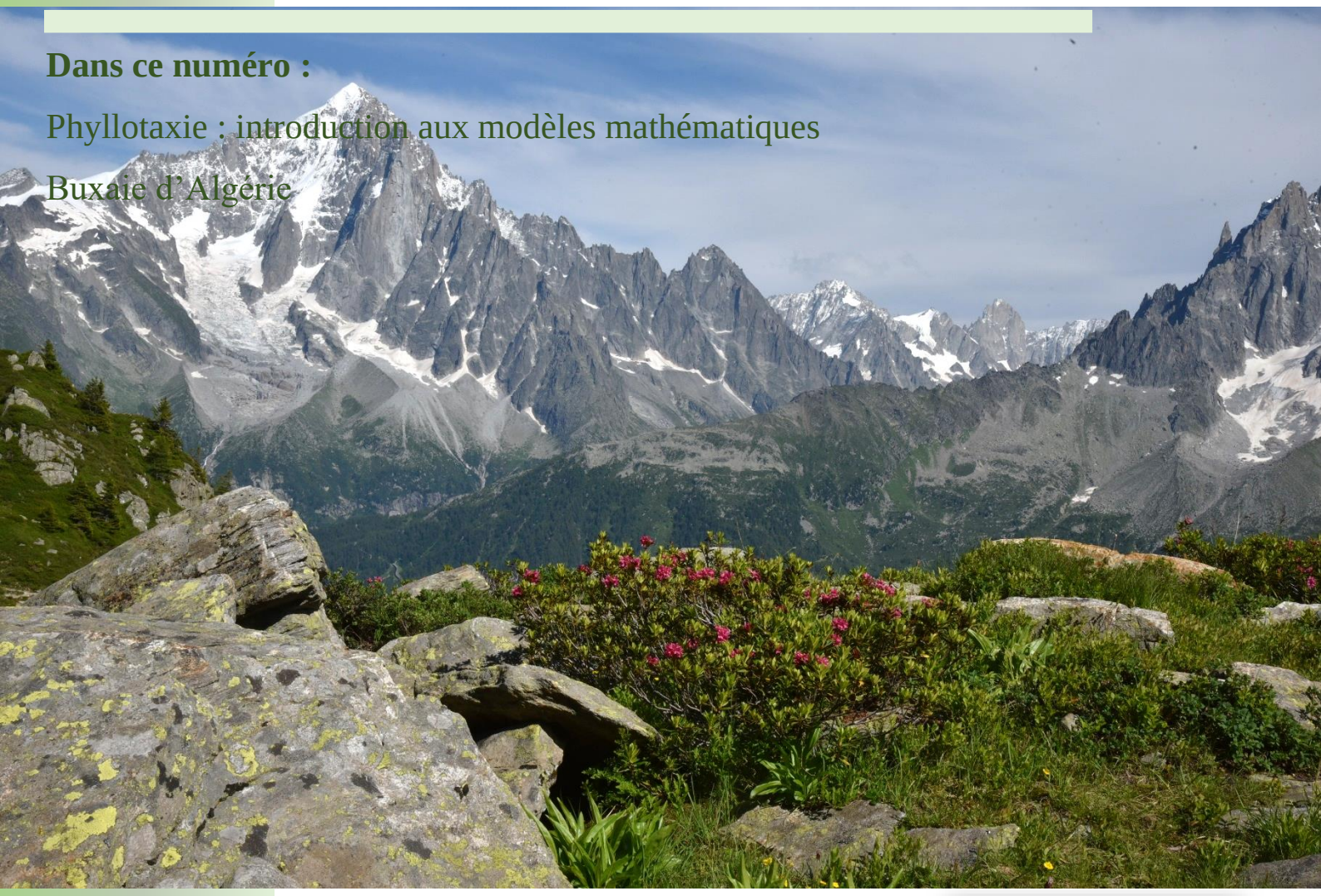
JB
N° 97
2021

Le Journal de Botanique



Dans ce numéro :

Phyllotaxie : introduction aux modèles mathématiques

Buxaie d'Algérie

Septembre-Octobre 2021

Société botanique de France

Revue à parution bimestrielle
Version numérique
ISSN 2741-4884

Version imprimée (annuelle)
ISSN 1280-8202
Dépôt légal à parution

éditée par la Société botanique de France (SBF)
Association type Loi 1901, créée en 1854
et reconnue d'utilité publique le 17 août 1875

Présidente de la SBF
Elisabeth DODINET
Secrétaire générale
Agnès ARTIGES

Rédactrice : Florence LE STRAT
Comité de rédaction : Florence LE STRAT, Michel BOTINEAU
Relecteurs : Michel BOTINEAU (Plantes médicinales), Michel BOUDRIE (Ptéridophytes), Bruno de FOUCAULT (Phytosociologie), Nicolas GEORGES, Guilhan PARADIS (Flore méditerranéenne), Guillaume FRIED (Plantes invasives)

Abonnement à la version numérique et vente des numéros
Abonnement inclus dans la cotisation annuelle des adhérents SBF
Abonnement pour les institutions (format numérique et numéro annuel imprimé)

Vente des anciens numéros imprimés :
Vente au numéro : 25 € (Institution 45 €)

Vous pouvez désormais vous abonner et adhérer en ligne sur notre site
http/societebotaniquedefrance.fr

Gestion des abonnements et vente au numéro
Mme Huguette Santos-Ricard,
Trésorière de la S.B.F.
6 place de l'Église, 65120 Betpouey

Correspondance :
Pour toute correspondance concernant la publication et l'envoi des manuscrits :
publicationJB@societebotaniquedefrance.fr

En couverture :
Rhododendron ferrugineum devant les Drus (massif du Mont-Blanc), août 2021.

Journal de botanique 97

Sommaire

PUBLICATIONS

Introduction aux modèles phyllotaxiques
par Jean-Paul WALCH et Solange BLAISE 2

La buxaie des Maâdhid (Algérie) : une irradiation biogéographique euro-méditerranéenne aux confins saharo-méditerranéens
par Abdelkader BENKHEIRA, Samia HAMADENE, Nadia OUADAH & Mohammed KAABECHE 12

J. Bot. Soc. Bot. France 97, 2-11 (2021)

Introduction aux modèles phyllotaxiques

par **Jean-Paul WALCH**[1] et **Solange BLAISE**[2]

[1] 45 cours Lassus, F-66000 Perpignan, précédemment Laboratoire de Thermodynamique des Milieux ioniques et biologiques, Université Paris VII
[2] 10 rue du Roi de Sicile, F-75004 Paris, précédemment Laboratoire de Systématique et Écologie végétale, Université de Paris-Sud, Orsay

RESUME : L'arrangement des feuilles le long des tiges montre des motifs géométriques remarquables qui sont créés dans les bourgeons. Des modèles mathématiques élucident le mécanisme de leur formation. Nous présentons un modèle pouvant être développé au moyen d'un simple tableur et confrontons ses résultats aux observations de méristèmes de *Linum usitatissimum* et *Sedum sexangulare.* La naissance de chaque primordium se fait dans le plus grand espace laissé libre par les primordiums juste précédents. Un tel mécanisme est suffisant à créer les structures observées ainsi que leur organisation suivant la suite de Fibonacci convergeant vers l'angle d'or ou celle de Lucas.

MOTS-CLES : phyllotaxie, *Linum usitassimum*, *Sedum sexangulare*.

ABSTRACT : The arrangement of leaves along the stems shows remarkable geometric patterns that are created in the apical buds. Mathematical models elucidate the mechanism of their formation. We present a model that can be developed using a simple spreadsheet and compare its results with observations of *Linum usitatissimum* and *Sedum sexangulare* meristems. The initiation of each primordium takes place in the largest space left free by the primordia just preceding. Such a mechanism is sufficient to create the observed patterns as well as their organization according to the Fibonacci sequence that converge towards the golden angle, or the Lucas sequence.

KEY-WORDS : phyllotaxis, mathematical models, *Linum usitassimum, Sedum sexangulare*.

INTRODUCTION

Les coupes transversales de bourgeons permettent de déterminer exactement les positions des primordiums foliaires, c'est-à-dire les tout premiers stades des ébauches de feuilles. On constate dans de nombreux cas, comme celui de *Pinus pinea*, qu'ils sont disposés suivant des systèmes de spirales, appelées parastiques (Figure 1).

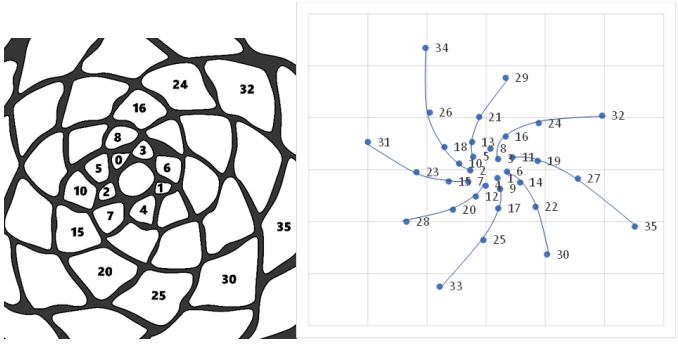


Figure 1. Coupe transversale de bourgeon apical de *Pinus pinea* selon M. Guinochet (1965, p.12) présentant huit parastiques dextres. Les primordiums sont numérotés de façon antichronologique, du plus récent au plus ancien.

On distingue un premier jeu de huit parastiques dextres. Chaque fois que l'on part d'un primordium sur l'une des parastiques, par exemple du n° 20, et que l'on fait un tour complet pour revenir à la même parastique, on incrémente le numéro de primordium du nombre de parastiques : dans notre exemple, on arrivera au n° 28. Pour déterminer le nombre de parastiques, on peut donc soit les compter, soit calculer la différence de numéro entre deux primordiums consécutifs sur la même parastique.

On observe aussi cinq parastiques senestres. Chaque primordium se trouve ainsi à l'intersection des deux systèmes de spirales (Figure 2) : on dit que *Pinus pinea* présente une phyllotaxie de mode (5,8).

R. Deschâtres a représenté la tige de *Sedum maximum* en la développant sur un plan (Figure 3).

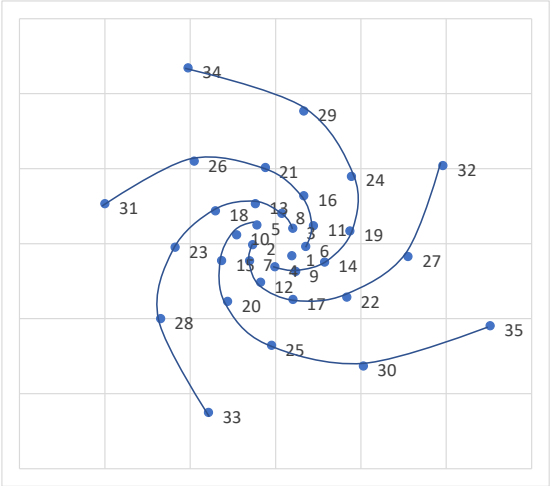


Figure 2. Les 5 parastiques senestres de *Pinus pinea*. Les primordiums sont numérotés de façon antichronologique, du plus récent au plus ancien.

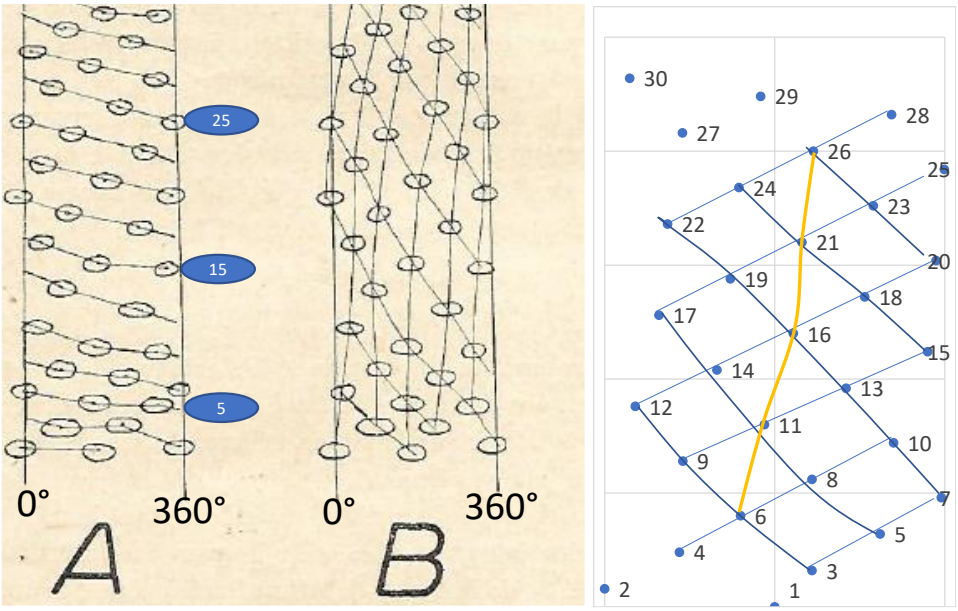


Figure 3. La tige de *Sedum maximum* selon Deschâtres (1954, p. 23). Sauf mention explicite, les primordiums sont numérotés de façon chronologique, des plus anciens aux plus récents.

Deux interprétations de sa phyllotaxie peuvent être faites. Selon la première (A), on suit les feuilles dans l'ordre de leur numéro chronologique (1-2-3-4…) : c'est l'hélice génératrice (sénestre). Selon la seconde (B), on trace un réseau de parastiques : 3-5-7-9-11…, soit deux parastiques dextres, et 3-6-9-12-15…, soit trois parastiques sénestres. La phyllotaxie du bas de la tige de *Sedum maximum* est donc (2,3) par différence des numéros chronologiques des feuilles le long des parastiques.

