

Le grand éphédra (*Ephedra major* Host subsp. *major*) : une relique d'affinité steppique en position vestigiale dans les encorbellements calcaires du défilé du Chaudan (Utelle, Alpes–Maritimes)

par Thomas CROZE*

*Naturalia environnement : site Agroparc, le Moitessier, BP 31285 rue Lawrence Durrel, 84911 AVIGNON Cedex 9 (France). Courriel : t.croze@naturalia-environnement.fr

Résumé : La découverte d'une nouvelle station du grand éphédra dans les Alpes–Maritimes, isolée à l'extrémité orientale de son aire de répartition française, est l'occasion pour nous d'aborder succinctement la place de cette espèce dans l'histoire paléoenvironnementale de la région et l'importance des micro-refuges holocènes pour la persistance de cette flore relictuelle.

Resumo: La malkovro de nova kreskoloko de la granda efedro en la departemento Alpes–Maritimes, izola en la orienta ekstremaĵo de ĝia disvastiĝ–areo, estas okazo mallonge trakti pri la loko de ĉi tiu specio en la pramedia historio de la regiono kaj pri la graveco de la holocenaj mikrorifuĝejoj en la daŭrado de ĉi tiu relikva specio.

Introduction

Chez les gymnospermes, la famille des *Ephedraceae* Dumort. forme un groupe monogénérique d'une quarantaine d'espèces (pour la plupart vivaces polycarpiques, dioïques, anémogames, endozoochores), que l'on retrouve aujourd'hui à peu près également répartie dans les zones semi-arides et désertiques de l'Ancien et du Nouveau Monde (ICKERT–BOND *et al.*, 2009), signant ainsi une répartition de type amphitropical. Trouvant probablement leurs origines dans les contrées steppiques d'Asie centrale au crétacé inférieur, il y a près de 130 ma, ces plantes archaïques aux caractères morphologiques et reproducteurs singuliers (tiges paraissant articulées, fleurs femelles munies d'un tubil-lus, ...) auraient conservé leurs traits distinctifs durant plus de 100 Ma, de l'ère secondaire jusqu'à l'époque moderne (RYDIN *et al.*, 2004).

Ce cas marquant de survivance au travers des âges pourrait être lié à leur capacité à résister aux grandes crises paléoenvironnementales et notamment celles qui ont consisté en une aridification du climat, ne faisant alors que mimer les conditions de leur habitat de

prédilection. Adaptées à des conditions de vie drastiques propres aux régions steppiques et désertiques, ces plantes, capables de supporter de forts niveaux de sécheresse et des contrastes thermiques marqués, ont pu profiter de grands bouleversements paléogéographiques et paléoclimatiques du paléogène (de –65 à –23 Ma) et du néogène (de –23 à –1,6 Ma) pour se diversifier et s'étendre (par dispersion à longue distance), depuis leur foyer d'origine d'Asie centrale, à climat continental, vers les contrées d'Amérique du nord puis du sud, et sur le pourtour de la Méditerranée (ICKERT–BOND *et al.*, 2009 et fig. 1).

Peu compatible avec les exigences écologiques des éléments steppiques, le climat de type tropical, chaud et humide, qui règne au paléogène sur le pourtour de la Méditerranée, ne semble pas avoir été favorable à l'existence ou à la pénétration de telles flores sur ce territoire. Par contre, les épisodes xériques et les connections terrestres qui ont eu lieu à la fin du miocène (CLAUZON *et al.*, 2008), lors de la crise de salinité du messinien (de –5,339 à –5,3 Ma), ont pu faciliter la progression de certains de ces éléments d'origine orientale au sein du bassin méditerranéen. Corrélée

