Rev. Ecol. Alp. Grenoble, tome 4, 1997. P. 65-106

LE CONCEPT GEOBIOLOGIQUE D'OROSYSTEME

THE OROSYSTEM GEOBIOLOGICAL CONCEPT

par Paul OZENDA
Université Joseph Fourier, Centre de Biologie Alpine, BP 53X - F 38000, GRENOBLE Cedex

Résumé - Le concept d'Orosystème a été établi en généralisant à l'ensemble des montagnes centre-européennes un modèle d'étages biologiques et d'écosystèmes d'abord progressivement élaboré pour représenter la végétation de l'arc alpin. Le présent papier propose une possible extension de ce concept à d'autres groupes de grandes chaînes de l'hémisphère nord, dans une bande située entre les latitudes 30° et 70°, qui comprend les trois quarts des montagnes du globe et correspond sensiblement à la végétation dite holarctique. Des regroupements analogues à l'Orosystème alpin ci-dessus mentionné sont proposés pour les montagnes du Bassin méditerranéen, pour les chaînes entourant la Mer Noire puis, suivant un modèle dérivé, aux montagnes de l'Europe du Nord et à celles de la Sibérie. Une application possible à l'Himalaya et à l'Ouest de l'Amérique du Nord est considérée. Les affinités entre les Orosystèmes décrits pour l'Eurasie tempérée sont discutés, ainsi que les relations avec le concept d'orobiome; une nomenclature codée des étages de végétation est proposée.
Mots-clés - Etages de végétation, géobiologie, holarctique, montagnes tempérées, orosystème

Summary - The "orosystem concept " has been established by extrapolation to the central European mountain from the model (based upon biological belts and ecosystems) early developed for vegetation of the Alps range. The present paper suggests that this concept could be extended to the mountain ranges of the northern hemisphere stretching over a stripe lying between the latitudes 30° and 70°, in other words, over an area corresponding to the three quarters of the mountains of the earth, characterized mainly by the so-called holarctic vegetation.
Extensions of the same type, similar to the above mentioned "Alpine orosystem", are proposed for the mountains edging the Mediterranean area and the Black Sea and thus, according to a derived model, for the northern European and Siberian mountains. A possible application to Himalayan and western American ranges is considered. The affinities existing between the orosystems here described in temperate Eurasia and the relations with the "orobiom concept" are both discussed. A standard nomenclature of the vegetation belts is proposed.
Key words - Vegetation belts, geobiology, holarctic, temperate mountains, orosystem

Abridged English Version

The Orosystem concept has been previously stated gathering the central european mountains vegetation under the expression pan-alpine system or generalised alpine system (Ozenda, 1985, 1987). The present paper deals with a possible application to other high mountain ranges in the boreal hemisphere within the 30° and 70° nothern latitudes. This zonal step has been selected because it includes the most part of the world mountains (fig. 1) and specially the three quarters of the areas covered by high altitude vegetation; moreover the plant cover of the considered ranges appears relatively homogeneous owing to the unity of the so-called holarctic zone (fig. 2). Intertropical and southern hemisphere mountains are quite different and are given up here.

First is recalled how a so-called geobiological alpine model has been worked out (Section 1, p. 68 à 74). Using the classical Gaussen's pattern concerning the eastern part of the Pyrenees (fig. 3), was first built a more sophisticated table of belts and ecosystems (fig. 4 and 5), which was applied to all alpine sheets of the Vegetation Map of France. This table required the development of a common typology between the different phytogeographical methods and the elaboration of a more advanced concept of the biological altitudinal belt. That pattern, first determined for the south-western Alps, was progressively applied to the whole alpine range (fig. 6) and confronted with ecological and historical data (fig. 7 to 9).
Then it becames obvious that there was a valuable approach for a comparative biogeography of every mountain in middle-latitude Europe, leading to the definition of a generalised alpine system, here named alpine orosystem (sect. 2, p. 75 to 77 and fig. 10-11).

Similar proceedings can be adapted to the reliefs in the Mediterranean Basin (sect. 3 and fig. 12-14), emerging into an homogeneous nomenclature of their altitudinal biological belts, and even to more remote ranges as Caucasus and other mountains around the Black See, united in a Pontic orosystem (sect. 4, p. 79-83 and fig. 15-20).

The attempt for an application to the northern Eurasiatic mountains (Scandinavia, Siberia) requires introduction of a parallel but rather different model, esentially limited to the upper belts (sect. 5 and 6, p. 84 to 88, fig. 21-27). The higher vegetation belt, above the forest, exhibits an original plant cover, the mountain toundra, quite distinct from the central European alpine belt. That model cannot suit the arid ranges of Central Asia (sect. 7, p. 89).

On the other hand, an alpine-like schema has been often proved in the Himalayas, and even in some Chinese ranges; despite its evident interest, that question was only tackled here (sect. 8, p. 90-91 and fig. 29-30).

Could a similar approach be used for any geobiological parallel between Eurasiatic and North-American mountains?. There is practically no sign, in each other sense, of such an attempt in the literature. The work has been here restricted to the main ranges in the western USA : Rockies, Cascade, Sierre Nevada (sect. 9, p. 92-98 and fig. 31-36). Identical belt names are admittedly used by authors in both continents; but biocenotic content, characteristic forest structures and altitudinal boundaries need minute comparisons.

In the last part (sect. 10) suggestions are discussed and conclusions introduced. The contributions of orosystem concept are summarized : more precise definition of biological belts, eurasiatic orosystem map (fig. 37), affinities of orosystems (fig. 38). Similarities and differences with Walter's orobiom concept are discussed (p. 102-103). A standard nomenclature of the vegetation belts is put forward, in order to remove very numerous ambiguities; a numerical or alphanumerical scale is focused on biological homologies (fig. 40) instead of too frequent physiognomic or topographic names.

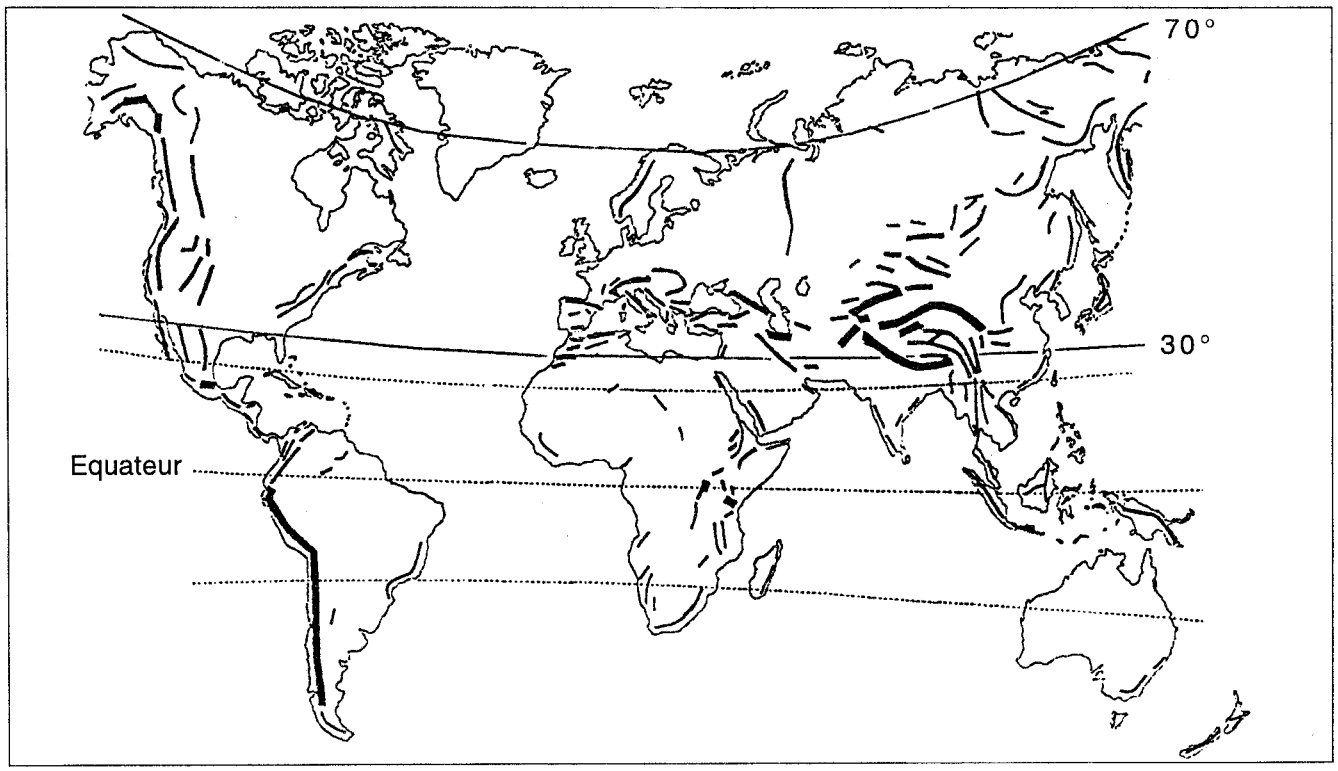


Figure 1 – Répartition générale des montagnes du globe. La plus grande partie se trouve dans la bande comprise entre les parallèles 30° N et 70° N., étudiée ici.

INTRODUCTION

La notion d'**Orosystème** a été introduite précédemment par regroupement de la végétation des montagnes centre-européennes sous le nom de Système pan-alpin ou Système alpin généralisé (Ozenda 1985 et 1987, La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen). La présente étude se propose de montrer son application possible à d'autres chaînes de la partie tempérée de l'hémisphère nord, plus précisément entre les parallèles 30° et 70°. Cette tranche de latitude contient la plus grande partie des montagnes du globe (fig. 1), et en particulier les trois quarts des surfaces de haute montagne. Les chaînes considérées présentent dans leur végétation une relative homogénéité qui tient à l'unité de la zone appelée holarctique, tandis que les montagnes intertropicales et celles de l'hémisphère sud, qui ne sont pas traitées ici, ont une couverture végétale très différente.

La figure 2 reproduit un schéma classique, du à Troll, qui montre l'étagement des végétations humides (les régions arides ne sont pas représentées) en fonction de la latitude. Le rectangle qui a été ajouté à gauche encadre les montagnes étudiées dans la présente étude : on notera la succession théorique des mêmes étages dans toute la zone considérée (30° - 70° N) et l'élévation régulière de leurs limites en allant vers le sud. Ce schéma n'est évidemment qu'une première approximation, qui suppose en particulier une équivalence entre étages de montagne, de haut en bas, et zones de plaine, du nord au sud, on sait que cette analogie doit être envisagée avec précautions.

Le terme **Géobiologie** a été retenu de préférence à celui, plus usuel, de Biogéographie. Ces vocables désignent bien l'un et l'autre l'étude de la répartition des êtres vivants et de leurs relations avec le milieu. Mais la Biogéographie, telle qu'elle est fréquemment comprise, s'occupe surtout de la Chorologie, c'est-à-dire de la répartition des espèces et des autres unités systématiques (genres, familles, sous-espèces...) et ce sont également ces unités qui sont concernées dans presque tous les travaux concernant la Biodiversité; en outre l'accent est souvent mis davantage sur l'aspect géographique plutôt que sur les mécanismes biologiques. Or la connaissance de la Biosphère suppose une prise en compte de plus en plus exigeante des facteurs écologiques et des ensembles biocénotiques, c'est-à-dire des écosystèmes. L'étude de la répartition de ces derniers est aujourd'hui résolument une branche de la Biologie, et ne peut plus se satisfaire d'approches marginales.

Ce papier se propose de rappeler tout d'abord :

– que les recherches approfondies auxquelles a donné lieu le levé détaillé de la Carte de la Végétation des Alpes ont abouti à remplacer les anciens schémas d'étagement par un modèle reposant sur une analyse biocénotique minutieuse et sur une **redéfinition de l'étage** comme un **complexe structuré d'écosystèmes** (section 1);

– que ce modèle alpin a pu être appliqué aux autres montagnes de l'Europe moyenne, dont l'ensemble peut alors être considéré comme le support d'une entité biologique désignée par "**Système alpin**" (2);

– qu'une telle démarche a pu être étendue aux montagnes du Bassin méditerranéen et a conduit à la définition d'une nomenclature générale de ces étages (3).

Une extrapolation est alors tentée progressivement :

– à la notion d'un **Système pontique**, fondée d'abord sur le parallélisme entre la végétation des Alpes et celle du Caucase, et étendue aux chaînes entourant la Mer Noire (4);

– à l'étude des montagnes du nord de l'Eurasie : **Europe septentrionale** (5) et **Sibérie** (6) suivant deux modèles apparentés entre eux mais seulement analogues à celui des Alpes, et dans lesquels les montagnes de l'Asie centrale ne peuvent entrer (7);

– à une insertion du schéma alpin dans une partie de l'**Himalaya** (8) : vaste question, qui ne sera qu'abordée ici.

Il a paru intéressant de rechercher dans quelle mesure une approche similaire pouvait être appliquée aux **chaînes de l'Amérique du Nord** (9) : curieusement, une comparaison avec les montagnes eurasiatiques n'est presque jamais évoquée, ni dans un sens ni dans l'autre.

Une dernière partie (10) résume la définition et les caractéristiques du **concept d'orosystème** introduit ici, discute ses relations avec la notion d'**Orobiome** de Walter, et propose une **nouvelle typologie** pour l'ensemble des étages des montagnes holarctiques.

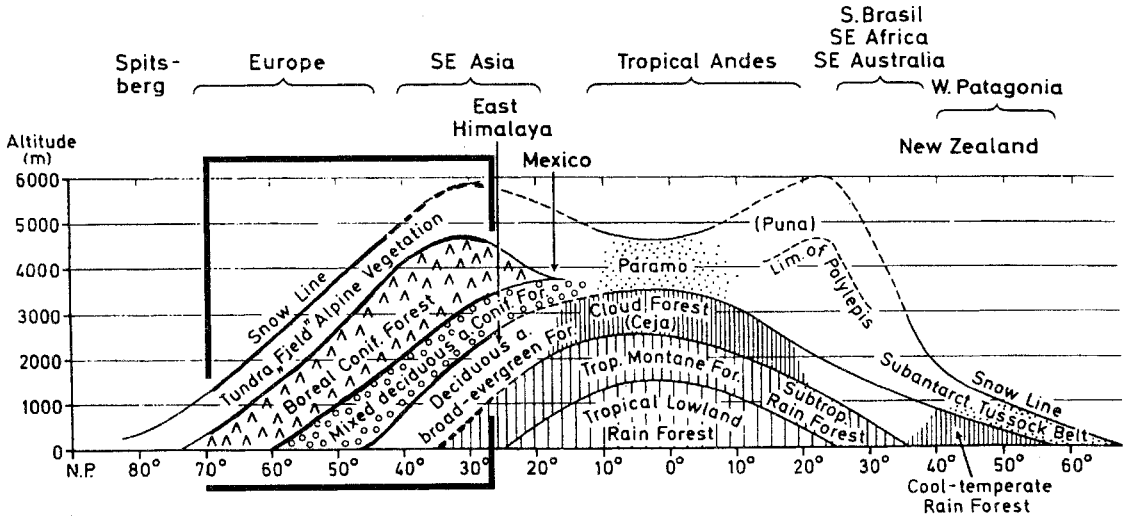


Figure 2 – Coupe nord-sud des principales formations non arides du globe (d'après Troll). Ce schéma, classique et maintes fois reproduit, n'est qu'approximatif, mais il montre : a) la relative homogénéité des grands étages de végétation dans la partie tempérée de l'Hémisphère nord, partie qui fait l'objet du présent travail et qui a été entourée ici d'un cadre; b) la profonde différence avec les formations végétales des régions intertropicales et de l'Hémisphère sud.

1 – L'ÉTABLISSEMENT DU MODÈLE ALPIN

1.1 La distinction d'étages de végétation s'est imposée très tôt comme une évidence dans l'étude de la chaîne alpine, et de nombreuses représentations ont été proposées. L'ouvrage classique de Schröter (1908) regroupait en un vaste dépliant pas moins de 24 étagements dus à de nombreux auteurs entre 1808 et 1904. On pouvait y reconnaître deux tendances : les uns étaient fondés sur la végétation forestière, les autres sur l'économie rurale. Peu à peu s'est dégagé un schéma à cinq étages : inférieur, montagnard, subalpin, alpin, nival. Mais la biocénotique en était alors à ses débuts, la notion d'écosystème était à peine entrevue, cartographie et statistique étaient inusitées dans ce domaine : la définition des étages restait essentiellement floristique et physionomique.

1.2 Les recherches qui vont être rappelées maintenant (1.2 à 1.4) ont eu leur origine dans le levé de la Carte de la végétation de la France à 1/200 000, établie par le Centre National de la Recherche Scientifique. Suivant les principes énoncés par Gaussen, la typologie repose sur la distinction de phylums dynamiques (appelés **séries**) de groupements. On supposera ici connue la notion de série, en rappelant seulement qu'une série est l'ensemble des groupements qui évoluent vers une biocénose climacique ou en dérivent par dégradation (voir fig. 4A), et en renvoyant à des exposés détaillés antérieurs (cf. Ozenda 1985 et 1987 : 71-75; 1986 : 36-41; 1994 : 10-13).

Concernant les régions de montagne, un premier modèle d'étages et de séries avait été établi dans la moitié orientale des Pyrénées (Gaussen 1926) et concrétisé dans la feuille Perpignan de cette Carte (Gaussen 1948) (fig. 3).

1.3 C'est à partir de ce schéma pyrénéen qu'a été abordé le levé de la première feuille alpine, celle de Nice; le contact direct d'une haute chaîne avec la végétation méditerranéenne, comme dans les Pyrénées orientales, pouvait a priori justifier cette transposition. En fait, une plus grande complexité est très vite apparue (Ozenda 1962) : ainsi pour le seul étage subalpin, les Alpes maritimes et ligures portent six climax forestiers (Epicéa, Sapin, Pin à crochets, Pin cembro, Pin mugo, Mélèze) au lieu d'un seul pour toute la chaîne des Pyrénées.

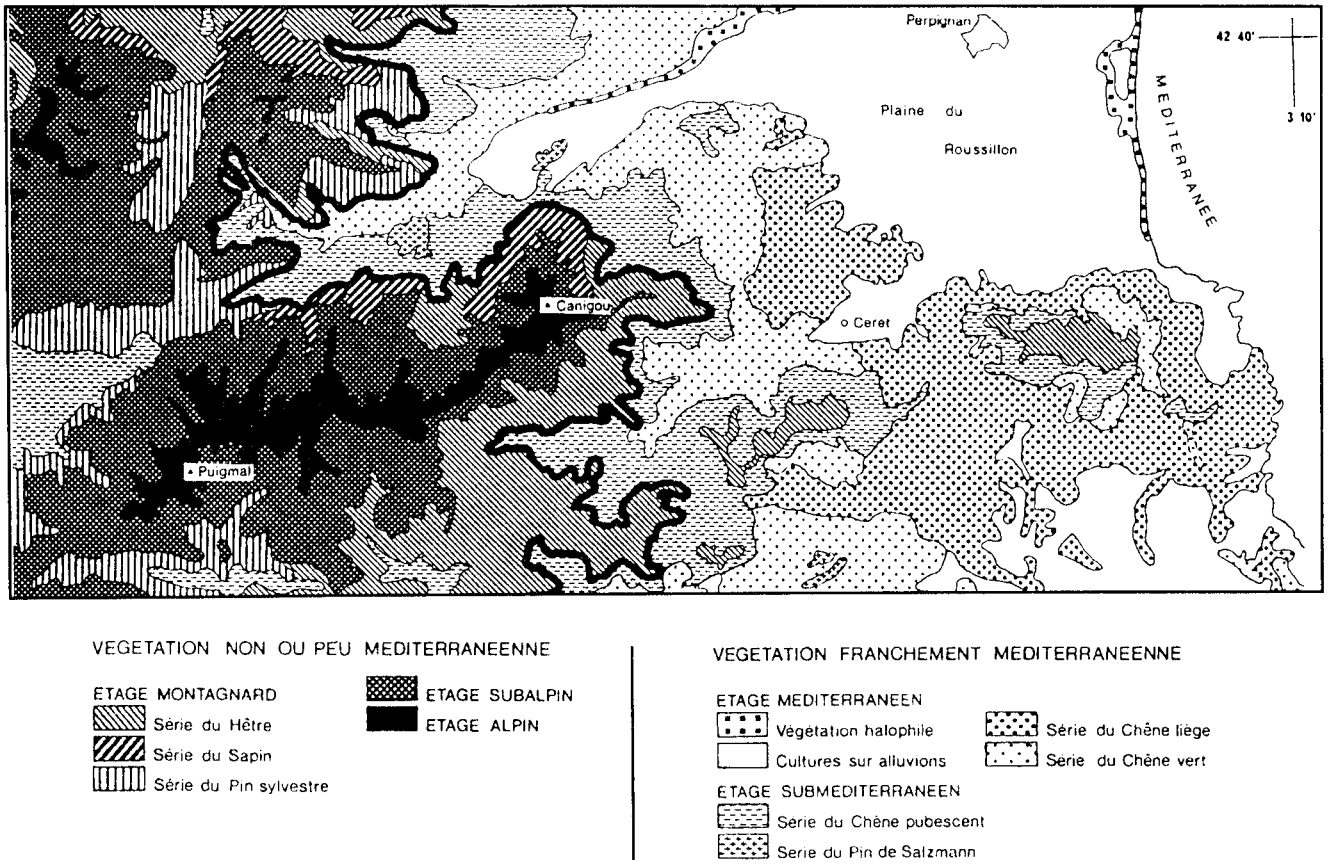


Figure 3 - Schéma des étages et séries de végétation dans les Pyrénées orientales (d'après la carte en couleurs à 1/200 000 de Gaussen, 1948). Le trait épais qui traverse la figure en son milieu représente la limite entre les étages nettement méditerranéens, et les étages de montagne où l'influence méditerranéenne est faible ou nulle. La situation est nettement plus simple que dans les Alpes.

