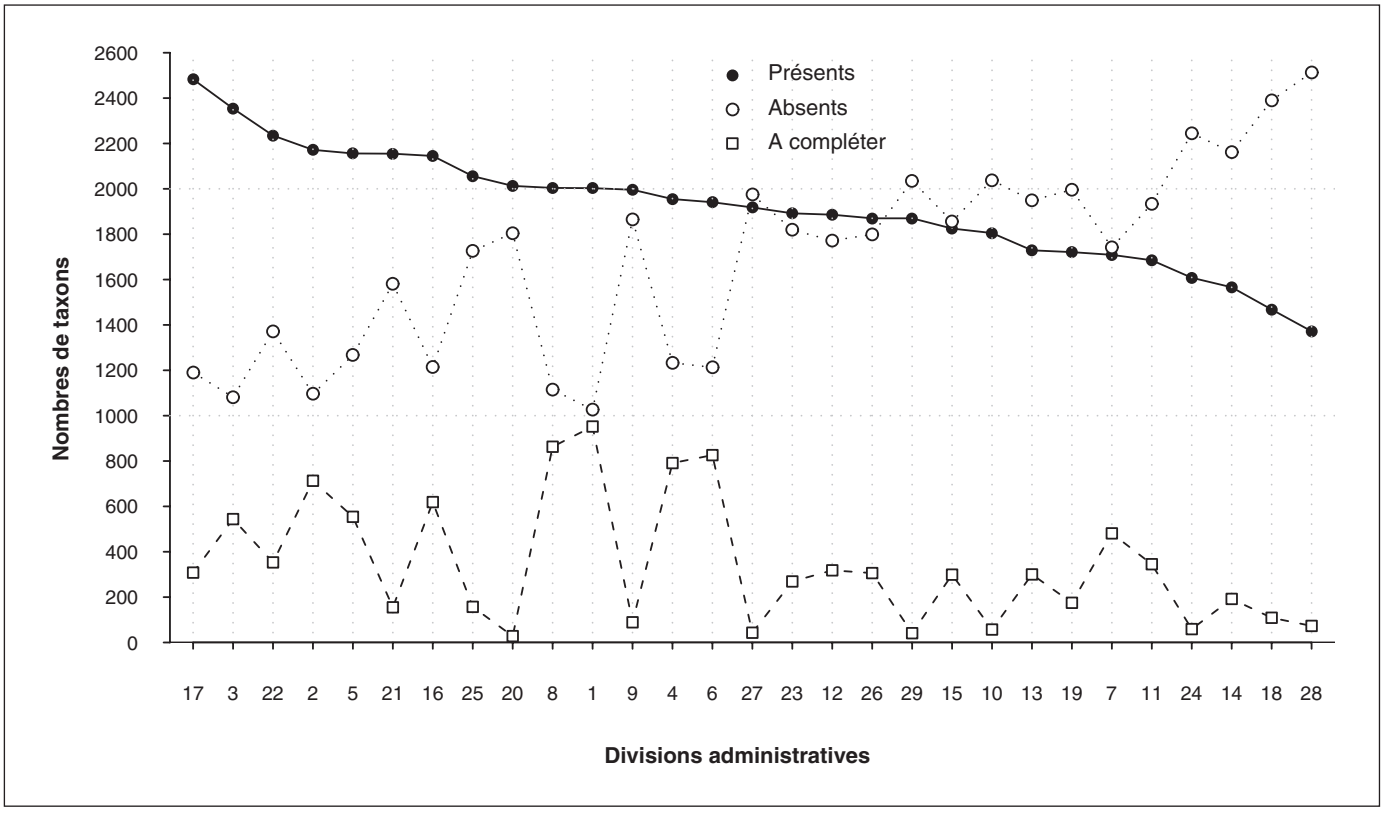


Fig. 12. – Nombres de taxons classés «Présent», «A compléter» et «Absent» (cf. «Flora alpina»: 1: 25) dans chacune des 29 divisions administratives (fig. 3 et tab. 10). Seule la flore indigène totale (= endémiques+indigènes) est ici considérée. (Les traits reliant les points sont une aide à la lecture et ne représentent pas une évolution spatiale).

la moyenne est de ± 205 taxons (soit de 1994 à 2403). Les résultats arrondis à 50 taxons sont reportés respectivement sur les figures 15 et 16. La première carte met en évidence que les régions à richesse aréale supérieure à la moyennne (> 23 centaines de taxons) sont les Alpes sud-occidentales et la division 8, de même qu'une partie de la bordure méridionale de l'arc alpin sise entre le Tessin et le Frioul (divisions 17, 21 et 22). Les régions à richesse aréale inférieure à la moyenne (< 19,5 centaines de taxons) occupent le nord-est de l'arc alpin, à l'exception de la division 29. Les autres régions et la division 29 sont celles où la richesse aréale est proche de la moyenne (19,5-23 centaines de taxons). Le modèle produit selon l'hypothèse que 20% des taxons considérés comme «A compléter» sont à classer sous «Présent» donne un patron cartographique (fig. 16) où les régions à richesse aréale supérieure à la moyenne (> 23,5 centaines de taxons) occupent une zone continue entre les Alpes sud-occidentales et la bordure méridionale de l'arc alpin, jusqu'aux confins du Frioul. Les régions à richesse aréale inférieure à la moyenne (< 20 centaines de taxons) et proche de la moyenne (20-23,5 centaines de taxons) sont en revanche les mêmes que précédemment. Les valeurs et le patron du modèle de la figure 16 sont probablement plus proches de la réalité que ceux de la figure 15, élaborée selon les nombres de taxons réellement recensés. Ces chiffres sont globalement en accord avec le gradient nord-sud donné par Ozenda (1994: 36) pour l'Europe nord-occidentale. Ils correspondent toutefois à des «valeurs minimales», compte tenu de l'incertitude résiduelle liée aux taxons considérés comme «A compléter». Sous l'hypothèse à + 40% des taxons «A compléter», la richesse aréale moyenne serait d'environ 2250 taxons, la réalité semblant se situer au voisinage de l'hypothèse à + 20%. En ajoutant les xénophytes à la flore indigène, des calculs similaires montrent qu'il faut alors incrémenter tous les résultats d'environ 200 taxons en moyenne.

Les cartes des figures 15 et 16 montrent les grandes disparités de richesse aréale d'une région à l'autre de la dition. L'écart maximal (selon fig. 16), d'un facteur de 1,64 (environ 1050 taxons), se mesure entre la division 28 (Haute-Autriche, à richesse aréale la plus basse: 16,5 centaines de taxons) et les divisions 2 et 3 (Alpes-Maritimes, Imperia, Alpes-de-Haute-Provence et Var, à richesse aréale la plus haute: 27 centaines de taxons). Ces importantes disparités s'expliquent notamment par le gradient général de biodiversité positif nord-sud (voir entre autres Ozenda, 1994: 36), la proximité du domaine floristique méditerranéen pour les divisions méridionales,

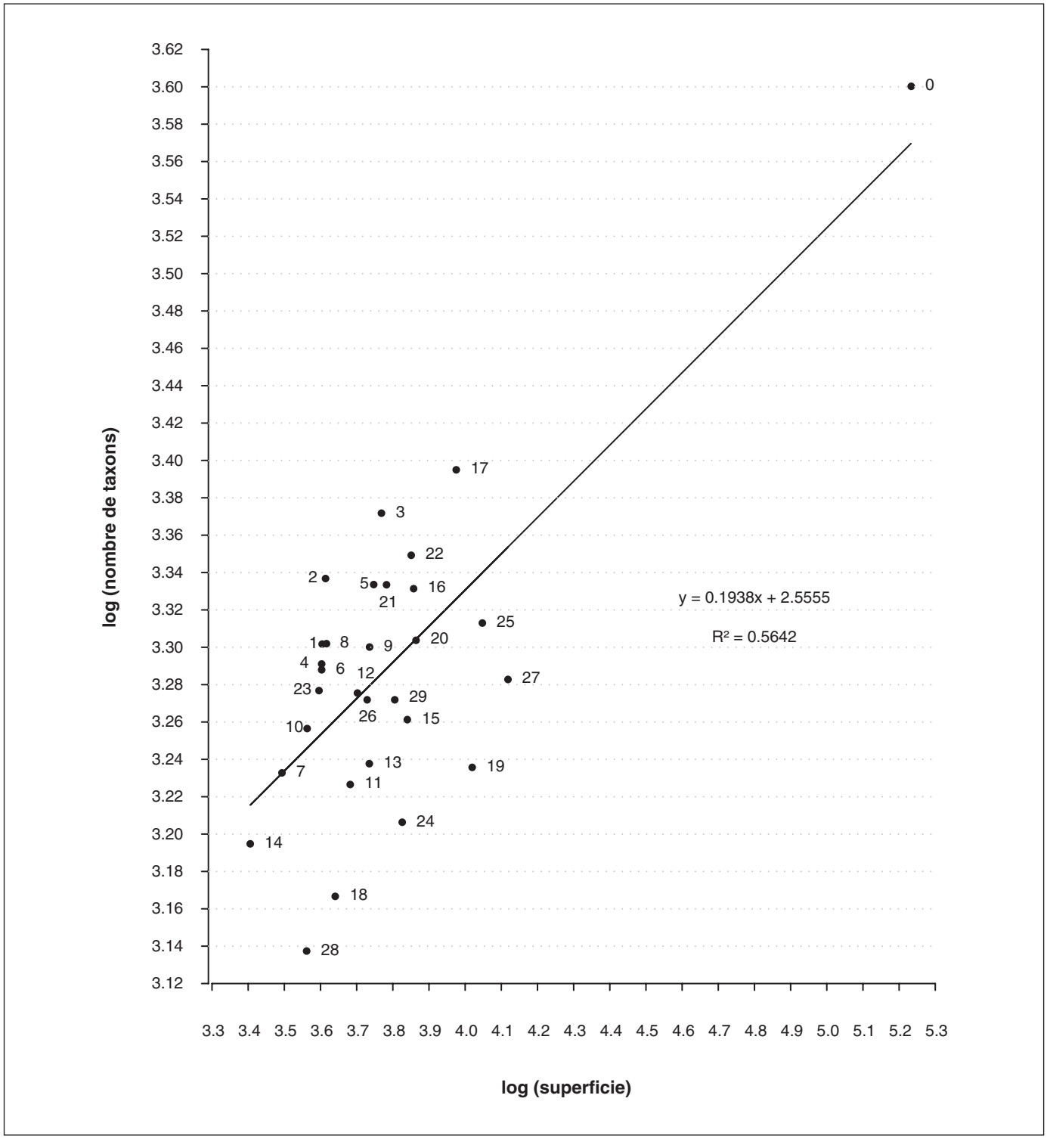


Fig. 13. – Relation logarithmique entre les superficies des 29 divisions administratives (fig. 3) et le nombre de taxons réellement recensés dans chacune d'elles. La colonne endémiques+indigènes (= flore indigène totale) du tableau 10 est utilisée et les richesses aréales calculées sont reportées dans ce même tableau. Le point «0» correspond à l'ensemble de la dition (3983 taxons endémiques+indigènes pour près de 171 000 km²).