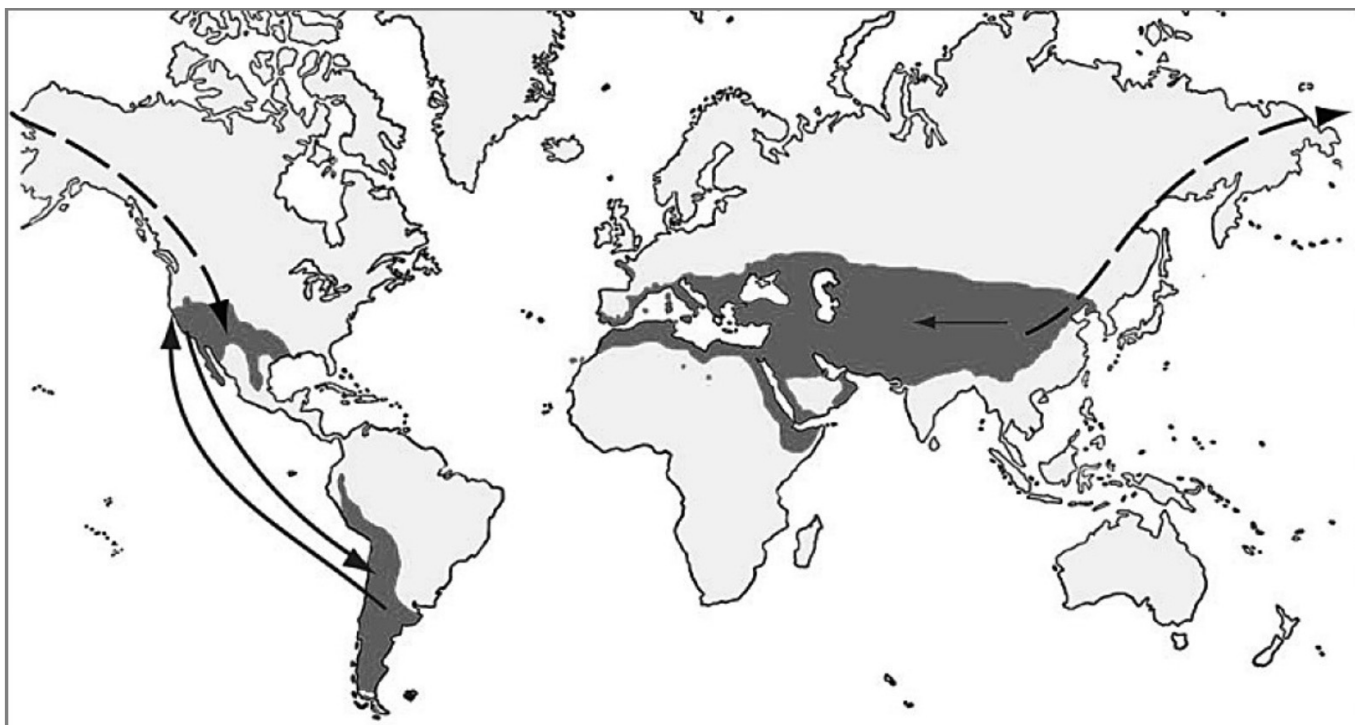


Fig. 1. Répartition mondiale du genre *Ephedra* (ombrage foncé) et voies hypothétiques de dispersion. D'après ICKET-BOND *et al.*, 2009 modifié.

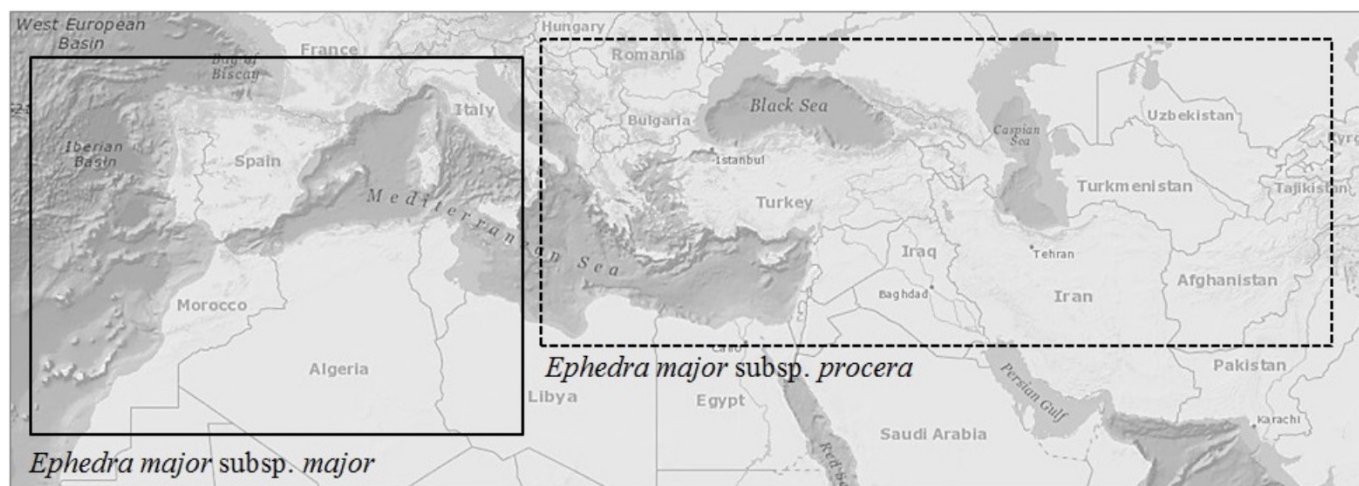


Fig. 2. Répartition d'*Ephedra major* et de ses sous-espèces (source GBIF, modifié).