A mesure qu'avançait ensuite le levé des Alpes sud-occidentales, le modèle se diversifiait (Gobert *et al.* 1966; Ozenda 1966) et s'avérait capable de représenter aussi les Alpes nord-occidentales (Pautou *et al.* 1978; Richard & Hainard 1981) et même le versant piémontais (Barbero *et al.* 1979). La XIVème Excursion Phytogéographique Internationale avait permis déjà de discuter et d'éprouver la validité d'une première synthèse (Ozenda 1966).

Ce résultat a nécessité un travail de terrain considérable auquel ont participé des dizaines de chercheurs, tant de Grenoble que d'autres Universités (Toulouse, Marseille, Turin) ou Services forestiers, donnant lieu à de nombeux mémoires et au levé d'une quarantaine de cartes préliminaires à 1/50 000 et 1/100 000. Un périodique a été créé pour regrouper ces travaux, en 31 volumes parus (cf. Index général, Ozenda & Pautou 1995).

1.4 Une **extension à l'ensemble de l'arc alpin** a été rendue possible par une collaboration étroite avec les botanistes des autres pays alpins, en particulier avec les universités et les services forestiers autrichiens d'Innsbruck et de Salzburg. Une carte à 1/100 000 du Tyrol et des régions limitrophes a été levée et publiée en 12 feuilles (Schiechtl, Stern *et al.* 1970 à 1988) et une grille générale de l'ensemble des séries de l'arc alpin en relation avec les facteurs écologiques dominants a été élaborée (Ozenda et Wagner 1975; cf. ci-après fig. 4B). Cette généralisation a conduit à une carte des secteurs de l'ensemble de la chaîne (fig. 6) qui a permis en particulier :

– une délimitation des trois régions concentriques représentées par les Préalpes, les Alpes dites intermédiaires et l'axe intra-alpin;

– une amorce de l'extension du modèle alpin aux chaînes périphériques : Jura, Apennin du nord, Dinarides (voir plus loin, en 3.1);

– une synthèse à petite échelle adaptée aux contraintes de la Carte de la végétation du Conseil de l'Europe.

1.5 Perspectives et limites d'un modèle alpin

Le modèle proposé ici repose, comme les schémas anciens, sur une succession d'étages dont chacun est caractérisé par une, et parfois deux ou trois grandes espèces forestières dont on peut avancer qu'elles déterminent l'étage dans la mesure où elles sont l'élément formateur de ses principaux groupements.

Mais il y a des innovations fondamentales, et des précautions à respecter sans lesquelles la comparaison avec d'autres chaînes conduirait, comme ce fut souvent le cas auparavant, à des conclusions superficielles ou erronées.

1.5.1 La **notion d'étage**, sous la forme où elle doit être comprise maintenant, est très loin de la conception ancienne qu'entachaient beaucoup d'imprécisions, voire de confusions. Une révision critique de la question a été donnée précédemment (Ozenda 1975 : 3-7). L'étage de végétation doit être défini et étudié comme un **ensemble structuré d'écosystèmes** que leur écologie réunit en une même tranche d'altitude (fig. 4A et 4B, page suivante).

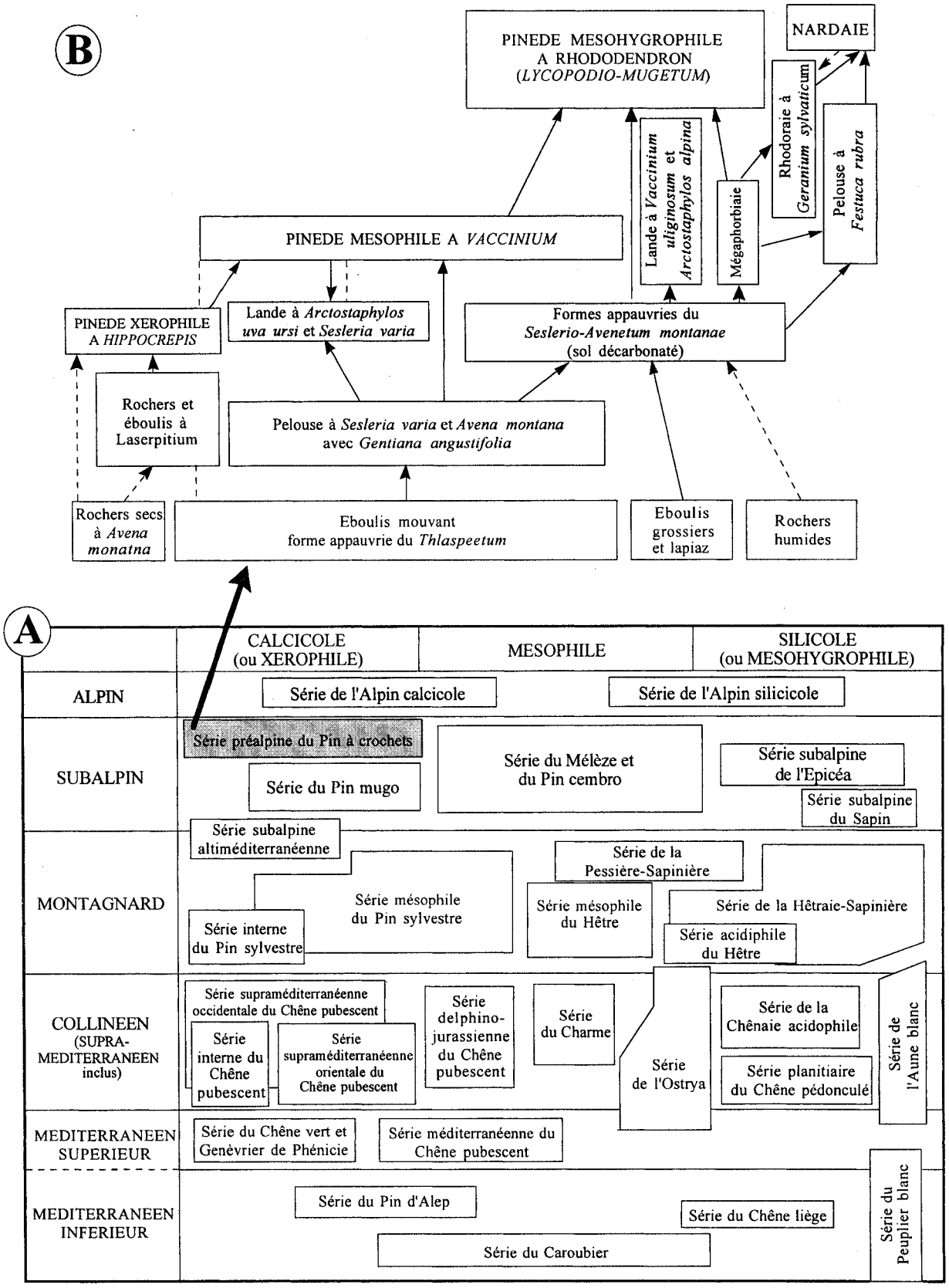


Figure 4 - Le modèle biogéographique alpin : A, disposition des étages et des séries de végétation, B, exemple du détail des groupements végétaux constituant une série et de leur dynamisme : ici la série de *Pinus uncinata* (grisé en A). (A, d'après Ozenda, 1985; B, d'après Faure et Gilot).

Mais il y a plus. Du fait que la couverture végétale est un reflet fidèle des conditions naturelles et de l'action humaine, ou du moins qu'elle en est une traduction relativement facile à analyser et à représenter, son étude apparaît comme un moyen privilégié de connaisance du milieu. A un étage végétal sont associés des types précis de sol, une faune, des activités humaines caractéristiques. Comprise ainsi, la notion d'étage paraît rejoindre celle d'*écocomplexe* définie par Blandin & Lamotte, 1988.

1.5.2 Si l'étage est souvent matérialisé par la prédominance d'une espèce forestière donnée, c'est un simple **repérage**, non une définition de l'étage : de nombreuses erreurs ont résulté par exemple autrefois de la notion simpliste d'un "étage montagnard des Conifères" surmontant un "étage des feuillus". La réalité est complexe.

Une même espèce forestière peut être le climax de plusieurs séries, appartenant parfois à deux étages différents, comme le montre la fig. 6 et sa comparaison avec la fig. 4B. C'est en particulier le cas, dans les Alpes, du Pin sylvestre et de l'Epicéa : on remarquera que ce sont précisément les arbres dont l'aire couvre la plus grande partie de l'Europe, en raison d'une grande plasticité écologique et de l'existence d'écotypes.

La succession des étages et leur nomenclature depuis longtemps classique (collinéen, montagnard, subalpin, alpin, nival) sont certes conservées dans le modèle proposé et illustré par les fig. 4B et 5, mais avec des modifications portant sur leurs limites.

Un repère important est constitué par le complexe des Hêtraies et des Hêtraies-Sapinières, qui correspond pour nous *par définition* à l'étage montagnard. Cet ensemble a été très étudié dans toutes les montagnes de l'Europe centrale (cf. Ellenberg 1996 : 144-240). Le maximum de diversification de ce complexe, représenté par l'ensemble des biocénoses montagnardes constituant le Fagion, avec ses trois divisions écologiques correspondant aux Hêtraies

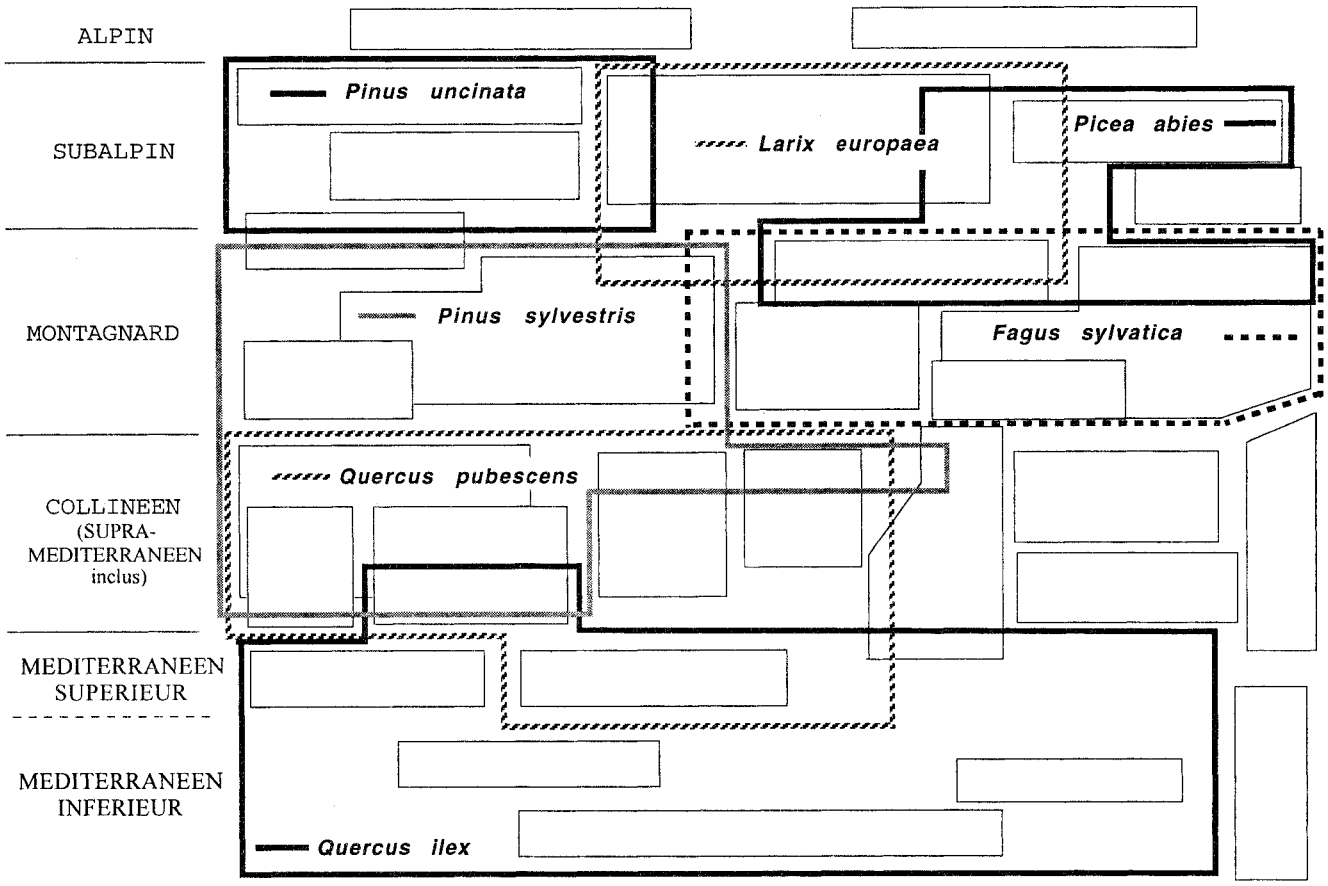


Figure 5 - Répartition de quelques espèces forestières dans les différentes séries. Les cadres en trait fin représentent les séries de la figure 4, à la même place. Les contours épais représentent la niche écologique des arbres forestiers dont le nom est indiqué. On voit que chacun de ces arbres occupe plusieurs séries (de 3 à 7 séries différentes); il en résulte diverses conséquences dans la dénomination des séries : 1 - ainsi aucune d'elles ne porte le nom du seul Chêne vert, ce qui pourrait paraître à première vue surprenant; 2 - la plupart du temps, uns série est désignée par un nom d'arbre suivi d'un qualificatif, ce qui est absolument nécessaire pour une dénominatiuon univoque; 3 -il n'y a rien de commun entre le concept physionomique de formation et la définition de l'unité biologique que constitue la série.

thermophiles-calcicoles, aux Hêtraies silicoles et aux Hêtraies (ou Hêtraies-Sapinières) eutrophes, se situe dans la partie externe de la chaîne alpine. La **partie interne de cette chaîne** constitue au contraire un **axe continental** dans lequel la Hêtraie fait défaut; l'étage montagnard est alors occupé par des forêts de Conifères. Entre les deux s'étend une zone de transition, divisée en écailles dans les Alpes occidentales, mais continue et bien étudiée dans les Alpes orientales où elle a été appelée "Zwischenalpen" et que nous appelons **Alpes intermédiaires.** Ces trois types de Montagnard correspondent à **trois niveaux de continentalité** que l'on peut distinguer dans une première approche (cf. fig. 6). L'étage subalpin est alors, dans notre modèle, ce qui surmonte celui des Hêtraies, et cela quelle que soient sa composition ou sa physionomie. a) Les auteurs des Alpes orientales le limitent souvent à sa partie supérieure, c'est-à-dire au niveau de transition avec l'Alpin; la partie principale (Mélèze, Pin cembro, une partie de l'Epicéa) est alors appelée Montagnard supérieur (Hochmontan). b) La limite **entre le Subalpin et l'Alpin est pour nous la limite potentielle des forêts,** non la limite actuelle, même lorsque cette dernière est dite naturelle. La prise en compte automatique de la limite supérieure visible des arbres (Timberline) est une démarche ambiguë, purement physionomique, qui peut n'avoir aucun sens quand elle conduit à comparer des limites d'espèces appartenant en fait à des étages différents. Une confusion fréquente consiste à confondre un Subalpin non boisé avec un authentique Alpin. Cette question est discutée en détail par ailleurs (Ozenda 1997 : 149-159).

1.5.3 **Une analyse biocénotique rigoureuse** est donc nécessaire. Or la masse importante de travaux concernant la végétation des Alpes est hétérogène, car les auteurs ont travaillé selon des méthodes différentes. En partant du principe que ces méthodes ne devaient pas être incompatibles, des tables de correspondance ont été établies, au prix d'un travail assez laborieux, entre les typologies employées par les diverses écoles de phytogéographie. Il a été possible de montrer que les Séries dynamiques utilisées dans la carte de la végétation de la France publiée par le Centre national de la recherche scientifique, les Ceintures de la carte de la végétation de la Suisse, les Alliances de la phytosociologie, sont des unités sensiblement équivalentes (Ozenda 1963; Ozenda et Wagner 1975). Ce qui a permis de comparer, en vue d'une synthèse de la chaîne, de nombreux travaux jusque-là purement monographiques de régions limitées.

1.5.4 Au-delà de cette étude biocénotique il est indispensable de procéder, dans toute la mesure du possible, à **des recherches écologiques** au moins **au niveau de la série.** Les données existantes sont déjà nombreuses, mais se situent souvent à l'échelle stationnelle, et les synthèses se font attendre. Dans un premier temps cependant, des mesures

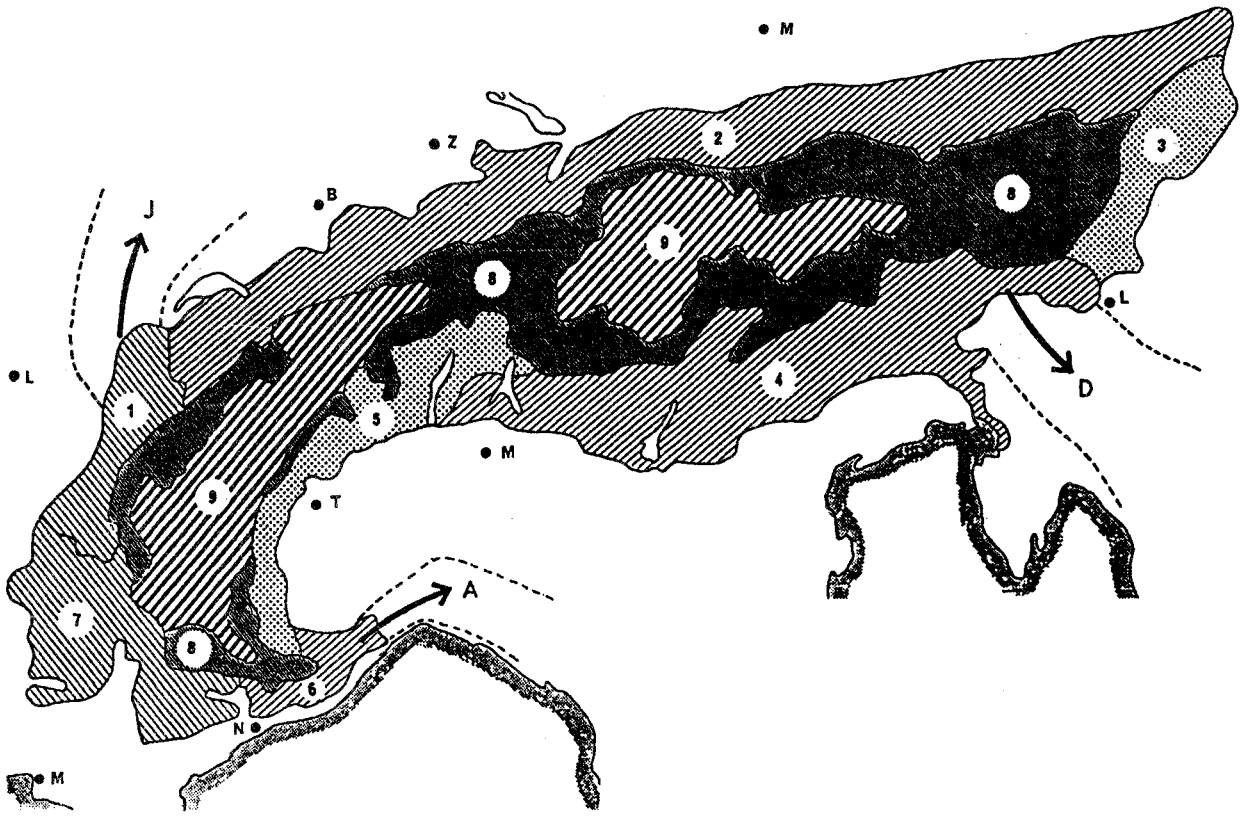


Figure 6 - Secteurs biogéographiques de la chaîne alpine, et leurs relations avec les chaînes périphériques
L'emplacement des grands lacs et des principales villes désignées par leur initiale sert de repère. 1 à 7, les secteurs préalpins (à prédominance de roches carbonatées, sauf en 3 et 5) : 1, secteur delphino-jurassien se continuant en J dans le Jura méndional; 2, secteur des Préalpes nord-occidentales; 3, secteur styrien; 4, secteur illyrque et gardésan-dolomitique se continuant en D dans les Dinarides; 5, secteur insubrien-piémontais; 6, secteur des Alpes maritimes se prolongeant en A dans l'Apennin du Nord; 7, secteur haut-provençal. 8 et 9, secteurs à prédominance siliceuse et à climat continental, constituant l'axe intraalpin. Deux pôles de continentalité, notés ici 9 sont entourés par la zone des Alpes intermédiaires ou Zwischenalpen (8) qui forme une enveloppe continue dans les Alpes orientales mais se résout dans les Alpes occidentales en une série "d'écailles" séparées. Les trois flèches indiquent le prolongement dans les chaînes calcaires périphénques (J, Jura, A, Apennin du Nord, D, Dinarides), de la végétation des secteurs préalpins qui leur sont contigus.