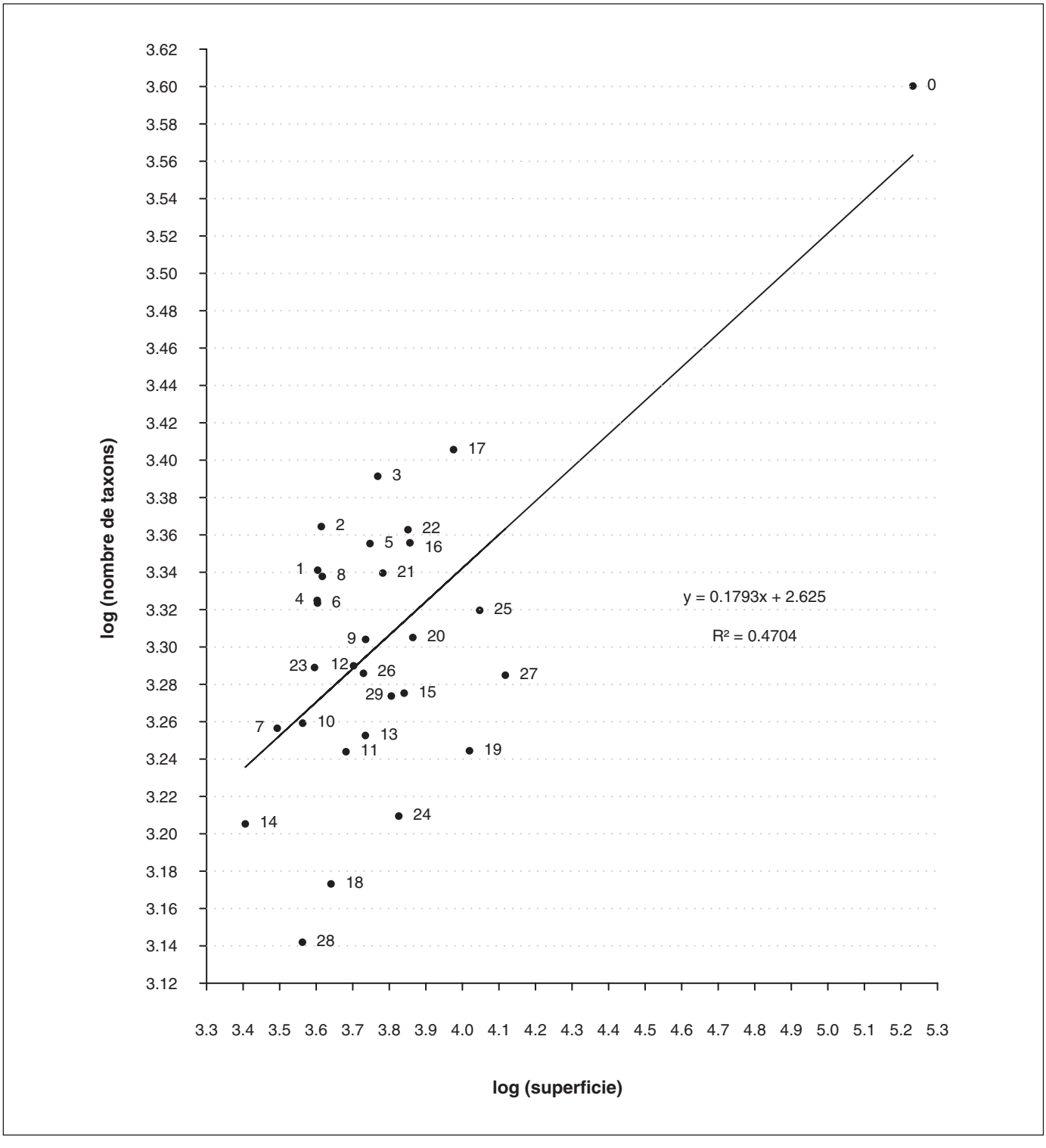


Fig. 14. – Relation logarithmique entre les superficies des 29 divisions administratives (fig. 3) et le nombre de taxons recensés dans chacune d'elles incrémenté de 20% des taxons considérés comme «A compléter» (cf. fig. 12 et explications dans le texte). La colonne *endémiques+indigènes + 20% «A compléter»* du tableau 10 est utilisée et les richesses aréales calculées sont reportées dans ce même tableau. Le point «0» correspond à l'ensemble de la dition (3983 taxons endémiques+indigènes pour près de 171 000 km²).

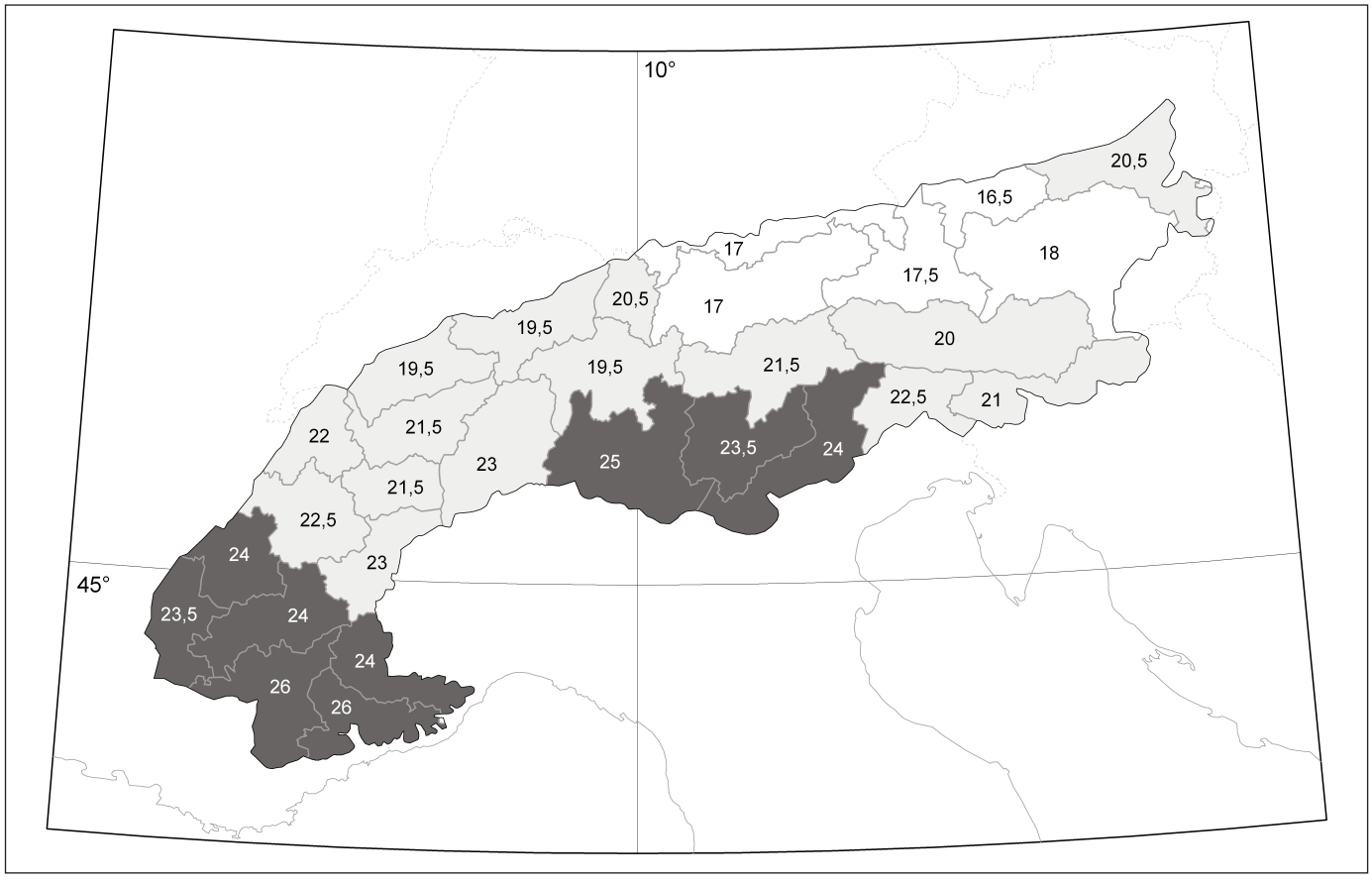


Fig. 15. – Carte de la dition avec la richesse aréale estimée de chacune des 29 divisions administratives (fig. 3). Les nombres sont exprimés en centaines de taxons et sont arrondis à 0,5 ; ils sont issus du tableau 10, colonne richesse aréale, où les calculs se basent sur les nombres de taxons réellement recensés. Trois classes sont définies : blanc : richesse aréale inférieure à la moyenne (< 19,5) ; gris : richesse aréale proche de la moyenne (19,5-23) ; noir : richesse aréale supérieure à la moyenne (> 23).

l'uniformité géologique de quelques divisions (p. ex. 18, 28) et la diversité géologique élevée d'autres (p. ex. 2, 17), les modestes amplitudes altitudinales de certaines divisions (p. ex. 18, 27, 28 (env. 2600 m)) et les grandes amplitudes pour d'autres (p. ex. 8, 17 (env. 3900 m), 5 (env. 3700 m)), ainsi que la position marginale durant les grandes glaciations de plusieurs divisions où les refuges sont vastes et riches en taxons endémiques (surtout 1, 2, 3 et 17, voir le «Flora alpina»: 1 : 45). Dans les prochains articles de cette série (en préparation), les mises en corrélations avec d'autres données (chorologie mondiale, biologie, écologie) permettront d'apporter des compléments d'analyse.