On observe aussi des lignes quasiment verticales, comme 6-11-16-21-26 (ou encore 4-9-14-19-24-29), médianes entre les deux parastiques, et dont la différence des numéros chronologiques est la somme

de celle des deux parastiques : 5 = 2+3, ce sont les orthostiques.

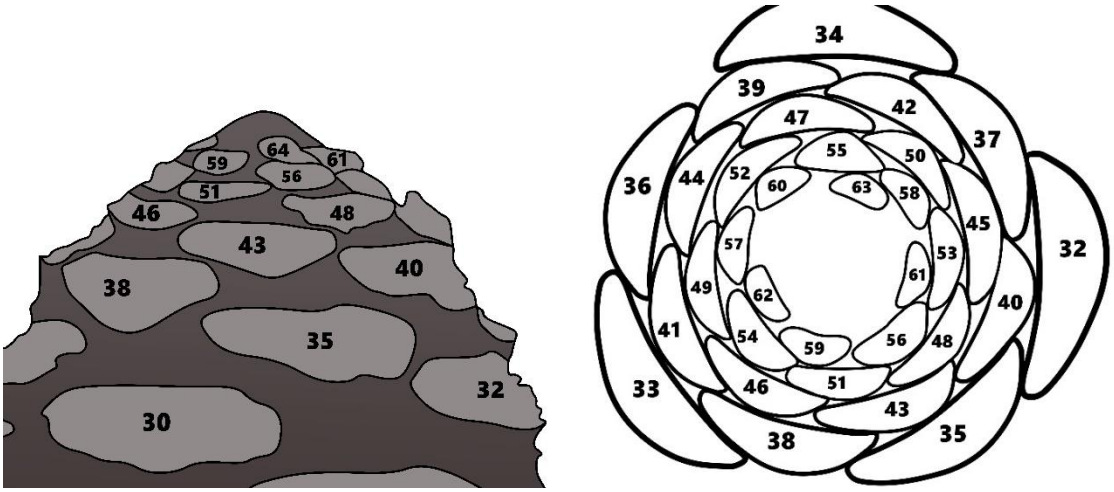


Figure 4. Méristème de *Linum usitatissimum* d'après Meicenheimer (2006). Coupe transversale de l'apex d'une tige âgée de 22 jours selon Williams (1975) : la phyllotaxie est de mode (5,8).

Les primordiums naissent à proximité de l'apex du méristème, puis, par rapport à l'apex, sont rejetés vers l'extérieur et le bas, l'ensemble formant ainsi une ogive. L'initiation d'un nouveau primordium nécessite que ceux déjà existants se soient suffisamment éloignés car ils engendrent à leur proximité une force de répulsion. Selon la règle de Hofmeister (1868), le nouveau primordium va se loger dans le plus grand espace laissé libre par ses prédécesseurs de la couche interne.

La théorie mathématique de la phyllotaxie spiralée a pour but d'élucider ces mécanismes. Elle est maintenant bien établie (Mitchison, 1977 ; Douady et Couder, 1992, 1996 ; Smith *et al*., 2006 ; Atela, 2011). Nous présentons ici une version approchée des modèles dynamiques de localisation des primordiums qui peut être développée sur un simple tableur. Dans le cas général, la force de répulsion qui empêche la création d'un nouveau primordium à trop grande proximité de tous ceux déjà existants dépend de la localisation et de l'âge de tous les primordiums déjà existants. Dans notre modèle, elle ne dépend que des primodiums les plus proches de l'apex, cette force n'étant active qu'à très courte distance du primordium qui la génère. Nous illustrons le modèle par la reconstitution, primordium par primordium, des coupes transversales de méristèmes caulinaires de *Linum usitatissimum* jusqu'au 15^{e} jour de croissance (trente primordiums) réalisées par Williams (1975) ainsi que du méristème de *Sedum sexangulare* tel qu'observé par Rutishauser (1998).

Les mécanismes biochimiques à l'origine des forces de répulsion sont maintenant assez bien compris. Une hormone, l'auxine, s'accumule dans chaque primordium en formation au détriment de son voisinage. Or, elle est indispensable à la naissance de nouveaux primordiums. En complément, une protéine, l'AHP6, contrôle la régularité de la naissance de ces nouveaux primordiums via des champs inhibiteurs de cytokinine, une autre hormone végétale (Besnard *et al*., 2014).

MODÉLISATION DYNAMIQUE

Tout se passe comme si la naissance de nouveaux primordiums était conditionnée par une donnée enregistrée dans le génome

de chaque espèce : le taux de croissance radiale du méristème. Si à un moment donné de la vie de la tige, d_{n-1} est la distance au centre du primordium n-1, et d_n celle du primordium n, on appelle *plastochrone ratio* (Richards, 1951) le rapport

$$r = \frac{dn-1}{dn}$$

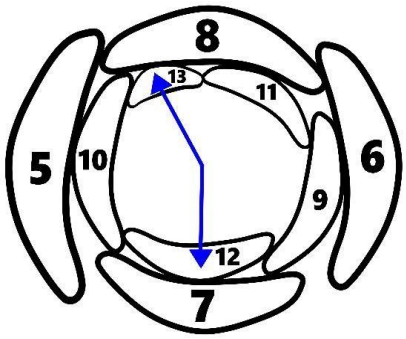


Figure 5. Si la distance à l'apex du primordium 12 de *Linum usitatissimum* (Williams, 1975) est de 77 µm et celle du primordium 13 de 70 µm, le plastochrone ratio à la naissance du primordium 13 (jour 8) sera de 77/70 = 1,1.

La suite de Fibonacci

R. Williams (1975) a représenté des coupes transversales d'apex caulinaires chez *Linum usitatissimum* à l'âge de 1, 4, 8, 11, 15, 18, 22 et 50 jours et mesuré avec précision l'évolution du plastochrone ratio avec cet âge : ce taux de croissance diminue de jour en jour.

Tableau 1 : Évolution du plastochrone ratio avec l'âge des primordiums selon Williams (1975) : table 4.1.1, p. 65.

Age (jours)	Intervalle de primordiums	Plastochrone ratio
1	Cot.-2	1.330
4	2-4	1.189
4	4-6	1.152
8	4-14	1.101
11	10-20	1.082
15	20-30	1.073
18	35-45	1.052
22	51-61	1.049
25	63-73	1.045
29	84-94	1.041
32	100-110	1.044
36	125-135	1.035
39	151-161	1.030
43	173-183	1.033
50	202-212	1.034

Notre modèle phyllotaxique simplifié peut être développé sur un simple tableur, en n'utilisant que les fonctions de base. L'initiation d'un nouveau primordium est un processus itératif, dont l'algorithme est réexécuté à la création de chaque primordium. Les positions de tous les primordiums déjà existants sont connues suite à l'itération précédente et à l'application du plastochrone ratio à la date d'initiation du nouveau primordium.

Le nouveau primordium va se situer sur un cercle situé à une distance arbitraire du centre. On recherche les primordiums les plus proches de chaque point du cercle : leur ensemble constitue le « front » du méristème. En première approximation, le nouveau primordium viendra se positionner à l'angle maximisant sa distance aux primordiums du front.

Le processus itératif de création de nouveaux primordiums est le suivant. Les positions des primordiums déjà existants sont connues suite aux itérations précédentes et compte tenu du plastochrone ratio à la date de création du nouveau primordium. Ce dernier se situe sur un cercle de rayon R_0. On recherche le primordium le plus proche de chaque point

du cercle : leur ensemble (nos 11-8-10-7-9 sur la figure 6) constitue le « front » du méristème. En première approximation, le nouveau primordium viendra se positionner à l'angle maximisant sa distance aux primordiums du front, c'est-à-dire là où la force de répulsion est la moins importante. D'autre part, cette force de répulsion diminue avec l'âge du primordium qui la génère. On rapproche donc légèrement le nouveau primordium du plus ancien du couple au sein duquel il s'insère.

Dans toutes nos modélisations, nous utilisons les plastochrone ratios donnés par la table 4.1.1 de Williams. Comme tout processus itératif, celui-ci doit être initialisé. Nous forçons une position opposée des deux premiers primordiums, puis calculons la position des primordiums suivants par stricte application de l'algorithme décrit ci-dessus.

Au fur et à mesure que la croissance du méristème est plus lente, un plus grand nombre de primordiums se trouve sur le front et la phyllotaxie devient de plus en plus haute. Ainsi, au jour 22, alors que le plastochrone ratio n'est plus que de 1,049, la phyllotaxie est de mode (5,8) ; voir figure 4.

Chaque primordium a trois voisins, deux qui déterminent sa phyllotaxie et font donc partie du front, comme les nos 15 et 17 pour le primordium 20 du lin. Le troisième voisin est situé au voisinage de la médiatrice entre ces deux premiers voisins : c'est le numéro 12 sur la figure 7b. C'est lui qui déterminera l'orthostique une fois les feuilles formées sur la tige.

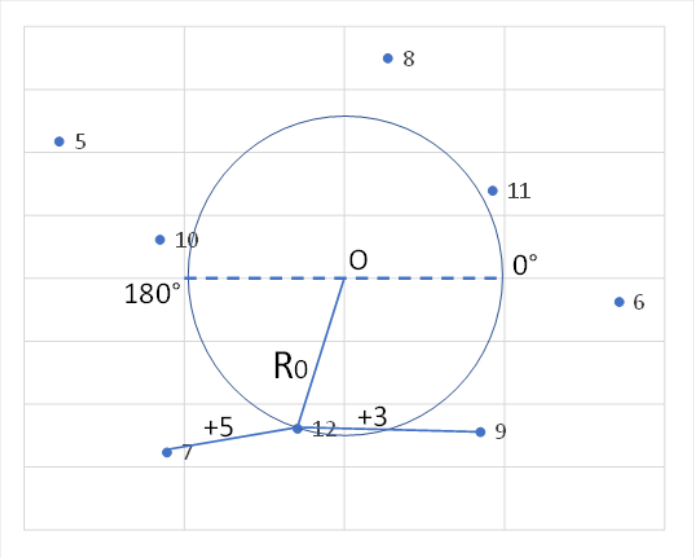


Figure 6. Création du primordium n° 12 de *Linum usitatissimum*. Les coordonnées des primordiums 1-11 sont connues et ont été multipliées par le plastochrone ratio à la date de création du n° 12. Le nouveau primordium est placé sur un cercle de rayon R_0. Pour tous les angles compris entre 1 et 360°, on calcule la distance entre le point du cercle et les onze primordiums déjà existants. Pour chaque angle, on identifie le primordium le plus proche. Pour un angle de 10°, par exemple, ce sera le primordium 11, tandis que pour un angle de 180°, c'est le primordium 10. On place alors le primordium 12 à l'angle qui maximise la distance à tous ses voisins, c'est-à-dire à 262°, entre les primordiums 7 et 9. En effet, il y a là plus de place qu'entre tous les autres couples de primordiums, comme cela est évident entre les nos 11 et 8, par exemple. La distance angulaire entre les primordiums 7 et 9 est de 90°. On rapproche ensuite de 9° le primordium 12 du primordium 7, le plus ancien des deux, ce qui lui donne une position angulaire de 253°. Le primordium 12 participe ainsi à une phyllotaxie de mode (3,5).

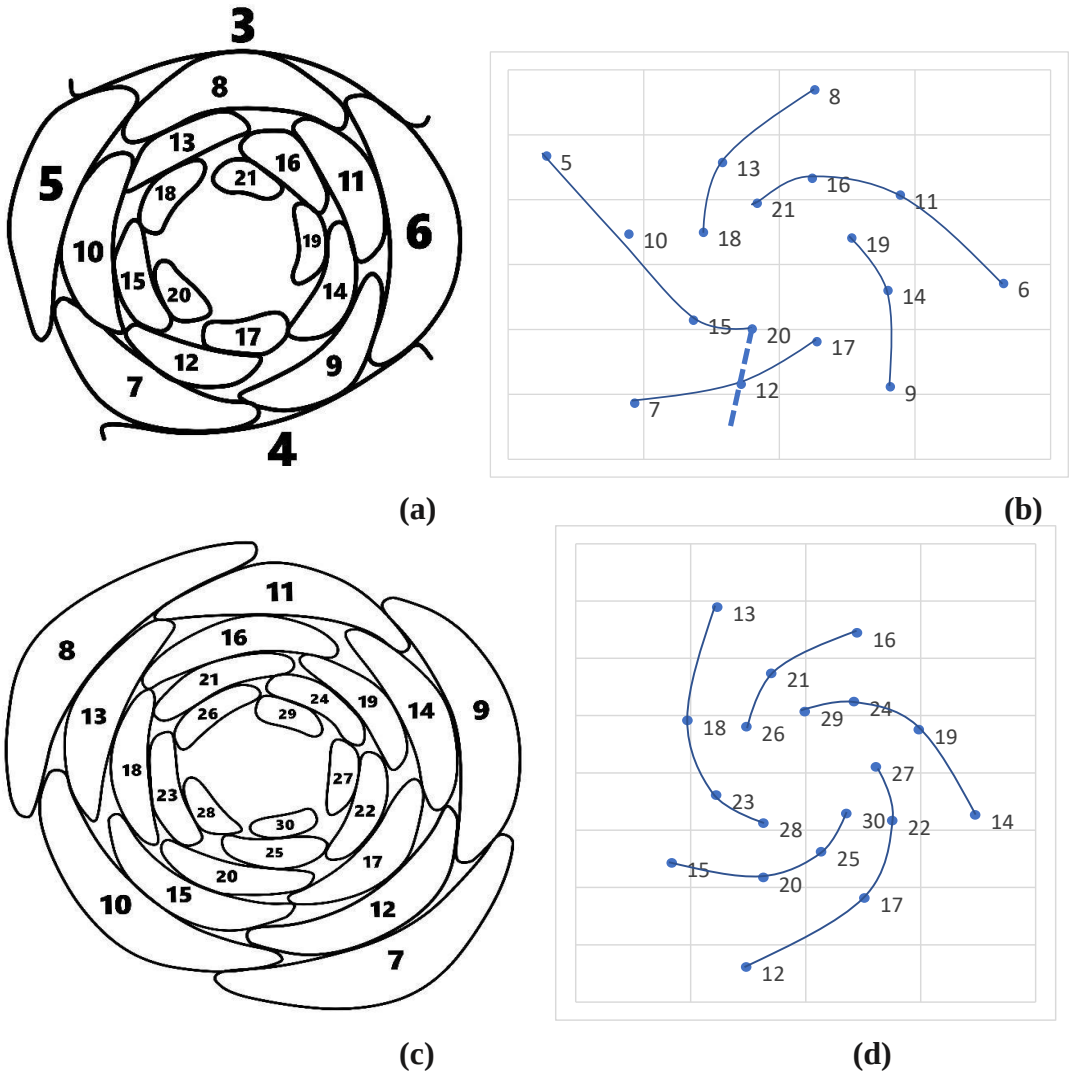


Figure 7. Représentation des méristèmes de *Linum usitatissimum* par Williams (1975) aux jours 11 (**a**) et 15 (**c**) et leur modélisation dynamique (**b** et **d**). Les phyllotaxies sont de modes (3,5). Seules les parastiques-5 sont représentées, ainsi qu'une ébauche d'orthostique (12-20).