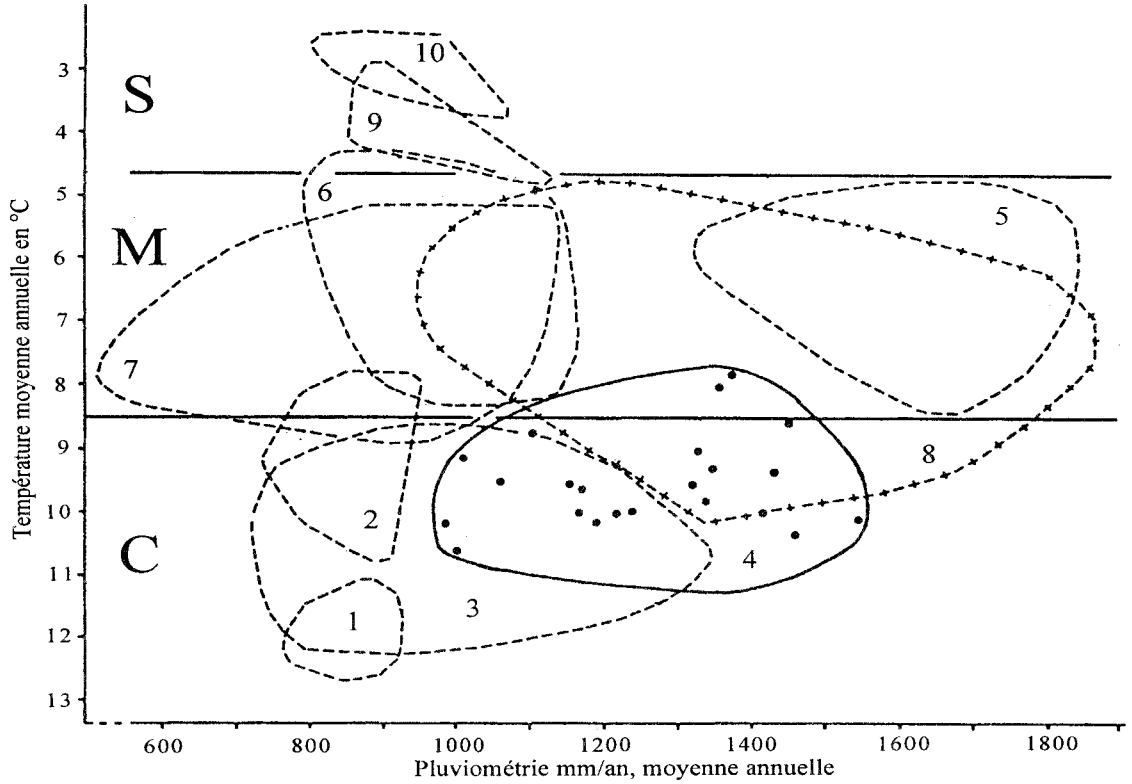


Figure 7 - Aires pluviothermiques des séries de végétation dans les Alpes françaises du Nord (d'après Dobremez et Vartanian), Pour la clarté de la figure, certaines de ces séries seulement ont été représentées ici; elles se classent assez bien en trois étages. Dans le Collinéen (C), la série n° 4 correspondant aux Chênaies à Charme a été choisie comme exemple et les points figuratifs ont été représentés; ils ne l'ont pas été pour les autres séries. Les séries à Chêne pubescent (1 à 3) se développent sous des précipitations inferieures; en outre, 1 est plus thermophile (vallée du Rhône) et 2 relativement plus froide (vallées intraalpines). Dans l'étage montagnard (M), les séries s'ordonnent également suivant leurs exigences hydriques : 5, Hêtraie-sapinière, la plus humide et caractérisant les préalpes; 6, série interne de l'Epicéa; 7, série xérophile du Pin sylvestre, des vallées les plus internes. 9 et 10 sont les séries subalpines de l'Epicéa et du Pin cembro respectivement. 8, série mésophile du Hêtre, est un cas particulier: l'aire de son diagramme est beaucoup plus grande que les autres et on pouvait penser que cet exemple était hétérogène; effectivement, il a du être subdivisé en plusieurs sous-séries, ce qui montre qu'un tel diagramme, résultant d'une analyse cartographique, peut vérifier et meme orienter l'étude des écosystèmes par d'autres méthodes.

de température et de précipitations peuvent permettre une première approche de la "niche écologique" de chaque série, et par suite de celle des étages (fig. 7; voir aussi plus loin, fig. 18).

Un étage donné se développe notamment dans une certaine fourchette de températures. L'observation montre que dans les Alpes cette amplitude est d'environ 4°C (pour la moyenne annuelle), ce qui à raison de 0°55 par 100 mètres de dénivellation correspond sensiblement à une tranche altitudinale de 700 mètres. Ces températures sont sensiblement identiques (sauf anomalies dues à des conditions locales) pour un même étage dans les différentes parties d'une chaîne, ou dans des chaînes comparables; mais l'altitude qui leur correspond varie évidemment avec le climat régional. En particulier, les limites d'étage s'élèvent en fonction de la latitude : il est bien évident que la limite supérieure des hêtraies, par exemple, s'élève progressivement des Vosges à la Sicile. Cette translation des limites d'étages, mesurée par exemple le long de grandes chaînes à orientation nord-sud comme l'Oural ou les Rocheuses, est en moyenne de 100 mètres environ par degré de latitude. Faute d'en tenir compte, beaucoup d'erreurs d'interprétation ont été commises. Une revue de la question a été donnée par ailleurs (Ozenda 1989 et 1997).

1.5.5 La chaîne alpine est située dans la partie sud de ce que l'on nomme, en se plaçant à l'échelle de l'Europe, la zone némorale, dont les formations climaciques sont à base de feuillus caducifoliés. En fait, il faut distinguer deux sous-zones. Au nord dominent le Hêtre et le Chêne pédonculé : c'est la zone némorale proprement dite. Au sud, en-dessous du 48e parallèle environ, dominent le Chêne pubescent et d'autres espèces thermophiles : c'est ce que l'on peut appeler la zone thermonémorale (Ozenda 1994).

Sur le pourtour de la chaîne, le long d'un périmètre qui représente environ 2 500 km, la végétation de basse altitude se raccorde à celle de l'avant-pays. Elle est naturellement différente d'un secteur à l'autre; mais presque partout il s'agit d'un étage collinéen dont les climax sont du type thermonémoral. Deux exceptions toutefois : le plateau bavarois et suisse où la base des Préalpes est au contact de la zone némorale-nord et les Alpes sud-occidentales, où au-dessous d'un collinéen appelé ici supraméditeranéen se développe un étage méditerranéen, du moins sur la bordure provençale.

L'étage montagnard voit apparaître les hêtraies, qui beaucoup plus au nord, forment le climax de plaine, en Normandie ou en Lorraine par exemple. Au-dessus, l'étage subalpin des Préalpes est dominé par l'Epicéa, comme dans

l'Europe boréale. L'axe intra-alpin héberge une végétation spéciale, où les formations xériques des vallées internes et les Conifères subalpins (Mélèze et Cembro) sont presque uniques en Europe.

Au total, tout l'ensemble allant du **Montagnard au Nival** représente une immense **enclave extra-zonale** : si l'on peut considérer que le couvert végétal du Collinéen et du Submontagnard n'est qu'une forme de la végétation planitiaire périphérique, en revanche il n'est pas possible d'admettre que celui de la moyenne et haute montagne n'est que la forme d'altitude de la végétation zonale.

L'histoire complexe du peuplement de la chaîne, tant en ce qui concerne l'origine de sa flore (fig. 8) que la mise en place post-glaciaire des grands écosystèmes (fig. 9) souligne ce caractère extrazonal, qui est évident aussi dans la plupart des grandes chaînes et sur lequel nous reviendrons dans la dernière partie de cette étude.

1.5.6 Le caractère relatif des notions d'étage et de modèle d'étagement sera discuté plus loin, en 10.2, dans les conclusions générales (page 98 - 99).

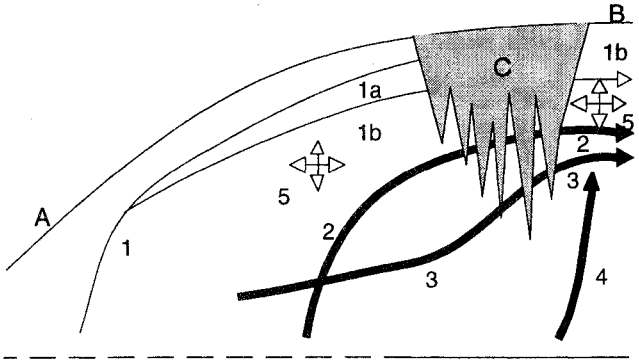


Figure 8 – Représentation schématique des origines de la flore des Alpes. L'échelle des temps (à la partie inférieure) est dilatée dans les époques récentes. AB, surrection de la chaîne, commencée au tertiaire, se poursuivant ensuite au ralenti. C, glaciations quaternaires; l'avant-dernière, celle de Riss, a été la plus intense. 1, flore dite arcto-tertiaire, différenciée à partir de la flore de plaine, subtropicale à l'époque; peuplant d'abord les premiers reliefs, puis la haute altitude, mais plus tard en grande partie détruite lors des glaciations (1a) et ne persistant actuellement que par quelques espèces (1b). 2, flore de montagne différenciée à partir de la flore tempérée de l'Europe dans la dernière partie du tertiaire. 3, contingent provenant des migrations à partir d'autres montagnes : chaînes méditerranéennes, chaînes asiatiques, mais aussi échanges entre les chaînes européennes (Pyrénées, Carpates). 4, montée des espèces artico-alpines pendant les phases interglaciaires ou à la fin des glaciations. 5, création d'espèces par évolution *in situ*, à toutes époques.

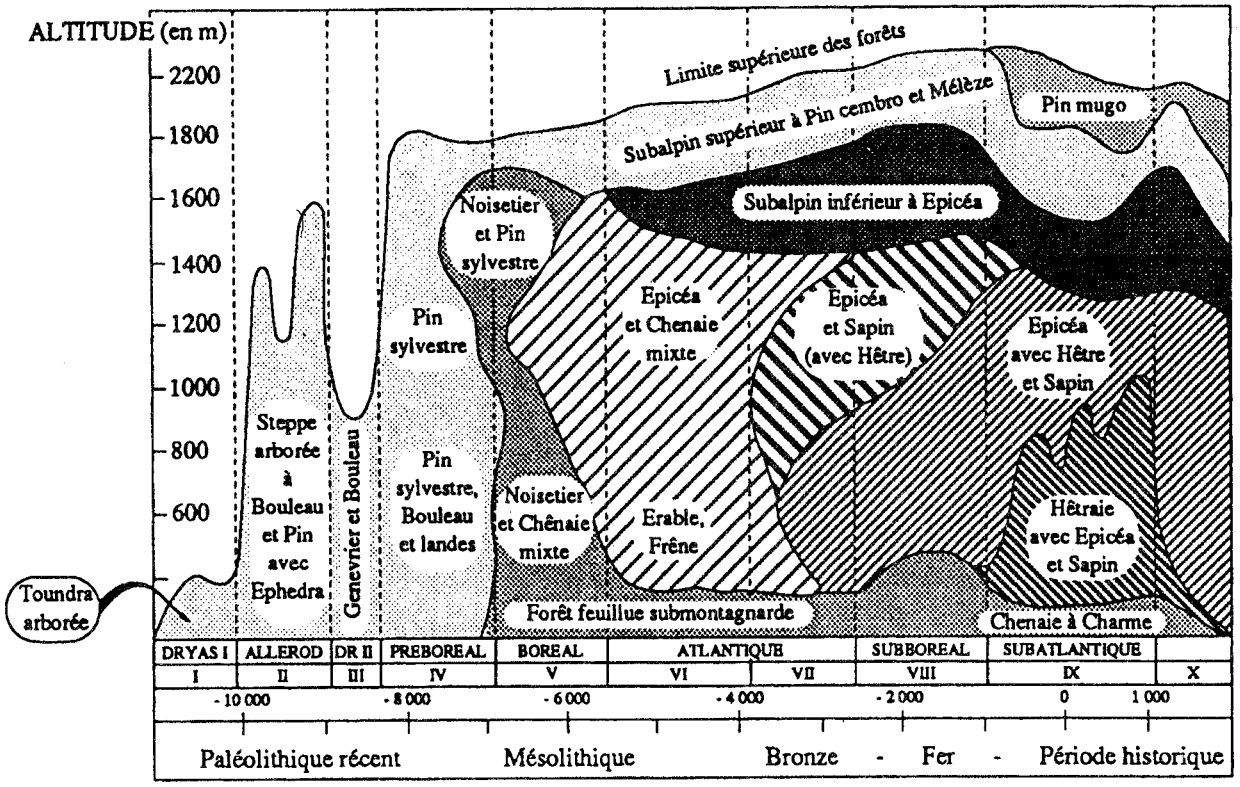


Figure 9 - Histoire post-glaciaire de la végétation forestière dans les Alpes nord-orientales et mise en place des actuels étages de végétation (d'après Mayer, 1966).
Les limites d'étages ont atteint une limite maximum au Subboréal. Par la suite, la limite des forêts s'est abaissée de 400 m environ : cette régression est due pour moitié à la péjoration du climat et pour l'autre moitié à l'action anthropique qui a dégradé l'étage subalpin supérieur et conduit au remplacement des forêts proprement dites par les pâturages et les brousses de Pin mugo. De même, l'étage montagnard supérieur avec Sapins et Hêtres a perdu du terrain à sa limite supérieure au profit de l'étage subalpin inférieur à Epicéa.

2 – L'ESPACE GÉOBIOLOGIQUE ALPIN : PREMIÈRE NOTION D'OROSYSTÈME

Malgré sa diversité et sa complexité, la végétation de la chaîne alpine est beaucoup mieux connue que celle des autres grands massifs. Sa position centrale en Europe et sa richesse floristique ont suscité un très grand nombre de travaux, surtout dans sa partie médiane. De plus, les Alpes ont été le berceau, ou du moins le banc d'essai, de plusieurs écoles phytogéographiques; enfin, plus récemment, elles ont fait l'objet d'une grande partie de l'effort accompli en cartographie de la végétation, entraînant une représentation des connaissances plus complète et plus équilibrée que dans les autres chaînes.

De sorte que le modèle alpin qui vient d'être exposé, reposant sur une description précise d'étages principaux (collinéen, montagnard, subalpin et alpin) et de leurs subdivisions, a rapidement dépassé le cadre de l'arc alpin proprement dit et s'est révélé applicable aux autres montagnes de l'Europe centrale et aux Pyrénées.

Ce n'était pas évident a priori, bien que la relative unité de la flore forestière européenne permît de penser que la même succession d'étages pourrait bien être étendue de proche en proche, d'une chaîne à l'autre, sous réserve de tenir compte de la correction altitudinale liée aux écarts de latitude.

2.1 Une étude comparative détaillée de la distribution altitudinale des groupements végétaux climaciques dans les Préalpes et dans les trois grandes chaînes à prédominance calcaire qui les entourent fait apparaître que les Préalpes nord-occidentales et l'ouest du Jura peuvent être considérés comme formant un même secteur phytogéographique, et que des affinités étroites existent aussi entre les Alpes ligures et l'Apennin septentrional et central d'une part, entre les Alpes juliennes et les Dinarides d'autre part (cf. fig.6).

Qui plus est, les relations entre toutes ces chaînes conduisent à la notion d'un modèle unique, dont l'étage montagnard est d'une remarquable uniformité et qui se sépare en deux sous-types si l'on fait intervenir la répartition des climax collinéens (*Carpinus* et *Ostrya*) et subalpins (*Pinus uncinata* et *Pinus mugo*). Du parallélisme entre Apennin et Dinarides et de leurs relations avec les Préalpes du sud peut se dégager le concept d'un ensemble montagnard péri-adriatique qui serait à l'origine de tout le complexe considéré ici (Ozenda 1979) (fig. 10).

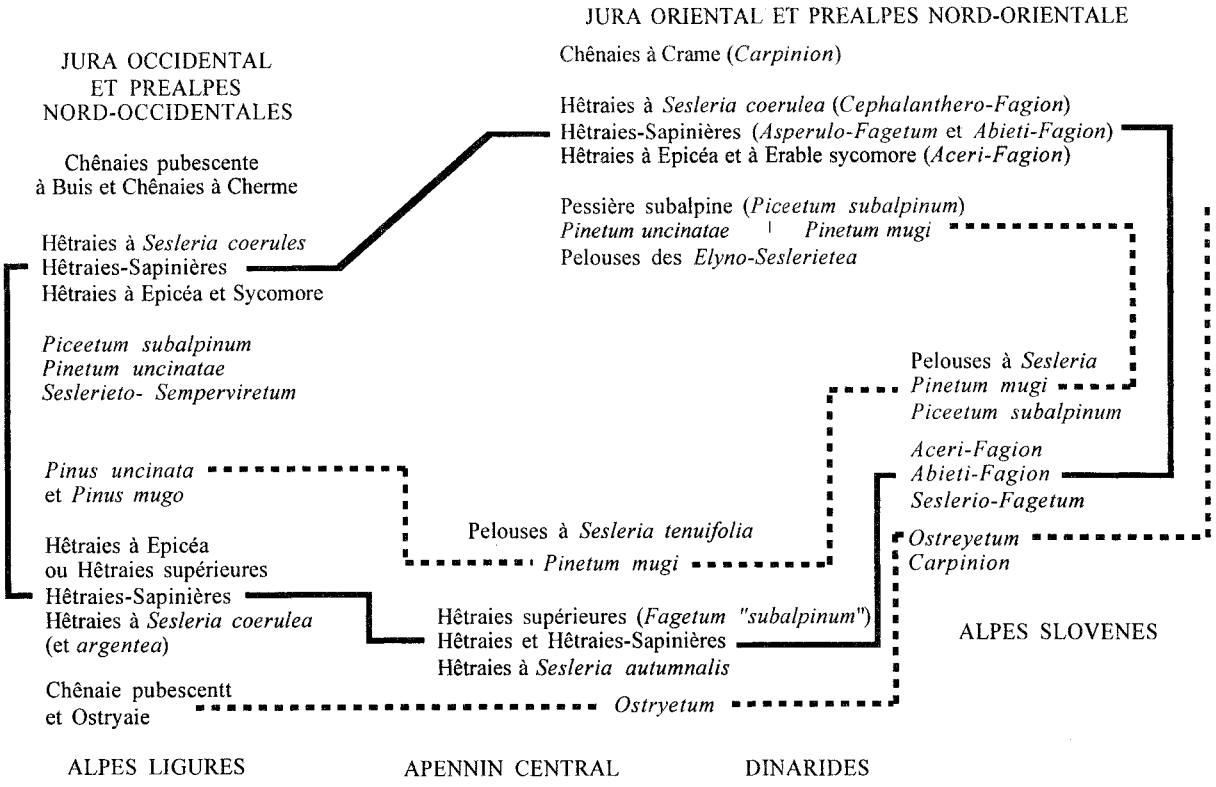


Figure 10 - Comparaison entre les étagements de végétation de l'ensemble des massifs considérés. Pour chaque massif, les étages et sous-étages dc végétation sont énumérés en allant du Collinéen, orienté vers la périphérie de la figure, au Subalpin orienté vers le centre de la figure. Les traits épais qui réunissent entre elles les Hêtraies-Sapinières de l'étage montagnard moyen schématisent l'unité de cet étage dans tout l'ensemble. Les tirets représentent la distribution de *Ostrya carpinifolia* et des *Sesleria* du groupe *argentea* et *autumnalis* dans l'étage collinéen, et celle du *Pin mugo* dans l'étage subalpin; ils matérialisent la liaison entre l'ensemble des massifs d'un possible sous-système péri-adriatique (Apennin-Dinarides-Slovénie).