Endémisme

1. Familles

Aucune famille n'est endémique de la dition. Les 16 familles réunissant chacune au moins 10 taxons endémiques sont listées dans le tableau 11 et totalisent 422 taxons endémiques, soit 84,2% de cette catégorie. Les six premières familles réunissent 256 taxons endémiques, soit 51,1% de cette catégorie. Ce sont les *Asteraceae, Caryophyllaceae, Brassicaceae, Poaceae, Campanulaceae* et *Saxifragaceae.* Les neuf familles dont le taux d'endémiques dépasse 20% sont listées dans le tableau 12. Seules quatre familles montrent un taux d'endémiques dépassant 33%: les *Campanulaceae, Saxifragaceae, Dipsacaceae* et *Primulaceae.*

2. Genres

Les 13 genres réunissant chacun au moins 9 taxons endémiques sont listés dans le tableau 13 et totalisent 175 taxons endémiques, soit 34,9% de cette catégorie. Les six premiers genres réunissent 107 taxons endémiques, soit 21,4% de cette catégorie, ce sont *Saxifraga, Festuca, Campanula, Gentiana, Knautia* et *Phyteuma.* Les 16 genres dont le taux d'endémiques dépasse 50% sont listés dans le tableau 14. Trois genres monospécifiques sont endémiques de la dition : *Berardia, Physoplexis* et *Rhizobotrya.* Sept autres genres montrent un taux d'endémiques dépassant 66%, ce sont *Stemmacantha, Braya, Hugueninia, Rhodothamnus, Jovibarba, Moehringia* et *Callianthemum.*

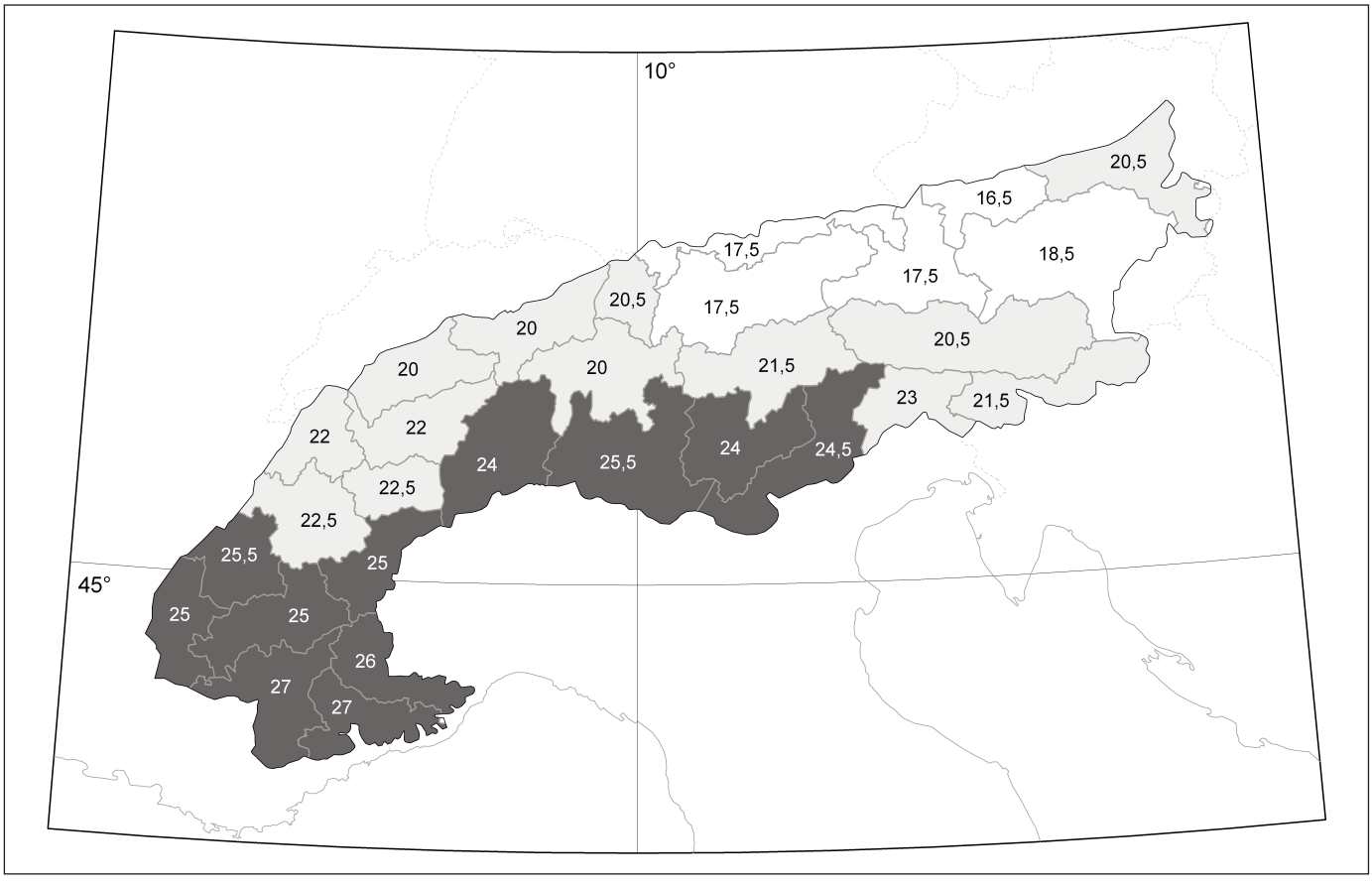


Fig. 16. – Carte de la dition avec la richesse aréale estimée de chacune des 29 divisions administratives (fig. 3). Les nombres sont exprimés en centaines de taxons et sont arrondis à 0,5 ; ils sont issus du tableau 10, colonne *richesse aréale + 20% «A compléter»*, où les calculs se basent sur les nombres de taxons recensés incrémentés de 20% des taxons considérés comme *«A compléter»* (cf. fig. 12 et explications dans le texte). Trois classes sont définies : blanc : richesse aréale inférieure à la moyenne (< 20) ; gris : richesse aréale proche de la moyenne (20-23,5) ; noir : richesse aréale supérieure à la moyenne (> 23,5).

Tableau 11. – Nombre total de taxons, nombre de taxons endémiques et % dans les 16 familles réunissant chacune au moins 10 taxons endémiques.

Famille	Taxons	% sur 4485	Endémiques	% sur taxons famille	% sur 501
Asteraceae	557	12,4	68	12,2	13,6
Caryophyllaceae	210	4,7	46	21,9	9,2
Brassicaceae	264	5,9	42	15,9	8,4
Poaceae	359	8,0	39	10,9	7,8
Campanulaceae	78	1,7	33	42,3	6,6
Saxifragaceae	70	1,6	28	40,0	5,6
Scrophulariaceae	190	4,2	26	13,7	5,2
Primulaceae	70	1,6	24	34,3	4,8
Fabaceae	280	6,2	21	7,5	4,2
Ranunculaceae	144	3,2	20	13,9	4,0
Dipsacaceae	44	1,0	15	34,1	3,0
Apiaceae	163	3,6	14	8,6	2,8
Gentianaceae	54	1,2	13	24,1	2,6
Rubiaceae	68	1,5	12	17,6	2,4
Crassulaceae	46	1,0	11	23,9	2,2
Rosaceae	181	4,0	10	5,5	2,0
Autres	1707	38,1	79	4,6	15,8
Total	**4485**	**100,0**	**501**	**–**	**100,0**

Tableau 12. – Nombre total de taxons, nombre de taxons endémiques et % dans les 9 familles dont le taux d'endémiques dépasse 20%.

Famille	Taxons	Endémiques	%
Campanulaceae	78	33	42,3
Saxifragaceae	71	28	39,4
Dipsacaceae	44	15	34,1
Primulaceae	71	24	33,8
Thymelaeaceae	11	3	27,3
Gentianaceae	54	13	24,1
Crassulaceae	46	11	23,9
Caryophyllaceae	210	46	21,9
Violaceae	42	9	21,4

Tableau 14. – Nombre total de taxons, nombre de taxons endémiques et % dans les 16 genres dont le taux d'endémiques dépasse 50%. En gras les trois genres endémiques de la dition.

Genre	Famille	Taxons	Endémiques	%
Berardia	*Asteraceae*	1	1	100,0
Physoplexis	*Campanulaceae*	1	1	100,0
Rhizobotrya	*Brassicaceae*	1	1	100,0
Stemmacantha	*Asteraceae*	4	4	100,0
Braya	*Brassicaceae*	1	1	100,0
Hugueninia	*Brassicaceae*	1	1	100,0
Rhodothamnus	*Ericaceae*	1	1	100,0
Jovibarba	*Crassulaceae*	4	3	75,0
Moehringia	*Caryophyllaceae*	14	10	71,4
Callianthemum	*Ranunculaceae*	3	2	66,7
Nigritella	*Orchidaceae*	11	7	63,6
Delphinium	*Ranunculaceae*	5	3	60,0
Hedysarum	*Fabaceae*	5	3	60,0
Knautia	*Dipsacaceae*	20	11	55,0
Phyteuma	*Campanulaceae*	20	11	55,0
Oxytropis	*Fabaceae*	13	7	53,8

Tableau 13. – Nombre total de taxons, nombre de taxons endémiques et % dans les 13 genres réunissant chacun au moins 9 taxons endémiques.