avec les premières extensions glaciaires arctiques de la fin du néogène, la mise en place du climat méditerranéen au pliocène moyen (environ $-2,5$ Ma) implique un renforcement des contrastes saisonniers, un abaissement des températures hivernales et le développement d'une phase de sécheresse estivale (SUC, 1985; SUC *et al.*, 1995; FAUQUETTE *et al.*, 1999), probablement plus favorables à l'endroit de ces flores qui ont pu se maintenir si elles étaient présentes, ou éventuellement s'immiscer dans la région. Mais ce n'est qu'à partir de

$-1,8$ Ma, à la faveur de l'aridification du climat et des grands froids impulsés par les glaciations du plio-pléistocène, que les flores d'affinité steppique pénètrent largement le pourtour méditerranéen et prennent tout leur essor au sein de formations semblables aux steppes à armoises et éphèdres actuelles, qui structureront durant plusieurs dizaines de milliers d'années les paysages périglaciaires (REILLE, 1975).

Étroitement liées à l'alternance des cycles glaciaires et interglaciaires qui se sont échelonnés selon une

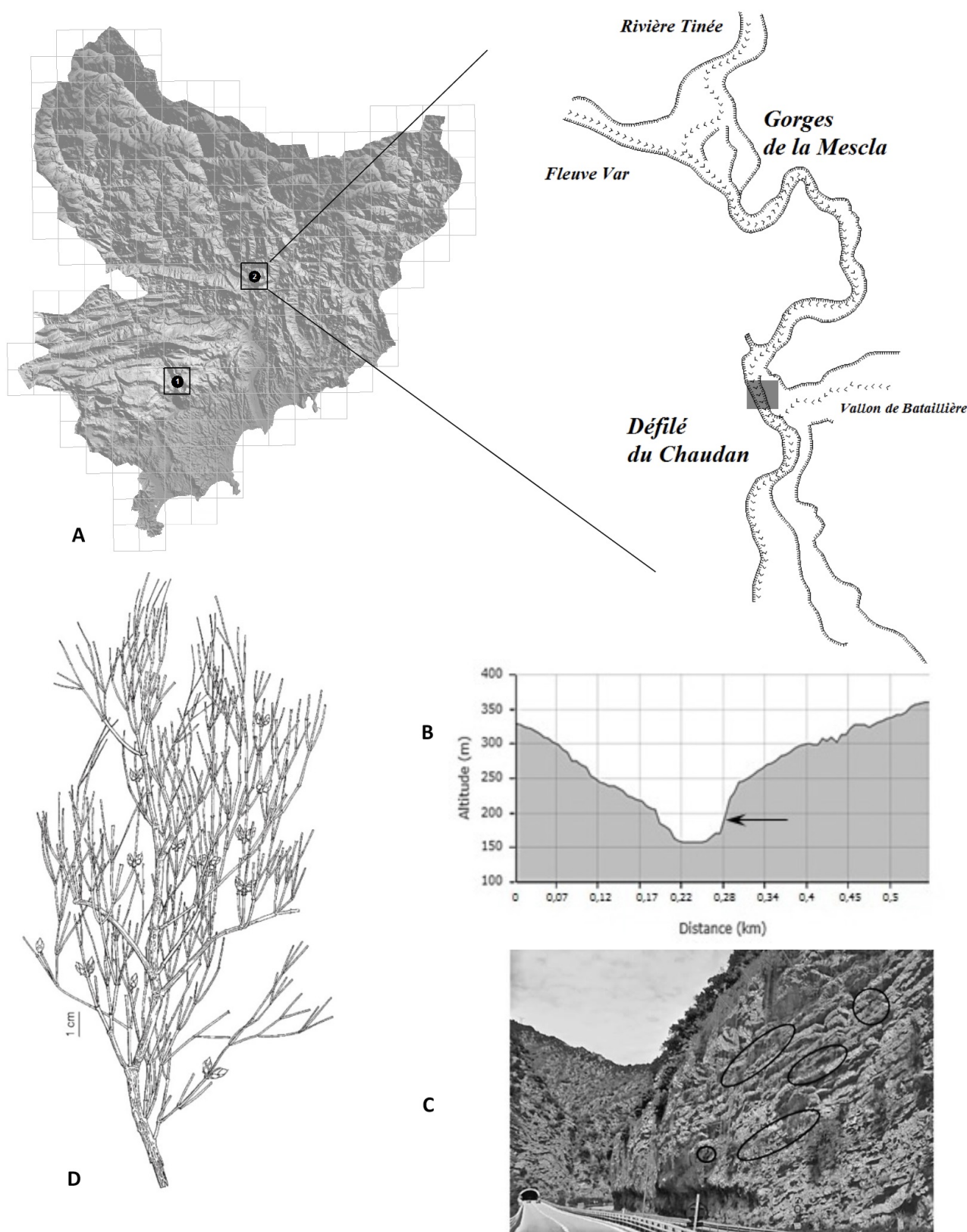


Fig. 3. A : Distribution d'*Ephedra major* subsp. *major* dans le département des Alpes-Maritimes par maille UTM 5 × 5 km avec 1 = localité des gorges du Loup (OFFERHAUS et al., 2001) : 2 = localité des gorges du Var et détail du défilé du Chaudan. B : Profil altimétrique du défilé du Chaudan au droit de la station. C : Station d'*Ephedra major* subsp. *major* dans le défilé du Chaudan (cercles noirs). D : *Ephedra major* subsp. *major* (source *Flora Iberica*).

périodicité de l'ordre de 100 000 ans, les végétations steppiques et leur composante à éphédre ont subi, au cours du quaternaire, d'importantes fluctuations. Intercalées entre les quatre grandes glaciations, les phases interglaciaires, plus chaudes et humides, ont été marquées par l'extension, depuis les zones refuges, de forêts décidues à éléments tempérés et mésophiles, qui ont entraîné la fragmentation et la régression des végétations éparées à caractère steppique. Ce processus s'est notamment manifesté à la fin de la dernière glaciation (tardiglaciaire) avec l'amélioration climatique holocène. Alors que les steppes à armoises et éphédres prédominaient à basse altitude à la fin du pléistocène [Dryas récent (environ 12 800–11 500 a BP)], comme ce pouvait être le cas dans les Alpes maritimes (ORTU, 2002), les composantes les plus xérophiles et héliophiles, telles que le grand éphédra, ont très largement régressé face à l'augmentation des précipitations et à la poussée des éléments mésophiles et du couvert arboré qui se sont produites depuis 10 000 a BP.