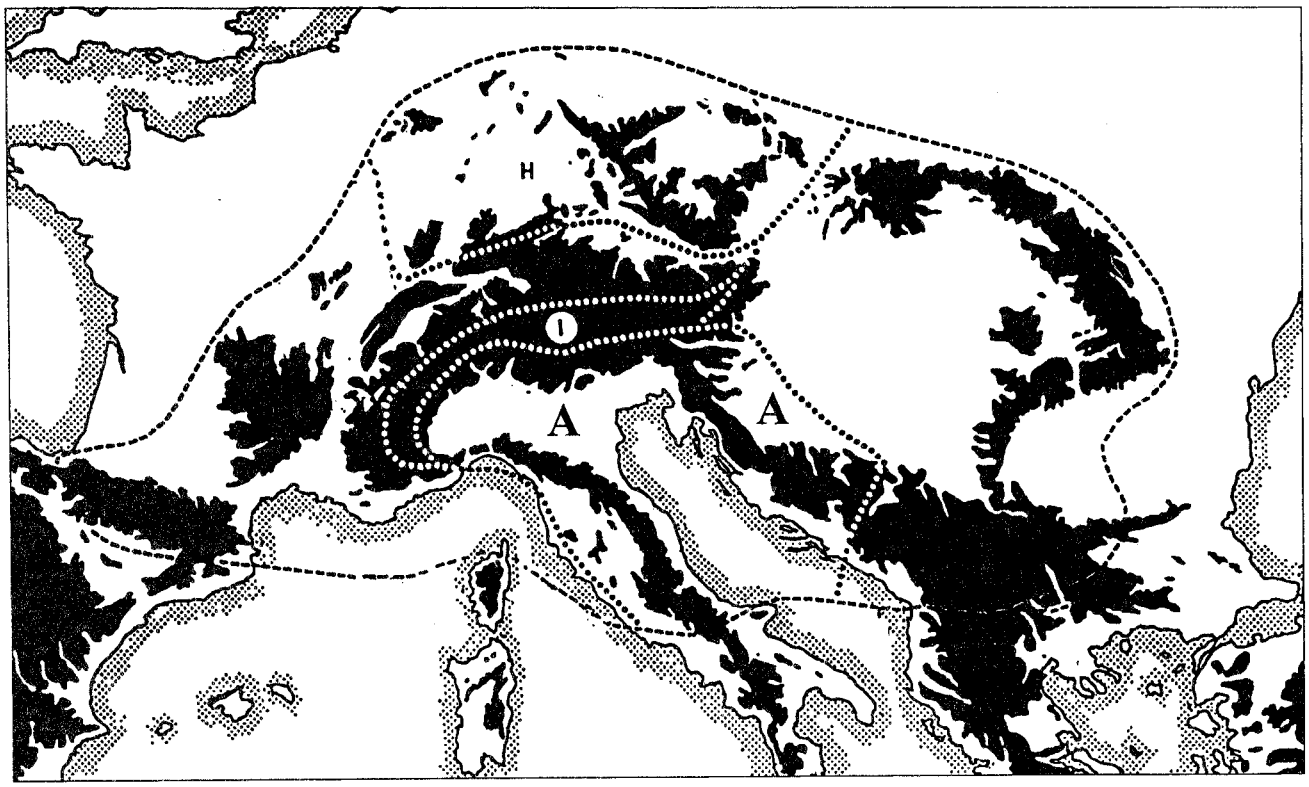


Figure 11 – Limites et subdivisions possibles de l'orosystème alpin. En noir, le territoire d'altitude supérieure à 500 mètres. I, axe intra-alpin et H, arc hercynien, constituent deux sous-systèmes bien individualisés. A, ensemble susceptible d'être considéré comme un sous-système périadriatique (voir figure précédente). D'autrs regroupements seraient à étudier : Jura et Préalpes du nord; Pyrénées, Sud du Massif Central et Alpes de Provence; Dinarides, Macédoine, Rila et Pirin.

2.2 Les travaux sur la végétation des Pyrénées centrales de Gruber et de Rivas-Martinez, ainsi que la cartographie à 1/200 000 par Gaussen et coll. et la synthèse de Dupias ont confirmé le parallélisme avec les Alpes occidentales, à tous les niveaux, ce qui n'était pas surprenant (voir ci-dessus, 1.2). L'affinité est particulièrement marquée dans l'étage alpin.

C'est ici l'occasion de dénoncer à nouveau avec vigueur l'erreur, tenace chez les auteurs d'Europe centrale, qui consiste à vouloir faire des Pyrénées (et parfois même du haut massif des Alpes maritimes) des montagnes méditerranéennes. Cela pourrait s'entendre à la rigueur pour le sud du versant espagnol, encore qu'il faille distinguer entre méditerranéen et continental; mais c'est hors de question pour la haute chaîne pyrénéenne et son versant français.

L'examen de la feuille Foix (Gaussen 1964) de la Carte de la végétation a fait apparaître l'existence dans le centre-est de la chaîne d'une zone interne xérique, comparable sinon aux vallées intra-alpines du moins aux "Alpes intermédiaires" (Ozenda 1981). Cette observation a un intérêt méthodologique : elle montre que la synthèse représentée par une carte de végétation à moyenne échelle peut révéler, après coup, par une sorte de télédétection, des structures que l'étude au sol n'avait pas décelées.

L'application aux Carpates a été plus laborieuse, mais a été ici encore facilitée par l'existence de documents cartographiques, surtout par la Carte de la végétation de la Slovaquie (Michalko *et al.* 1979), qui fait aussi apparaître une zone interne, assez limitée mais bien individualisée, entre les Hautes et les Basses Tatra.

2.3 Sur ces bases a été formulé le concept d'un "**Système alpin généralisé**" (Ozenda 1985 et 1987, chap. XIII) dont l'extension est représentée ici dans la fig. 11.

2.3.1 La cohérence de ce système ne repose pas uniquement sur l'uniformité du schéma de la succession des étages, mais aussi sur une profonde unité floristique et biocénotique dont seuls quelques exemples seront rappelés.

L'unité floristique est attestée notamment par l'aire de répartition de quelques grandes espèces forestières endémiques ou subendémiques du Système : le Sapin, et aussi le groupe *Pinus mugo - Pinus uncinata.* Parmi les arbustes structurant des biocénores importantes, les deux Rhododendrons, *Rhododendron ferrugineum* et *Rhododendron hirsutum, Alnus viridis.* Les herbacées endémiques sont légion; mais le plus intéressant est que l'endémisme (ou le subendémisme) au niveau du Système s'étend à des genres ou sections : *Soldanella, Cardamine* subgen. *Dentaria, Saxifraga* sect. *Aizoonia, Primula* subgen. *Auriculastrum, Gentiana* sect. *Cœlanthe* et *Ciminalis* (Ozenda 1995).

L'unité biocénotique apparaît dans l'étroite vicariance des grands groupes écologiques de hêtraies d'une chaîne à l'autre dans l'étage montagnard, et surtout par l'homogénéité de la végétation de l'étage alpin où la biodiversité ne dépasse guère le niveau de l'alliance (Ozenda & Borel 1994).

2.3.2 La délimitation du Système alpin pose le problème de cas-limites sur ses marges. Ils ont déjà été discutés ailleurs (Ozenda 1985 et 1987, chap. XI et XIII) et seront donc simplement cités ici.

L'arc hercynien, ceinturant la chaîne alpine du côté nord, depuis le quadrilatère de Bohême jusqu'à l'est du Massif central français, a été maintenu dans le Système, en raison d'affinités entre ses différentes parties et avec des Préalpes siliceuses (Carbiener, Hartmann, Braun-Blanquet 1930).

Du côté sud en revanche, ont été exclus :

– la chaîne Cantabrique,

– la Corse, l'Apennin du sud (et peut-être une partie de l'Apennin central), les montagnes de Grèce (cf. fig. 14) dont la végétation se rattache à l'étagement méditerranéen,

– la partie orientale de la Stara Planina bulgare.

2.3.3 Sur une subdivision en sous-ensembles

Il est tentant de chercher à subdiviser un ensemble aussi vaste que le Système alpin, qui comprend la majorité des montagnes de l'Europe et fait presque figure de sous-continent. On pourrait objecter que les subdivisions sont évidentes puisque chaque chaîne constitutive du système a son originalité propre. Il semble plus intéressant de reconsidérer cette subdivision sur des bases non plus seulement géographiques, mais réellement géobiologiques, en prenant en compte d'une part la diversité de la chaîne alpine et d'autre part les relations de ses diverses parties avec les autres chaînes. Ainsi apparaissent des regroupements qui peuvent être l'amorce de recherches ultérieures. La figure 11 et sa légende montre quelques-unes de ces possibilités, qui devraient générer d'ailleurs des sous-modèles.

T m	Etages de végétation		
	QUEZEL (1979)	OZENDA (1975)	RIVAS-MARTINEZ
-11 -10	Alti-méditerranéen	Alti-méditerranéen	Cryoro-méditerranéen
-9 -8 4 -7	Oro méditerranéen		
-6 -5 -4 8 -3	Montagnard-méditerranéen	Oro méditerranéen	Oro méditerranéen
-2 -1 12 0	Supra-méditerranéen	Supra-méditerranéen	Supra-méditerranéen
1 2 16 3	Meso-méditerranéen	Meso-méditerranéen	Meso-méditerranéen
4 5 6 7 8 9	Thermo-méditerranéen	Thermo-méditerranéen	Thermo-méditerranéen

Figure 12 - Etages de végétation dans le Bassin méditerranéen (*in* Rivas-Martinez, 1982). T, température moyenne annuelle; m, température moyenne du mois le plus froid

3 – LE SYSTÈME MÉDITERRANÉEN

La Méditerranée est presque partout, sauf dans son quart sud-est, bordée de montagnes importantes, et dans tout l'ensemble des régions soumises au climat méditerranéen le relief est fortement accidenté. Par suite, une division écologique d'un pays du Bassin méditerranéen se confond presque inévitablement avec la distinction d'étages fondée sur le gradient altitudinal de température et sur les différences d'humidité particulièrement importantes dans cette région.

3.1 Les travaux de Quezel et de ses collaborateurs sur l'ensemble du Bassin (on se reportera notamment à de nombreux volumes de la revue *Ecologia mediterranea*), ceux de Rivas-Martinez sur la Péninsule ibérique et mes propres observations dans les Alpes sud-occidentales, en Grèce et en Afrique du Nord, ont abouti d'une manière indépendante et presque simultanément à proposer des schémas d'étagement quasi-identiques (à des nuances de nomenclature près) et que résume la figure 12. Ce modèle a fait l'objet d'un consensus de tous les auteurs travaillant sur ces régions et a été adopté aussi dans les deux éditions (1979 et 1987) de la Carte de la Végétation des Etats Membres du Conseil de l'Europe.

Pour éviter des confusions dues aux simples divergences de terminologie et la greffe incorrecte de racines latines et grecques, je propose de reprendre le terme perméditerranéen que j'avais tout d'abord employé, d'utiliser médio — plutôt que mésoméditerranéen, de supprimer oro — qui a eu plusieurs sens, et d'adopter maintenant la nomenclature donnée dans la figure 13.

3.2 Les plus septentrionales des montagnes méditerranéennes sont situées sur la marge sud du Système alpin et en continuité avec lui. Les Pyrénées orientales et les Alpes maritimes, par exemple, sont sur cette limite : leurs étages inférieurs, jusqu'à une altitude que l'on peut fixer vers 1 200 mètres, sont méditerranéens; au-dessus, la végétation relève exclusivement, sauf quelques enclaves, du type alpin. Les deux étagements, alpin et méditerranéen, sont ici superposés et s'interpénètrent peu (cf. fig. 3).

Le passage de l'un à l'autre est au contraire très progressif tout au long de l'Apennin. Dans le nord de la chaîne on peut encore reconnaître un étagement de la végétation homologue de celui des chaînes alpines, auquel il se raccorde; mais en allant vers le sud on le voit se modifier progressivement par deux processus simultanés. D'une part la végétation méditerranéenne du littoral et des basses altitudes refoule vers le haut les étages de moyenne et haute montagne : ainsi les hêtraies, qui se situent approximativement entre 800 et 1 500 mètres dans les Alpes sud-occidentales, sont placées 300 mètres plus haut environ dans l'Apennin central et montent jusqu'à 2 000 mètres en Calabre et dans le nord de la Sicile. D'autre part, la composition des étages de montagne se modifie par introduction d'éléments méditerranéens : au sud de Rome les associations du *Fagion silvaticae* sont remplacées par des hêtraies méditerranéennes du *Geranio-Fagion,* en d'autres termes l'étage montagnard de type "alpin" passe progressivement à un étage monti-méditerranéen.

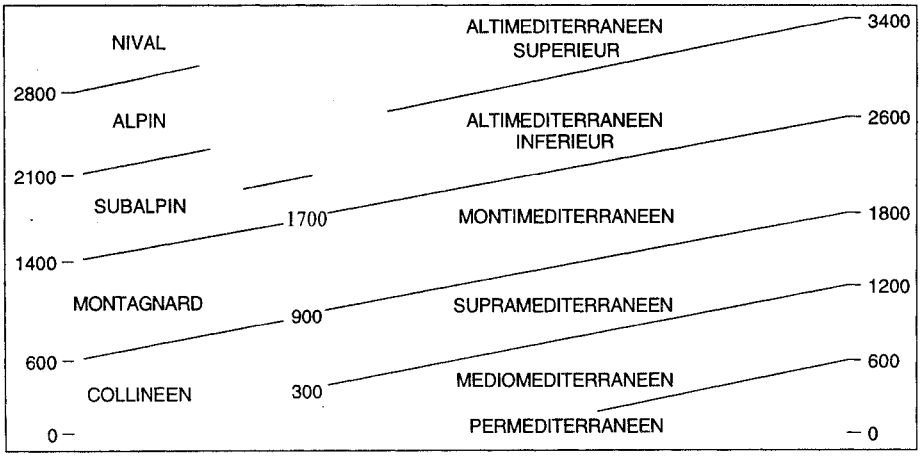


Figure 13 - Equivalence proposée entre les noms d'étages dans les Alpes (à gauche) et dans les montagnes méditerranéennes (à droite). Par suite de la translation due à la différence de latitude, la limite des étages s'élève progressivement en allant vers le Sud, ce que traduisent les traits obliques. Les chiffres représentent les limites moyennes d'étages : à gauche en Savoie, au centre en Haute Provence, à droite dans le Grand Atlas marocain.

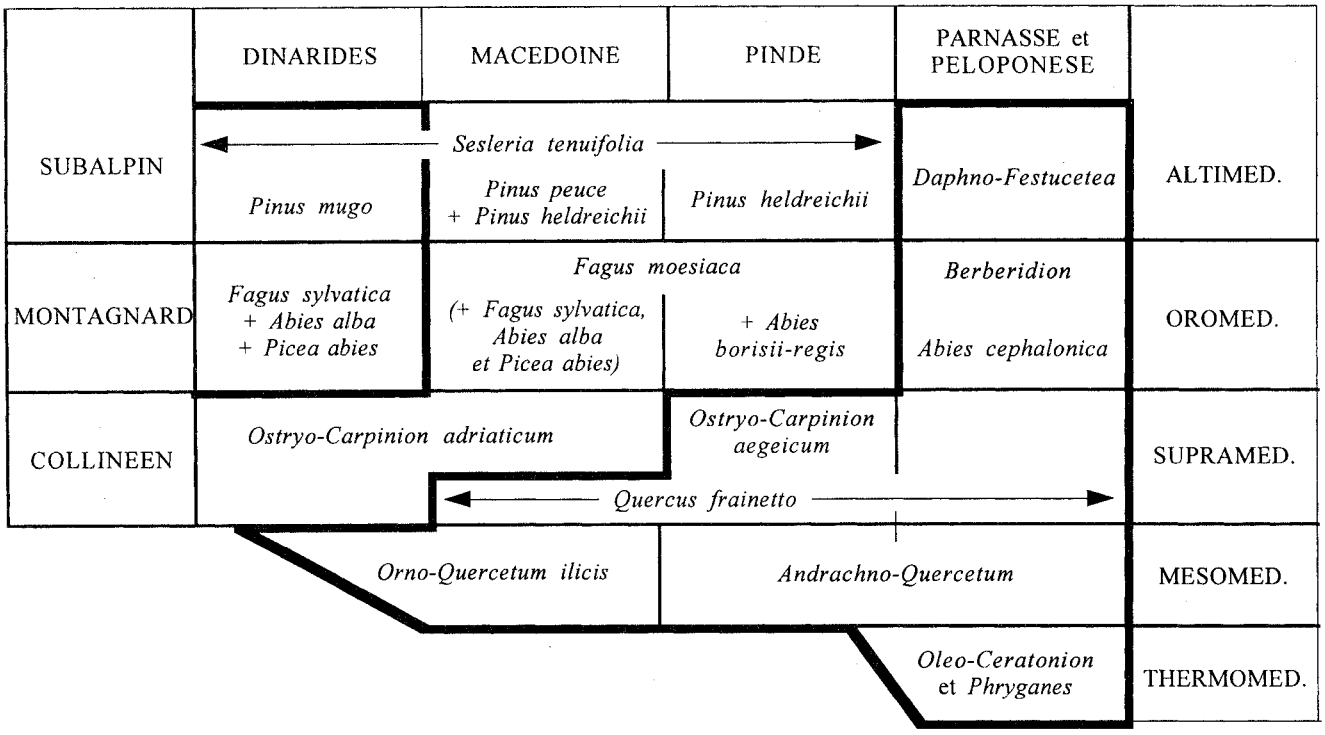
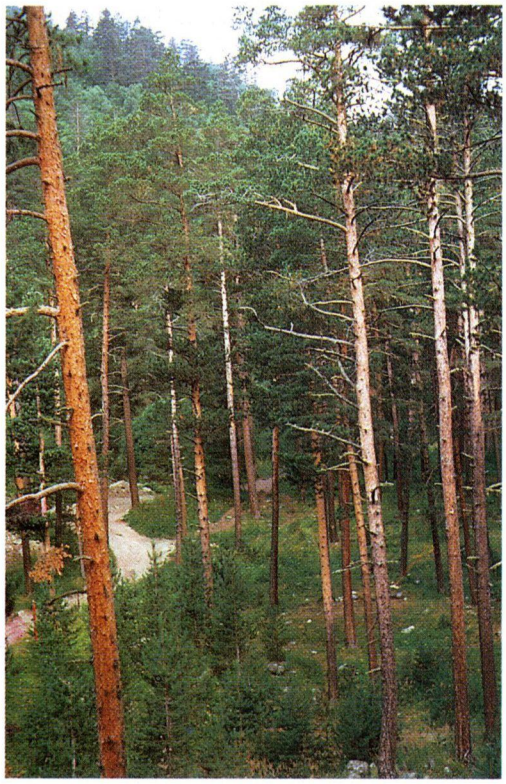


Figure 14 - Tableau des principales formations végetales dans les quatre secteurs de l'Ouest des Balkans. Les parties du tableau encadrées d'un trait épais représentent : à gauche, les formations de type médio-européen ; à droite, les formations méditerranéennes franches ; entre les deux cadres, les formations intermédiaires. On voit qu'à mesure que l'on se déplace vers le Sud (c'est-à-dire vers la droite du tableau), on assiste à l'apparition progressive des étages méditerranéens inférieurs et à la transformation progressive des étages collinéen, montagnard et subalpin en des formations méditerranéennes.

Planche I - 1 et 2, aspects de la forêt montagnarde au Caucase : 1, forêt dense de climat humide, sur le versant sud (Mer Noire) du Caucase occidental, au-dessus du lac Ritza, vers 1200 m; la forêt est composée dans le bas de *Fagus orientalis*, et plus haut *d'Abies nordmanniana* et *Picea orientalis*. 2, faciès sec des vallées internes, à *Pinus sossnovskii*, dans le bassin du Baksan. 3, limite supérieure de la forêt à Kongsvoll, dans le haut massif norvégien (ici 950 m, 62°N) : mosaïque entre les derniers bouleaux tortueux, formant le Krummholz, et les groupements alpins inférieurs dominés par le bouleau nain et les coussins blancs de *Cladonia* et *Alectoria*. 4, toundra de montagne, à *Betula nana* subsp. *rotundifolia*, dans l'étage alpin inférieur du massif de l'Atlaï (2550 m, 50°N). 5 et 6, étage forestier résiduel à *Pinus schrenkiana* sur le versant nord du Tien Chan oriental : il se situe entre la limite supérieure thermique, vers 2600 m, et la limite unférieure steppique, vers 1600 m. **(clichés P.Ozenda)**

1

3



2

4

5

6

Les deux mêmes processus (remontée altitudinale et "méditerranéisation") s'observent le long de la chaîne des Dinarides (fig. 14), ainsi que du nord au sud des montagnes espagnoles. De proche en proche, il a été possible de poursuivre l'analyse comparative jusqu'au sud de la Méditrranée (Maroc, Anatolie) et de généraliser un modèle méditerranéen, parallèle au modèle alpin, et applicable à l'ensemble des montagnes du Bassin (Ozenda 1975).

3.3 Au nord d'une ligne jalonnée sensiblement par Barcelone, Naples et Izmir, les étages supérieurs appartiennent encore, au moins partiellement, au type alpin : Catalogne, Cévennes, Apennin du nord et du centre, Grèce ("montagnes subméditerranéennes"). Au sud de cette ligne, la végétation est entièrement méditerranéenne, jusqu'aux sommets (montagnes du centre et du sud de l'Espagne, Atlas, Sicile, Crète, sud de l'Anatolie) : on pourrait appeler ces montagnes "eu-méditerranéenne". La distinction des étages y est souvent malaisée, lorsqu'ils convergent en steppes arides (Schiechtl & Stern 1963) : la validité de notre modèle peut être contestée dans ce cas (Walter & Breckle 1991), du moins faudrait-il définir et représenter un sous-modèle aride que caractériserait la présence des Cèdres, du Tetraclinis et de Genévriers.

3.4 Jusqu'où peut-on étendre un orosystème méditerranéen ?

3.4.1 La présence dans la moitié est de l'archipel canarien d'espèces et même de groupements d'affinité méditerranéenne est souvent soulignée. Elle ne paraît pas suffisante pour séparer ces îles de l'ensemble macaronésien.

3.4.2 Une végétation au moins "méditerranoïde" a été découverte et décrite dans la partie supérieure du Hoggar et du Tibesti (étage saharo-méditerranéen de Maire et de Monod). Malgré son intérêt, elle n'a que la valeur d'un enclave extrazonale limitée.

3.4.3 Des formations comportant des espèces méditerranéennes ou nettement affines ont été décrites loin vers l'est, dans le Zagros, l'Afghanistan (Freitag) et jusque dans l'Himalaya occidental (Meusel & Schubert). Faudrait-il séparer l'Atlas et la Taurus du Système méditerranéen et considérer un ensemble des "montagnes à Cèdres" qui s'étendrait du Maroc à l'ouest du Népal ?