Genre	Famille	Taxons	% sur 4485	Endémiques	% sur taxons genre	% sur 501
Saxifraga	*Saxifragaceae*	59	1,3	28	47,5	5,6
Festuca	*Poaceae*	70	1,6	23	32,9	4,6
Campanula	*Campanulaceae*	51	1,1	21	41,2	4,2
Gentiana	*Gentianaceae*	44	1,0	13	29,5	2,6
Knautia	*Dipsacaceae*	20	0,4	11	55,0	2,2
Phyteuma	*Campanulaceae*	20	0,4	11	55,0	2,2
Primula	*Primulaceae*	26	0,6	11	42,3	2,2
Moehringia	*Caryophyllaceae*	14	0,3	10	71,4	2,0
Androsace	*Primulaceae*	21	0,5	10	47,6	2,0
Galium	*Rubiaceae*	51	1,1	10	19,6	2,0
Pedicularis	*Scrophulariaceae*	25	0,6	9	36,0	1,8
Dianthus	*Caryophyllaceae*	30	0,7	9	30,0	1,8
Viola	*Violaceae*	42	0,9	9	21,4	1,8
Autres		4012	89,4	326	–	65,1
Total		**4485**	**100,0**	**501**	**–**	**100,0**

3. Taxons

La liste des 501 taxons endémiques de la dition a été publiée dans le «Flora alpina» (3: 17-24). Ces 501 endémiques forment environ le 4% de la flore du continent européen. Le taux d'endémisme pour les Alpes est de 11,2% (tableau 4), si l'on se réfère au nombre total de taxons recensés, soit 4485 (y compris les xénophytes); mais ce taux monte à 12,6% si l'on compare le nombre d'endémiques au nombre total de taxons indigènes uniquement, soit 3983 (= endémiques+ indigènes, c'est-à-dire xénophytes exclus).

4. Pays

Le tableau 8 liste les nombres de taxons endémiques de la dition recensés dans chacun des sept pays concernés. De plus, les taxons endémiques stricts de la partie alpine de chaque pays ont également été dénombrés: Italie: 81; Autriche: 46; France: 41; Slovénie: 4; Suisse: 2; Allemagne: 0; Liechtenstein: 0. Un taxon est considéré comme endémique strict d'un pays lorsque son aire de distribution est entièrement comprise dans la partie alpine de ce pays, telle qu'établie en figure 1. Par sa grande superficie et surtout par le fait qu'elle touche presque toute la bordure méridionale de l'arc alpin, où se sont concentrés les refuges durant les périodes glaciaires, la partie italienne

héberge près de 78% des endémiques de la dition (endémiques stricts environ 16%). De superficie bien inférieure à la partie autrichienne, la partie française renferme pourtant davantage de taxons endémiques de la dition, ainsi qu'un nombre comparable d'endémiques stricts, l'extrémité méridionale du pays ayant été extrêmement favorisée durant les glaciations avec la présence de grands secteurs refuges (voir aussi plus bas).

5. Secteurs géographiques

Le tableau 9 liste les nombres de taxons endémiques de la dition recensés dans les cinq secteurs établis en figure 2. Les nombres de taxons endémiques stricts de chaque secteur et de certains de leurs regroupements sont réunis dans le tableau 15. Les trois secteurs des Alpes sud-occidentales, ouest- et est-orientales sont ceux qui hébergent le plus de taxons endémiques. En effet, sur leurs flancs méridionaux et orientaux, ces secteurs sont ceux qui ont comporté le plus de refuges

Tableau 15. – Nombre de taxons endémiques stricts recensés dans chacun des 5 secteurs géographiques (fig. 2) ainsi que dans certains de leurs regroupements.

S-Occ.	N-Occ.	Centr.	W-Or.	E-Or.
64	5	5	38	84
64	21		213	
126		57		84
64	82			84
126		256		
164			213	

glaciaires (voir p. ex. SCHÖNSWETTER & al. (2005: 3548), ainsi que le «Flora alpina»: 1: 45). Par sa grande superficie et majoritairement constitué de divisions où l'endémisme est élevé (voir plus bas sous 6), le secteur des Alpes est-orientales héberge plus de 51% des endémiques de la dition (endémiques stricts environ 17%, contre seulement environ 7,5% dans les Alpes ouest-orientales où seules les divisions méridionales sont riches en endémiques stricts). Bien que de faible superficie, les Alpes sud-occidentales hébergent néanmoins plus de 40% des endémiques de la dition (endémiques stricts environ 13%), en raison de la présence de vastes refuges glaciaires au sud.

Lorsqu'on procède à des regroupements de secteurs, on constate que les Alpes occidentales *sensu stricto* (sud-occidentales + nord-occidentales), dont la superficie n'atteint que le 45% de celle des Alpes orientales (ouest-orientales + est-orientales), hébergent pourtant un nombre d'endémiques stricts proche de 60% de celui de ces dernières. D'autre part, les Alpes occidentales (occidentales *sensu stricto* + centrales), dont la superficie n'atteint que le 75% de celle des Alpes orientales, hébergent un nombre d'endémiques stricts égal au 77% de celui de ces dernières. Enfin, les Alpes occidentales *sensu stricto,* dont la superficie n'atteint que le 35% de celle du regroupement des Alpes centrales et orientales (la «province helvéto-norique» de MERXMÜLLER (1952)), hébergent pourtant un nombre d'endémiques stricts proche de 50% de celui de ces dernières.

Compilant l'étude de PAWLOWSKI (1970), OZENDA (1995: 755) donne pour les Alpes occidentales et orientales des nombres de taxons endémiques stricts très similaires aux nôtres. Toutefois, des comparaisons détaillées avec ces deux travaux seraient délicates en raison des divergences de conceptions taxonomiques. Les nombres cités par OZENDA & BOREL (2006: 7-8) diffèrent en revanche quelque peu des nôtres (surtout pour les Alpes orientales), car ils tiennent compte des aires de distribution pouvant, dans certains cas, dépasser un peu la limite entre les Alpes occidentales et orientales (exemple: un taxon endémique des Alpes orientales dépassant un peu la limite est comptabilisé pour les Alpes orientales). Etant issus de requêtes informatiques, nos résultats correspondent en revanche exclusivement à des taxons dont l'aire est strictement comprise à l'intérieur des secteurs géographiques établis et certains de leurs regroupements.

6. Divisions administratives

Le tableau 10 liste les nombres de taxons endémiques de la dition recensés dans chacune des 29 divisions administratives (fig. 3) et donne ainsi une image de l'«endémisme global» dans les Alpes. La carte de la figure 17 regroupe en revanche les nombres de taxons endémiques stricts par division (soit ceux dont l'aire de distribution est entièrement comprise dans une seule division). Par sa grande superficie et sa localisation très favorisée durant les glaciations (importants refuges des Alpes bergamasques et brescianes), la division 17 (Como, Sondrio, Bergamo et Brescia) héberge non seulement plus de 36% des endémiques de la dition (le plus haut pourcentage), mais aussi 17 endémiques stricts de la division (le nombre le plus élevé de cette catégorie). Bien que de superficie inférieure de moitié à celle de la division 17, la division 2 (Alpes-Maritimes et Imperia) héberge près de 28% des endémiques de la dition, ainsi que 11 endémiques stricts, ce qui met en évidence ce pôle d'endémisme.

Le patron cartographique d'«endémisme local» présenté en figure 17 est utile sur le plan administratif, mais il donne toutefois une vision tronquée de la réalité, car de nombreuses aires de distributions d'endémiques, même d'étendue très limitée, chevauchent les limites des 29 divisions administratives établies (fig. 3 et tableau 10), ces dernières n'englobant généralement pas les foyers d'endémisme. Enumérant les nombres de taxons endémiques selon le nombre de divisions que leurs aires occupent, l'histogramme de la figure 18 démontre cependant que l'endémisme local est très élevé dans les Alpes. En effet, si les endémiques stricts de la figure 17 (première colonne de la figure 18) ne représentent que 12,4% des 501 endémiques de la dition, le pourcentage de ceux dont l'aire occupe seule-