L'entrée dans l'interglaciaire holocène signe donc la restriction spatiale des éléments steppiques dans la région. Il s'agit, plus largement pour l'Europe occidentale et dans une moindre mesure pour les steppes anatoliennes qui seraient restées connectées avec les steppes irano-touraniennes jusque vers 4000 a BP (VAN ZEIST et BOTTEMA, 1982), de processus majeurs d'isolement d'éléments colonisateurs anciens en Méditerranée occidentale, vestiges d'une paléoflore steppique aujourd'hui recluse au sein d'espaces hautement remarquables qui ont joué le rôle de refuge (QUÉZEL, 1998 ; MÉDAIL et QUÉZEL, 1999).

Le grand éphédra

Le grand éphédra, *Ephedra major* Host, est l'un des représentants de ces paléoflores steppiques eurasiatiques d'origine tertiaire. S'étendant de l'Afghanistan aux îles Canaries, son aire peut être scindée en deux fractions : l'une orientale, individualisée par la sous espèce *procera* (C. A. Mey.) Bornm., s'étend depuis la fraction nord-orientale du bassin méditerranéen (Balkans) à la région pontique et jusqu'au secteur Irano-Touranien ; l'autre, caractérisée par la sous espèce *major*, représente l'extrême irradiation occidentale de l'espèce en Europe (Italie, France, Espagne), en Afrique du nord (Algérie, Maroc, Tunisie), jusqu'aux îles de Macaronésie (fig. 2).

La sous-espèce *major*, qui nous intéresse ici, est un arbuste généralement plus large que haut formant souvent une masse coloniale unisexuée que des rejets rampants puis ascendants densifient ou étendent de manière éparse sur plusieurs mètres carrés. Il arbore parfois un port dressé et clairement individualisé par un tronc court et épais prolongé par des rameaux formants de véritables branches lorsqu'il est âgé (fig. 3D). Il a parfois été confondu avec *Ephedra distachya* s. l., mais il s'en distingue par ses rameaux étroits (< 1 mm de diamètre), ses entrenœuds courts (< 2 cm de long) et ses fleurs femelles à 1 ovule formant une galbule à 1 graine.

Le grand éphédra se rencontre généralement en stations isolées au sein de pentes rocailleuses écorchées, crêtes ventées, parois rocheuses, corniches et balcons des étages méso-, supra- et montagnard-méditerranéens des reliefs calcaires ouest-méditerranéens (ex : Meseta ibérique, hauts plateaux du Maghreb et des Atlas...). Mais il a été également retrouvé loin vers le sud, dans les montagnes du Sahara central où il a pu pénétrer et serait resté piégé (PONS et QUÉZEL, 1958).