3.5 En dépit de la masse considérable de données climatologiques concernant les pays méditerranéens, et le foisonnement des indices qu'elles ont alimentés, il ne semble pas qu'en ce qui concerne les montagnes, l'écologie des différents étages soit assez connue pour pouvoir être traitée ici.

4 – LE SYSTÈME PONTIQUE

L'exposé qui suit se propose de montrer :
1) que la végétation de la chaîne du Grand Caucase peut s'interpréter suivant un schéma parallèle au modèle alpin, malgré l'éloignement géographique;
2) que ce schéma peut être étendu aux chaînes entourant la Mer Noire en formant un ensemble géobiologique qui sera désigné comme Système pontique du fait de sa situation autour de cette mer.

4.1. Le Grand Caucase

4.4.1 Relief et climat

Le Grand Caucase est une chaîne rectiligne de 1 000 km de longueur, orientée WNW-ESE, entre 43° et 41°N c'est-à-dire sensiblement à la latitude des Pyrénées (fig. 15). La chaîne est climatiquement très dissymétrique dans le sens est-ouest (fig. 16). Sa partie occidentale qui borde la mer Noire est très arrosée (avec un maximum de plus de 2 mètres) par les vents qui en proviennent et qui la contournent d'ailleurs pour frapper aussi son versant nord. En allant vers l'est, le climat se dessèche progressivement, jusqu'à la terminaison orientale qui confine, dans la région de Bakou, aux semi-déserts bordant la Caspienne. Paradoxalement, la différence climatique entre les deux versants est beaucoup moins accusée, situation qui rappellerait plutôt les Alpes orientales que les Pyrénées.

4.1.2 La flore

Elle est très riche, couramment évaluée à 6 000 espèces vasculaires, dont plus d'un millier d'endémiques; toutefois ces évaluations paraissent ne pas concerner seulement la chaîne proprement dite, mais aussi inclure une partie des avant-pays. La composition systématique rappelle celle des Alpes; mais l'histoire de cette flore est assez différente. Le contingent arctico-alpin est relativement plus réduit, en dépit d'une glaciation quaternaire importante. En revanche les éléments tertiaires sont mieux conservés (12%); les espèces méditerranéennes ou du Moyen-Orient forment plus du tiers dans les étages inférieurs. L'endémisme est surtout marqué en altitude.

4.1.3 La végétation

On trouvera des descriptions synthétiques de la végétation du Caucase dans Stanioukovitch (1974 : 259-290, en russe), Walter (1974 : 366-410, en allemand), Belanovskaia *et al.* (1984 : 221-251, en français), et pour la climatologie des principales formations dans Grebenchtchikov (1974). Quelques éléments en sont reproduits dans les figures 17 et 18.

En raison de la grande dissymétrie climatique est-ouest, la végétation est très différente dans les deux moitiés de la chaîne.

4.1.3.1 C'est dans le Grand Caucase occidental et central que le parallèle avec les Alpes est net. A noter que les mêmes noms d'étage que dans les Alpes sont le plus souvent employés par les auteurs.

L'étage collinéen est dominé par les Chênes *(Quercus iberica)* et les Charmes *(Carpinus betulus, Carpinus orientalis),* avec localement le Châtaignier. Mais il est bordé le long du littoral de la mer Noire par une frange plus chaude, qui est appelée *colchidienne,* et que les auteurs

russes qualifient d'étage subtropical. La flore arborée contient des reliques tertiaires : *Zelkova crenata, Diospyros lotus, Pterocarya fraxinifolia.* Dans le sous-bois, lianes *(Hedera colchica, Clematis)* et arbustes à feuilles persistantes (Buis, Houx, *Prunus laurocerasus, Rhododendron ponticum* et *Rhododendron flavum*) atteignent des dimensions géantes. Le thé est cultivé en grand. La côte, abritée du côté du nord, bénéficie d'un effet d'espalier comme la côte de Crimée ou la Côte d'Azur.

L'analogie alpine est remarquable dans l'étage montagnard (Ozenda 1976). Il est caractérisé par des hêtraies, formées ici par *Fagus orientalis* qui, plus thermophile que le Hêtre d'Europe, est dominant dans la moitié inférieure de l'étage. La ceinture de Hêtre est relayée plus haut par la "forêt de conifères sombres" (photo 1), analogue à la Sapinière-Pessière alpine, mais ici à base d'*Abies nordmanniana* et de *Picea orientalis.* La flore arbustive est également vicariante de celle des Alpes (*Sorbus caucasigena, Lonicera caucasica),* mais la flore herbacée ne dépayse pas le botaniste alpin : *Oxalis acetosella, Galium odoratum, Senecio fuchsii, Milium effusum,* et les mêmes *Dryopteris* et *Athyrium.*

La partie supérieure des vallées du Kuban, de ses affluents, et de celle du Baksan représentent une zone interne qui rappelle l'axe intra-alpin : le Hêtre manque, les "Conifères sombres" se raréfient et sont remplacés par *Pinus sossnovskii* (= *Pinus hamata*) (photo 2). Des landes à Genévrier sabine, des pelouses xérophiles créent par places un paysage steppique.

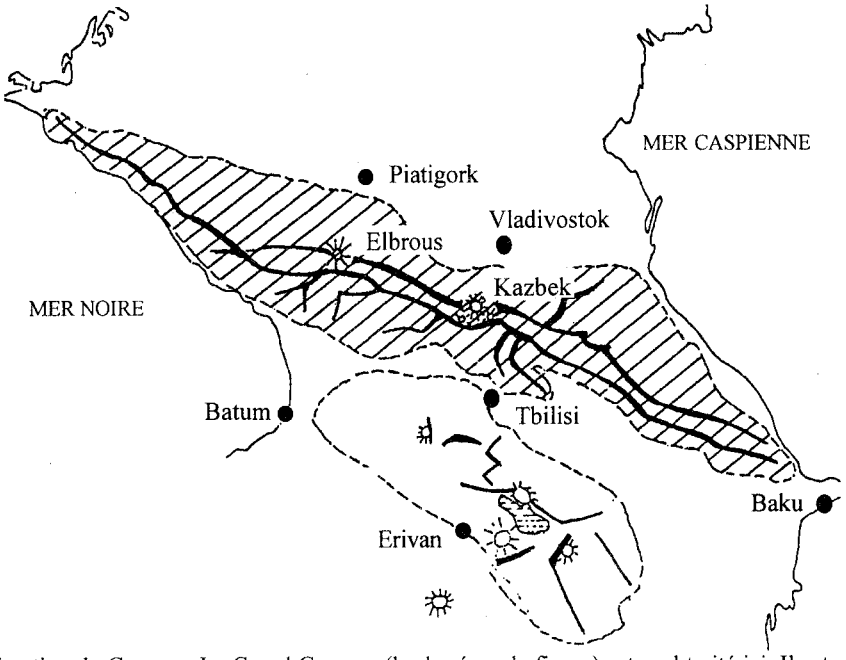


Figure 15 - Schéma de situation du Caucase. Le Grand Caucase (hachuré sur la figure) est seul traité ici. Il est partagé entre la Russie (partie occidentale et versant nord de la partie centrale), la Géorgie (versant sud de la partie centrale) et l'Azerbaïdjan (extrémité orientale). Le Petit Caucase (au sud, contour également en tirets) est moins étendu et moins élevé; il est situé essentiellement en Arménie.

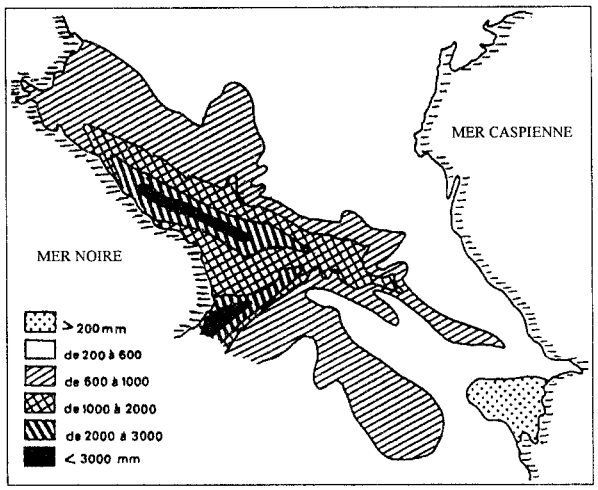


Figure 16 - Précipitations annuelles dans le caucase. Dissymétrie considérable entre l'ouest, très arrosé, soumis au climat pontique, et l'est steppique (d'après diverses sources, simplifié)

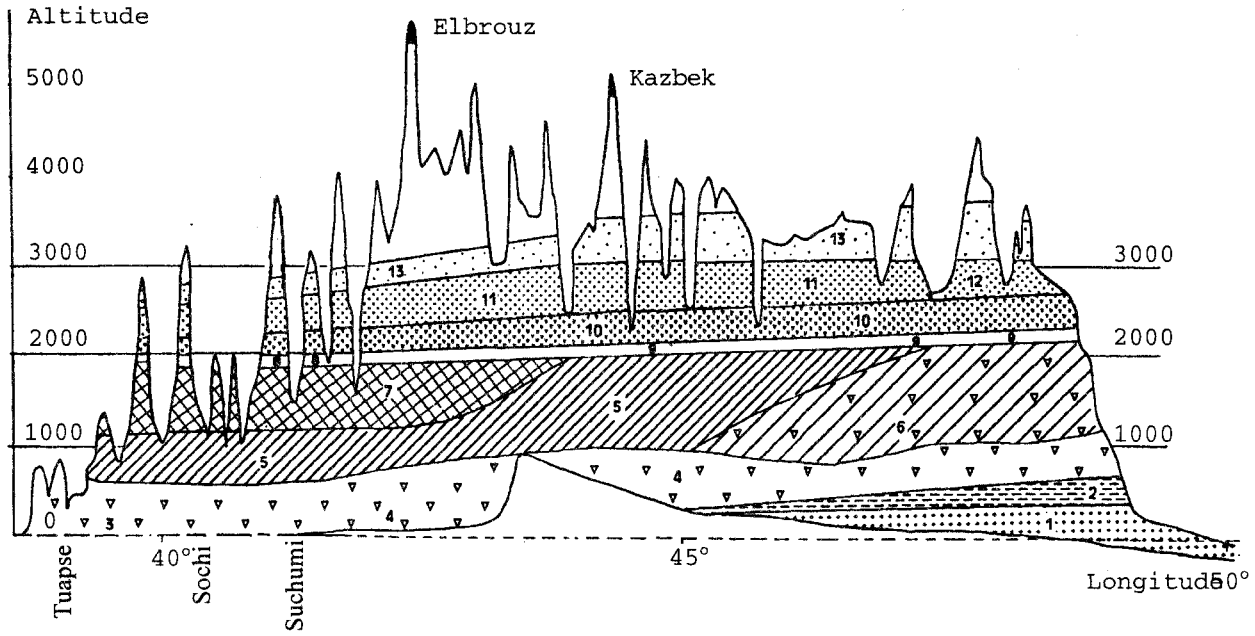


Figure 17 - Etagement de la végétation sur le versant sud du Grand Caucase (d'après Stanioukovitch, modifié; le profil des reliefs a été légèrement simplifié). 1, Steppes désertiques de l'Azerbaïdjan oriental, en bordure de la Caspienne; 2, steppes; 3 et 4, étage collinéen des chênaies : 3, à *Quercus* sp. plur.; 4, à *Quercus iberica*. 5 à 7, étage montagnard; 5, mésophile à *Fagus orientalis*; 6, xérophile à *Fagus* et *Quercus*; 7, hygrophile à *Abies nordmaniann* et *Picea orientalis* ("forêt de Conifères sombres" des auteurs russes) dans le montagnard supérieur sur le versant de la Mer Noire. 8 à 10, étage subalpin; 8, subalpin inférieur à *Betula*; 9, subalpin inférieur à *Quercus macranthera*; 10, subalpin moyen et supérieur à *Rhododendron caucasicum*. 11, étage alpin; 12, alpin oriental xérique. 13, étage nival.

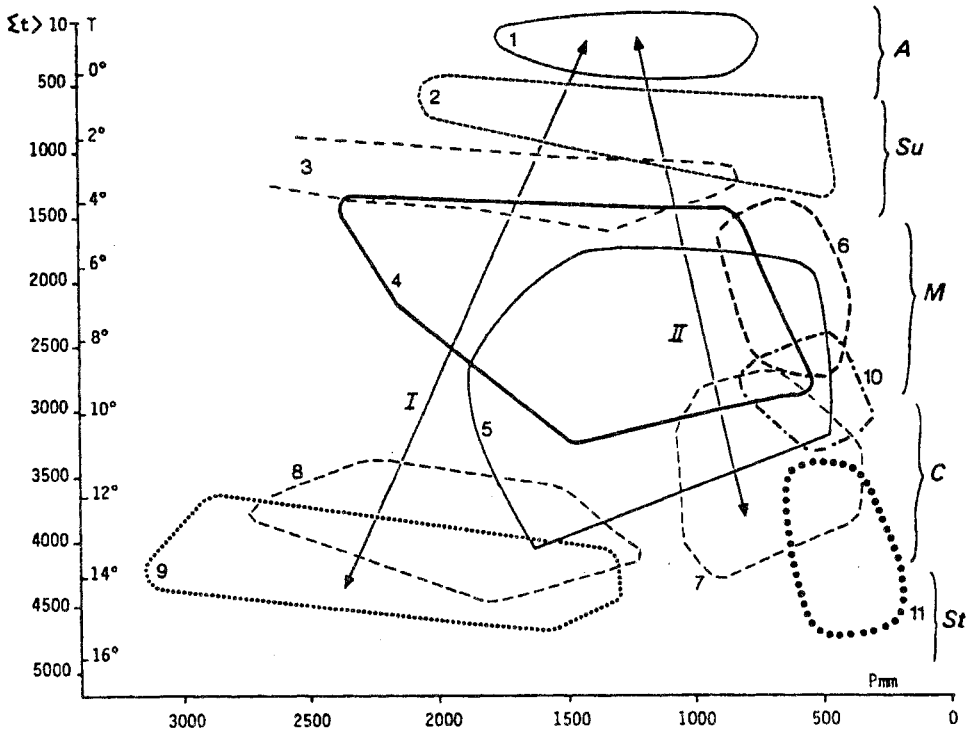


Figure 18 - Aires climatiques des principales formations végétales zonales du Caucase: température moyenne annuelle, T; somme des moyennes journalières dépassant 10° St; précipitations annuelles en millimètres Pmm (d'après Grebenchtchikov 1974 modifié). Le diagramme a été établi d'après 200 stations météorologiques environ. 1, Etage alpin. 2, Subalpin (prairies et landes à Rhododendron). 3, Landes subalpines à Bouleaux. 4, Forêt de Conifères à Sapin (*Abies nordmanniana*) et Epicéa (*Picea orientalis*). 5, Hêtraies de *Fagus orientalis*. 6, Forêt montagnarde sèche à Pin sylvestre et bouleau (zone intra-caucasienne). 7, Chênaies à charme. 8, Hêtraies à Charme submontagnarde. 9, Forêts de Colchide. 10, Forêts montagnardes à Genévriers (*Juniperus polycarpos* et *Juniperus foetidissima*). 11, Formations arides à Genévriers et Pistachier. Les flèches I et II schématisent la succession altitudinale de type humide (Caucase occidental, I) et de type sec (Caucase central et oriental, II).

L'étage subalpin est dominé par des brousses de *Betula litvinovii* et d'autres *Betula* plus ou moins arbustifs (ceinture des "Bouleaux rabougris"). Pas de conifères, à la différence des chaînes alpines. *Pinus sossnovskii* remonte dans la base de l'étage, mais sur un sous-bois alors typiquement subalpin, à *Rhododendron caucasicum;* cette formation pourrait être comparée au sous-étage de la pessière subalpine des Alpes. L'étage subalpin du Caucase est en outre caractérisé par un développement exubérant des mégaphorbiaies, dans lesquelles dominent des espèces endémiques de *Delphinium, Aconitum, Heracleum, Cephalaria,* entre autres.

Dans l'étage alpin, l'analogie avec les Alpes ou les Pyrénées s'accentue : pelouses silicicoles à *Carex tristis,* calcicoles à *Carex meinschausiana,* vicariants apparents de nos *Carex curvula* et *Carex sempervirens;* pierriers humides à *Epilobium.* Mais les Saules nains manquent, et apparemment aussi les groupements de combes à neige.

Les limites d'étage se situent en moyenne un peu plus haut que les limites homologues des Alpes : 300 m environ.

4.1.3.2 Dans la moitié orientale de la chaîne, tous les étages accusent un caractère plus sec. Le collinéen devient progressivement steppique, mais une formation à *Quercus iberica* et *Carpinus caucasica* se prolonge assez loin vers l'est. Les forêts montagnardes se limitent aux hêtraies. Dans le subalpin les Bouleaux se raréfient mais un Chêne apparaît, *Quercus macranthera.*

4.2 Les fondements d'un Système pontique

4.2.1 Les arguments chorologiques

L'aire de grandes espèces forestières caucasiennes, et notamment de celles qui forment la ceinture montagnarde, déborde sur les chaînes nord-anatoliennes (appelées souvent chaînes pontiques). C'est le cas du Sapin, de l'Epicéa et de plusieurs Rhododendrons (fig. 19A), et de *Fagus orientalis* qui s'étend beaucoup plus loin, à l'ouest en Crimée et jusqu'en Thrace, à l'Est dans la chaîne iranienne de l'Albourz (fig. 19B).

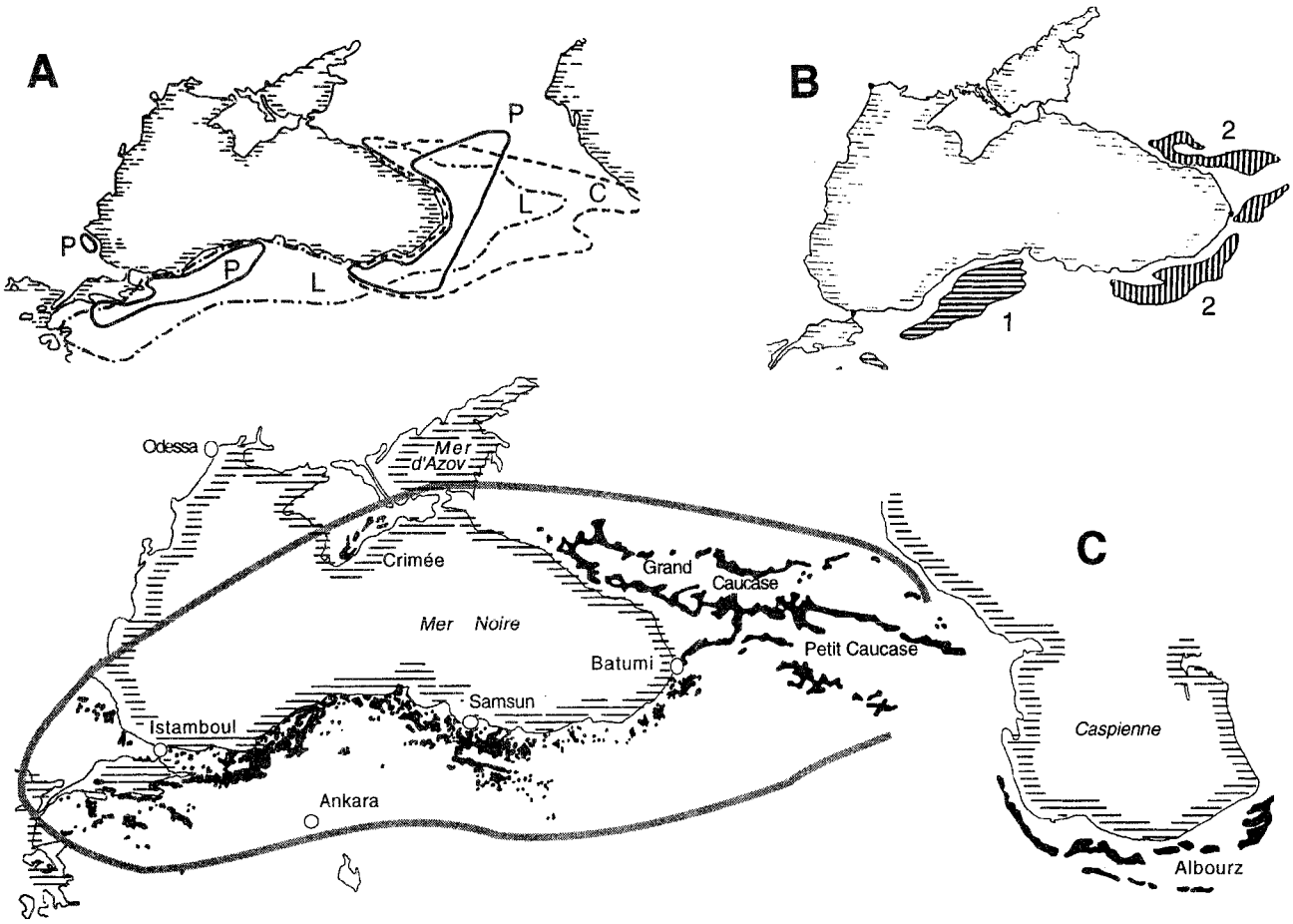


Figure 19 - A : aires des Rhododendrons de la région pontique : P, *Rhododendron ponticum* subsp. *ponticum* (deux autres aires, plus réduites, se trouvent dans le sud-est de l'Anatolie et le sud de la Biélorussie); L. *Rhododendron luteum*; C, *Rhododendron caucasicum.* B : aire des Sapins pontiques : 1, *Abies bornmuelleriana*; 2, *Abies nordmanniana* (*Picea orientalis* occupe sensiblement la même aire). C : aire de *Fagus orientalis* (taches noires) et délimitation du Système pontique (l'interruption du contour à droite traduit l'incertitude concernant l'appartenance du Caucase oriental à ce Système). A et B en partie d'après Mayer & Aksoy; C composé d'après diverses sources.