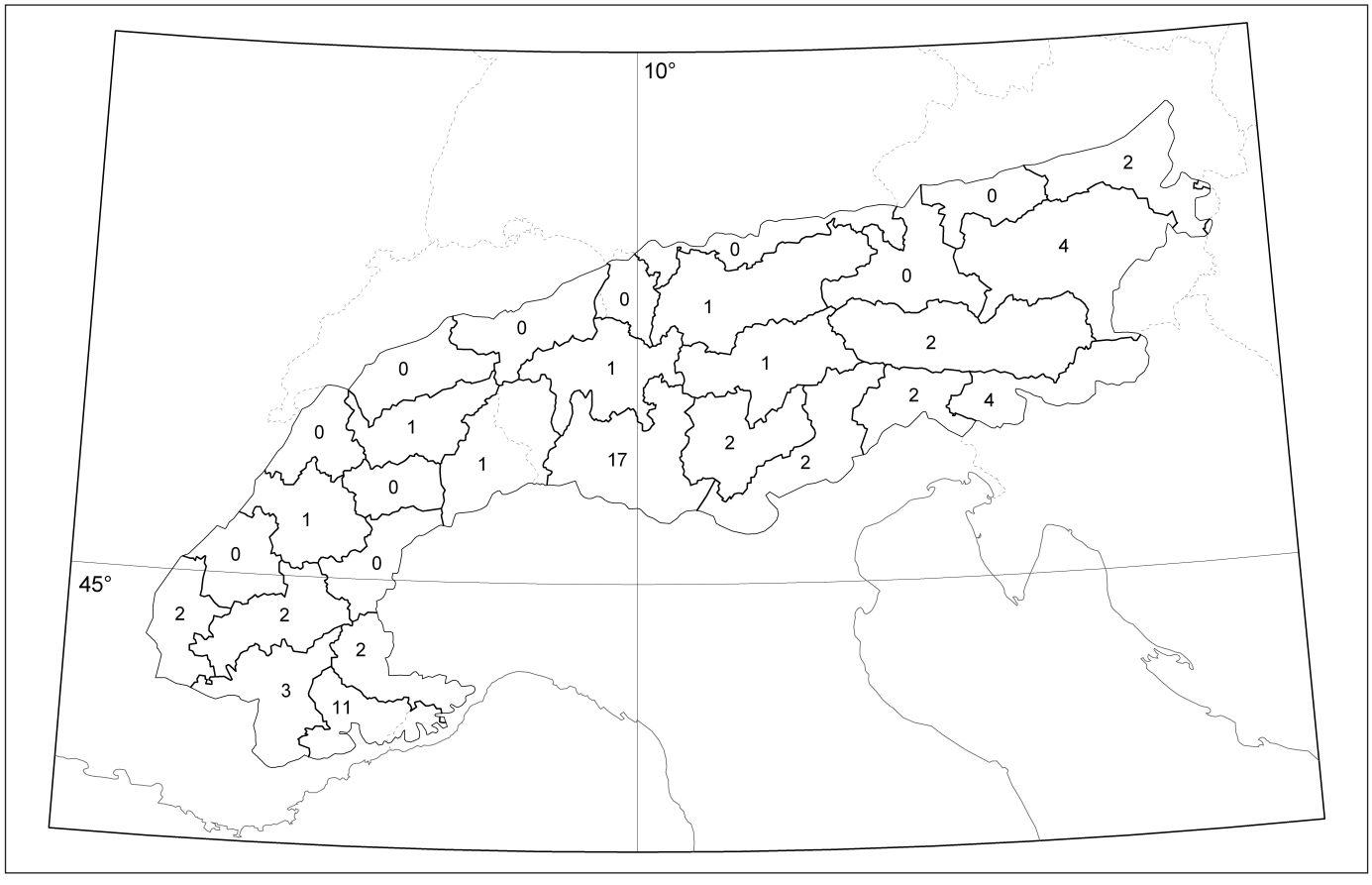


Fig. 17. – Carte de la dition avec le nombre de taxons endémiques stricts recensés dans chacune des 29 divisions administratives (fig. 3 et tab. 10).

ment 1-2 divisions (fig. 19) s'élève déjà à 30,7%. Pour 1-3 divisions occupées (fig. 20) le pourcentage monte à 44,9%, pour 1-4 divisions il dépasse la moitié (55,1%) et pour 1-5 divisions il approche les deux tiers (63,3%). Les patrons cartographiques d'endémisme local des figures 19 et 20 offrent dès lors une vision plus complète de la situation. Pour obtenir un patron cartographique qui tienne compte de l'ensemble des 501 endémiques de la dition, il est nécessaire de calculer pour chaque division une valeur correspondant au concept d'«endémisme pondéré» (voir «Matériel et méthodes») et les résultats sont reportés sur la carte présentée en figure 21.

Les patrons d'endémisme local des figures 19 et 20 corroborent les conclusions présentées par Pawlowski (1970: 189) dans son étude sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. En effet, l'endémisme plus élevé de certaines régions est confirmé, à l'extrémité sud-occidentale des Alpes d'une part, et sur toute la bordure méridionale et orientale des Alpes orientales d'autre part. Entre autres, ces résultats corroborent également ceux de Ozenda (1951), Martini (1984), Casazza & al. (2005) et Ozenda & Borel (2006) pour les Alpes sud-occidentales et ceux de Tribsch (2004) et Tribsch & Schönswetter (2003) concernant les Alpes orientales. Le patron de la figure 19, qui tient compte à lui seul de près du tiers des taxons endémiques des Alpes, met en évidence le bicentrisme évoqué récemment par Ozenda (2009: 1097), mais connu de longue date et discuté par de nombreux auteurs, pour ne citer que Pawlowski (1970) et Favarger (1972a). Bien que plus nuancés, les patrons des figures 20 et 21 ne remettent pas en question l'existence de deux foyers principaux d'endémisme dans les Alpes. Pour les Alpes orientales, le patron de la figure 20 confirme la localisation des six foyers régionaux d'endémisme établis par Tribsch (2004: 755), puisque ces derniers sont en très large partie inclus dans les divisions comptant plus de 20 taxons endémiques dont l'aire de distribution occupe un nombre de divisions ≤ 3.

Les nombres de taxons endémiques par division réunis sur les figures 17 et 19-21 sont absolus et donc non relatifs à une superficie de référence uniforme (p. ex. 10 000 km^2). Sur la base de ces cartes, on ne saurait dès lors pas comparer les divisions entre elles quant à leur densité en endémiques. Ainsi, la division 17 (qui englobe notamment les Alpes bergamasques et brescianes) présente des nombres supérieurs à ceux de la division 2 (Alpes maritimes et ligures). Cependant, des calculs selon la loi d'Arrhenius, similaires à ceux effectués plus haut

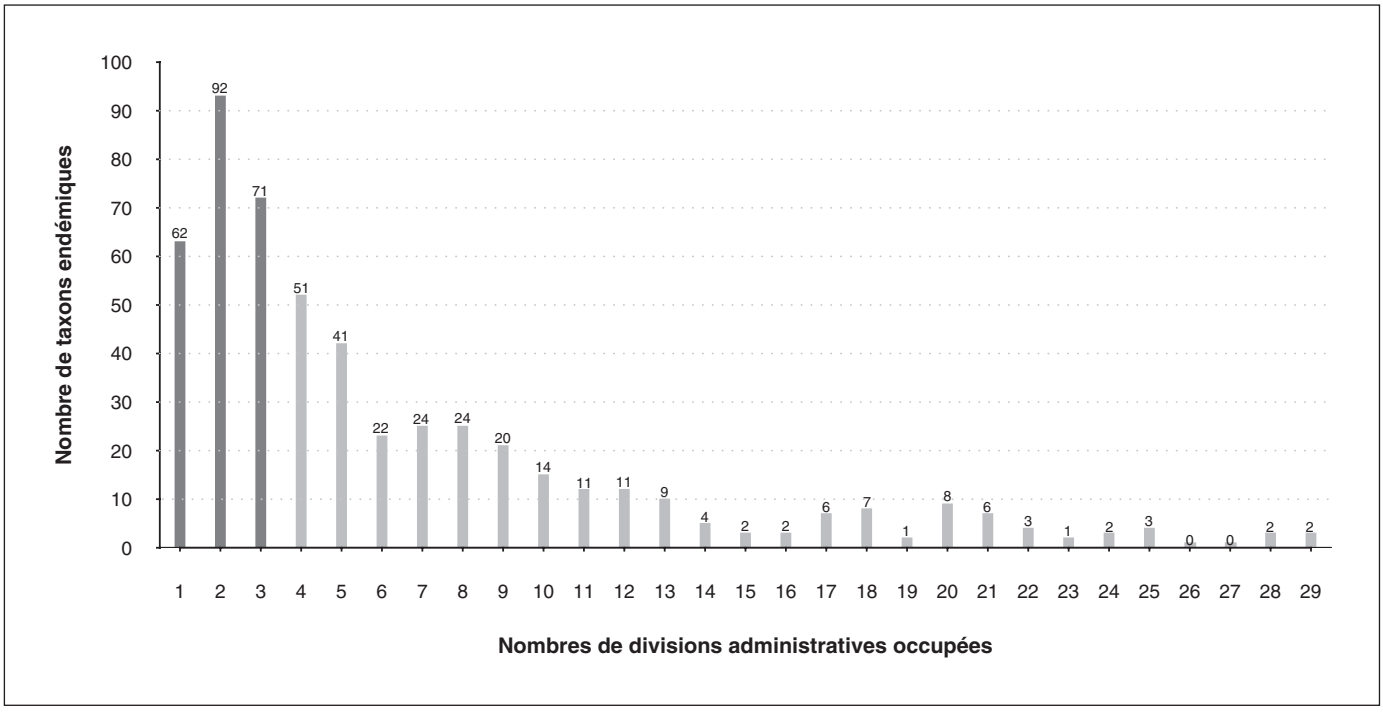


Fig. 18. – Nombre de taxons endémiques en fonction du nombre de divisions administratives occupées. En gris foncé les valeurs concernant les figures 17 (colonne 1), 19 (cumul des colonnes 1 et 2) et 20 (cumul des colonnes 1, 2 et 3). Total : 501 taxons endémiques.

à propos de la richesse aréale (non développés ici), montrent que la densité en endémiques de l'extrémité sud-occidentale des Alpes est un peu supérieure à celle de la région bergamasco-bresciane, le facteur étant de 1,2 environ. D'autre part, le nombre très élevé (38) de taxons relevé en figure 20 pour la division 27 (Styrie) s'explique par la grande superficie de cette division (la plus vaste avec plus de 13 000 km^2), ainsi que par sa localisation favorisée (nombreuses aires chevauchantes au nord, à l'ouest et au sud de la division).