En France, le grand éphédra ponctue en populations rares et isolées la plupart des massifs calcaires de la région méditerranéenne qu'il déborde très ponctuellement (ex : Aveyron, Haute-Loire, Drôme). Il est considéré comme localisé en haute Provence (petit Luberon), peu fréquent dans les régions naturelles des Causses et des Corbières, rare en basse Provence, très rare dans les Pyrénées orientales, le bas Languedoc, la Plaine littorale nord et dans les Préalpes provençales orientales (TISON *et al.*, 2014). Il était présumé disparu des Préalpes provençales occidentales (TISON *et al.*, 2014), mais se révèle encore très bien représenté dans cette région, notamment dans la vallée du Jabron avec plusieurs localités récemment recensées (CROZE, 2011, inédit). Incluse dans la région naturelle des Préalpes provençales orientales, l'unique localité historique des Alpes-Maritimes, récemment signalée dans les gorges du Loup, non loin de la grotte du Revest sur la commune de Gourdon (OFFERHAUS *et al.*, 2001), constituait l'extrémité orientale de l'aire de l'espèce en France, avec, pour les plus proches actuellement connues, celles de La Palud-sur-Verdon (DELLA CASA, 2002 *in* SILENE-Flore), de Vergons (la Brèche, CROZE, 2015 inédit) et d'Ubrayes (ravin de la Jarjatte, CROZE, 2016 inédit).

Une relique steppique dans le défilé du Chaudan

Inclus dans la région naturelle au relief très contrasté des Alpes maritimes (TISON *et al.*, 2014), le défilé du Chaudan constitue une passe étroite du fleuve Var développée dans les calcaires massifs du jurassique et du crétacé fortement contraints par la poussée orogénique alpine (fig. 3A). Ce secteur tourmenté, positionné à la confluence du Var, de la Vésubie et de la Tinée, forme un ensemble de gorges étroites profondément encaissées entre des versants abrupts et escarpés. Ayant joué un rôle majeur dans la persistance de lignées végétales anciennes et la possible différenciation de certains taxons, ce secteur géographique est à ce titre désigné comme un des dix principaux centres d'endémisme des Alpes-Maritimes avec près de 29 plantes endémiques qui lui sont étroitement liées. Parmi les plus notables citons : *Acanthoprasium frutescens* (L.) Spenn., *Potentilla saxifraga* De Not., *Hormatophylla halimifolia* (Boiss.) P. Küpfer ou encore *Centaurea jordaniana* Godr. et Gren. subsp. *balbisiana* (Soldano) Kerguelen (NOBLE et DIADEMA, 2011). Ces espaces, aux roches calcaires compactes à forte déclivité et confinés, proposent des habitats rupestres d'une grande rigueur mais aussi d'une grande stabilité, où les conditions topographiques, édaphiques et microclimatiques, durablement entretenues, ont amorti les variations paléoenvironnementales liées aux glaciations plio-pléistocènes et ont affirmé et promu dans leur constance, des trajectoires biologiques bien spécifiques.

C'est dans ce contexte écogéographique que s'inscrit la station de grand éphédra découverte en juin 2015, en rive gauche du fleuve Var, à environ 170 m d'altitude, et positionnée entre 6 et 20 m au-dessus de la route M6102, au point kilométrique 87 (fig. 3B, 3C). L'espèce prend place au sein d'une série d'encorbellements rocheux résultant de l'érosion différentielle des bancs calcaires et minoritairement marneux, l'ensemble étant prémuni de l'incidence directe des pluies par un surplomb massif. À l'aridité manifeste qui s'exprime dans ce vaste renforcement de la paroi, s'ajoute une forte insolation entretenue par une exposition dominante sud-ouest, mais aussi une intense réverbération produite par les parois rocheuses de teinte claire. Ces encorbellements arides et solaires sont colonisés de manière quasiment exclusive par le grand éphédra qui tolère ici de forts niveaux de stress, gage d'une compétition interspécifique réduite. Compte tenu du

contexte topographique, c'est par observation à distance (jumelles) que la station a pu être examinée, aucun relevé précis n'ayant pu être réalisé. Des individus d'envergure, arborant des rameaux fournis et d'un vert vif, semblent pouvoir témoigner d'une certaine vigueur de la population qui reste cependant faiblement étendue. Celle-ci compte probablement une dizaine d'individus réunis en cinq sous-ensembles positionnés sur divers festons, certains d'entre eux constituant probablement un système clonal. Aucune floraison ou fructification n'a pu être observée, mais il est fort probable qu'il s'agisse de plantes du même sexe comme cela s'observe fréquemment.