4.2.2 Les affinités biocénotiques

L'étagement caucasien occidental (Collinéen à faciès colchidien, Montagnard inférieur à Hêtre, Montagnard supérieur à Sapin et Epicéa, Subalpin asylvatique) s'étend sur une partie des chaînes nord-anatoliennes (Quezel *et al.* 1980) et apparaît clairement aussi dans les cartes de végétation et dans leur typologie (Quezel & Barbero 1985; Noirfalise 1987). Toutefois il s'estompe d'est en ouest (fig. 20); de plus il est limité à une bande d'une centaine de km de largeur bordant la Mer Noire, et cède immédiatement au sud la place à un complexe subméditerranéen aride, puis steppique à Pin sylvestre, situation qui n'est pas sans rappeler une coupe nord-sud de la chaîne pyrénéenne. Il n'est pas possible, en l'absence de données précises sur l'étage alpin des chaînes pontiques d'Anatolie, de dire si cet étage est affine de l'étage alpin du Caucase, lequel présente, on l'a vu, une structure assez comparable à celui des Alpes.

4.2.3 Les limites du Système

Vers l'ouest, *Fagus orientalis* atteint les reliefs nord-occidentaux de l'Anatolie comme l'Ulu Dag (où l'accompagne *Abies bornmuelleriana*), et même en Europe la petite chaîne balkanique Istranka Daglari ainsi que la Crimée (où il est représenté par la sous-espèce endémique *Fagus taurica*).

Au sud, la partie occidentale du Petit Caucase semble aussi devoir entrer dans ce cadre.

Plus loin vers l'est, la chaîne de l'Albourz doit en revanche être exclue. Certes, elle comporte aussi un étage montagnard à *Fagus orientalis,* surmontant un Collinéen dans lequel de nombreux ligneux thermo-hygrophiles (*Quercus iberica, Castanea vesca* spontané, des arcto-tertiaires) sont communs avec l'étage colchidien, et le terme région hyrcanienne est souvent appliqué (cf. Walter 1974) à la fois à l'Albourz et au Caucase colchidien. Mais la structure de sa végétation paraît relever d'un tout autre modèle (Frey *et al*, Lovric & Rac, Klein.), affine de celui des chaînes afghanes.

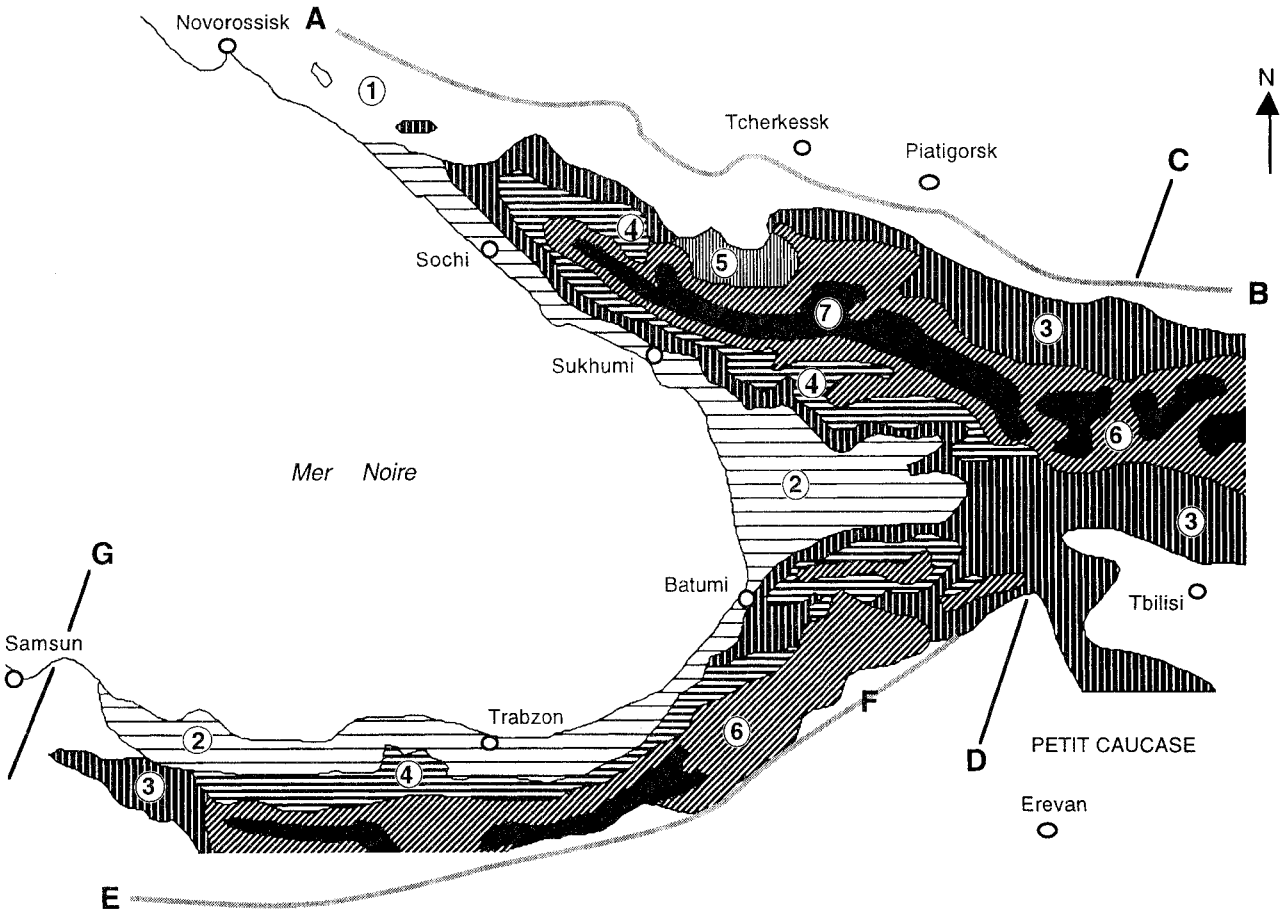


Figure 20 – Etages de végétation dans le Caucase occidental et la partie orientale des chaînes d'Anatolie du nord.
AB, limite sud des steppes, et steppes arborées, de l'avant-pays russe.
CD, limite du Caucase occidental.
EF, limite nord des steppes centre-anatoliennes.
G, limite ouest des chaînes anatoliennes orientales.
1, étage collinéen à Chêne *(Quercus petraea)* et Charme *(Carpinus betulus)*. 2, étage colchidien à Châtaignier, Chênes, Zelkova, et plaines littorales. 3, étage montagnard inférieur à *Fagus orientalis*. 4, étage montagnard supérieur à "Conifères sombres" : *Picea orientalis* et *Abies nordmanniana*. 5, faciès interne à Pin du haut bassin du Kuban. 6, étage subalpin. 7 (en noir), étage alpin.

5 – LE SYSTÈME BORÉO-ATLANTIQUE (ou CALÉDONIEN)

5.1 Il s'agit des montagnes du nord de l'Europe, qui sont situées en partie dans la zone boréale, en partie dans la zone subarctique.

Avec ce groupe nous abordons des situations dans lesquelles le modèle d'étagement alpin ne peut s'appliquer tel quel, mais peut être remplacé par un modèle qui en dérive. Ce sera le cas également plus loin pour les chaînes de Sibérie, qui occupent la même position par rapport aux grandes zones géographiques. Dans les deux cas, la végétation climacique de l'avant-pays planitiaire est la grande forêt boréale, qui par sa composition comme par sa température est comparable à la ceinture subalpine des chaînes de l'Europe centrale. Dans ces conditions, où faut-il faire commencer la montagne, sinon dès le niveau de la plaine ?

5.2 Le centre du groupe nord-européen, et la partie de loin la plus importante, est la chaîne scandinave ou **Scandes**.

Elle s'étend sur une différence de latitude de 13 degrés (58°N à 75°N), et sur plus de 1 400 km. Un abaissement relatif de son axe entre 63° et 65° sépare deux parties qui culminent respectivement à 2 468 m (haut massif norvégien) et à 2 250 m. Les grands traits de la végétation peuvent être résumés en considérant **trois gradients**.

Le premier, paradoxalement le plus faible malgré le grand étirement nord-sud de la chaîne, est la variation avec la latitude. La translation des limites d'étage est de l'ordre de 50 mètres seulement par degré de latitude, soit la moitié de la valeur habituelle dans les autres grandes chaînes. Cela est du à l'effet égalisateur du Gulf Stream, et d'ailleurs sur le versant atlantique les isothermes s'orientent en partie parallèlement à la côte. La timberline se situe vers 1 100 m dans le sud, et à 700 m sous le cercle polaire, 800 km plus au nord.

Le second gradient, plus marqué, est lié à la longitude et correspond à une différence entre le versant ouest, à climat océanique, recevant sur certains reliefs plus de 4 mètres de précipitations par an, et le versant est tourné vers le golfe de Botnie, continental et ne percevant que des moyennes de l'ordre de 500 mm. Sur le versant atlantique lui-même, la décroissance rapide de l'océanité climatique à partir de la côte est matérialisée par l'étude de la répartition de nombreuses espèces (Holten).

Le troisième gradient, le plus important, est l'étagement de la végétation avec l'altitude, résumé ci-après. Cet étagement peut être ramené à un modèle à quatre étages, qui seront énumérés ici de haut en bas (fig. 21).

5.3.1 Un **étage supérieur**, comparable sous certaines réserves à un étage alpin, occupe du fait de la morphologie tabulaire de la chaîne une surface bien plus grande que dans les Alpes. La flore en est relativement pauvre en raison de la latitude élevée, de l'isolement de la chaîne et de l'ampleur des glaciations passées : 240 espèces environ (Gyærevoll & Jorgensen) avec deux centres de diversification correspondant aux parties les plus élevées de la chaîne.

La biocénotique en a été minutieusement étudiée : on se reportera en particulier au vol. 50 (1965) de *Acta phytogeographica suecica*; une division en trois niveaux, décrite déjà par Vestergren en 1912, a été confirmée par de nombreux travaux échelonnés le long de la chaîne.

Une étude détaillée de cet étage alpin et de ses trois sous-étages a été faite par Dahl (1956) dans la région de Rondane, dans le haut massif norvégien. La limite supérieure du Bouleau tortueux se situe ici en moyenne à 1 100 m. Jusqu'à 1 450 m environ, le niveau alpin inférieur est caractérisé par

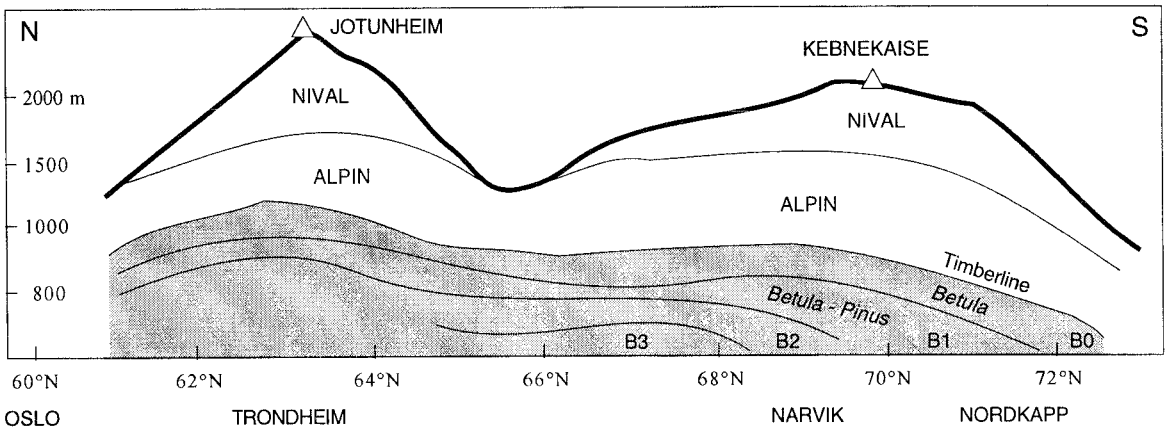


Figure 21 - Etagement dans la chaîne scandinave. La figure représente le versant Est (baltique). En grisé, la ceinture de *Betula tortuosa* et les étages forestiers.

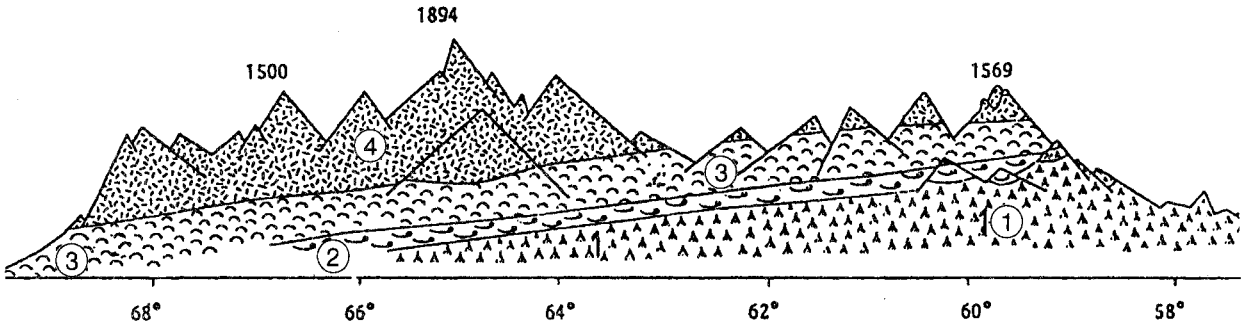


Figure 22 - Etagement de la végétation sur le versant Ouest de l'Oural. 1, forêt boréale de Conifères; 2, ceinture subarctique du Bouleau tortueux; 3, toundra (dans la partie la plus septentrionale) et étage alpin représenté par la toundra de montagne; 4, étage nival (d'après Gorchakovski).

la coexistence d'espèces alpines et de remontées subalpines, et par la dominance de buissons bas *(Vaccinium myrtillus, Arctostaphylos, Empetrum, Loiseleuria, Betula nana)* et de lichens fruticuleux dont *Cladonia alpestris.* Le niveau alpin moyen, difficile à délimiter, est caractérisé physionomiquement par la teinte brune de *Cetraria islandica* et des communautés à *Juncus trifidus;* une pelouse à *Carex bigelowii* est ici à son optimum. Le passage est graduel à un niveau alpin supérieur où l'instabilité des sols due à la solifluction entraîne la dissociation des groupements, le tapis végétal ne restant continu que dans les combes à neige *(Salicion herbaceae).* Ce sous-étage supérieur passe lui-même très progressivement à un Nival caractérisé par la dominance des Bryophytes et des Lichens et où *Ranunculus glacialis* reste, comme dans les Alpes, la Phanérogame qui s'élève le plus haut.

Un classement écologique succinct des groupements a été donné par Dahl (1956 : 258) et par Gyærevoll (1965 : 265). La durée de la couverture nivale est comme dans les Alpes un facteur écologique déterminant; et ce n'est pas un hasard si les quelques groupements similaires qui se retrouvent dans les Alpes sont ceux qui sont soumis à un enneigement minimum (landes à *Loiseleuria* et à *Empetrum*) ou au contraire de très longue durée (combes à neige). Mais la géomorphologie joue un rôle prédominant, en particulier le modelé périglaciaire, en raison du faible drainage entraînant une saturation des sols en eau.

Ce complexe est somme toute assez différent de l'étage alpin des Alpes et des Pyrénées et s'apparente davantage au type "toundra de montagne" qui forme aussi la végétation supraforestière de l'Oural et des chaînes sibériennes.

5.3.2 Une **ceinture continue de *Betula tortuosa***, d'une amplitude altitudinale d'une centaine de mètres, assimilable à une Kampfzone du Subalpin supérieur, mais ici encore sur une beaucoup plus vaste étendue de sorte que de nombreuses associations ont été distinguées (cf. Mayer 1984 : 29-33) et que nous pouvons l'assimiler à un étage entier (photo 3).

5.3.3 Une **couverture forestière**, remontée de la vaste forêt boréale d'Epicéa et de Pin sylvestre, et qui tient la place d'un Subalpin inférieur et moyen. Sur le **versant est** on peut reconnaître plus ou moins nettement les trois niveaux habituellement distingués dans cette formation (B1 à B3, fig. 21); les trois types de tourbières (les deux types subarctiques "palsa" et "aapa", et les hautes tourbières tempérées) se succèdent aussi du nord au sud. En raison de la forte déclivité du **versant ouest**, ces niveaux sont plus ou moins télescopés (Dahl *et al.* 1986); le Pin domine. Le haut massif norvégien comporte quelques bassins internes continentaux.

5.3.4 Dans le sud de la Péninsule apparaît, au pied de la chaîne, la ceinture boréo-némorale de **forêt mixte** Conifères-Feuillus, équivalent de la partie haute du montagnard des chaînes alpines.

5.4 On peut concevoir l'étagement de la végétation des Scandes comme équivalent de la partie supérieure d'un modèle alpin qui serait tronqué vers la moitié du Montagnard. Mais les différences sont importantes. Si la séquence des étages est analogue, leur amplitude altitudinale, la structure de leurs biocénoses et leur écologie ne sont pas les mêmes que dans les Alpes. Les relations sont en revanche étroites avec l'étagement des chaînes sibériennes qui va être examiné plus loin et avec lequel, malgré la barrière de l'Oural, le système calédonien est en quelque sorte en continuité.

5.5 Le modèle Scandes se retrouve, mais plus écourté, dans les montagnes subarctiques (autour de 68°N) de la **Carélie** et de la **presqu'île de Kola** (Monts Chibini, 1 300 m, Lovozero, Montchetoundra) : taïga d'Epicéa et Pin, ici planitiaire, surmontée entre 300 et 600 m par la ceinture de Bouleau tortueux et de Saules buissonnants, puis de la toundra à arbustes nains et enfin d'un Nival à lichens (Stanioukovitch, Walter 1974). Plus tronqué encore est l'étagement islandais, qui commence seulement avec la ceinture de Bouleau.

5.6 Le **versant européen de l'Oural** (fig. 22) peut entrer dans le même schéma, abstraction faite de la pénétration d'espèces orientales, comme *Picea obovata* (dont quelques stations atteignent la Scandinavie) et *Larix sibirica.* Les étages alpin et nival (Gorchakovski) sont très semblables à ceux des Scandes, mais aussi des chaînes sibériennes. Le versant oriental est très différent et sera mentionné plus loin, en 6.

5.7 Du côté sud, les **hauts massifs d'Ecosse** semblent eux aussi pouvoir être rattachés à un Orosystème nord-atlantique. A la présence de plusieurs dizaines d'espèces boréales ou arctico-alpines s'ajoutent des groupements affines de ceux des Scandes (Burnett, Rodwell). Une partie de ces espèces se retrouve encore dans les autres reliefs de Grande Bretagne (Lake District, Galles) et du nord de l'Irlande, mais sans les groupements "alpins". Rppelons aussi qu'une trentaine d'espèces d'altitude sont communes à ces montagnes et à l'étage supérieur des Appalaches.

5.8 La végétation d'altitude des Scandes et de l'Ecosse a été dénommée par Noirfalise (1987) **étage oro-calédonien**. Du fait de l'homogénéité géologique de ces montagnes et de l'Oural (plissement calédonien) l'ensemble biologique boréo-atlantique proposé ici pourrait être appelé Système calédonien. La figure 23 en résume le contour auquel a été rattachée l'Islande.

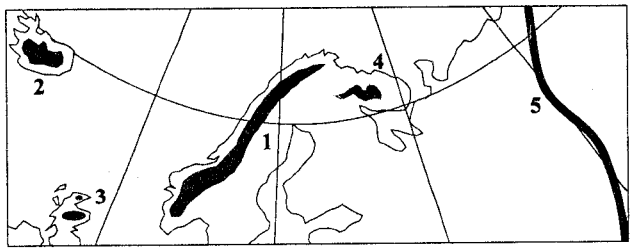


Figure 23 - Carte de situation du système boréo-atlantique. 1, chaîne scandinave; 2, Islande; 3, Ecosse; 4, montagnes de la presqu'ile de Kola; 5, Oural.

6 – L'ASIE SEPTENTRIONALE

6.1 Il s'agit ici de l'immense bande de massifs qui s'étend, de part et d'autre du cercle arctique, depuis l'Oural à travers le nord de la Sibérie jusqu'à l'Extrême-Orient russe, et qui se recourbe ensuite vers le sud-ouest en une diagonale se terminant par les groupes du Baïkal et de l'Altaï. Cette disposition apparaît sur la figure 24, où la position géographique des différents massifs est localisée par des taches noires correspondant à la haute montagne, et plus précisément à la végétation supra-forestière.