Les deux principaux foyers d'endémisme mis en évidence, il est possible de constituer des regroupements de divisions, qui englobent ces foyers ou certaines de leurs parties. Ainsi, à l'extrémité sud-occidentale des Alpes, on dénombre 28 taxons endémiques stricts dans le regroupement des divisions 1 et 2, voire 43 en incluant la division 3. Bien que d'étendue relativement modeste (14 000 km^2), la région concernée par ce regroupement de trois divisions se confirme à nouveau comme un foyer d'endémisme de premier plan. Au sud des Alpes orientales, le vaste regroupement des divisions 17, 20, 21, 22, 23, 25 et 26 englobe les foyers régionaux d'endémisme n° 5 et 6 de Tribsch (2004 : 755) et l'on y dénombre 115 taxons endémiques stricts. Ce fort contingent s'explique surtout en raison de la présence de nombreux refuges glaciaires méridionaux dans les Alpes bergamasques et brescianes, les Préalpes vénitiennes et carniques, les Alpes juliennes et de Kamnik (voir le «Flora alpina» : 1 : 45). On souligne ainsi la tangibilité élevée d'un vaste «compartiment floristique» au sud de la faille périadriatique ou ligne Adda – Drave (voir le «Flora alpina» : 1 : 43), région où dominent les roches sédimentaires. Ce «compartiment» des Alpes sud-orientales correspond en large partie à la «province insubrico-carnique» de Vierhapper (1924, 1925). Au nord-est des Alpes orientales, le regroupement des divisions 24, 27, 28 et 29 englobe les foyers régionaux d'endémisme n° 1 à 4 de Tribsch (2004) et rassemble 28 taxons endémiques stricts.

Les prochains articles de cette série (en préparation) apporteront des résultats et des discussions complémentaires sur l'endémisme, car d'autres données y seront analysées (écologie, milieux, phytosociologie), en corrélation avec celles du présent travail.

Conclusions

1. Près de 50% des 4452 taxons référencés recensés dans le «Flora alpina» sont décrits par trois auteurs seulement : 2036 par C. von Linné, 89 par D. Villars et 76 par C. Allioni.
2. Linné décrit 1798 taxons en 1753 (40%), puis la décroissance des descriptions est logarithmique de 1754 à 2003, alors que pour les seuls 501 taxons endémiques la décroissance au fil du temps est beaucoup moins marquée.

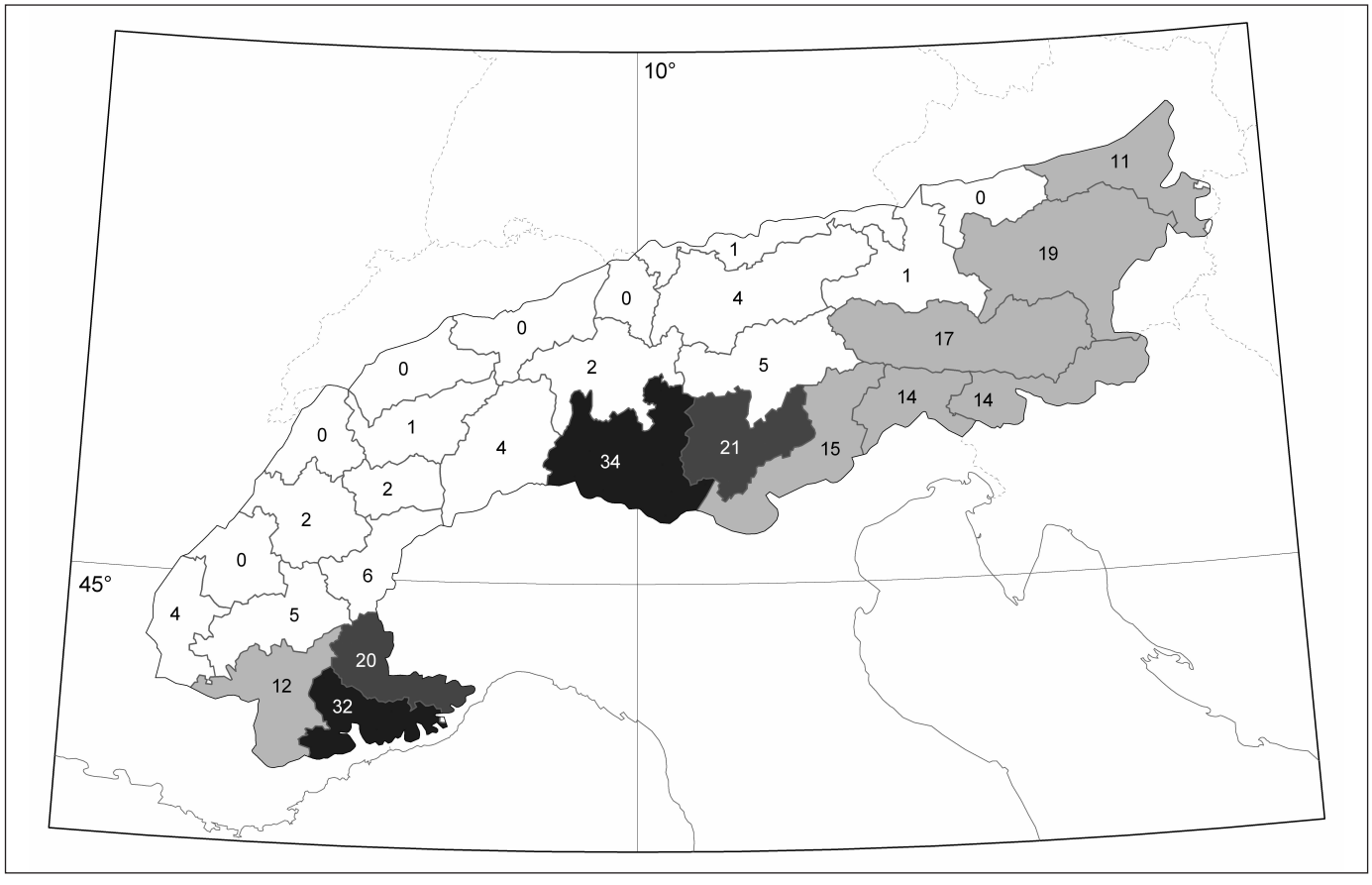


Fig. 19. – Carte de la dition avec par division administrative le nombre de taxons endémiques occupant un nombre de divisions ≤ 2. Quatre classes d'endémisme local sont définies : blanc : 0-9 taxons ; gris clair : 10-19 taxons ; gris foncé : 20-29 taxons ; noir : ≥ 30 taxons.

3. On compte 1346 combinaisons parmi les 4452 noms mentionnés plus haut, dont plus de 50% effectuées au 19e siècle (avec un maximum durant la période 1800-1830), l'activité en la matière se stabilisant au 20e siècle.
4. Les combinaisons reflétant des remaniements génériques dominent jusqu'à la décennie 1860, alors que dès les années 1870 ce sont les remaniements infraspécifiques qui deviennent plus nombreux. Caractéristique de la première période, A. P. de Candolle a effectué 64 combinaisons (dont 63 avec changement de genre); il est suivi par C. F. Nyman, auteur typique de la seconde période, auquel on doit 35 combinaisons (dont seulement 3 avec changement de genre).
5. Les 4485 taxons recensés dans le «Flora alpina» représentent un peu plus du tiers de la flore d'Europe. La famille des *Asteraceae* est la mieux représentée avec 557 taxons et au niveau générique ce sont les *Carex,* avec 115 taxons.
6. S'étendant sur presque toute la bordure méridionale de l'arc alpin, la partie italienne de la dition héberge à elle seule près de 85% des taxons de la flore des Alpes.
7. Calculée pour la flore indigène totale, la richesse aréale moyenne de la dition est proche 2200 taxons pour une superficie de référence de 10 000 km^2. Les régions à richesse aréale supérieure à la moyenne (> 23,5 centaines de taxons) s'étendent des Alpes sud-occidentales à la bordure méridionale de l'arc alpin, jusqu'aux confins du Frioul, alors que celles à richesse aréale inférieure à la moyenne (< 20) se situent dans le nord-est de l'arc alpin (extrême nord-est exclu). Les autres régions (extrême nord-est inclus) montrent une richesse aréale proche de la moyenne (20-23,5 centaines de taxons). L'écart maximal (environ 1050 taxons) se mesure entre la Haute-Autriche (16,5 centaines de taxons) et les Alpes-Maritimes (27 centaines). Tous ces chiffres peuvent être incrémentés de 200 taxons en moyenne si les calculs sont effectués sur la flore totale (xénophytes inclus).