Bien que le grand éphédra témoigne d'importantes capacités de persistance, par sa rusticité autécologique, sa longévité ou encore sa faculté à produire des réitérations sous l'effet notamment de l'effondrement des plafonds rocheux, l'isolement et la petitesse de ses populations, comme c'est le cas ici, engendrent une certaine précarité face à des perturbations d'envergure. Les menaces directes qui pèsent sur cette station, tiennent en grande partie à la proximité de l'axe routier de la M6202. Un éventuel recalibrage du gabarit de cet axe très contraint, pourrait causer la destruction d'une partie de son habitat et de sa population qui se situe en position de surplomb, en étroite accointance de la bande de roulement. Autre facteur possible de perturbation, les systèmes de protection contre les chutes de blocs qui sont de plus en plus fréquemment mis en œuvre dans ces contextes de voiries soumises à de nombreux aléas. C'est tout particulièrement le cas dans ce secteur où des travaux de sécurisation de falaise ont déjà eu lieu. La paroi abritant le grand éphédra est actuellement pourvue d'un filet pendu sur la quasi-totalité de son développement. La majorité de la station, située dans le renforcement de la paroi, se trouve en retrait du filet et semble croître sans entraves physiques directes. Les quelques individus qui se trouvent à son contact semblent, au moins temporairement, s'en accommoder, leurs rameaux se développant par-delà les mailles du filet. Toutefois il n'est pas exclu que des destructions d'individus aient eu lieu, notamment lors de la pose du filet (purge), mais aussi lorsque les vents, qui peuvent être violents dans l'étroitesse du défilé, provoquent le mouvement du filet et le cisaillement des individus qui y sont intriqués, ou encore lorsque de possibles entretiens du dispositif ont été pratiqués. Qui plus est, pour cette espèce endozoochore, la colonisation de nouveaux habitats dépend fortement de

la capacité de l'avifaune à assurer une dispersion des graines. Ces interactions biotiques pourraient être fortement altérées voire supprimées par ce type d'aménagement, qui exclut partiellement, si ce n'est totalement, l'activité d'une faune ailée.

Discussion

Les lieux où se sont réfugiées les populations relictuelles du grand éphédra se situent le plus fréquemment à l'écart des doux reliefs et coïncident le plus souvent avec les lignes de fractures terrestres, là où se sont jouées des tensions géomorphologiques intenses ayant produit chevauchements, plissements, surrections et cassures, ultérieurement aménagés par l'érosion. Il s'agit de véritables habitats naturels au sens où ils constituent des édifices architecturaux comprenant planchers, parois, plafonds et toits. Lieux de confinement et d'intimité, ces espaces structurés semblent s'affranchir de l'environnement. Ils représentent une retraite indépendante des influences climatiques ou biologiques extérieures, sorte d'ermitage où le temps s'est figé dans la concentration des roches. Îles en creux, microcosmes, ces invaginations topographiques offrent par leur abri des conditions écologiques bien spécifiques.

Bien qu'une humidité puisse parfois sourdre au travers des bancs marneux, en différé des événements pluvieux, ou s'immiscer par pluie battante, l'eau y est très rare, les plafonds et les surplombs affranchissant les balcons des précipitations. Cette sécheresse marquée limite considérablement l'installation des végétaux et la maturation des sols qui restent bloqués à des stades primaires d'évolution (ex : lithosols, régosols). Peu d'espèces sont donc susceptibles de croître dans ces conditions drastiques qui reproduisent dans une certaine mesure celles qui s'expriment dans les steppes arides des régions d'Asie centrale ou celles qui ont existé en Europe au pléistocène. Ainsi, ce que le climat n'est plus en capacité de produire actuellement dans le paysage péréalpin, des édifices géomorphologiques singuliers peuvent par des chemins détournés le proposer en accentuant des conditions de stress hydrique et thermique.

Ces lieux réduits et isolés constituent dans la région des micro-refuges holocènes pour des flores d'affinité steppique actuellement inaptes à peupler d'autres étendues. C'est notamment le cas de plantes à aires disjointes et très rares en France comme *Geum hete-*

rocarpum Boiss., *Myosotis speluncicola* (Boiss.) Rouy, *Myosotis minutiflora* Boiss. et Reut. ou encore *Scandix stellata* Banks et Sol. qui côtoie régulièrement le grand éphédra dans les balmes calcaires de la vallée du Jabron dans les Alpes-de-Haute-Provence (CROZE, à paraître). Rarement mis en avant dans la biogéographie de la région, ces micro-refuges restent encore très largement méconnus, leur faible étendue et leur position reculée et escarpée dans les montagnes méditerranéennes limitant considérablement leur identification. Les Alpes maritimes représentent très certainement une entité privilégiée de persistance de telles flores, mais cela reste encore à développer.