Dans la partie sibérienne, correspondant sensiblement aux deux-tiers supérieurs de la figure, les contours des formations végétales ont été schématisées d'après la plus récente carte (1990) de la végétation de l'URSS. La grande forêt boréale ou taïga, dont l'aire potentielle couvre presque complètement la Sibérie, peut être divisée en trois parties :

– à l'ouest (B1.de la carte) la "**taïga sombre**" caractérisée par l'Epicéa *(Picea obovata)* et le Sapin *(Abies sibirica)* accompagnés de *Pinus sibirica* (voisin de *Pinus cembra* des Alpes) et d'un Mélèze, *Larix sibirica* (incl. *Larix sukatchevii*). Du fait de l'immensité des marais et des tourbières dans cette partie du continent, la taïga n'y occupe que des surfaces relativement réduites;

– à l'est, la "**taïga claire**" (B2) représentée essentiellement par deux espèces voisines de Mélèze, *Larix gmelini* et *Larix cajanderi,* longtemps réunies sous le nom de *Larix dahurica.* La forêt couvre ici l'essentiel du terrain;

– autour de cette formation B2, la carte russe distingue une couronne de **taïgas de montagne** (en hachures serrées sur la figure) qui enveloppe les massifs et déborde à son extrémité sud-ouest dans la zone des steppes, autour du groupe Altaï-Sayans. Les caractères définissant ces taïgas de montagne par rapport aux taïgas de plaine ne sont pas explicités sur les cartes de végétation, et n'apparaissent pas non plus très clairement dans les descriptions que donne Walter (1974 : 90-104).

6.2 La végétation de l'ensemble de ces massifs présente, à défaut d'une réelle unité que l'on ne peut attendre sur un aussi vaste territoire, du moins des traits généraux que l'on peut résumer dans la distinction de **quatre étages**. Leur homogénéité décroissant de haut en bas, il est plus simple de les décrire dans l'ordre descendant.

On remarquera le parallélisme avec les quatre étages distingués dans les Scandes; ils sont d'ailleurs décrits dans le même ordre.

6.2.1 La toundra de montagne (photo 4)

Sa base se situe vers 400-500 m dans l'Oural du Nord, 600-800 m dans les massifs continentaux de l'est de la Sibérie, 2 000 m dans le sud (Sayans et Altaï).

Sa composition floristique et sa structure biocénotique sont analogues à ce qui s'observe dans la chaîne scandinave. Une description détaillée en a été donnée dans l'Oural par Gorchakovski, dans l'Altaï par Suslov, dans le nord et l'ouest de la Sibérie par divers auteurs, dont Walter (1974 : 42-51, sous le nom de Gebirgstundra). Elle comprend trois sous-étages analogues à ceux de l'Alpin scandinave.

Cette formation s'étend ainsi dans toutes les chaînes du nord de l'Eurasie, de l'Atlantique à l'Extrême-Orient, avec des différences minimes telles que la dominance dans le sous-étage inférieur de *Betula nana* dans l'ouest, de ses sous-espèces *exilis* dans l'est et *rotundifolia* dans le sud. Des espèces caractéristiques du subarctique se retrouvent constantes, des Scandes à l'Anadyr : *Cassiope tetragona, Diapensia lapponica, Salix polaris, Hierochloe alpina,* la distribution de cette dernière rappelant en outre, par son extension jusqu'à l'Altaï, le cas des arctico-alpines d'Europe (fig. 25).

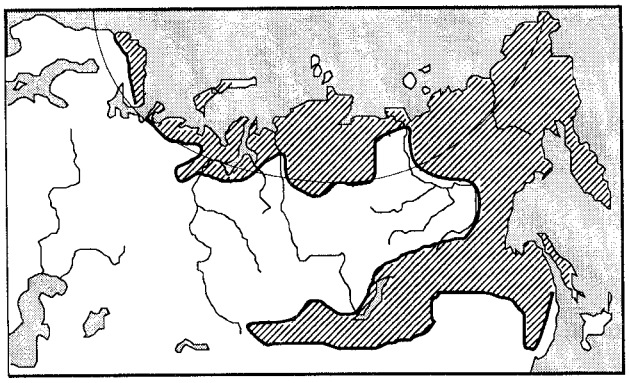


Figure 25 - Aire eurasiatique de *Hierochloe alpina.* Cette aire se prolonge en Amérique boréale.

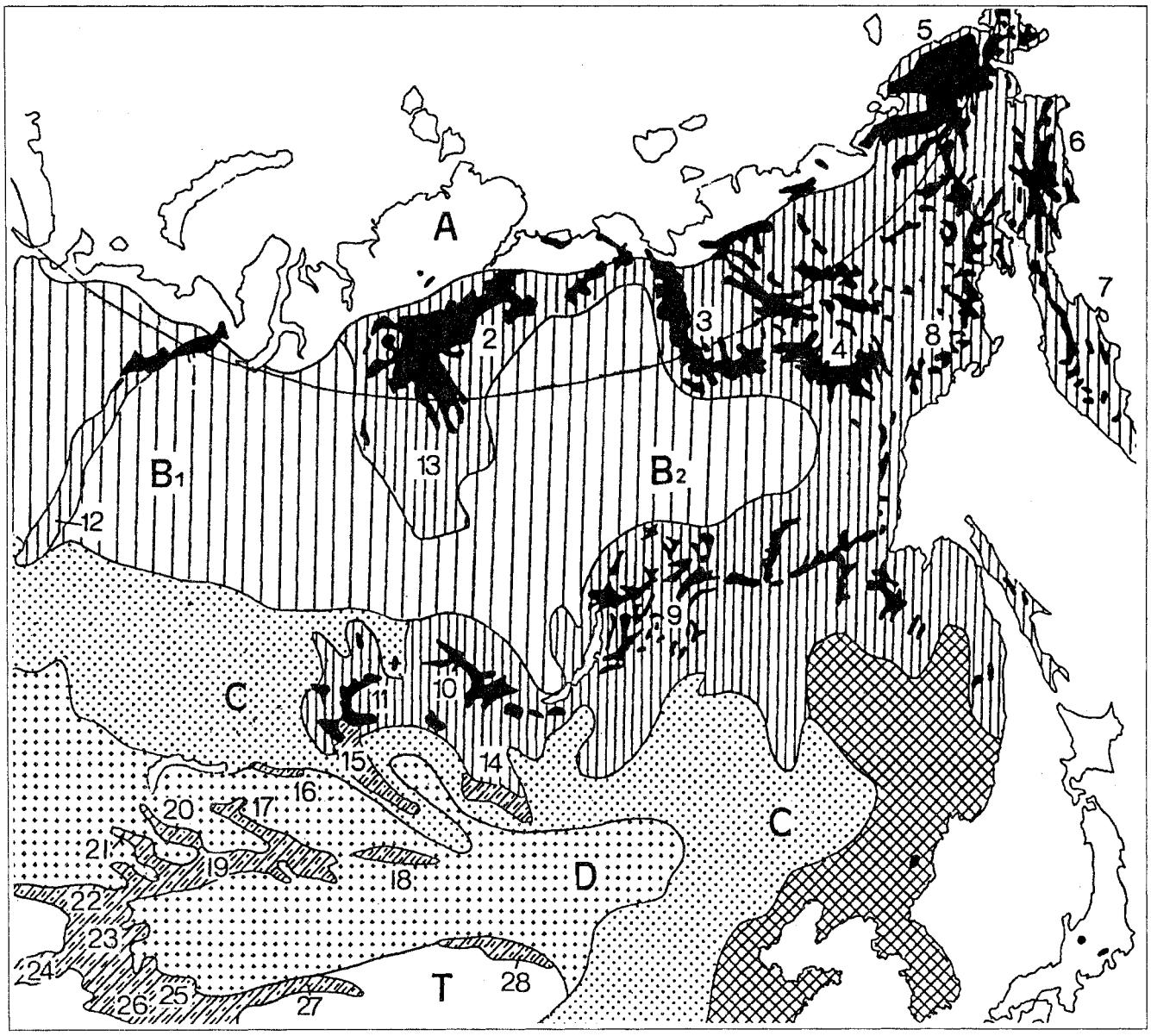


Figure 24 - Schéma biogéographique de l'Asie tempérée. En faisant abstraction des montagnes, l'Asie tempérée peut être divisée en quatre zones latitudinales :
A, arctique et subarctique; B, zone des taïgas (B1, taïga sombre à épicéa dominant; B2, taïga claire à mélèze); C, steppes; D, déserts " froids" centrasiatiques. En Sibérie, les montagnes sont situées d'une part dans le nord, de l'Oural au Kamtchatka, d'autre part le long d'une diagonale allant du nord-est à la région du lac Baïkal et à l'Altaï. La végétation d'altitude y est constituée par une "toundra de montagne", ici en noir. 1, Oural du nord; 2, massif du Putorana; 3, Monts de Verkoïansk; 4, Monts Tcherski; 5, Anadyr; 6, Monts de la Kolyma; 7, Kamtchatka; 8, Djougdjour; 9, chaînes du Baïkal; 10, Saians; 11, Altaï sibérien. Autour de ces reliefs s'étend une auréole de taïga de montagne (hachures serrées) : 12, Oural du centre et du sud; 13, plateau central sibérien; ensuite une grande plage de cette taïga recouvre presque tout le nord-est de la Sibérie et s'étend le long de la grande diagonale jusqu'à l'Altaï où elle forme une hernie dans la zone des steppes C. Les massifs septentrionaux du groupe Altaï (Alatau de Kusnetzk, Altaï sibérien 11 et Saians 10) se trouvent dans la hernie des taïgas de montagne mentionnée ci-dessus. Les massifs méridionaux (Altaï mongol 15 et de Gobi, Kangaï 14) sont dans la zone des steppes C pénétrant elle-même, à la faveur de ces reliefs, dans la zone désertique D. Plus au sud, un autre ensemble de chaînes porte une végétation très différente, constituée en altitude essentiellement par des steppes à *Kobresia* (en hachures obliques). 16, Tarbagataï; 17, chaîne djoungare; 18, Tien-chan oriental (en Turkestan chinois), (photos 5 et 6); 19,Tien-chan occidental; 20, Transili-Alatau; 21, Monts de Fergana; 22, Alaï; 23, Pamir. De celui-ci partent l'Indou-Kouch (24) et les grandes chaînes himalayo-tibétaines : 25, Karakoram; 26, Himalaya; 27, Kouen Loun; 28, Nan-chan. T, Tibet. En quadrillé, partie relevant de l'Asie des Moussons.

Les différences sensibles par rapport à l'étage alpin des Alpes, des Pyrénées et des chaînes semblables ont été analysées pour l'écologie par Walter (1974 : 42-49 et 330) et pour la composition et l'origine par Ozenda (1993 : 464-467).

6.2.2 La timberline

Elle est beaucoup plus diversifiée. Suivant les massifs elle peut être :

– formée simplement par l'appauvrissement, en taille et en densité, de la taïga de montagne : par exemple *Larix sibirica* dans le Putorana et le groupe Altaï, *Larix gmelini* et *Larix cajanderi* plus à l'est, *Pinus sibirica* dans l'Altaï;

– ou bien soulignée par une frange de bois prostrés comme le "Krummholz" des Alpes : *Betula tortuosa* dans l'Oural, *Betula ermanni* dans l'est, divers *Salix, Alnus fruticosa.* Un Pin couché, *Pinus pumila* à aiguilles par 5 comme chez *Pinus sibirica,* caractérise la limite supérieure des arbres dans les massifs orientaux, et jusqu'au Kamtchatka, à Sakhaline et dans le nord du Japon; il forme des brousses couchées comme le Pin mugo des Alpes.

Ce niveau correspondant à la partie supérieure des forêts et à leur limite est souvent désigné, de même que dans les Alpes orientales, comme l'étage subalpin. Par référence à notre modèle alpin nous le considérons comme équivalent du Subalpin supérieur seulement.

6.2.3 La taïga de montagne

Il en a déjà été question ci-dessus (cf. fig. 24). Elle est essentiellement constituée par les espèces de Mélèze se relayant d'Ouest en Est (fig. 26); dans l'Oural, les Monts du Baïkal et l'Altaï le Mélèze est accompagné d'autres Conifères. Les variations de continentalité suivant la longitude ont été décrites par Stanioukovitch. Cette taïga de montagne est une dépendance de la grande forêt boréale; elle peut être désignée comme la partie principale de l'étage subalpin.

6.2.4 L'étage inférieur

Il n'est représenté que dans les massifs du sud : Monts du Baïkal, et surtout groupe de l'Altaï (10 à 13, fig. 27) où il est partiellement constitué par des formations steppiques.

6.3 En définitive, il paraît admissible d'interpréter l'ensemble des chaînes sibériennes suivant un modèle très analogue à celui de la chaîne scandinave, mais seulement parallèle au modèle alpin, ou plus précisément à l'étagement des Alpes internes en raison du caractère continental et de la prédominance des Mélèzes et du Pin de Sibérie apparentés aux Conifères intra-alpins.

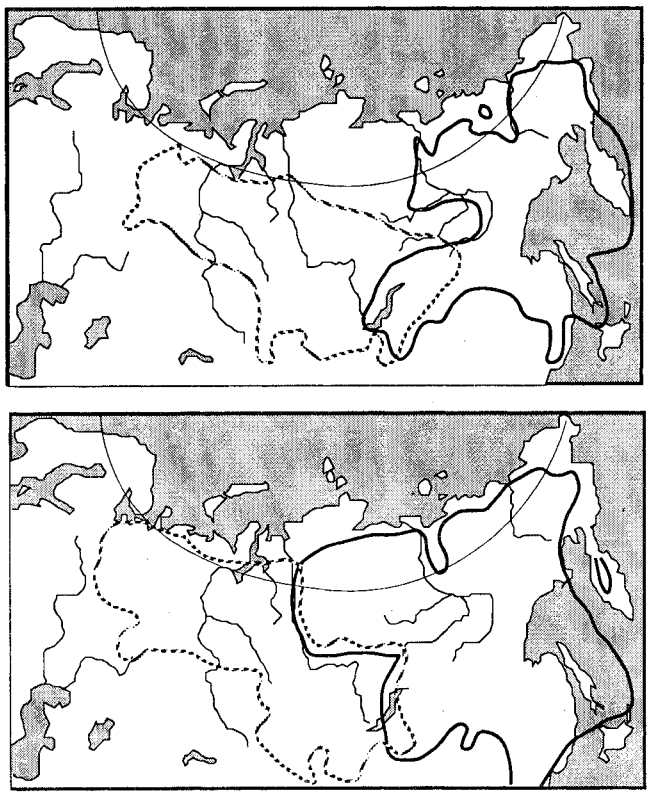


Figure 26 - Aire de conifères sibériens : 1, *Pinus sibirica*; 2, *Pinus pumila*; 3, *Larix sibirica* (incl. *Larix sukatchevii*); 4, *Larix dahurica s.l.* (*Larix gmelini* et *Larix cajanderi*)

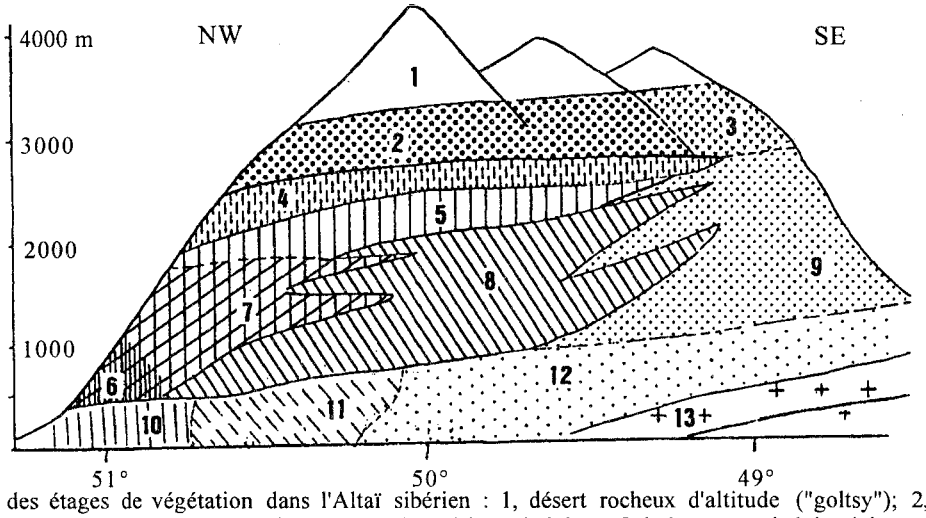


Figure 27 - Schéma des étages de végétation dans l'Altaï sibérien : 1, désert rocheux d'altitude ("goltsy"); 2, toundra de haute montagne, passant vers le sud à la pelouse à *Kobresia*, 3 et 4, prairies subalpines; 5, boisement subalpin clairsemé de *Pinus sibirica*; 6 à 9, taïga de montagne; 6, avec feuillus et *Pinus sylvestris*; 7, à *Larix sibirica* et *Pinus sibirica*, passant progressivement vers le sud à une taïga claire à *Larix* (8), puis à des steppes mésophiles (9). 10 à 13, étage inférieur; 10, bois clairs de bouleau et tremble; 11, prairies; 12, steppes sèches à *Stipa*; 13, sur les confins mongols, steppes subdésertiques (d'après Ozenda, 1996).

7 – L'ASIE CENTRALE

La situation est beaucoup plus compliquée. Les très nombreuses chaînes que représente la fig. 28 ont en commun la pauvreté de leur couverture végétale, leur aridité et la quasi-absence de formations arborées.

Il ne peut être question d'aborder ici, même sommairement, ce complexe qui échappe totalement à une comparaison alpine. Tout au plus peut-on en séparer les principaux groupes, du nord au sud.

7.1 Le premier représente la transition entre l'Altaï et le Tien-Chan. Dans le Tarbagatai, Mélèze et Sapin de Sibérie sont encore sporadiquement présents; mais la toundra de montagne a cédé la place, comme déjà dans l'Altaï mongol, aux pelouses steppiques de haute altitude à *Kobresia* (en hachures sur la figure 24). Le corridor de la Porte de Djoungarie marque une limite : le Mélèze cesse, l'Epicéa de Schrenk apparaît au sud.

7.2 La gigantesque chaîne du Tien-Chan (2 500 km de longueur, 7 450 m en son centre) n'a pour Conifères que des peuplements de *Picea schrenkiana,* localement associés à *Abies semenovii,* et localisés en versant nord et moyenne montagne (photos 5 et 6). Cet "étage forestier" est encadré par la timberline normale en haut, et la limite des steppes en bas : il correspond à un niveau moins aride, pouvant recevoir jusqu'à 600 mm annuellement. Mis c'est un peuplement résiduel, sans sous-bois hormis quelques Genévriers et Buis. Cependant dans l'ouest de la chaîne les pentes inférieures jusque vers 2 000 mètres portent des peuplements de feuillus : noyers, pistachiers *(Pistacia vera),* diverses espèces d'Erables, des Trembles *(Populus tremula)* dans le nord, et surtout les Pommiers sauvages auxquels la ville d'Alma-Ata doit son nom et une partie de son économie. La végétation du Tien-Chan occidental, situé en Kirghizie, est décrite par Stanioukovitch, celle de la partie orientale, chinoise, par Chang (1984).

7.3 Plus au sud, les arbres font défaut jusqu'à la crête himalayenne (sauf dans le sud-est du Tibet), et les hauts déserts du Pamir et du Tibet n'ont rien d'alpin. Loin vers l'ouest, le Kopet-Dag ne porte que des feuillus épars.

De véritables peuplements ligneux ne reparaissent qu'avec les chaînes afghanes et iraniennes, dans un dernier groupe qui se raccorde au Zagros.

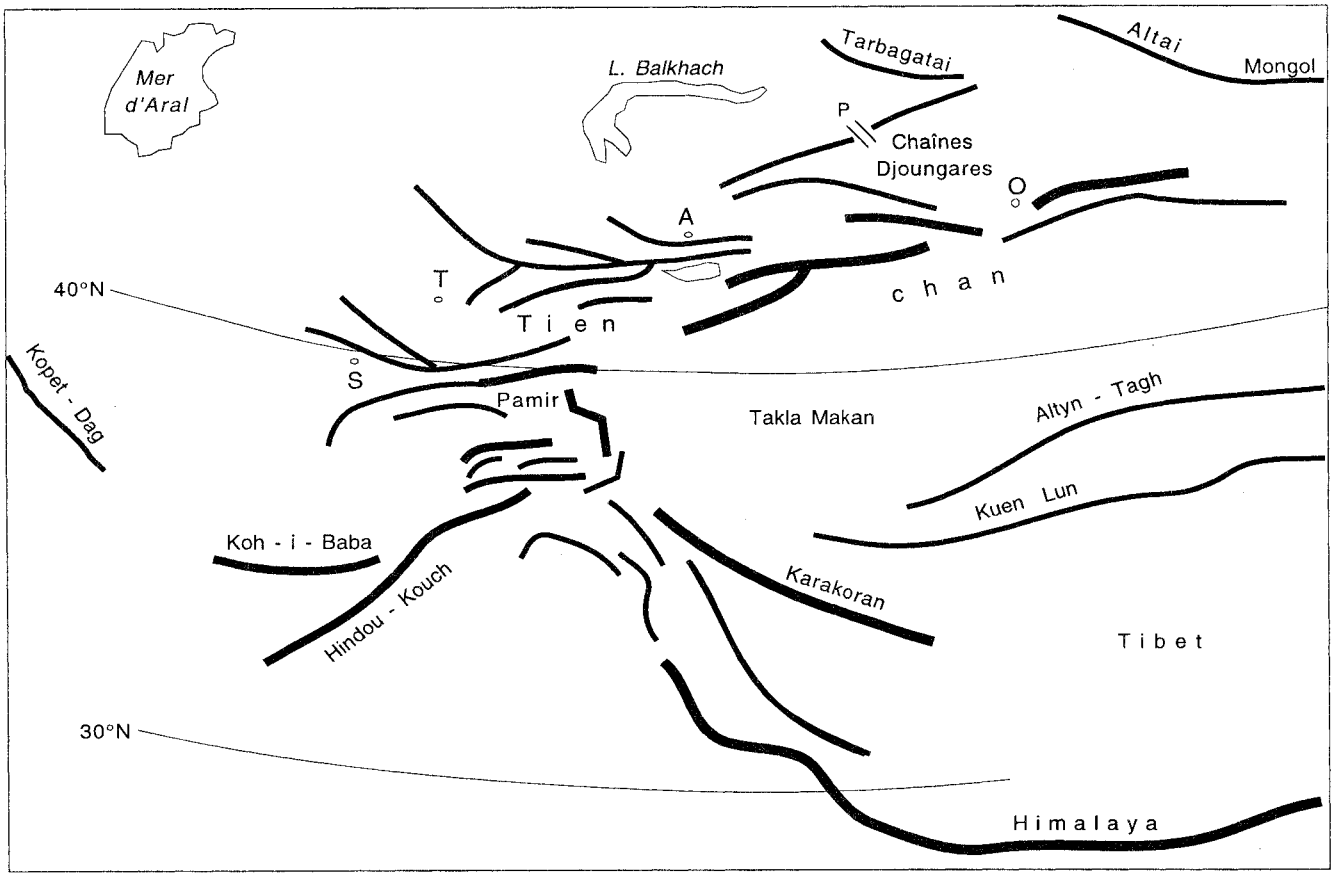


Figure 28 - Situation générale des massifs centre-asiatiques. - A, Alma-Ata; O, Ouroumchi; P, Porte de Djoungarie; T, Tachkent; S, Samarkande.