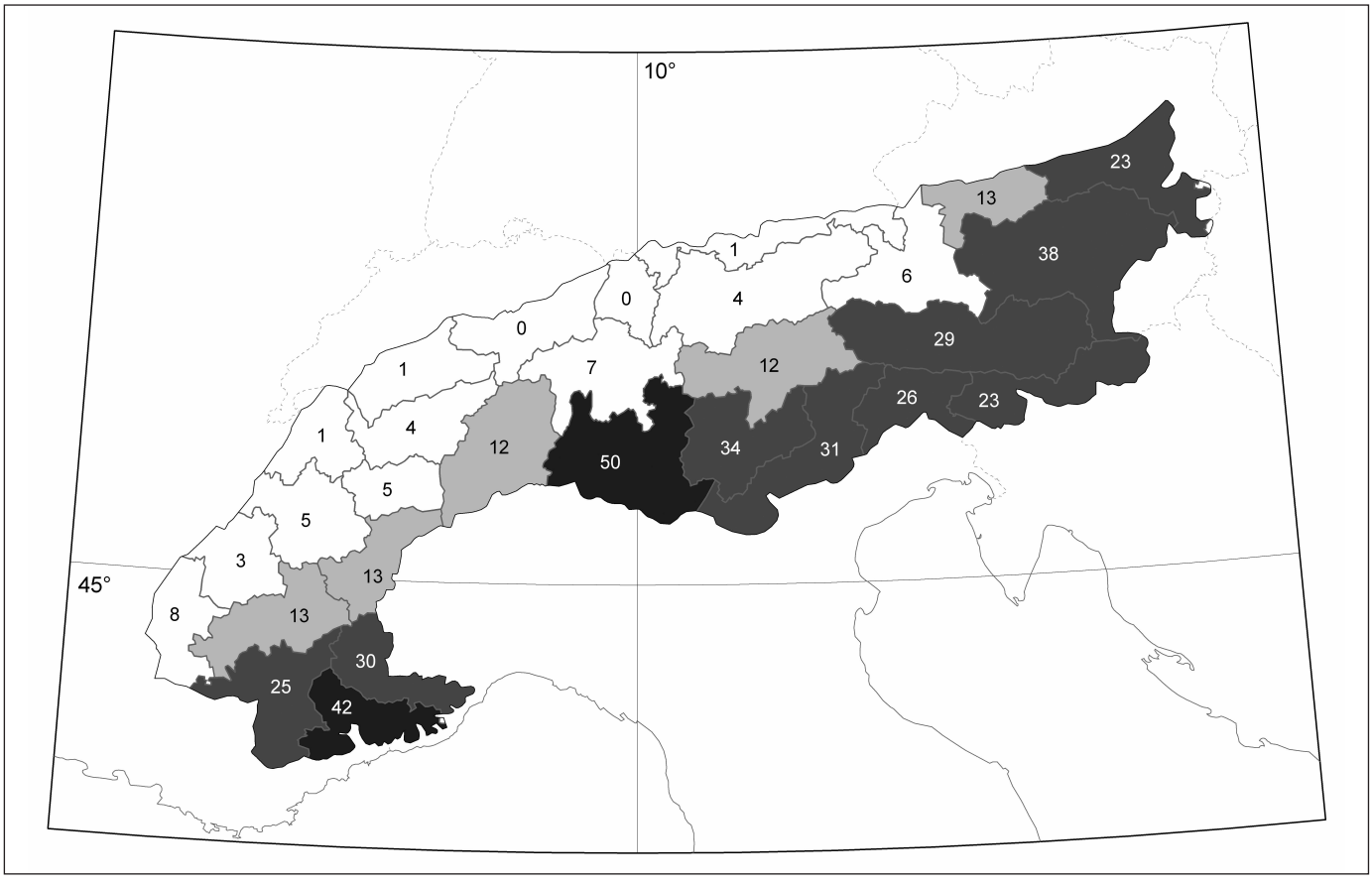


Fig. 20. – Carte de la dition avec par division administrative le nombre de taxons endémiques occupant un nombre de divisions ≤ 3. Quatre classes d'endémisme local sont définies : blanc : 0-9 taxons ; gris clair : 10-19 taxons ; gris foncé : 20-39 taxons ; noir : ≥ 40 taxons.

8. Aucune famille n'est endémique de la dition, mais quatre d'entre elles montrent un taux de taxons endémiques dépassant 33%, ce sont les *Campanulaceae, Saxifragaceae, Dipsacaceae* et *Primulaceae.*
9. Trois genres monospécifiques sont endémiques de la dition : *Berardia, Physoplexis* et *Rhizobotrya.* Sept autres genres montrent un taux d'endémiques dépassant 66%, ce sont *Stemmacantha, Braya, Hugueninia, Rhodothamnus, Jovibarba, Moehringia* et *Callianthemum.*
10. Les 501 taxons endémiques de la dition représentent environ 4% de la flore d'Europe. Le taux d'endémisme pour les Alpes est de 11,2% de la flore totale (ou 12,6% de la flore indigène, xénophytes exclus).
11. La partie italienne de la dition héberge à elle seule près de 78% des taxons endémiques de la dition et 81 taxons endémiques stricts.
12. Plus de la moitié des taxons endémiques de la dition ont une aire de distribution limitée, qui occupe un nombre de divisions administratives ≤ 4.
13. L'extrémité méridionale des Alpes occidentales et le sud-ouest des Alpes orientales se confirment comme les deux foyers contenant les plus grands nombres de taxons endémiques stricts. On compte ainsi 43 endémiques stricts dans le regroupement des divisions 1, 2 et 3 (Alpes-Maritimes, Alpes-de-Haute-Provence, Var, Cuneo, Imperia et Savona), dont la superficie n'est que de 14 000 km^2. Du lac de Côme à la Slovénie, les Alpes sud-orientales hébergent quant à elles 115 taxons endémiques stricts, soulignant ainsi la pertinence de ce «compartiment floristique».

Remerciements

Nous remercions le Fonds National Suisse de la recherche scientifique (FNS) de son soutien au projet «Contribution à l'étude synthétique de la diversité floristique des Alpes» (n^{os} 31-31244.91 et 3100-031244), ainsi que toutes les personnes ayant collaboré au projet pour une Flore des Alpes. Nous remercions aussi Daniel Jeanmonod de nous avoir

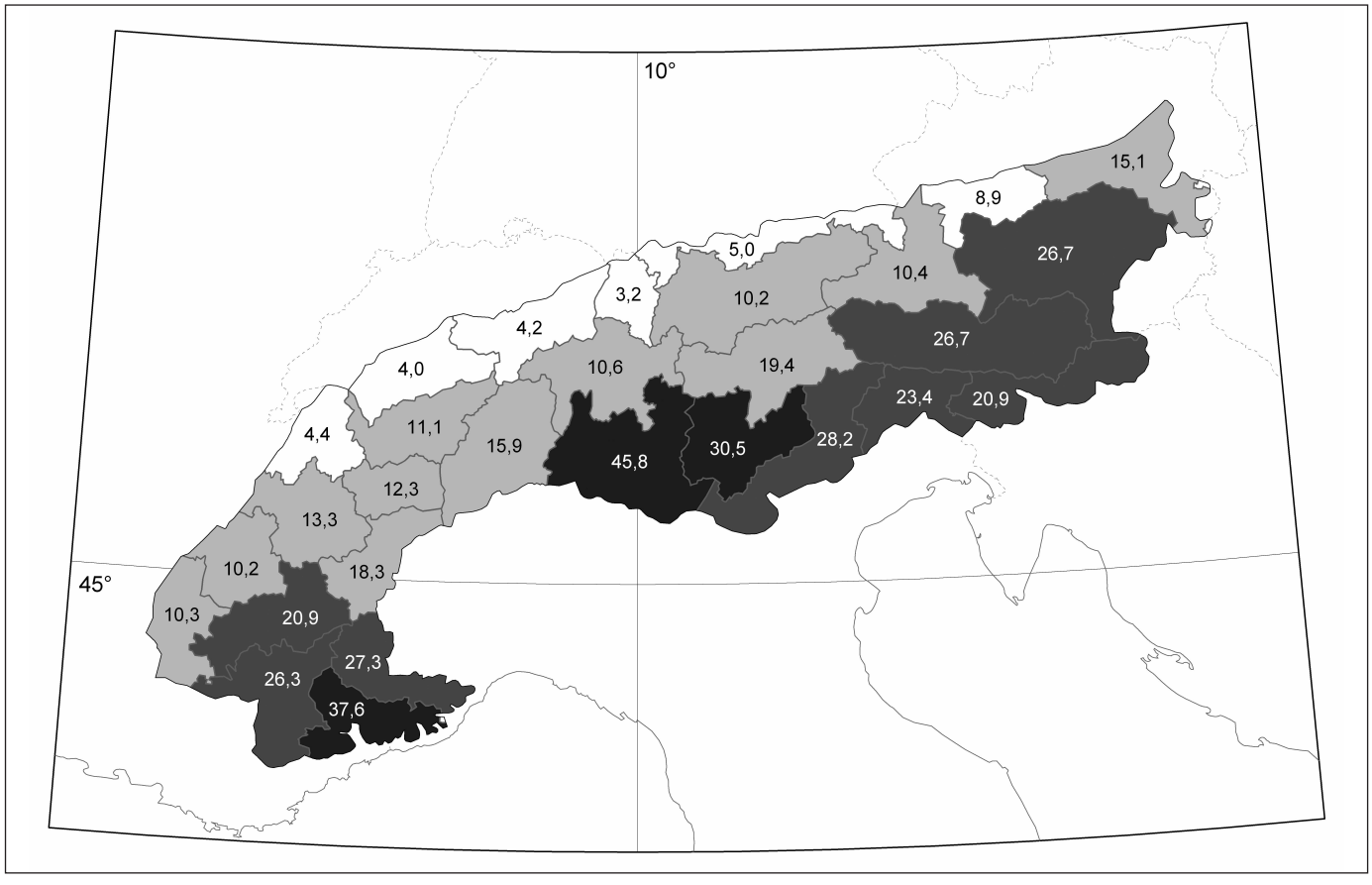


Fig. 21. – Carte de la dition avec par division administrative la valeur calculée d'endémisme pondéré (explications dans le texte). Quatre classes sont définies : blanc : 0-9,9 taxons ; gris clair : 10-19,9 taxons ; gris foncé : 20-29,9 taxons ; noir : ≥ 30 taxons.

encouragés et conseillés dans cette démarche analytique, de même que d'avoir relu de manière critique notre manuscrit. Nos remerciements vont également à Nicolas Wyler pour la production des cartes des Alpes par SIG et à Cyrille Chatelain pour la mise en forme des graphiques, ainsi qu'à Beat Bäumler, Pascal Martin et Yves Rasolofo pour leurs conseils et expertises informatiques.

Références

Aeschimann, D. & H. M. Burdet (2008). *Flore de la Suisse et des territoires limitrophes. Le Nouveau Binz.* Ed. 4. Haupt.

Aeschimann, D., K. Lauber, D. M. Moser & J.-P. Theurillat (2004). *Flora alpina.* Haupt, Belin & Zanichelli.

APGIII (2009). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants : APG III. *Bot. J. Linn. Soc.* 161 : 105-121.

Argenti, C. & C. Lasen (2001). *La flora.* Parco Nazionale Dolomiti Bellunesi, Duck, Santa Giustina.

Arrhenius, O. (1921). Species and area. *J. Ecol.* 9 : 95-99.

Casazza, C., G. Barberis & L. Minuto (2005). Ecological characteristics and rarity of endemic plants of the Italian Maritime Alps. *Biol. Conservation* 123 : 361-371.

Chas, E. (1994). *Atlas de la flore des Hautes-Alpes.* Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance.