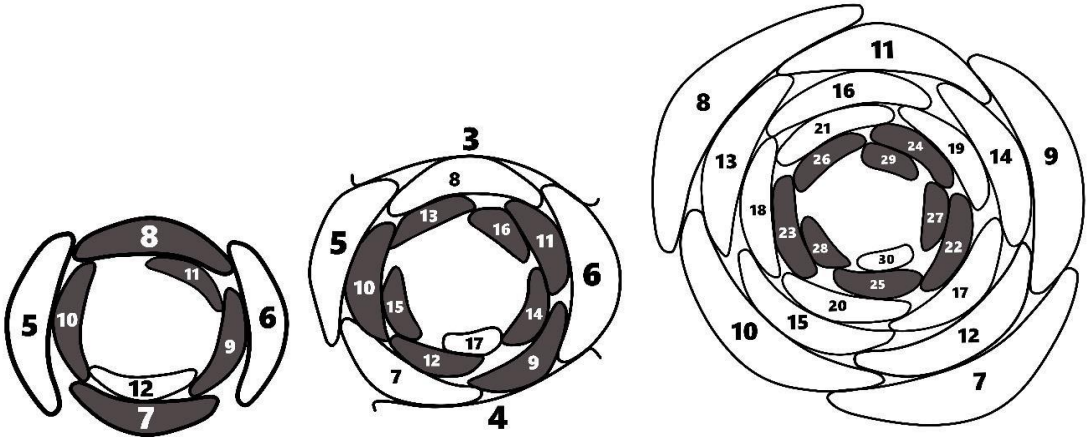


Figure 8. Les fronts de *Linum* pour les créations des primordiums 12, 17 et 30. Le nombre de primordiums du front passe de 5 à 8 car le plastochrone ratio décroit de 1,10 à 1,07. La phyllotaxie passe de (2,3) à (3,5).

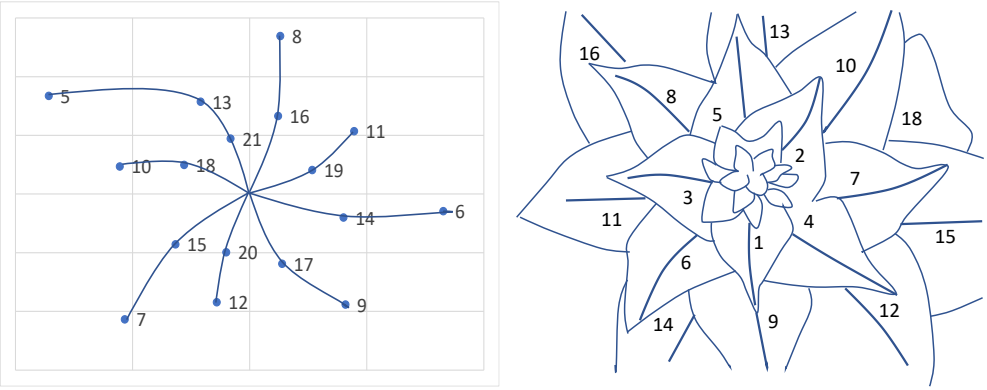


Figure 9. À gauche : les huit orthostiques du lin au jour 11. À droite : les huit orthostiques du feuillage vu d'en haut d'un pied de tabac qui va fleurir (numérotées de façon antichronologique). Les feuilles d'une même orthostique sont quasiment superposées.

L'écart ordinal entre le primordium n° 20 et le primordium orthostique (le n° 12) est de 8, c'est-à-dire de 5 pour aller jusqu'à un des deux proches voisins (le 20-5=15), puis 3 car celui-ci se situe sur la parastique-3 (15-3=12). On pourrait aussi passer par le primordium n° 17, ce qui ferait 3 (20-3=17) puis 5 (17-5=12). Dans tous les cas, l'ordre orthostique est la somme des deux ordres parastiques.

Les numéros d'ordres parastiques prennent ainsi les valeurs 2, 3, 5, 8, 13… où chacun est la somme des deux précédents : c'est la suite de Fibonacci ! Les rapports de deux termes successifs de cette suite : 3/2, 5/3, 8/5, 13/8 … se rapprochent du nombre d'or.

On appelle « angle de divergence » l'angle séparant deux primordiums ou deux feuilles adultes chronologiquement consécutifs.

De même que la suite de Fibonacci converge vers le nombre d'or, les angles de divergence des méristèmes dont les nombres de parastiques font partie des termes de la suite de Fibonacci se rapprochent de l'angle d'or égal à :

$\varphi = \frac{3-\sqrt{5}}{2} \times 360° \sim 137{,}51$ au fur et à mesure que la phyllotaxie est plus haute : (2,3) → (3,5) → (5,8)…, comme pour *Sedum maximum* (figure 3), le jeune lin (figure 6) ou le lin plus âgé (figure 4).

En ce qui concerne le lin, l'angle de divergence, partant de 180° pour les deux premiers primordiums opposés, oscille entre 130° et 144° à partir du primordium n° 13 et seulement entre 137 ± 3° à partir du numéro 22.

Toutes ces propriétés sont des conséquences purement mécaniques du système phyllotaxique développé par la plante.

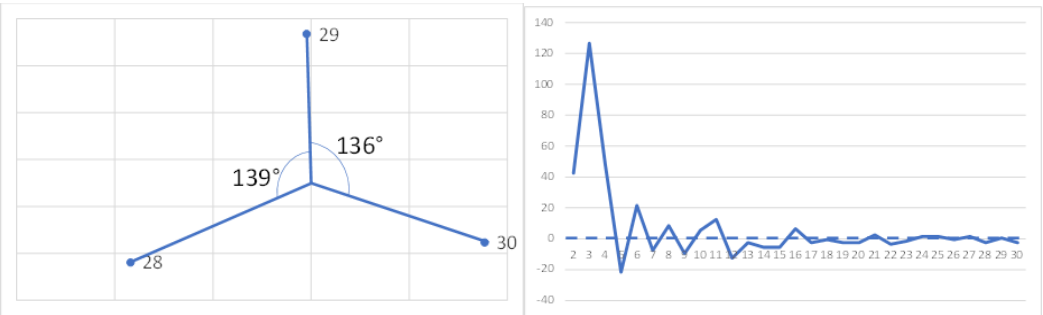


Figure 10. À gauche : angle de divergence entre les primordiums du lin numéros 28 et 29 d'une part, 29 et 30 d'autre part. À droite : écart en degrés entre l'angle de divergence de deux primordiums consécutifs et l'angle d'or (137,5°) en fonction du numéro de primordium.

La suite de Lucas

La grande majorité des plantes présentant des phyllotaxies spiralées suivent les termes de la suite de Fibonacci. Cependant certaines se conforment à d'autres suites, dont celle de Lucas qui est la seconde plus fréquente.

Rutishauser (1998) a reproduit une coupe transversale de *Sedum sexangulare* sur laquelle figurent 18 primordiums ayant l'intérêt d'être en phyllotaxie (3,4), soit selon la suite de Lucas : (2, 1, 3, 4, 7, 11…). L'angle de divergence est de 101° environ et le plastochrone ratio de 1,12 (il s'agit de valeurs moyennes sur 18 primordiums). *Sedum sexangulare* porte son nom car la plupart des spécimens montrent six orthostiques ; cependant quelques-uns n'en ont pas six mais sept (Deschâtres, 1954) : c'est le cas du spécimen analysé par Rutishauser.

Nous avons pu modéliser dynamiquement la disposition des primordiums de *Sedum sexangulare*, mais nous avons été obligés de faire des hypothèses concernant les premiers primordiums non représentés sur le dessin de Rutishauser. Pour calculer les coordonnées des primordiums suivants, nous avons utilisé le même algorithme que pour *Linum.*

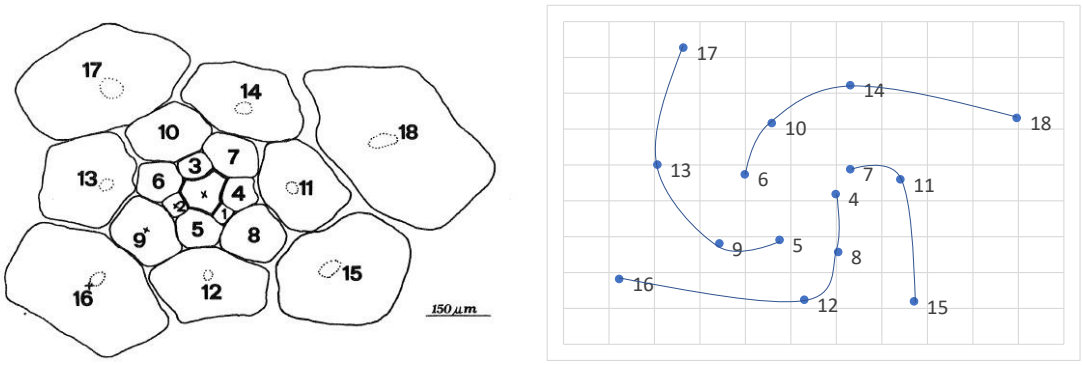


Figure 11. Apex caulinaire de *Sedum sexangulare* observé par Rutishauser (1998) et sa modélisation dynamique. La phyllotaxie est de mode (3,4). Seules les parastiques-4 sont représentées. Les primordiums sont numérotés de façon antichronologique, du plus récent au plus ancien.

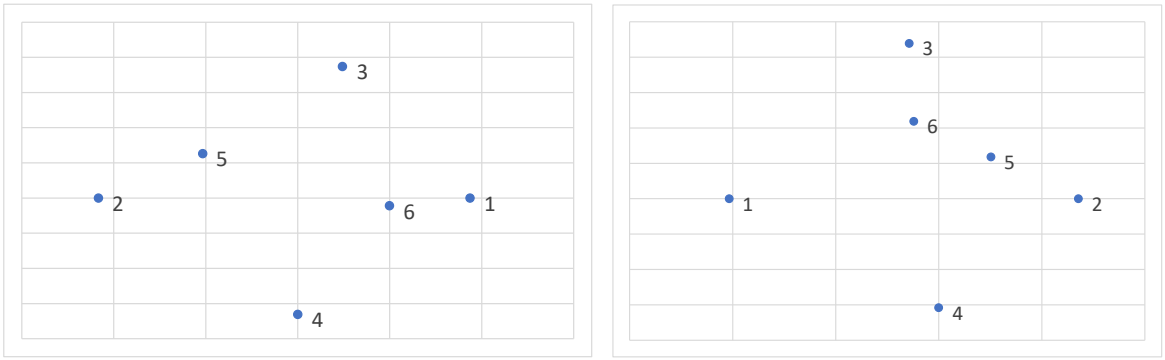


Figure 12. À gauche : les six premiers promordiums de *Linum usitatissimum*. À droite : hypothèse concernant la disposition des premiers primordiums de *Sedum sexangulare* développant une phyllotaxie de Lucas.

Ceci nous permet de comparer l'émergence des premiers primordiums de plantes se développant selon la suite de Lucas et de celles optant pour la suite de Fibonacci. Chez *Linum usitatissimum*, la disposition des primordiums 5 et 6 est faiblement dissymétrique, tandis que chez *Sedum sexangulare* ils se positionnent quasiment tous les deux entre les n^{os} 2 et 3, ce qui introduit une forte dissymétrie. Ainsi, les phyllotaxies de type Lucas se distinguent de celles de type Fibonacci non pas en raison d'une différence de mécanisme, mais seulement d'état initial, le leur étant moins probable.