Cette série d'isolats, disjoints dans l'espace péréalpin, provençal, rhodanien, caussenard et pyrénéen, relaye, sur une partie du pourtour méditerranéen, des conditions bien spécifiques d'habitats formant un réseau d'aires fonctionnelles pour le grand éphédra. Aussi, la reconnaissance et la préservation de ces refuges représentent-elles un enjeu important dans une vision de conservation biogéographique s'inscrivant sur un temps long. Outre leur rôle conservateur, ceux-ci incarnent aussi un tremplin à partir duquel les éléments floristiques, aujourd'hui reclus, pourront demain gagner le paysage du commun et constituer de nouvelles végétations dans le cadre d'un environnement changeant. Remarquable par son caractère vestigial, le grand éphédra, qui a traversé au cours de plusieurs millions d'années les grandes crises paléoenvironnementales, est aussi une promesse d'avenir. Archaïque, certes, mais sa formidable adaptation au milieu aride à contraste thermique lui confère dans la perspective d'aridification en cours du climat, un potentiel non négligeable.

Cependant, beaucoup d'incertitudes demeurent encore sur les capacités de renouvellement des populations de cette espèce et sur sa capacité à gagner de nouveaux environnements, la biologie et la dynamique de ses populations restant extrêmement mal connues. Bien des aspects de son écologie traduisent son état vestigial (populations fragmentées, isolées, unisexuées, clonales, peu florifères...), et, dans ces circonstances, son caractère dioïque semble rendre les cas de reproduction croisée rarissimes. La longévité et l'investissement des ressources dans la survie des individus semblent être actuellement la règle. À l'instar de *Juniperus phoenicea* L. subsp. *phoenicea* qui a la capacité à changer de sexe au cours de sa vie (MANDIN, 2013), il serait intéressant d'envisager l'hypothèse d'un tel méca-

nisme chez le grand éphédra. Les modifications des conditions environnementales pourraient avoir un effet sur son aptitude à se reproduire, mais en l'état cette plante fait plutôt figure de « fossile vivant ».

Conclusion

Élément remarquable et rare de la flore des Alpes-Maritimes, le grand éphédra trouve actuellement deux localités d'existence connues à l'extrémité orientale de son aire française. Il est cependant fort probable que cette espèce, qui supporte des conditions de vie d'une grande rigueur, puisse investir, en bien d'autres lieux du département, des escarpements rocheux calcaires des vallées encaissées et reculées des étages supra- et montagnard-méditerranéen souvent difficiles d'accès. Cette plante, qui bénéficie d'un statut légal de protection en région Provence-Alpes-Côte d'Azur, ne semble pas activement menacée, mais a très probablement subi des atteintes dans le cadre des nombreux projets routiers et de sécurisation de falaise qui ont eu cours dans les Préalpes, sa présence dans les parois rocheuses passant souvent inaperçue en l'absence d'inventaire ciblé.

La présence du grand éphédra dans nos contrées méditerranéennes est riche de signification biogéographique. Vestige des pénétrations anciennes d'éléments steppiques vers l'Europe occidentale depuis leur centre de diversification à climat continental d'Asie centrale (ZOHARY, 1973 ; QUÉZEL, 1995, 1998), le grand éphédra jalonne et souligne dans notre paysage des îles topo-climatiques discrètes mais fonctionnelles. Ces configurations originales reproduisent dans une certaine mesure des conditions de stress qui s'étaient exprimées au cours des phases glaciaires dans les Préalpes, et miment à certains égards celles qui se retrouvent encore aujourd'hui au Proche-Orient ou en Afrique du nord. Ces éléments steppiques, comme le soulignaient BARBERO et QUÉZEL (1986), offrent l'opportunité d'envisager, à l'instar des thuriferales, la nature des formations végétales à caractère steppique qui s'exprimaient sur de plus vastes étendues dans les Préalpes françaises à la fin de la dernière glaciation.

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier chaleureusement Jean-Pierre ROUX, Claude ROULET, Benoît OFFERHAUS et Charlotte HONNORAT pour l'aide substantielle qu'ils nous ont apporté dans la rédaction de cette note.