Chodat, R. & R. Pampanini (1902). Sur la distribution des plantes des Alpes austro-orientales et plus particulièrement d'un choix de plantes des Alpes cadoriques et vénitiennes. *Globe (Geneva)* 41 : 63-132.

Chouard, P. (1951). Vers une synthèse botanique des Alpes. *Bull. Soc. Bot. France* 98, sess. extr. : 5-9.

Crisp, M. D., S. Laffan, H. P. Linder & A. Monro (2001). Endemism in the Australian Flora. *J. Biogeogr.* 28 : 183-198.

Cronquist, A. (1981). *An integrated system of classification of flowering plants.* Columbia University Press.

Drude, O. (1896). *Deutschlands Pflanzengeographie. Erster Teil.* Engelhorn, Stuttgart.

Essl, F., M. Staudinger, O. Stöhr, L. Schratt-Ehrendorfer, W. Rabitsch & H. Niklfeld (2009). Distribution patterns, range size and niche breadth of Austrian endemic plants. *Biol. Conservation* 142 : 2547-2558.

Favarger, C. (1972a). Endemism in the Montane Floras of Europe. *In:* Valentine, D. H. (ed.), *Taxonomy, phytogeography and evolution:* 191-204. Academic Press.

Favarger, C. (1972b). La Flore. *In:* Schaer, J.-P., P. Veyret, C. Favarger, G. du Chatenet, R. Hainard & O. Paccaud (ed.), *Guide du Naturaliste dans les Alpes:* 131-203. Delachaux & Niestlé.

Favarger, C. (1995). *Flore et végétation des Alpes.* Ed. 3. Delachaux & Niestlé.

Fischer, M. A, W. Adler & K. Oswald. (2008). *Exkursionsflora für Österreich, Liechtenstein und Südtirol.* Ed. 3. Land Oberösterreich, Linz.

Garraud, L. (2003). *Flore de la Drôme. Atlas écologique et floristique.* Conservatoire Botanique National Alpin de Gap-Charance.

Groombridge, B. (ed.) (1992). *Global Biodiversity. Status of the Earth's Living Resources.* Chapman & Hall.

Haeupler, H. & T. Muer (2007). *Bildatlas der Farn- und Blütenpflanzen Deutschlands.* Ed. 2. Ulmer.

Hess, H. E., E. Landolt & R. Hirzel (1976-1980). *Flora der Schweiz und angrenzender Gebiete.* Ed. 2. Birkhäuser.

Hoffer-Massard, F., C. Bornand, J. Droz & M. Vust (2006). *Flore de Lausanne et de sa région. 2. Composition de la flore et répartition des espèces.* Rossolis.

Jeanmonod, D. & J. Gamisans (2007). *Flora Corsica*. Edisud.

Jeanmonod, D., A. Schlüssel & J. Gamisans (2011). Analyse de la flore Corse. Aspects biologiques. *Candollea* 66: 5-25.

Kerner, A. (1871). Die natürlichen Floren im Gelände der deutschen Alpen. *In:* Schaubach, A. (ed.), *Die deutschen Alpen für Einheimische und Fremde geschildert,* ed. 2. 1: 126-189. Frommann, Jena.

Lambelet-Haueter, C., C. Schneider & R. Mayor (2006). *Inventaire des plantes vasculaires du canton de Genève avec Liste Rouge.* Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.

Landolt, E. (2000). Some results of a floristic inventory within the city of Zürich (1984-1998). *Preslia* 72: 441-455.

Lauber, K. & G. Wagner (2007). *Flora Helvetica. Flore illustrée de la Suisse.* Ed. 3. Haupt.

Martini, E. (1984). Lineamenti geobotanici delle Alpi Liguri e Maritime: endemismi e fitocenosi. *Lav. Soc. Ital. Biogeogr.* 9: 51-134.

Martini, F. (2010). *Flora vascolare spontanea di Trieste.* Lint.

Melchior, H. & E. Werdermann (1954, 1964). *A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien.* Ed. 12. Bornträger, Berlin.

Merxmüller, H. (1952). *Untersuchungen zur Sippengliederung und Arealbildung in den Alpen.* Verein zum Schutze der Alpenpflanzen und -Tiere, München.

Moser, D. M., A. Gygax, B. Bäumler, N. Wyler & R. Palese (2002). *Liste rouge des fougères et plantes à fleurs menacées de Suisse.* OFEFP, Berne.

Ozenda, P. (1951). Eléments géographiques et endémisme dans les Alpes Maritimes et Ligures. *Bull. Soc. Bot. France* 97, sess. extr.: 141-156.

Ozenda, P. (1981). *Carte de la végétation de la France au 200 000e. Végétation des Alpes sud-occidentales. Notice détaillée des feuilles 60 Gap – 61 Larche – 67 Digne – 68 Nice – 75 Antibes.* CNRS, Paris.

Ozenda, P. (1982). *Les végétaux dans la biosphère.* Doin.

Ozenda, P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen.* Masson.

Ozenda, P. (1994). *Végétation du continent européen.* Delachaux & Niestlé.

Ozenda, P. (1995). L'endémisme au niveau de l'ensemble du Système alpin. *Acta Bot. Gallica* 142: 753-762.

Ozenda, P. (2009). On the genesis of the plant population in the Alps: New or critical aspects. *Comp. Rend. Biol.* 332: 1092-1103.

Ozenda, P. & J.-L. Borel (2003). The Alpine Vegetation of the Alps. *In:* Nagy, L., G. Grabherr, C. Körner & D. B. A. Thompson (ed.), Alpine Biodiversity in Europe. *Ecological Studies* 167: 53-64.

Ozenda, P. & J.-L. Borel (2006). La végétation des Alpes occidentales. Un sommet de la biodiversité. *Braun-Blanquetia* 41: 1-45.

Pampanini, R. (1903). *Essai sur la géographie botanique des Alpes et en particulier des Alpes sud-orientales.* Fragnière, Fribourg.

Pawlowski, B. (1970). Remarques sur l'endémisme dans la flore des Alpes et des Carpates. *Vegetatio* 21: 181-243.

Perret, P. & H. M. Burdet (1981). 2. Les «Plantae Vapincenses» de Dominique Chaix et les travaux floristiques de Dominique Villars en Dauphiné. *In:* Burdet, H. M. (ed.), Med-Checklist Notulae Bibliographicae, 1 et 2. *Candollea* 36: 400-408.

Pignatti, S. (1982). *Flora d'Italia.* Edagricole.

Prosser, F. (2009). *Flora illustrata del Monte Baldo.* Osiride.

Rabitsch, W. & F. Essl (ed.) (2009). *Endemiten – Kostbarkeiten in Österreichs Pflanzen- und Tierwelt.* Naturwissenschaftlicher Verein für Kärnten und Umweltbundesamt GmbH.

Richard, L. & G. Pautou (1983). *Carte de la végétation de la France au 200 000e. Alpes du nord et Jura méridional. Notice détaillée des feuilles 48 Annecy – 54 Grenoble.* CNRS, Paris.

Rosenzweig, M. L. (2002). *Species diversity in space and time.* Cambridge University Press.

Scharfetter, R. (1938). *Das Pflanzenleben der Ostalpen.* Deuticke, Wien.

Scheuerer, M. & P. Schönfelder (2000). Einige Auswertungsmöglichkeiten der floristischen Kartierung Bayerns. *Hoppea* 61: 653-698.

Schönswetter, P., I. Stehlik, R. Holderegger & A. Tribsch (2005). Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molec. Ecol.* 14: 3547-3555.

Schroeter, C. (1926). *Das Pflanzenleben der Alpen.* Ed. 2. Raustein, Zürich.

Stafleu, F. A. & R. S. Cowan (1976-1988). *Taxonomic literature.* Ed. 2. Bohn, Scheltema & Holkema, Utrecht.

Theurillat, J.-P., C. Schneider & C. Latour (2011). *Atlas de la flore du Canton de Genève.* Conservatoire et Jardin botaniques de la Ville de Genève.

TRIBSCH, A. (2004). Areas of endemism of vascular plants in the Eastern Alps in relation to Pleistocene glaciation. *J. Biogeogr.* 31 : 747-760.

TRIBSCH, A. & P. SCHÖNSWETTER (2003). Patterns of endemism and comparative phylogeography confirm palaeo-environmental evidence for Pleistocene refugia in the Eastern Alps. *Taxon* 52 : 477-497.

TUTIN, T. G. & V. H. HEYWOOD, N. A. BURGES, D. M. MOORE, D. H. VALENTINE, S. M. WALTERS, D. A. WEBB, A. O. CHATER & J. R. EDMONDSON (ed.) (1964-1993). *Flora Europaea.* Ed. 1, Ed. 2. Cambridge University Press.

VIERHAPPER, F. (1924). Über endemische Alpenpflanzen. *Alpenfreund :* 147-148, 181-184.

VIERHAPPER, F. (1925). Über endemische Alpenpflanzen. *Alpenfreund :* 15-16, 47-48, 63-64, 79-80.

WELTEN, M. & R. SUTTER (1982). *Atlas de distribution des ptéridophytes et des phanérogames de la Suisse.* Birkhäuser.

WILLIAMSON, M. (1988). Relationship of species number to area, distance and other variables. *In :* MYERS, A. A. & P. S. GILLER (ed.), *Analytical Biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions :* 91-115. Chapman & Hall.

WOHLGEMUTH, T. (1993). Der Verbreitungsatlas der Farn- und Blütenpflanzen der Schweiz (Welten und Sutter 1982) auf EDV: Die Artenzahlen und ihre Abhängigkeit von verschiedenen Faktoren. *Bot. Helv.* 103 : 55-71.

WOHLGEMUTH, T. (1994). Floristische Verbreitungsdaten als Grundlage zur Simulation der Artenvielfalt in der Schweiz. *Flor. Rundbr.* 28 : 192-199.

WOHLGEMUTH, T. (1996). Ein floristischer Ansatz zur biogeographischen Gliederung der Schweiz. *Bot. Helv.* 106 : 227-260.