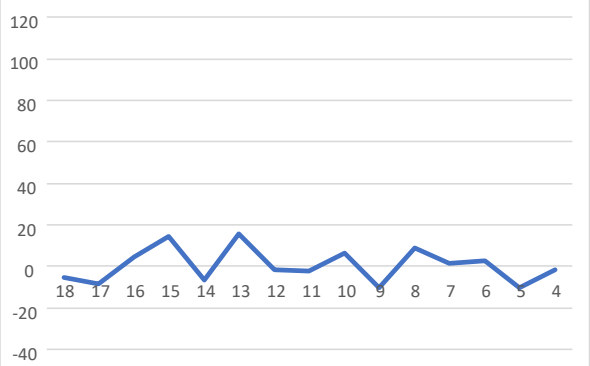


Figure 13. Écart en degrés entre l'angle de divergence de deux primordiums consécutifs et l'angle de Lucas (99,5°) en fonction du numéro de primordium. Les primordiums sont numérotés de façon antichronologique, du plus récent au plus ancien.

Les angles de divergence entre primordiums de méristèmes dont les nombres de parastiques font partie des termes de la suite de Lucas se rapprochent de l'angle de Lucas égal à :

$$\frac{5-\sqrt{5}}{10} \times 360° = 99{,}501°$$

L'évolution de la phyllotaxie avec le ralentissement des plastochrone ratio avec l'âge de la plante se fait selon la succession des modes : (3,4) → (4,7) → (7,11). En ce qui concerne *Sedum sexangulare*, l'angle de divergence, partant de 180° pour les deux premiers primordiums opposés, se situe entre 99,5 ± 10° pour les dix primordiums centraux (du n° 3 au n° 12).

CONCLUSION

Les modèles mathématiques permettent de reproduire fidèlement les phyllotaxies sophistiquées développées au sein des méristèmes caulinaires. Ils illustrent des mécanismes complexes, véritables *programmes* au sens informatique du terme, qui génèrent la diversité des différentes espèces par la simple lecture de données enregistrées dans leur génome comme la courbe de croissance radiale du méristème. Smith (2006)[1] a montré que son modèle pouvait s'appliquer aux différents modes de phyllotaxies spiralées, mais aussi aux phyllotaxies distiques, bijuguées, décussées, verticillées…

Il est surprenant qu'une telle mécanique produise automatiquement des phyllotaxies qui convergent vers l'angle d'or, phénomène qui a intrigué tant de générations de naturalistes et qui n'est donc qu'une propriété émergente d'un processus planifié. Selon Godin *et al*. (2019), ce mécanisme est la conséquence des seules contraintes développementales. Pour Okabe (2012), au contraire, la phyllotaxie ne s'arrête pas au méristème et produit des effets phénoménologiques au niveau de la tige, en particulier sur le système vasculaire. Le transport efficace de la sève nécessite un certain alignement des feuilles. Les phyllotaxies de type Fibonacci optimiseraient l'architecture du système vasculaire, l'angle d'or minimisant l'énergie de torsion des vaisseaux au cours des différentes transitions phyllotaxiques générées par le ralentissement de la croissance avec l'âge de la plante. Strauss *et al.* (2020) ont montré que les « angles nobles » des phyllotaxies spiralées (Fibonacci, Lucas) assurent une surface optimale d'exposition à la lumière solaire du feuillage en réduisant l'ombrage des feuilles supérieures sur celles qu'elles recouvrent partiellement.

Les phyllotaxies spiralées présentent des propriétés phénoménologiques qui sont la conséquence de leurs propriétés mathématiques engendrées par les processus ontogéniques. Une telle cohérence ne peut être le fruit du

1 Dans ce modèle, les différents types de phyllotaxies (Fibonacci, Lucas…) sont générés par des niveaux différents des distances aux primordiums déjà existants en deçà desquels un nouveau primordium ne peut être initié, en raison d'une force de répulsion trop intense.

hasard, quand elle repose sur des mécanismes ontogéniques aussi sophistiqués et répandus. L'organisation du méristème selon la règle d'Hofmeister est la conséquence d'un processus évolutif au cours duquel les avantages sélectifs des phyllotaxies spiralées ont guidé la mise en place des processus ontogéniques. Une bonne communication entre mathématiciens et botanistes permet à ceux-ci de disposer, avec la phyllotaxie, d'un outil favorisant les progrès de la morphologie, de la taxonomie et de l'histoire évolutive.

Note :

Une feuille de calcul, sous format *Excel*, issue de notre modèle, est téléchargeable sur le site de la Société botanique de France http://societebotaniquedefrance.fr.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Atela P., 2011 - The Geometric and Dynamic Essence of Phyllotaxis. *Math. Model. Nat. Phenom* **6** : 173-186.

Besnard, F., 2014 - Cytokinin signalling inhibitory fields provide robustness to phyllotaxis. *Nature* **505** : 417-421.

Deschâtres R., 1954 - Recherches sur la phyllotaxie du genre *Sedum*. *Rev. Gén. Bot.* **61** : 501-570.

Douady S. & Couder Y., 1992 - Phyllotaxis as a physical self-organized growth process. *Physical review letters* **68** : 2098-2101.

Douady S. & Couder Y., 1996 - Phyllotaxis as a Dynamical Self Organizing Process. *J. Theor. Biol.* **178** : 255-274.

Godin C., Golé C. & Douady S., 2019 - *Phyllotaxis: a remarkable example of developmental canalization in plants*. 2019. hal-02370969.

Guinochet M., 1965 - *Notions fondamentales de botanique générale*. Masson, Paris.

Meicenheimer R., 2006 - Stem Unit Growth Analysis of *Linum usitatissimum* internode development. *Amer. J. Bot.* **93** : 55-63.

Mitchison G.H., 1977 - Phyllotaxis and the Fibonacci Series. *Science* **196** : 270-275.

Okabe T., 2012 - Vascular phyllotaxis transition and an evolutionary mechanism of phyllotaxis.

Rutishauser R., 1998 - Plastochrone Ratio and Leaf Arc as Parameters of a Quantitative Phyllotaxis Analysis in Vascular Plants. *Symmetry in Plants* : 171-212.

Smith R., Kuhlemeier C. & Prusinkiewicz P., 2006 - Inhibition fields for phyllotactic pattern formation: a simulation study. *Can. J. Bot.* **84** : 1635-1649.

Strauss S., Lempe J., Prusinkiewicz P., Tsiantis M. & Smith R., 2020 - Phyllotaxis: is the golden angle optimal for light capture? *New Phytol.* **225** : 499-510.

Williams R., 1975 - *The Shoot Apex and Leaf Growth*. Cambridge University Press.

J. Bot. Soc. Bot. France 97, 12-27 (2021)

La buxaie des Maâdhid (Algérie) : une irradiation biogéographique euro-méditerranéenne aux confins saharo-méditerranéens

par Abdelkader BENKHEIRA [1], Samia HAMADENE [2], Nadia OUADAH [3] & Mohammed KAABECHE [4]

[1] Auteur correspondant. Magister en Eco-biologie et cadre de l'Administration des Forêts à la retraite (benkheiraa@yahoo.fr).

[2] Ingénieur en Ecologie et Conservateur Divisionnaire des Forêts (Bordj Bou Arréridj) (hamaden.samia@gmail.com).

[3] Docteur en Ecologie forestière et enseignante à l'Ecole nationale supérieure des Sciences de la mer et de l'Aménagement du Littoral (nadiaouadbenk @yahoo.fr).

[4] Professeur des Universités à la retraite (kaabeche.med@gmail.com).

RESUME : Le buis (*Buxus sempervirens* L.) a une présence exceptionnelle en Algérie par sa rareté et sa répartition. Sa présence dans les confins saharo-méditerranéens n'a encore fait l'objet d'aucun travail dans le domaine phytoécologique ou floristique. Pour combler cette lacune dans la connaissance du patrimoine floristique d'Algérie, une série d'observations écologique que phytogéographique successives a été menée en 2017 et 2018 dans le djebel Maâdhid. La démarche méthodologique a été conduite selon une approche écologique pour cinq stations correspondant à des faciès différents. Les résultats obtenus soulignent le caractère oroméditerranéen du paysage végétal où a été rencontrée l'espèce selon une toposéquence de 1 000 m à 1 864 m. Le buis prospère au sein de stations isolées, soit sous forme de buxaie en forme de manteau, enclavée au sein d'une cédraie relictuelle, soit participant au cortège floristique d'une fruticée, dominée par le chêne vert, soit enfin sous forme de fourrés colonisant les corniches rocheuses (appelés localement *kef*). Ces observations nous ont permis de conforter notre hypothèse sur l'existence d'une *zone refuge* où l'espèce continue de se maintenir en dépit d'une histoire paléoclimatique mouvementée.

MOTS-CLES : *Buxus sempervirens* L., buxaie, distribution, chorologie, Maâdhid, Algérie.

ABSTRACT : Boxwood (*Buxus sempervirens* L.) has an exceptional presence in Algeria by its rarity and its distribution. Moreover, species location in the Saharo-Mediterranean borders makes its study of a special interest. Paradoxically, this species, belonging in the list of protected plants, has not yet been sufficiently investigated in the ecological and floristic field. To fill this gap in the knowledge of the floral heritage of Algeria, both from an ecological and phytogeographic point of view, a series of successive observations was carried out, for the first time, during the summer and autumn 2017 and winter and spring 2018 in the djebel Maâdhid, in order to identify distribution area, understand dynamic evolution, and determine the conservation status of *Buxus* populations. Two methodological approaches were carried out in different habitats: a phytoecological approach according to altitudinal sequence of the vegetation (toposequence) and a phytogeographic approach to specify the position of the buxaie within this sequence. The results underline the oromediterranean character of *Buxus sempervirens* community, which extends along a toposequence from 1,000 m to 1,864 m.

KEY-WORDS : *Buxus sempervirens* L., boxwood stand, distribution, chorology, Maâdhid, Algeria.

INTRODUCTION

Le buis joue un rôle discret en Méditerranée où elle est rencontrée en bioclimat humide (Quézel & Médail, 2003a), c'est probablement pour cette raison qu'elle est peu décrite dans la littérature.

En Algérie, les Buxaceae sont représentées par un unique genre (*Buxus* L.) avec deux espèces (Quézel & Santa, 1962-1963) : *B. balearica* Willd. (Buis de Mahon ou *zarou*) et *B. sempervirens* L. (buis commun ou *baqs*). Le *zarou* est connu dans une unique station (djebel Grouz, 1 835 m d'altitude, monts des Ksours, sud-ouest de l'Algérie) dans l'extrémité occidentale de l'Atlas saharien. Par contre, le *baqs* a été observé depuis très longtemps, d'abord en 1847 par le docteur Rouet dans les montagnes de l'Oudna (Guyon, 1850), par Guyon (1868) au Hodna, contrée au sud-ouest de Sétif, par Cosson (1879) au djebel Tababort et par Rivière & Lecq (1900) dans les montagnes de la Kabylie centrale. Dans la Flore d'Algérie (Battandier & Trabut, 1888), trois sites sont répertoriés (Maâdhid, Tababort, gorges du Guergour) où le buis d'Algérie paraît se rapporter à la variété *longifolia*. Enfin, dans la Nouvelle Flore d'Algérie et des régions désertiques méridionales (Quézel & Santa, 1962-63), un quatrième site (Bou Taleb) est signalé. Ces quatre sites sont inclus dans des massifs montagneux séparés entre eux par une distance de 50 km environ à vol d'oiseau.

Sur le plan syntaxonomique, Quézel et Médail (2003a) présentent le buis comme une nanophanérophyte sempervirente des formations caducifoliées supra-méditerranéennes, dont elle occupe les marges (écotones), aux côtés de structures chaméphytiques et nanophanérophytiques dominées par les Rosacées (*Prunus*, *Rosa*, *Rubus*, *Crataegus*, etc.) appelées ourlets forestiers. Les auteurs mentionnent également que ces structures de végétation, généralement rapportées à la classe phytosociologique des *Rhamno-Prunetea spinosae* (Rivas Goday, 1962), réunissent des groupements parfois assez mal connus, notamment au Maghreb et en Méditerranée orientale.

En Europe du Sud, l'habitat du buis s'étend de l'étage collinéen jusqu'au montagnard. Il forme rarement des peuplements arborescents purs et fait partie de différentes communautés, telles que les fruticées de la zone bioclimatique méditerranéenne du Chêne pubescent, sous forme de buxaie à *Buxus sempervirens*, *Ribes uva-crispa* et *Rhamnus cathartica* (Barbero, 1981), ou les formations xérothermophiles à *Buxus sempervirens* des pentes rocheuses (*Berberidion p.p*) (Bensettiti *et al.*, 2004).

En Algérie, le buis de Tababort fait partie des groupements constitués par un mélange équilibré entre les conifères *Abies numidica* et *Taxus baccata*, en compagnie de feuillus tels que *Quercus canariensis*, *Acer obtusatum*, *Populus tremula* et des laurifoliés tels que *Ilex aquifolium* (Barbero & Quézel, 1994).

Le buis se retrouve également dans les forêts riveraines du nord-est de l'Algérie (les ripisylves d'altitude). Bensettiti et Lacoste (1999) le citent parmi les espèces caractéristiques de l'*Osmundo-Alnion glutinosae* (sous-alliance *Osmundo-Alnenion glutinosae*), ordre des *Populetalia albae*, classe des *Querco-Fagetea sylvaticae*.

Sur le plan botanique, le buis est un nanophanérophyte qui se présente sous forme d'arbuste ou petit arbre ne dépassant pas 5 m de hauteur (Timbal, 1975). Les feuilles sont petites, opposées, persistantes, coriaces, subsessiles et les fleurs sont petites, blanchâtres, fétides, réunies en petits glomérules axillaires (Hédin, 1926).