BIBLIOGRAPHIE

- BARBERO M. et QUÉZEL P., 1986.— Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du Sud. *Lazarroa*, 9 : 255–275.
- CLAUZON G., SUC J.-P., POPESCU S.-M., MELINTE-DOBRIANESCU M. C., QUILLÉVÉRÉ F., WARNY S.-A., FAUQUETTE S., ARMIJO R., MEYER B., RUBINO J.-L., LERICOLAIS G., GILLET H., ÇAĞATAY M., UCARKUS G., ESCARGUEL G., JOUANNIC G. et DALESME F., 2008.— Chronology of the Messinian events and paleogeography of the Mediterranean region s.l. *CIESM Workshop Monographs*, 33 : 31–37.
- CROZE T.— De l'importance des balms calcaires pour la persistance d'une flore vestigiale tertiaire d'affinité steppique dans les Préalpes du sud : le cas de *Scandix stellata* Banks et Sol. et ses compagnes dans la vallée du Jabron (Alpes-de-Haute-Provence). À paraître.
- FAUQUETTE S., SUC J.-P., GUIOT J., DINIZ F., FEDDI N., ZHENG Z., BESSAIS E. et DRIVALIARI A., 1999.— Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Paleogeography, Paleoclimatology, Paleocology*, 152 : 15–36.
- ICKERT-BOND S.M., RYDIN C. et RENNER S., 2009.— A fossil-calibrated relaxed clock for *Ephedra* indicates an Oligocene age for the divergence of Asian and New World clades and Miocene dispersal into South America. *Journal of Systematics and Evolution*, 47(5) : 444–456.
- MANDIN J.-P., 2013.— Plasticité phénotypique de l'expression sexuelle de *Juniperus phoenicea* L. dans les gorges de l'Ar-dèche (France). *Ecologia Mediterranea*, 39(1) : 155–168.
- MÉDAIL F. et QUÉZEL P., 1999.— Biodiversity hotspots in the Mediterranean Basin : setting global conservation priorities. *Conservation Biology*, 13 : 1510–1513.
- NOBLE V. et DIADEMA K., 2011.— *La flore des Alpes-Maritimes et de la principauté de Monaco. Originalité et diversité*. Édit. Naturalia Publications, Turriers, 504 p.
- OFFERHAUS B., FRACHON C. et KULEZA, V., 2001.— *Ephedra major* Host [1831] (Ephedraceae) dans les gorges du Loup (Alpes-Maritimes, France). *Biocosme mésogéen*, 18 : 43–51.
- ORTU E., 2002.— *Reconstruction sur base pollinique de la dynamique de la végétation tardiglaciaire et holocène dans les Alpes maritimes italiennes*. Thèse de doctorat, université Aix-Marseille III et université de Pavia.
- PONS A. et QUÉZEL P., 1958.— Premières remarques sur l'étude palynologique d'un guano fossile du Hoggar. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 224 : 2290–2292.
- QUÉZEL P., 1995.— La flore du Bassin méditerranéen : origine, mise en place, endémisme. *Ecologia Mediterranea*, 20(1–2) : 19–39.
- QUÉZEL P., 1998.— Les grandes structures de végétation en région méditerranéenne : facteurs déterminants dans leur mise en place post-glaciaire. *Geobios*, 32(1) : 19–32.
- REILLE M., 1975.— *Contribution pollenanalytique à l'histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène de la montagne corse*. Thèse de doctorat, université Aix-Marseille III.
- RYDIN C., PEDERSEN K. R. et FRIIS E. M., 2004.— On the evolutionary history of *Ephedra* : Cretaceous fossils and extant molecules. *PNAS*, 101(47) : 16571–16576.
- SUC J.-P. 1985.— Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307 : 429–432.

- SUC J.-P., BERTINI A., COMBOURIEU-NEBOUT N., DINIZ F., LEROY S., RUSSO-ERMOLLI E., ZHENG Z., BESSAIS E. et FERRIER J., 1995.— Structure of west Mediterranean vegetation and climate since 5.3 ma. *Acta Zoologica Cracovia*, **38** : 3–16.
- TISON J.-M., JAUZEIN P. et MICHAUD H., 2014.— *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Édité. Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles et Naturalia Publications, Turriers, 20 + 2078 p.
- VAN ZEIST W. et BOTTEMA S. 1982.— Vegetational history of the Eastern Mediterranean and the Near East during the last 20 000 years. *BAR International Series*, **133** : 277–323.
- ZOHARY M., 1973.— *Geobotanical foundations of the Middle East.*, Édité. G. Fischer, Stuttgart, 738 p.

Bases de données et références en ligne

SILENE-Flore : Conservatoire botanique national méditerranéen et Conservatoire botanique national Alpin (Admin.).
SILENE-Flore [en ligne]. <http://flore.silene.eu>. Consultation du 05/06/2017.