C'est une espèce monoïque qui fleurit au début du printemps, produisant un fruit de 7 mm de long, comprenant une capsule à trois loges de six graines chacune. Les fruits sont portés par les rameaux de l'année précédente (Timbal, 1975 ; Lardon *et al*., 2004).

En été, le buis projette ses graines en dehors de ses capsules à environ 2 m du pied mère (Lardon *et al.*, 2004). Le buis est une espèce à croissance et à développement lents (1 cm/an du rayon de la canopée) et son âge de reproduction est au-delà de vingt ans (Rousset *et al.*, 2004).

L'aire de répartition du buis englobe la péninsule Ibérique, la France sud-orientale, l'Italie, une grande partie de la presqu'île balkanique, la région du Caucase et l'Asie mineure. Cependant il a des stations disjointes dans la France du Nord et de l'Ouest, en Allemagne et même en Angleterre. De l'autre côté de la Méditerranée, en Afrique du Nord, le buis est rare au Maroc où il s'associe à *Juniperus thurifera* et *Buxus balearica* dans le Haut Atlas central, il est très rare en Algérie et absent de la Tunisie (Lenoble & Broyer, 1945 ; Quézel, 1957).

Du fait de sa présence dans le nord-ouest de la France, en Allemagne et en Angleterre, Lenoble et Broyer (1945) considèrent le buis comme une espèce plus subméditerranéenne que méditerranéenne.

Sur le plan paléogéographique, Lenoble et Broyer (1945), rapportent que « le Buis n'a pas été jusqu'ici signalé dans les flores fossiles antérieures au Pliocène, peut-être par suite de la rareté des dépôts continentaux du Miocène dans les régions où il croissait ». Ils stipulent que qu'à « l'époque pliocène cet arbuste pénétrait à l'intérieur du massif alpin qu'il a abandonné aujourd'hui, en ayant été chassé vraisemblablement par les glaciers quaternaires ».

En effet, les variations drastiques de température du début du Pléistocène ont joué un rôle majeur dans l'extinction des végétaux tempérés-chauds qui prospéraient jusqu'alors. Toutefois, certains arbres relictuels plus mésophiles, tels que le Cotonéaster de l'Atlas, le Genévrier thurifère et l'If, persistent encore aujourd'hui, en particulier dans plusieurs zones refuges tertiaires du pourtour méditerranéen (Médail et *al.*, 2012).

Des dépôts de pollens continentaux retrouvés en Italie, datant des périodes interglaciaires du Pléistocène inférieur et moyen, montrent sa présence au sein d'une végétation représentative d'une forêt tempérée : *Quercus* décidus, *Carpinus*, *Buxus*, *Ulmus* (Moscariello *et al.*, 2000).

Le morcellement de l'aire d'habitation actuelle du buis est un indice sérieux du recul de l'espèce. On observerait le même recul d'une espèce voisine, *Buxus balearica* qui se cantonne aux Baléares, au Maroc et dans les monts des Ksours où quelques individus subsistent encore. Quézel et Médail (2003a) la considèrent comme une « espèce résiduelle et un élément arborescent sempervirent assez secondaire dans la structuration des paysages forestiers méditerranéens ».

Écologie : La plupart des auteurs classent le Buis parmi les espèces thermophiles méditerranéo-montagnardes, mais sa thermophilie s'atténue d'autant plus que l'on descend dans les régions chaudes (Lenoble & Broyer, 1945 ; Bensettiti *et al*., 2004). Sa présence en Méditerranée méridionale est conditionnée par l'humidité du climat. Si en Algérie il bénéficie du climat humide des Babors et du Hodna, dans le Haut Atlas calcaire, sa présence est due à des conditions microclimatiques très spéciales (Quézel, 1957). Enfin, Battandier et Trabut, (1892, *in Voyages botaniques en Algérie, 1890-1891*) écrivent que « C'est évidemment l'insuffisance de fraîcheur et d'humidité qui rend le Buis si rare en Algérie ».

L'espèce semble être indifférente au substrat même si elle occupe surtout, mais non exclusivement, des substrats calcaires ou dolomitiques où elle y a été repoussée par des espèces concurrentes. On la retrouve également sur des éboulis colmatés (Le Noble & Broyer, 1945 ; Quézel, 1957).

En Algérie, cette espèce colonise des habitats naturels très diversifiés avec pour corollaire des capacités d'adaptation remarquables : peu de choses sont communes entre le contexte écologique et phytogéographique des massifs montagneux d'Europe et d'Asie avec le contexte du djebel Maâdhid, lieu de nos investigations.

La régénération et les modes de dispersion de l'espèce ont fait l'objet de travaux poussés, notamment dans le sud de la France (Languedoc). Il en ressort que la dispersion du buis se fait par trois modes de dispersion selon une échelle spatiale croissante à partir des semenciers, la barochorie, la myrmécochorie et l'hydrochorie. La première se produit à

proximité des pieds mères où le maximum de graines se rencontre à 40-60 cm du tronc ou en périphérie de la couronne, même si les capsules peuvent projeter leurs graines jusqu'à 2 m. La myrmécochorie permet d'augmenter la distance de dispersion entre 50 cm jusqu'à plus de 20 m. L'hydrochorie permet de disperser les graines à une plus vaste échelle (quelques kms) grâce à l'écoulement des eaux sur les pentes érodées ou les lits des rivières asséchées en été. (Debussche & Lepart 1992 ; Lardon *et al*., 2004).

En conclusion, la présence de la buxaie algérienne à la frontière entre le monde méditerranéen proprement dit et les hauts plateaux steppiques, qui constitue une zone de transition (macro-écotone) entre la Méditerranée et le Sahara, rend son étude intéressante à plus d'un titre : d'une part, par sa rareté, *Buxus sempervirens* n'est cité que comme espèce présente dans les cortèges floristiques de groupements plus importants sur le plan phytoécologique (groupements à cèdre de l'Atlas ou à sapin de Numidie) ; d'autre part, l'aire euro-méditerranéenne de *B. sempervirens*, particulièrement vaste en Europe, est très limitée en Afrique du Nord. Enfin, ce buis subméditerranéen est mieux réparti en Algérie (quatre sites) que *Buxus balearica* Lam., typiquement méditerranéen, signalé dans un site unique du Sud-Ouest algérien (monts des Ksours).

MATÉRIELS ET MÉTHODES

Milieu naturel

Cette étude a été réalisée dans le djebel Maâdhid appartenant aux monts du Hodna. Cette chaîne est située aux confins saharo-méditerranéens, soit à la limite méridionale absolue de la région méditerranéenne, à une centaine de km à vol d'oiseau de la mer et à une dizaine de mètres de la limite septentrionale absolue de la région saharienne (Figure 1). Elle offre l'avantage d'héberger les derniers et ultimes vestiges d'une végétation méditerranéenne, car c'est dans ces contreforts montagneux abrupts que s'affrontent, en un duel pacifique mais déterminant pour l'avenir de la biodiversité du hotspot méditerranéen, deux mondes floristiques que sépare une simple ligne de crêtes.

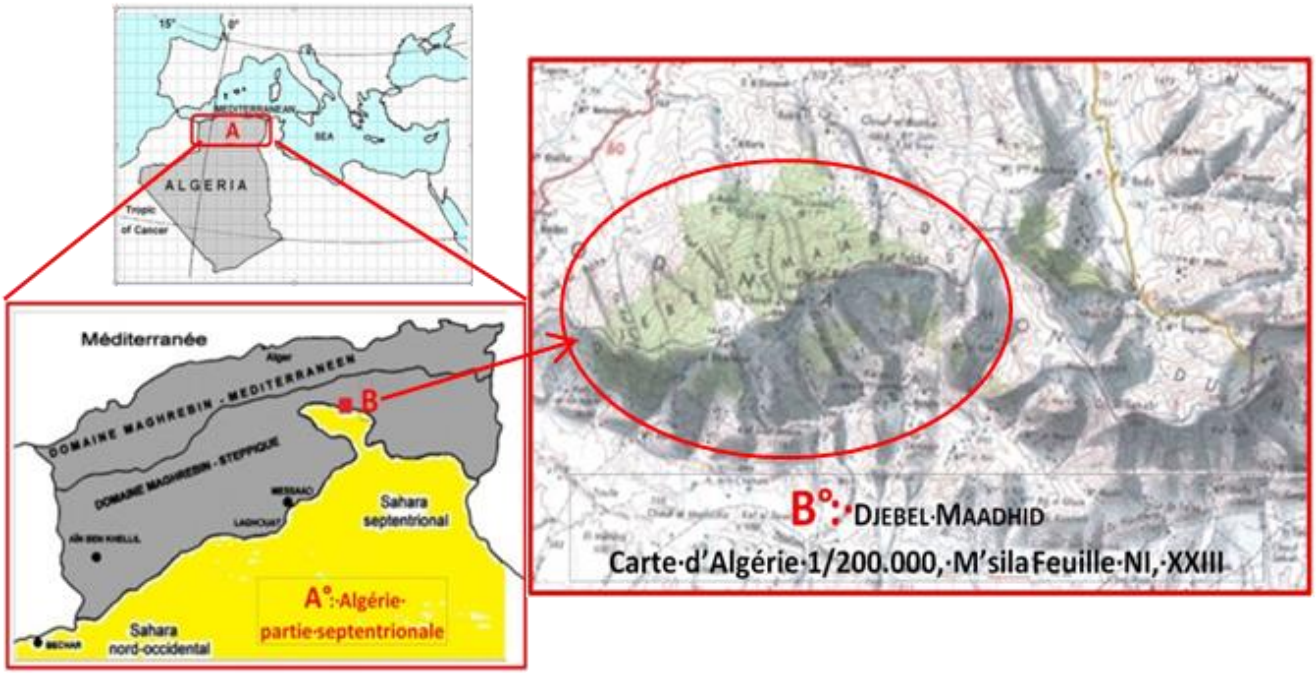


Figure 1. Situation géographique de la zone d'étude.

La buxaie des Maâdhid est située au sein d'un îlot montagneux élevé (1 864 m à Ktef El Bel, 1 861 m à Kef Chouf Zouak et 1 819 m à Kef Teldja) s'étendant sur une vingtaine de km

d'est en ouest et sur 10 à 12 km de large. La présence d'un réseau dense de thalwegs étroits (*chaabat*), des interfluves remarquables et de puissantes falaises (*kef*) dressées à 1 864 m d'altitude, tout en contribuant à rendre le paysage grandiose, le rend aussi peu propice à l'exploration.

Sur le plan climatique, les monts du Hodna constituent une barrière montagneuse perpendiculaire à la circulation atmosphérique générale, ce qui leur permet de bénéficier régulièrement de l'humidité d'origine méditerranéenne. Cependant, la faible vigueur de l'Atlas saharien assez peu élevé les expose à l'action desséchante du désert (Adesselam, 2013). Mais grâce à la conjonction de facteurs mésologiques favorables (latitude, altitude, topographie, orientation), les phénomènes de compensation de facteurs jouent un rôle prédominant (Kaabèche, 1996).

Les précipitations ont été estimées au mont de Maâdhid entre 400-600 mm (Lucido, 1972 ; Boyadgiev, 1975). Des données climatiques plus récentes (1988-2015) situent la tranche pluviométrique entre 250-300 mm (Boultif, 2018), soit une réduction drastique durant les trois dernières décennies. Les températures moyennes varient entre 13.2 et 19.8 °C, plaçant la région dans l'étage semi-aride à hiver frais (Boultif, 2018).

La buxaie reçoit une moyenne annuelle fluctuante dans le temps, Cependant, comme au sein de tout massif montagneux, l'altitude avec près de 1 900 m, joue un rôle de condensateur et détermine, ainsi, un taux d'humidité remarquable particulièrement sur le versant septentrional. Les hivers sont très rigoureux avec des chutes de neige abondantes et persistantes sur le sommet. Il faut souligner que le phénomène de compensation de facteurs, cité plus loin, constitue à l'échelle de la station le véritable régulateur de l'habitat écologique (biotopes).

Sur le plan pédologique, les monts des Maâdhid sont caractérisés par des sols à encroûtement calcaire et des sierozems sur les piémonts (FAO, 1975).

Nos propres observations font état de sols peu évolués, à profil peu différencié (d'aspect AC). Ils sont caractérisés essentiellement par la faible altération du milieu minéral (dalle calcaire), notamment au niveau des sommets.

Végétation : l'un des traits floristiques majeurs de cette contrée reste la présence d'ultimes représentants d'une végétation oroméditerranéenne où prédominent des conifères (*Cedrus atlantica, Juniperus oxycedrus*) et des feuillus (*Quercus rotundifolia, Acer monspessulanum*).

Démarche méthodologique

La démarche méthodologique a été conduite selon une double approche. La première approche, d'ordre phytoécologique, est réalisée par le biais de l'analyse des facteurs déterminants abiotique et biotique caractérisant l'aire de distribution locale de la buxaie. Les facteurs abiotiques trouvent leurs origines i/ dans un système orographique bien individualisé offrant les modelés topographiques et géomorphologiques les plus variables, se traduisant sur le terrain par la position topographique, l'altitude, l'exposition et la pente, ii/ dans un cadre bioclimatique remarquable soumis à des interférences de deux mondes phytogéographiques, le saharien au sud et le méditerranéen au nord que reflètent la température, l'humidité, les précipitations, la lumière et le vent, et iii/ dans un contexte édaphique que reflètent la profondeur du sol, la structure et la texture.

Les facteurs biotiques, principalement d'ordre anthropique, sont présents de manière continue depuis des siècles. On retrouve essentiellement les activités pastorales et secondairement les coupes de bois de cèdre.

La seconde approche suivie repose sur une caractérisation de l'aire du buis sur le plan phytogéographique. En effet, du fait de ce contexte écologique particulier, la multiplicité des habitats écologiques (biotopes) a entraîné la coexistence de nombreux taxons à distribution géographique distincte. Cette approche permet d'aborder la séquence altitudinale de la végétation forestière du massif et de préciser la

position de l'aire de distribution de cette irradiation biogéographique euro-méditerranéenne aux confins saharo-méditerranéens dans cette séquence et d'évaluer son importance.

Relevés floristiques et écologiques

Il y a lieu de préciser que dans la zone parcourue il n'existe aucune référence bibliographique portant sur la localisation précise du buis. Deux seules indications font référence à la présence du buis dans la région : celle de Guyon (1868) qui a mentionné l'existence de *B. sempervirens* dans le Hodna et celle de Quézel & Santa (1962-63), le signalant comme une espèce « très rare sur les rocailles calcaires dans le sous-secteur de l'Atlas saharien algérois : Bou Taleb et Maadid ».

Les sites prospectés ont été déterminés selon des transects établis sur la base des cartes topographiques (1/50.000) et de l'imagerie satellite (*Google Earth Prowin*-7.3.2). Des séries d'observations successives ont été menées durant l'été et l'automne 2017 et l'hiver et le printemps 2018 et toutes les stations où *B. sempervirens* a été observé ont été incluses dans notre étude.

Cinq stations, nouvellement reconnues, ont été prospectées et caractérisées par nos soins et des relevés floristiques et écologiques y ont été effectués. Les données suivantes ont été recueillies.

- caractéristiques écologiques : position topographique, altitude, pente et exposition ainsi que la pédologie (profondeur, nature chimique, structure, texture, roche mère) ;
- caractéristiques floristiques : structure de la végétation (régulière, irrégulière), recouvrement, stratification verticale, degré d'ouverture de la végétation ligneuse (fermée, ouverte, très ouverte). Le buis est recensé à l'aide de deux coefficients (abondance-dominance, sociabilité). Le degré de développement est indiqué pour les jeunes individus et les plantules et la dispersion des individus de buis (isolés ou en colonies) appréciée en tenant compte de sa sociabilité et de sa vitalité (Braun-Blanquet & Pavillard, 1928).

La nomenclature des taxons cités est mise à jour selon l'*Index synonymique de la Flore d'Afrique du Nord*, consultable en ligne sur le site des conservatoire et Jardin botaniques de Genève.

RÉSULTATS

Contexte écologique de la buxaie des Maâdhid

Les structures de végétation en contact direct avec la buxaie des Maâdhid constituent des mosaïques et sont issues de combinaisons de trois principales communautés : la yeuseraie, la cédraie et les pelouses se succédant selon un gradient altitudinal croissant (Figure 2).

La cédraie

Remarquable conifère de la haute montagne algérienne, le cèdre (*Cedrus atlantica*) constitue de beaux peuplements purs et en mélange, en différentes combinaisons, avec l'érable et le chêne vert. En versant nord, le premier sujet de cèdre apparaît à partir de 1 421 m d'altitude à Eddemène et arrive jusqu'aux zones sommitales (Ketf el bel, 1 864 m). En versant sud, la cédraie n'apparaît qu'à partir de 1 600 m à Chouf zouak, dans un état de conservation relativement bon, malgré des indices d'actions anthropiques. Par endroits, la densité de la strate arborescente y est toujours supérieure à 75 %. L'abondance des semis et des jeunes individus témoigne d'une bonne régénération. Les zones les moins bien conservées se trouvent en versant sud, en mélange avec le chêne vert, sur des sols superficiels.

Cette cédraie est constituée en fait de deux faciès :

- un faciès situé sur le sommet du djebel Maâdhid à partir de 1 704 m correspondant aux sujets dépérissants ;
- un faciès situé dans les cantons de Tikhomt et Ktef el bel. Ce faciès correspond à une cédraie qui, bénéficiant d'une conjonction de facteurs mésologiques favorables, se trouve dans un très bon état et des régénérations de tous les âges avec un cortège floristique remarquable y ont été

observés. Ce faciès bien venant constitue la preuve que la cédraie des Maâdhid à une résilience remarquable si elle est à l'abri des pressions anthropozogènes.

La yeuseraie

Si l'intérêt économique de cette formation mésoméditerranéenne semble peu apprécié par les forestiers, sa présence est importante dans le massif, tant en termes de surface couverte, en constituant l'essentiel de la forêt domaniale, que de son rôle écologique. Il est utile de préciser que la valeur écologique de cette essence, en particulier dans ce contexte, constitue une importance indéniable pour la protection des sols grâce à sa résistance remarquable au gel et à la chaleur. Dominée par le chêne vert, elle se développe sur des sols calcaires entre les altitudes 1 000 m et 1 500 m dans la partie nord de la zone d'étude.

Dans cette partie, de très beaux sujets à port arborescent sont visibles notamment dans la zone de transition avec la cédraie. Par contre, cette espèce se présente partout ailleurs sous sa forme arbustive habituelle dans la région. Dans sa limite supérieure, cette formation est en mosaïque avec la cédraie et abrite un sous-bois de ligneux (*Juniperus oxycedrus* subsp. *rufescens, Acer monspessulanum* et *A. campestre*). Cette dernière espèce est signalée dans les Aurès et les Babors. Par contre, elle n'est pas connue dans la région où nous l'avons observée pour la première fois dans ce massif lors de nos investigations.

Les pelouses écorchées

Les pelouses écorchées, définies par la prédominance des chaméphytes épineux en coussinets (dont *Bupleurum spinosum*), sont caractéristiques des végétations oroméditerranéennes, ce qui prouve que la buxaie des Maâdhid se situe bien dans un paysage végétal et environnemental oroméditerranéen.

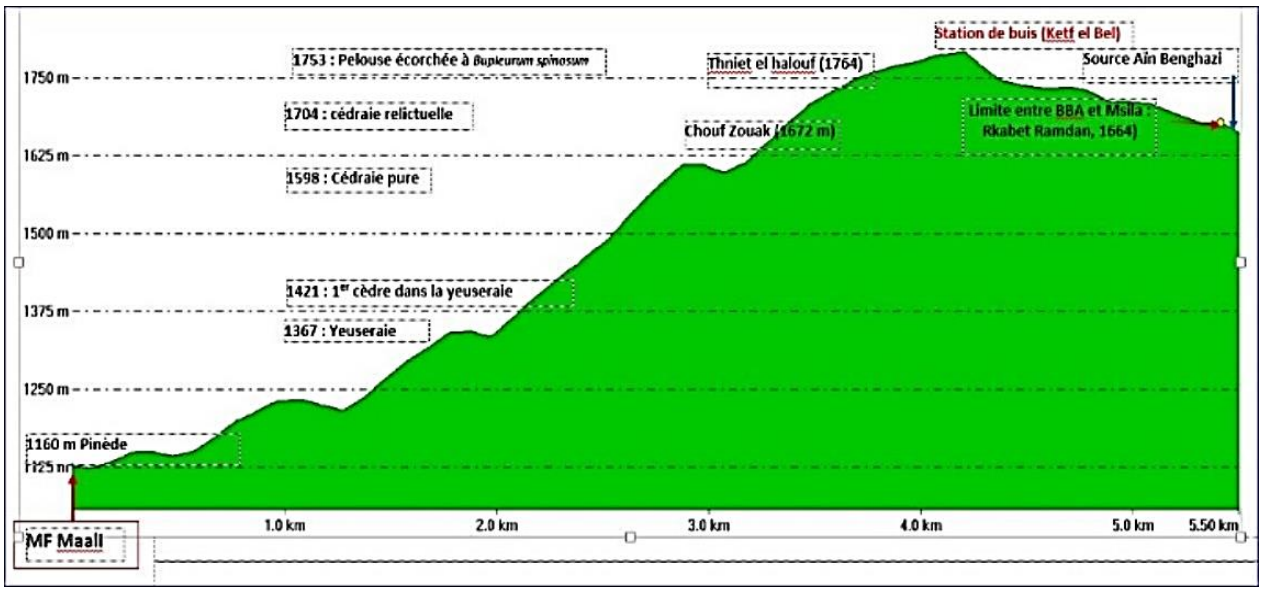


Figure 2. Distribution altitudinale (toposéquence) des structures de végétation du djebel Maâdhid.

Description des communautés de buis

L'aire de répartition du buis au sein du djebel Maâdhid est fragmentée en cinq stations nettement disjointes et disséminées dans une grande partie du versant septentrional du djebel. Sa surface totale est estimée à 65 ha. La localisation, les caractères écologiques et environnementaux de ces cinq stations sont précisés dans le tableau I.

L'exploitation des relevés ont permis de reconnaître les types de communautés suivants :

Communauté de *Buxus sempervirens*

Cette communauté, remarquable par sa physionomie, sa densité et son étendue, est constituée par un groupement quasi monospécifique, souvent difficilement pénétrable avec un recouvrement élevé de buis (figure 3). Elle est formée par un ensemble fragmenté en deux stations très proches : l'une sur le haut de versant (Ktef el bel 2*)* à 1 816 m occupant 1 ha en forme de fourré dense de buis (75%) en lisière de la cédraie avec des individus de buis de 0,30 à 1,5 m en exposition NE et une pente de 20% ; la seconde (Ktef el bel 1) est un fourré arbustif dense (95%), de 6,5 ha, formé de buis de 1 à 4 m de hauteur et situé à mi-versant, en lisière de la cédraie, exposition NNO à 1 679 m d'altitude.

Dans ces deux stations, ces fourrés se développent sur des substrats carbonatés formés sur les calcaires du Jurassique et du Crétacé supérieur.

Dans ces stations, le buis se maintient non seulement très bien en présentant une vitalité excellente, mais il présente en plus une exubérance remarquable, vraisemblablement due à la présence, localement, de sols limoneux relativement profonds et un bioclimat subhumide. Il y prolifère à un tel point qu'il semble éliminer, par concurrence, les arbustes tels que *Juniperus oxycedrus*, *Cotoneaster racemiflora*, *Berberis hispanica* et *Rosa sempervirens* qui ne sont représentés que par quelques individus épars en marge des fourrés où le buis atteint son optimum de développement. En outre, sous le couvert compact du buis, le développement de la strate herbacée est très réduit en raison de la faible diffusion de la lumière vers le sol.

Communauté de *Cedrus atlantica* et *Buxus sempervirens*

Cette communauté occupe 50,42 ha répartis dans les quatre stations suivantes : Kharzet Erroum, Kharzet stif 1, Lahfari 1 et Sfa Lghars. Ces stations comprises entre 1 420 et 1 747 m d'altitude sont situées en haut et mi-versant sur pente douce (entre 10 et 20 %) en exposition nord et nord-est. La formation dominante est une cédraie dont la strate arborescente (*Cedrus atlantica*), quoique homogène, présente une densité très limitée (recouvrement global inférieur à 10 %) avec un sous-bois rare colonisant les trouées et composé de *Buxus sempervirens, Crataegus monogyna et Prunus spinosa*).

Dans cette communauté, le buis se présente soit sous forme de buissons isolés souvent fragmentés en petits îlots enclavés sur des pentes rocailleuses et éboulis, soit sous forme de sous-bois dans la cédraie, soit complètement à découvert dans ce qui reste de la cédraie relictuelle, sur sol marno-calcaire (figure 3).

Il y a lieu de signaler, dans la station Lahfari 1, la présence d'une espèce d'érable jamais mentionnée dans la région, qui est *Acer monspessulanum* L. subsp. *martinii* (Jord.) P. Fourn.

Figure 3. Fourré dense de buis en bordure d'une cédraie (juin 2018).

Communauté de *Quercus rotundifolia* et *Buxus sempervirens*

Cette communauté, localisée à Kharzet Stif 2 à 1 504 m d'altitude, est un maquis haut et impénétrable de chêne vert (*Quercus rotundifolia*) en contact avec la cédraie. Le buis s'y développe sur une forte pente, sous forme d'individus isolés et répartis de façon très diluée dans la strate arbustive du maquis dense de chêne vert.

Au sein de cette communauté, le buis apparaît en compagnie d'*Acer monspessulanum* au niveau des talwegs et sur le versant oriental de la vallée de l'oued Kharzet Stif. En certains points, dans les ravins frais, il devient très abondant et forme un faciès

très spécial et très rare (figure 4). Dans cette station située en bas et à mi-versant du relief, la dispersion du buis semble se faire par les propagules qui sont transportées par le ruissellement des eaux de pluie vers le fond de la vallée (hydrochorie).

Figure 4. Coulée de buis le long d'un petit thalweg (juin 2018).

Communauté de *Buxus sempervirens* et *Rhamnus alpina*

Cette communauté a été observée à Ktef el bel 3, située sur les hauts sommets du djebel Maâdhid à 1 830 m d'altitude. Cette station est constituée par des crêtes en forme de barres rocheuses calcaires épaisses et fissurées où domine un bioclimat frais et humide (figure 5).

Figure 5. Touffes de buis sur dalle calcaire, en bordure de falaise (Kef El Bel, juin 2018).

Le buis constitue des buissons bas (0,5 à 1 m de hauteur) et épars, répartis le long de la ligne de crête. Il colonise les fissures des rochers et fortes pentes rocailleuses orientées au nord-nord-est.

Cette communauté est caractérisée par la présence d'espèces liées aux affleurements rocheux et aux fissures (lithophytes et chasmophytes), dont *Prunus prostrata*, *Rhamnus alpina*, *Rh. cathartica* (nouvelle station en Algérie) et *Rh. alaternus* subsp. *myrtifolia*.

Communautés relictuelles de *Buxus sempervirens* et *Juniperus oxycedrus*

Cette communauté occupe une station de 2,9 ha localisée à Lahfari 2. Le buis y apparaît sous forme dégradée avec des individus rabougris, (0,30 à 0,50 m de hauteur) et très épars colonisant des replats rocheux ensoleillés et très secs, soumis directement à l'influence saharienne (figure 6). Dans cette station, dominée par *Ampelodesmos mauritanica,* seuls quelques pieds de *Juniperus oxycedrus* persistent sur le haut-versant où s'accumulent les débris rocheux issus de la désagrégation des calcaires compacts.

Figure 6. Port prostré d'un buis sous un repli rocheux (Lahfari, juin 2018).

Tableau I. Contexte environnemental des stations de buis du djebel Maadhid (Algérie).

Station	Coordonnées GPS*	Sup. (ha)	Communauté végétale	Sociabilité du buis	Topographie Altitude (m.)	Exposition et pente (%)	Substrat
Kharzet Erroum	35° 52' 3,02" N 4° 45' 50,86" E	14	Communauté de *Cedrus atlantica et Buxus sempervirens*	Buissons isolés en sous-bois	Haut de versant 1 720	N 17%	Pentes rocailleuses et éboulis, sols marneux imperméables
Kharzet stif 1	35° 51' 48,60" N 4° 44' 12,30" E	00,12	Communauté de *Cedrus atlantica* et *Buxus sempervirens*	Buissons isolés en sous-bois recouvrement 5 %	Mi-versant 1 420	NNE 10%	Rocailleux
kharzet stif 2	35° 51' 58,50" N 4° 43' 59,60" E	03,10	Communauté de *Quercus rotundifolia* et *Buxus sempervirens*	Individus (cortège) au sein de la yeuseraie	Mi-versant 1 504	NNE 20%	Sol superficiel rocailleux
Ktef el bel 1	35° 51' 54,32" N 4° 44' 37,00" E	06,50	Communauté de *Buxus sempervirens*	Fourré dense de buis (95 %) en lisière de la cédraie, 1 à 4 m	Mi-versant 1 679	NNO 25%	Sol superficiel rocailleux
Ktef el bel 2	35° 51' 45,36" N 4° 44' 42,53" E	01	Communauté de *Buxus sempervirens*	Fourré dense de buis (75%) en lisière de la cédraie, 0,30 à 1,5 m	Haut de versant 1 816	NE 20%	Sol superficiel rocailleux
Ktef el bel 3	35° 51' 43,14" N 4° 44' 54,53" E	01	Communauté de *Buxus sempervirens* et *Rhamnus alpina*	Buis bas buissonnant épars le long des falaises surtout vers la partie nord	Sommet 1 830	crête	Falaises rocheuses de la ligne de crête
Lahfari 1	35° 51' 44,13"N 4° 45' 7,12"E	22,30	Communauté de *Cedrus atlantica* et *Buxus sempervirens*	Buissons isolés en sous-bois Taille 0,5 à 4 m	Haut de versant 1709	NE 16,4 %	Meubles à rocailleux en surface
Lahfari 2	35° 51' 39,77" N 4° 45 21,02" E	02,90	Communautés relictuelles de *Buxus sempervirens* et *Juniperus oxycedrus*	Buissons isolés à découvert individu épars de taille 0,5-1 m	Haut de versant 1 787	SO 30%	Sol meuble, affleurement de roche-mère.
Sfalghars	35° 52' 3,02" N 4° 45' 50,86" E	14	Communauté de *Cedrus atlantica* et *Buxus sempervirens*	Buissons isolés à découvert Rt – 10 %, pente 20, taille 0,5 à 2 m	Haut de versant, falaises 1 747	N 20%	Sols meubles rocailleux en surface ; éboulis plus ou moins espacés,

DISCUSSION

Édification de la buxaie

En Europe, le buis persiste dans certaines régions où sol et climat lui permettent encore de vivre, mais il ne se propage plus hors de ces stations. En 1957, Lenoble et Broyer le qualifiaient déjà de « relique néogène » et estiment que sa régression, moins avancée certes que celle de *Ginkgo* en Extrême-Orient, semble l'engager dans un processus de décadence comparable.

Qu'en est-il de la buxaie du djebel Maâdhid ? Si l'on examine sa répartition au sein de la zone d'étude, le buis semble en voie de régression sur le versant méridional soumis directement à l'influence saharienne. Par contre dans les stations protégées contre cette influence, le buis semble actuellement, en pleine vitalité au sein de la chênaie si l'on en juge par l'abondance de sa fructification, par la puissance de sa régénération dans le sous-bois où il présente un caractère conquérant par son adaptation à des milieux écologiques complètement différents de ceux de son aire continue en Europe. Au sein cette station le buis fait figure d'espèce en pleine expansion.

Sur le plan topographique, les stations de buis ne présentent aucune particularité remarquable : le buis se retrouve sur des pentes très fortes (25 à 45°) et faibles à moyennes (5 à 25°). À l'intérieur de l'aire ainsi limitée, le buis atteint les sommets les plus élevés du djebel Maâdhid (Kef el bel 1 864 m, Kef Stif 1 820 m) au-dessus des sources de Aïn Beghazzi et Aïn Loulou.

Bien que la marque de l'homme n'en soit pas absente, ainsi qu'en témoignent notamment les nombreuses traces de coupe de bois et de surpâturage sur la plupart des formations végétales avoisinantes, la buxaie des Maâdhid offre, par contraste, le spectacle singulier d'une communauté sur lequel l'action de l'homme ne semble pas avoir de prise depuis des siècles. C'est vrai que le buis ne subit pas la dent des chèvres, contrairement à tous les végétaux qui l'entourent. C'est à ce rare privilège que l'on doit la survivance de cette communauté de buis exceptionnelle perdurant à la limite méridionale absolue de son aire d'extension naturelle.

Dispersion et colonisation de nouveaux milieux

La capacité de survie et la dynamique de *Buxus sempervirens* sont liées à des traits remarquables de la biologie de la reproduction de l'espèce, qui se caractérise par une longue durée de vie et une croissance extrêmement lente. L'âge des peuplements de buis a été évalué en 1847 (Guyon, 1850) à 120 ans ; actuellement cet âge est de l'ordre de 300 ans. Mais, cette espèce semble surtout disposer de diverses stratégies pour assurer sa dispersion spatiale et atteindre ainsi des habitats naturels propices et favorables à son développement. Le buis est capable de se reproduire végétativement en développant des pousses à partir de branches brisées ou enfouies. En outre, les agents abiotiques tels que la pluie et l'eau qui coule peuvent expliquer la dispersion des propagules du buis sur de plus longues distances.

Sur ce point, les éléments rapportés par la littérature font état d'une alternance de phases de régénération et d'absence de régénération chez le buis, induits par des changements occasionnels dans l'action anthropique sur les milieux (Koechlin, 1980 *in* Debussche & Lepart, 1992). L'installation des plantules varie en fonction du couvert herbacé et de la proximité au semencier. Ainsi, Rousset *et al.* (2004) ont constaté une faible survie des plantules au proche voisinage des semenciers, expliquée par plusieurs hypothèses : une compétition pour l'eau entre jeunes et vieux buis ou l'effet du stationnement du bétail à proximité des gros sujets.

L'effet nurserie est signalé pour des espèces forestières telles que *Quercus pubescens* où le buis favoriserait, du moins dans les stades précoces, l'émergence des plantules appartenant à cette espèce (Rousset & Lepart, 2000). L'effet inverse est suggéré – mais non prouvé – au profit des plantules de buis, que procureraient certaines plantes épineuses ou graminées (Rousset *et al.*, 2004).

Un autre phénomène relevant, observé lors de cette étude, est la dynamique de propagation du buis, lui ayant permis de peupler des biotopes éloignés de l'aire principale où il est le plus présent. En effet, dans certaines stations, l'abondance de la régénération est un fait marquant depuis les sommets de reliefs jusqu'en bas de versant (Ktef el bel, 1 830-1 504 m). Cette dynamique atteste de la forte capacité de dispersion de ce taxon possédant plusieurs modes de reproduction : la reproduction sexuée (germination des gaines) et la multiplication végétative (drageonnage et marcottage). En outre, les sols des fonds de vallons et des talwegs, maintenus humides sur une grande partie de l'année grâce à la fonte des neiges et le ruissellement des eaux de pluie, contribuent fortement à cette dynamique progressive du buis.

La propagation du buis a été surtout observée dans les stations qui occupent les mi- et bas de versants, en continuité topographique avec les falaises rocheuses situées en amont. Elle se fait, d'abord, sous forme de coulées sur les éboulis qu'il colonise par drageonnement et par suite jusqu'au fond de vallée qu'il occupe par germination des graines entraînées par les eaux de ruissellement.

Les distances de dispersion des graines de buis dépendent des conditions stationnelles (pente, recouvrement, nature de la surface du sol), mais aussi de vecteurs climatiques (vent, ruissellement des eaux de pluie et de la fonte des neiges).

À la suite de ces résultats, il ne fait aucun doute que l'aire de distribution du buis a bien évolué vers le nord par propagation le long des thalwegs. Le mode de dispersion par hydrochorie semble être un facteur déterminant pouvant expliquer la présence de l'espèce très loin en aval de ces cours d'eau. En colonisant de nouveaux milieux, cette stratégie permet d'échanger des individus entre populations et de favoriser ainsi le brassage génétique en créant de nouvelles populations.

À plus large échelle, l'hydrochorie est probablement, un important agent de dispersion pour plusieurs espèces comme l'illustre la propagation rapide de la plupart des espèces arborées succédant au retrait des glaces lors des dernières glaciations (Huntley & Briks, 1983 *in* Debussche & Lepart, 1992).

Irradiation biogéographique vers les zones refuge et déplacement d'aires

La découverte de cette buxaie en marge méridionale absolue de son aire de distribution aux confins saharo-méditerranéens constitue à l'évidence une énigme et soulève beaucoup d'interrogations. Cette énigme est d'autant plus remarquable que l'aire de distribution globale du buis est inégalement représentée de part et d'autre de la Méditerranée ; au nord, cette aire englobe une grande partie du territoire européen (Tutin et *al*., 1968), la région du Caucase et de l'Asie mineure jusqu'à l'Himalaya en passant par la Turquie, la Géorgie, l'Iran et le Kazakhstan (Decocq et *al.,* 2004).

Des travaux portant sur la partie européenne de son aire (Di Domenico et *al.*, 2012) soutiennent l'hypothèse selon laquelle le buis était confiné, au cours de la dernière période glaciaire, dans des stations méditerranéennes où les conditions de sa survie à long terme était assurée. Le djebel Maâdhid fait partie de ces zones refuges sud-méditerranéennes où le buis « relique sempervirente du Tertiaire » (Leurquin, 1998) a trouvé des habitats naturels qui lui ont servi de gîte et de couvert assurant ainsi sa survie durant cette longue période glaciaire.

Plusieurs auteurs se sont intéressés à ces zones refuges qu'ils définissent comme des « territoires où des populations végétales ou animales ont pu persister durant les épisodes glaciaires-interglaciaires du Pléistocène » (Médail & Diadema, 2006). Ce sont des territoires clés pour expliquer l'organisation et l'originalité de la biodiversité méditerranéenne et qui abritent des espèces reliques et des lignées végétales anciennes (Médail *et al.*, 2012). Ils ont permis aux populations végétales, de survivre, migrer et se fragmenter durant les cycles glaciaires, mais se réunir et s'hybrider pendant les interglaciaires (Quézel & Médail, 2003b).

Médail *et al*. (2012), localisent les zones refuges méditerranéennes dans :

(i) certaines régions méridionales épargnées par le front glaciaire, notamment les grandes péninsules et les îles ;
(ii) les secteurs où la topographie (massifs isolés, gorges, falaises, vallons côtiers) et/ou le climat local particulier (importante humidité atmosphérique) ont facilité la persistance de ces flores anciennes.

La typologie des stations décrites dans la zone d'étude correspond parfaitement à la deuxième catégorie mentionnée par les auteurs, faisant du djebel Maâdhid une zone refuge par excellence pour la buxaie la plus méridionale du monde méditerranéen et de l'Holarctis.

À la lumière de nos propres observations et des éléments puisés dans la littérature, il est clair que la buxaie actuelle du djebel Maâdhid est un héritage postglaciaire lié à l'histoire paléoclimatique des reliefs montagneux du nord de l'Algérie. Elle a été mise en place et maintenue dans un contexte climatique différent des tendances évolutives actuelles. Il s'avère, donc, utile de s'interroger sur l'impact des changements globaux quant à l'avenir de cette communauté subsistant à la limite inférieure de son optimum climatique. En effet, toutes les prévisions sur l'évolution future du climat pointent vers une aridification plus ou moins prononcée du climat méditerranéen (IPCC, 2014) ; de plus sa position altitudinale ne lui confère pas une grande marge de déplacement comme c'est le cas d'autres communautés situées bien plus au sud. On peut citer, à titre d'exemple, les processus de substitution de communautés végétales observés dans la hautes plaines steppiques occidentales (Kaabèche, 2006) et dans les monts des Ksour (Benkheira et *al.,* 2016).

Concernant ce point précis, le déplacement des aires de répartition des espèces en altitude dans les régions montagneuses a fait l'objet de nombreuses études, dont celle de Lenoir *et al*. (2008) qui ont montré une remontée générale des espèces de l'ordre de 29 m en altitude par décennie sous l'effet du changement climatique actuel pour conserver les températures nécessaires à leur survie. Les auteurs précisent que toutes les espèces ne migrent pas à la même vitesse : les espèces végétales à durée de vie courte (herbacées) migrent plus vite que les espèces à durée de vie plus longue (arbres et arbustes).

Pauli *et al.* (2012) ont mis en évidence des effets opposés sur la richesse spécifique des plantes vasculaires des sommets : +3.9 espèces en moyenne dans les régions montagneuses boréales et tempérées et -1.4 espèce dans les régions montagneuses méditerranéennes. Les auteurs imputant ces changements aux tendances climatiques récentes qui ont réduit la disponibilité de l'eau dans cette dernière région.

Cette espèce va-t-elle persister et s'adapter comme elle l'a fait par le passé ? Des changements globaux attendus, quel sera le plus déterminant, le climat ou la pression anthropique ? Voilà des questionnements que seules des investigations plus poussées pourront aider à résoudre.

CONCLUSION

La situation géographique de la buxaie du djebel Maâdhid aux confins de deux mondes phytogéographiques, le méditerranéen au nord et le saharien au sud, donne toute l'importance patrimoniale et biologique à cette formation. Cette position charnière offre, par sa diversité climatique, géomorphologique et édaphique, de nombreux sites et habitats de qualité indéniable sur le plan de la biodiversité et cela sur un territoire d'étendue relativement restreinte.

Les résultats obtenus mettent en évidence une plasticité écologique du buis quant à ses affinités stationnelles sur le plan édaphique et microclimatique. Même si les nouvelles stations découvertes hébergent des populations de buis clairsemées et occupant une superficie relativement modeste, la découverte d'une buxaie en pleine expansion, où les populations font preuve d'une grande vitalité dans un tel contexte, revêt une importance remarquable sur le plan phytogéographique.

Dans cette contrée, le buis, espèce thermophile à affinités méditerranéo-montagnardes, présente, sans aucun doute, un caractère relictuel. Cependant, il n'a pu se maintenir dans ce contexte écologique

remarquable qu'à la faveur de biotopes particuliers tels que les croupes arborées des kef, les flancs des vallées et le long des nombreux talwegs qui parcourent ces versants en alimentant les nombreuses sources permanentes qui ceinturent le djebel Maâdhid.

L'action anthropique passée (pâturage) semble avoir eu une emprise moindre sur l'espèce du fait de sa non-palatabilité.

En tant qu'ultime refuge d'une biodiversité dominée par les éléments euroméditerranéen et eurosibérien, le versant septentrional du djebel Maâdhid et particulièrement les vallées encaissées de Kharzet Stif (1 860 m) et de Ktef el Bel (1 864 m) assurent des fonctions écologiques remarquables.

Par son cadre géographique, la buxaie des Maâdhid constitue, également, un site exceptionnel et un cadre privilégié d'étude et d'observation des processus liés aux changements globaux. En effet, dans ce contexte saharo-méditerranéen la présence d'un buis subméditerranéen (*Buxus sempervirens* L.), au lieu du buis méditerranéen (*Buxus balearica* L.) constitue un paradoxe voire une énigme qui donne à ces premières investigations une valeur supplémentaire quant à l'importance et l'urgence d'entreprendre des actions d'inventaire, de sauvegarde et de conservation de cette espèce.

L'identification de cette irradiation biogéographique euroméditerranéenne aux confins saharo-méditerranéens, sa caractérisation mésologique et synécologique seront-elles suffisantes pour convaincre les autorités ayant pour mission la protection et la conservation du patrimoine naturel (biodiversité, paysage et géosite) à envisager la mise en place d'une aire protégée ?

Les auteurs le souhaitent vivement, car le djebel Maadhid, grâce à la conjonction de nombreux facteurs mésologiques favorables (topographiques, géologiques et édaphiques), constitue une remarquable enclave, ultime témoin d'un paysage végétal verdoyant exceptionnel, à caractère phytogéographique oroméditerranéen de plus en plus rare en Afrique du Nord.

REMERCIEMENTS

Nous remercions chaleureusement les personnes (Conservation des forêts, Circonscription des forêts du Ksob) qui nous ont apporté leur soutien technique et matériel. Les auteurs remercient vivement les responsables du CBN et de la BBPF de Bailleul pour leur soutien en ressources documentaires. Que Monsieur Renaud Ward, Mesdames Virginie Despierres et Séverine Peckeu veuillent bien recevoir l'expression de notre vive gratitude pour avoir mis à notre disposition des documents (y compris des *exsiccata* d'herbier de buis) anciens et récents.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Adesselam S., 2013 - *Impact de la mise en culture en irrigué sur les sols et les eaux dans un bassin endoréique en zone aride. Cas du sud du Hodna, Algérie*. Thèse de doctorat en Sciences agronomiques, option pédologie, Université de Batna, 181 p + annexes.

Barbero M., 1981 - Les fruticées de la zone bioclimatique méditerranéenne à chêne pubescent : structure, dynamique, zonage, utilisation et protection, biomasse. *Forêt médit*. **III** (2) : 101-114.

Barbero M. & Quézel P., 1994 - Place, rôle et valeur historique des éléments laurifoliés dans les végétations préforestières et forestières ouest-méditerranéennes. *Ann. Bot.* **52** : 81-153.

Battandier J.A. & Trabut L.C., 1888 - *Flore d'Algérie, Dicotylédones*, Alger, Jourd., 894 p.

Battandier J.A. & Trabut L.C., 1892 - *Extraits d'un rapport sur quelques voyages botaniques en Algérie, ...1890-1891, 1re partie : voyages botaniques en Algérie,* 295-324.

Baudrillard M., 1823 - *Dictionnaire général raisonné et historique des eaux et forêts*. Impri. Vve Bouchard-Huzard, Paris.

Benkheira A., Ouadah N. & Kaabèche M., 2016 - *Changements climatiques et paysages végétaux aux confins saharo-méditerranéens (monts des Ksour, Algérie)*.

Bensettiti F. & Lacoste A., 1999 - Les ripisylves du nord de l'Algérie : essai de synthèse synsystématique à l'échelle de la Méditerranée occidentale. *Ecol. Medit.* **25** (1) : 13-39.

Bensettiti F., Hérard-Logereau K., Van Es J. & Balmain C. 2004 - Habitats rocheux. *Cahier d'habitats Natura 2000* **5**. La Documentation française, Paris, 381 p.

Boyadgiev T.G., 1975 - *Les sols du Hodna*, Rapport FAO, Algérie 9, Rome, 141 p.

Boultif M., 2018 - *SIG et modélisation pour la cartographie des zones vulnérables à la sécheresse et à la désertification dans un écosystème méditerranéen semi-aride : application dans la zone d'El Hodna*. Université de Batna 2, 229 p. + annexes

Braun-Blanquet J. & Pavillard J., 1928 - *Vocabulaire de sociologie végétale*, 3e édition, 24 p.

Chadburn H., 2014 - *Buxus sempervirens*. The IUCNRed List of Threatened Species 2014: Downloaded on 05 June 2018.

Cosson E., 1879 - *Le règne végétal en Algérie : considérations générales sur l'Algérie, sur sa végétation spontanée et ses cultures*. Assoc. Scient. France, Saint-Benoît, Paris

Debussche M. & Lepart J., 1992 - Establishment of woody plants in Mediterranean old fields: opportunity in space and time. *Landscape Ecol.* **6** : 133-145.

Decocq G., Bordier D., Wattez J.-R. & Racinet P., 2004 - A practical approach to assess the native status of a rare plant species: the controverse of *Buxus sempervirens* L. in northern France revisited. *Pl. Ecol.* **173** : 139-151.

Di Domenico F., Lucchese F. & Magri D. 2012 - *Buxus* in Europe: Late Quaternary dynamics and modern vulnerability. *Perspectives in Pl. Ecol., Evol. Syst.* **14** : 354-362.

FAO, 1975 - *Sandy Soils. Report of the FAO/UNDP. Seminar on Reclamation and Management of Sandy Soils in the Near East and North Africa. FAO Soils Bulletin 25*, first printing. FAO, Rome.

Guyon J.L.G., 1850 - *Voyage d'Alger aux Ziban, l'ancienne Zebe, en 1847*. Imprimerie du Gouvernement.

Guyon J.L.G., 1868 - *Exposé des travaux et publications*. Paris, Impr. Vve Bouchard-Huzard.

Hédin L., 1926 - Le bois de Buis et ses succédanés, *Rev. Bot. Appl. Agric. Colon.* **62** : 593-597.

IPCC, 2014. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* [Barros, V.R., C.B. Field, D.J. Dokken, M.D. Mastrandrea, K.J. Mach, T.E. Bilir, M. Chatterjee, K.L. Ebi, Y.O. Estrada, R.C. Genova, B. Girma, E.S. Kissel, A.N. Levy, S. MacCracken, P.R. Mastrandrea, and L.L. White (eds.)]. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA, pp. 688.

Joannin S., 2007 - *Changements climatiques en Méditerranée à la transition Pléistocène inférieur-moyen : pollens, isotopes stables et cyclostratigraphie*. Thèse de doctorat en Sciences de la Terre. Université Claude Bernard - Lyon I.

Kaabèche M., 1996 - Les relations climat-végétation dans le bassin du Hodna (Algérie), *Acta Bot. Gallica* **143** (1) : 85-94.

Kaabèche M., 2006 - Dynamique de la végétation et succession écologique dans le site de Oglat Edaïra. *Bull. No 5*, Projet ALG/00/G35, PNUD, FEM, DGF.

Lardon S., Triboulet P., Chadoeuf J., Duvernoy I., Lepart, J, Monestiez P., Osty P.L. & Rousset O., 2004 - Observation et simulation de la progression du buis entre 1948 et 1989 : analyse critique. *In :* P. Monestiez, S. Lardon & B. Seguin (eds), *Organisation spatiale des activités agricoles et processus environnementaux* : 269-278.

Lenoble F. & Broyer C. 1945 - Sur la distribution du *Buxus sempervirens* L. en France, *Bull. Soc. Bot. France* **92** (7-8) : 118-131.

Lenoir J., Gégout J.-C., Marquet P.-A., de Ruffray P., Brisse H., 2008 - Significant Upward Shift in Plant Species Optimum Elevation During the 20th Century. *Science* **320** (5884) : 1768-1771.

Leurquin, J. 1998 - La position écologique et phytosociologique du buis *Buxus sempervirens* L. par rapport à la triade arbustive if, houx, laurier des bois. *Natura Mosana* **51** (2) : 32-39.

Lucido M., 1972 - *Climatologie et hydroclimatologie du Hodna (Algérie).* F.A.O. Rome.

Médail F., Baumel A., Diadema K. & Migliore J., 2012 - La biodiversité végétale méditerranéenne, organisation et évolution. *Regards et débats sur la biodiversité*, Société française d'écologie, https://www.sfecologie.org/regard/r38-frederic-medail-et-al/

Médail F. & Diadema K., 2006 - Biodiversité végétale méditerranéenne. *Ann. Géogr.* **115** (651) : 618-640.

Moscariello A., Ravazzi C., Brauer A., Chiesa S., Mangili C., de Beaulieu J.-L., Reille M. & Rossi S., 2000 - A long lacustrine record from the Pianico-Se´ llere-Sellere Basin (Middle–Late Pleistocene, Northern Italy). *Quaternary International*, special issue 'Mediterranean Lacustrine Records', **73-74** : 47-78.

Pauli H., Gottfried M., Dullinger S., Abdaladze O., Akhalkatsi M. & Benito Alonso J.L. *et al.*, 2012 - Recent Plant Diversity Changes on Europe's Mountain Peaks. *Science* **336** (6079) : 353-355.

Quézel P., 1957 - Peuplement végétal des hautes montagnes d'Afrique du Nord, essai de synthèse biogéographique et phytosociologique. *Encycl. Biogéogr. Écol.* **10** : 1-463.

Quézel P. & Médail F., 2003a - *Écologie et biogéographie des forêts du bassin méditerranéen*. Elsevier, Amsterdam, 571p.

Quézel P. & Médail F., 2003b - La forêt méditerranéenne : espace naturel ? quelles situations ? Que faut-il entendre par forêts méditerranéennes ? *Forêt Médit.* **XXIV** (1) : 11-31.

Quézel P. & Santa S., 1962-1963 - *Nouvelle Flore de l'Algérie et des régions désertiques méridionales*, 1-2. CNRS, Paris, 1170 p.

Rivière C. & Lecoq H., 1900 - *Manuel pratique de l'agriculteur algérien*. *Calendrier du cultivateur*. Éd. Augustin, Paris.

Rousset O., Chadoeuf J., Lepart J. & Monestiez P., 2004 - Embroussaillement des parcours : processus biologiques de la régénération du buis et patrons locaux de répartition spatiale. *In :* P. Monestiez, S. Lardon & B. Seguin (eds), *Organisation spatiale des activités agricoles et processus environnementaux* : 225-240.

Rousset O. & Lepart J., 2000 - Positive and negative interactions at different life stages of a colonizing species (*Quercus humilis*). *J. Ecol.* **88** : 401-412.

Timbal J., 1975 - *Chorologie des espèces ligneuses françaises. I - Essences indigènes de la zone méditerranéenne française*. CNRF et INRA, Champenoux, 91 p.

Tutin T.G., Heywood V.H., Burges N.A., Moore D.M., Valentine D.H., Walters S.M. & Webb D.A. (eds.), 1968 - *Flora Europaea*, 2 - *Rosaceae to Umbelliferae*. Cambridge University Press, Cambridge.