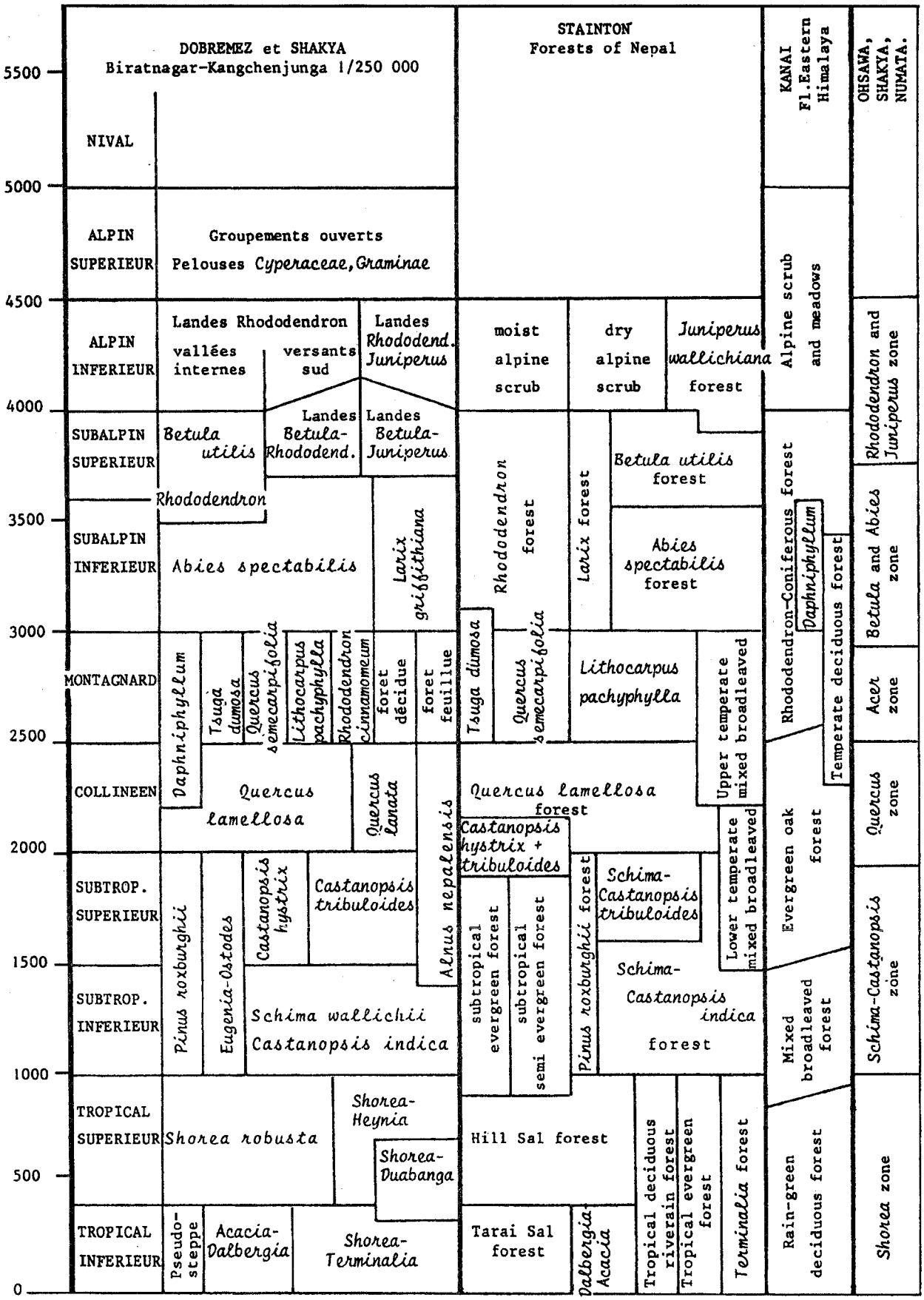


Figure 29 - Groupements végétaux de l'Est du Népal (d'après les travaux de Dobremez; *in* Dobremez et Shakya), dans la moitié gauche de la figure; à droite, équivalence avec les modèles proposés par d'autres auteurs

8 – L'HIMALAYA

8.1 La plus haute chaîne du globe est aussi l'une des plus longues, et naturellement d'une exceptionnelle complexité :

– elle juxtapose en réalité deux chaînes complètement différentes : un versant nord aride, adossé au plateau du Tibet, et appartenant biogéographiquement à l'Asie centrale; un versant sud très arrosé, dominant les grands bassins de l'Indus et du Gange et appartenant à l'Asie des moussons;

– ce versant sud est lui-même très différent suivant la longitude, en raison d'un gradient de précipitations décroissantes d'Est en Ouest, déterminant des différences sensibles même à moyenne échelle comme dans les limites du territoire népalais;

– en raison de la latitude proche du tropique, de l'ampleur des dénivellations et du climat presque partout humide ou hyperhumide, la végétation de cette gigantesque muraille est d'une exceptionnelle diversité dont l'analyse nécessite la distinction d'au moins dix étages (fig. 29).

8.2 Un historique détaillé des travaux des récentes décennies sur la flore, sur la végétation et sa cartographie, a été donné par Miehe (1991) (*in* Walter et Breckle, IV, 181-183). Concernant l'étude des groupements végétaux, il est jalonné notamment par les contributions fondamentales de Schweinfurth (1957), Stainton (1972), Dobremez (depuis 1970), Numata (1983), Miehe (depuis 1984), Ohsawa (1987). Miehe reproduit (p. 190-195) douze types d'étagement, échelonnés tout au long de la chaîne entre les longitudes 74° et 95°E. Ils sont naturellement assez différents, en raison du gradient climatique est-ouest déjà mentionné.

8.3 On peut considérer comme schéma de base l'étagement observable au centre, en territoire népalais. Parmi les nombreuses publications qui ont décrit cette partie de la chaîne, la figure 29 a été extraite des recherches de Dobremez. Cet auteur travaillant depuis longtemps sur la végétation de l'Himalaya central et ayant d'autre part une connaissance approfondie de celle des Alpes, les homologies qu'il établit entre les étages de moyenne montagne des deux chaînes apparaissent comme fiables malgré la distance qui les sépare. Il a réalisé en outre avec ses collaborateurs une cartographie écologique à moyenne échelle (1/250 000) de tout le territoire népalais, ce qui permet par exemple une détermination statistique des limites altitudinales. Par rapport aux limites des étages de moyenne montagne et à position de la timberline dans les Alpes à la latitude de référence de 45°N, les observations indiquent un écart moyen de 1 600 mètres, en bon accord avec la translation théorique moyenne de 100 m environ par degré de latitude, qui donnerait 1 800 m.

Les **dix étages** distingués dans cet étagement-type forment **trois ensembles** :

– un socle tropical et subtropical, dont la limite supérieure paraît assez brusque : au Népal oriental on peut voir à 1 800 m en moyenne les rizières céder la place à d'autres céréales, et les *Cyperus* à des *Carex*;

– des étages forestiers "tempérés", que l'on peut comparer à la succession *Collinéen* (prédominance de feuillus cadricifoliés), *Montagnard* (forêt mixte), et *Subalpin* (conifères d'altitude) des Alpes (photos 7, 8 et 9);

– une végétation supraforestière (dite étage alpin ou étage himalayen : peu importe le terme) où prédominent, au-dessus de Rhododendrons nains, une flore affine de celle des autres hautes chaînes holarctiques : *Primula, Androsace, Pedicularis, Gentiana, Potentilla,* etc., parmi une dominance de pelouses à *Kobresia.*

8.4 Meusel et Schubert ont étudié l'Himalaya occidental entre le Jammu et la frontière ouest du Népal, plus particulièrement le nord-ouest du Cachemire. Le tableau comparatif qu'ils donnent (p. 582) montre peu de différences fondamentales avec le Népal, si ce n'est la présence d'espèces à distribution centrée sur l'ouest de la chaîne *(Pinus roxburghii, Cedrus deodara)* ou plus occidentale encore *(Olea ferruginea, Quercus baloot).* Le "modèle népalais" serait ainsi applicable jusqu'à l'extrémité ouest de la chaîne, que l'on situe conventionnellement au massif de la Nanga Parbat.

8.5 Vers l'est, le même schéma se poursuit au-delà du Népal oriental dans le Bhutan (Ohsawa), avec enrichissement progressif en éléments sino-japonais. La question peut se poser de son extension à travers la Chine et jusqu'en Mandchourie, au vu des coupes données par Chen (*in* Walter & Breckle 1991) ainsi que par Hou & Chang (1992) dans une présentation synthétique de cinq transects à travers les montagnes chinoises, dont nous extrayons ici la figure 30.

Subnival belt	Alpine desert
Continuous vegetational upper limit	
Typical or truc alpine belt	Alpine tundra, meadow, Kobresia meadow cushion plants
	Tree / Forest limit
Subalpine belt	Scrubland, meadow, Krummholtz, subalpine coniferous forest
Upper montane belt	Coniferous forest
Montane belt	Coniferous-Broadleaf deciduous mixed forest or broadleaf deciduous forest
Lower montane belt	Broadleaf evergreen forest
	Rainforest or seasonal rainforest
Plains	Zonal forest

Figure 30 - Etages de végétation dans les chaînes non arides en Chine (d'après Hou et Chang, 1992)

9 – L'AMÉRIQUE DU NORD-OUEST

Il ne s'agit évidemment pas, dans les quelques pages qui suivent, de tenter l'application du modèle alpin aux montagnes nord-américaines, mais seulement d'éprouver si les schémas proposés par les auteurs américains sont compatibles avec lui. On notera d'emblée que les dénominations d'étage sont fréquemment les mêmes qu'en Europe, que les limites altitudinales concordent assez bien avec celles du Système alpin compte tenu des corrections de latitude, et qu'ici encore un parallèle avec les zones forestières du continent est souvent implicite.

9.1 La structure générale des montagnes de l'ouest de l'Amérique du Nord est représentée par la figure 31. Leur insertion dans le présent travail est difficile, car :

– il ne paraît pas exister encore de synthèse comparative;

– les méthodes d'étude et de description sont assez différentes de celles qui sont en usage pour les montagnes européennes.

Il ne peut être question d'envisager ici toute la tranche 30°-70°. Je ne considèrerai que la partie comprise dans les USA (hors Alaska), la seule dont j'ai une expérience personnelle sur le terrain.

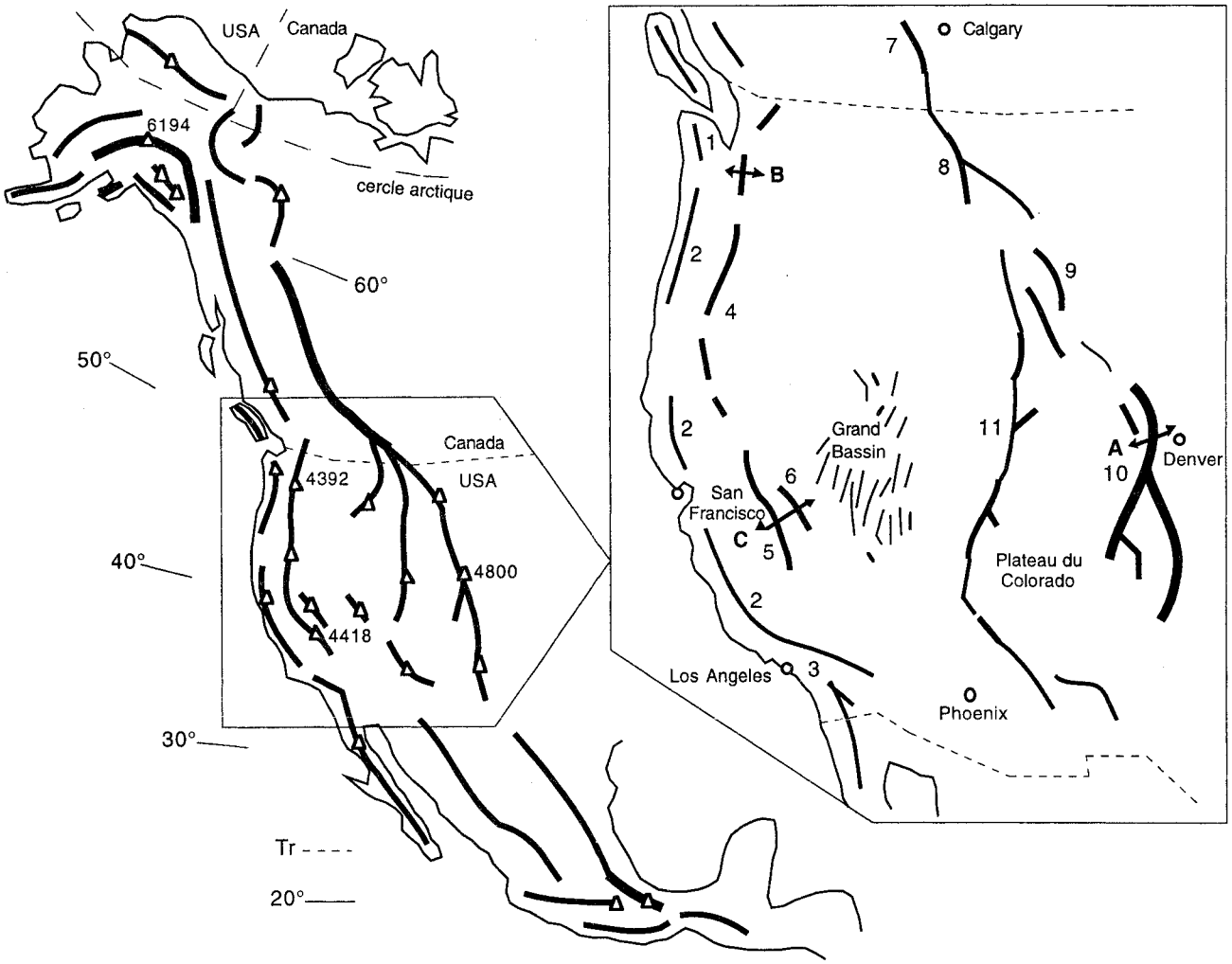


Figure 31 - A gauche, disposition générale des chaînes de l'Ouest de l'Amérique du Nord, de l'Alaska au Mexique. A droite, agrandissement de la partie étudiée ici : 1, Olympic Mountains; 2, autres chaînes côtières; 3, chaînes "transverses" de Californie; 4, chaîne des Cascades; 5, Sierra Navada; 6, White Mountains; 7 à 11, Montagnes Rocheuses (7, de l'Alberta; 8, du Montana; 9, du Wyoming; 10, du Colorado; 11, de l'Utah). A, B, C, emplacement approximatif des coupes transversales représentées par les figures 33, 35 et 36 respectivement.

Rappelons que le sud des USA se situe sensiblement à la même latitude que le Bassin méditerranéen :

– Denver 40°N, comme Majorque ou la Calabre;
– San Francisco, 38°N, comme la Sicile;
– Los Angelès, 34°N, comme Rabat.

La Californie a été comparée à la région méditerranéenne en raison à la fois de sa latitude (33°-42°) et de son climat (faibles précipitations, sécheresse estivale accentuée).

9.2 Considérée à l'échelle continentale, la végétation de l'ouest américain présente deux gradients orthogonaux :

– l'un nord-sud, lié à la grande différence de latitude depuis les chaînes de l'Alaska jusqu'à celles du nord du Mexique. Cependant, la succession et la composition des étages peuvent rester uniformes tout au long d'un vaste segment, par exemple le long de la Chaîne des Cascades ou des Rocheuses du sud, à la translation d'altitude près (fig. 34);

– l'autre d'ouest en est, beaucoup plus sensible sur de courtes distances; il est lié à la continentalité rapidement croissante lorsqu'on s'éloigne du Pacifique, en raison de l'effet d'écran que jouent les chaînes disposées parallèlement à la côte. Les précipitations présentent un maximum remarquable dans le nord-ouest (dans la partie occidentale de Washington et de l'Oregon) où elles peuvent localement dépasser 3 mètres par an, pour décroître très vite à l'est de la ligne de faîte des Cascades. Plus au sud, elles sont relativement faibles même en altitude, dans la Sierra Nevada et les Rocheuses, ne dépassant guère le mètre pour tomber à 300 mm dans les bassins intérieurs (fig. 32).

L'étagement de la végétation de montagne est ici, à la différence de l'Eurasie, fondé essentiellement sur des Conifères, qui sont d'ailleurs beaucoup plus nombreux (cf. fig. 36) et dont certains ont une large ubiquité écologique, comme le Sapin de Douglas *(Pseudotsuga menziesii),* ou une étonnante amplitude altitudinale comme la formation dite du *Juniper-Pinyon* (photo 10).

L'exposé qui suit sera limité à la description de trois schémas relatifs aux grandes chaînes (A, B et C, fig. 31) et à leurs principales variations le long de ces chaînes. Nous commencerons par le cas des Rocheuses, qui paraît le plus "alpin".

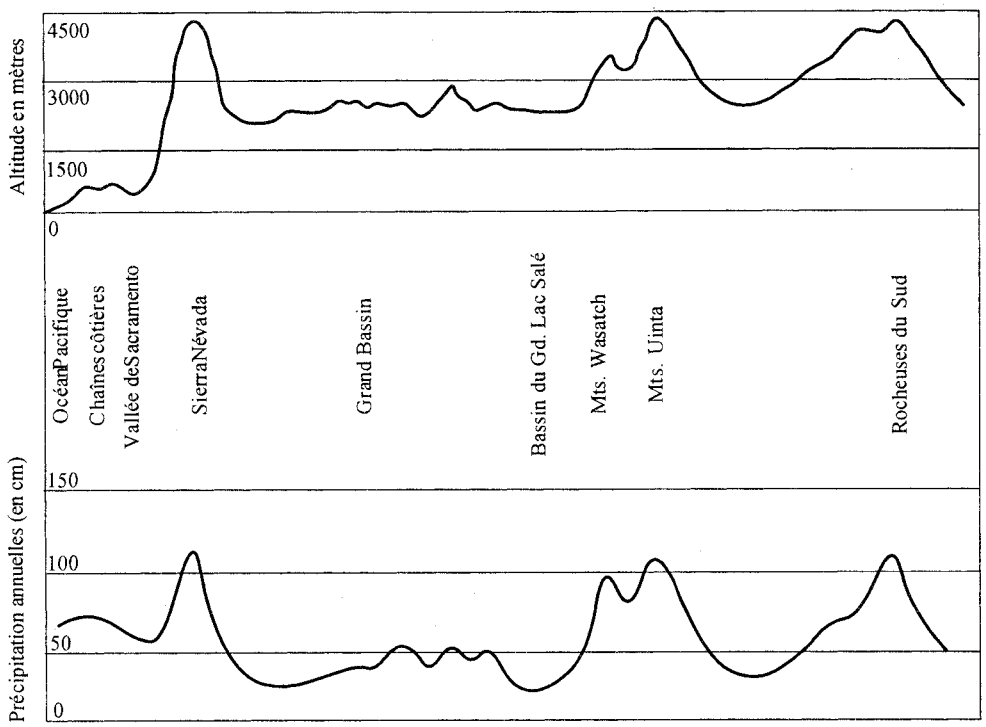


Figure 32 - Variation des précipitations (partie inférieure) le long d'un transect Ouest-Est (partie supérieure) suivant approximativement le 40° parallèle (d'après West, modifiée). Les précipitations, déjà modestes le long de la côte (surtout en comparaison des côtes du Washington et de l'Oregon situées plus au Nord) sont en grande partie arrêtées par la Sierra Navada et ne dépassent guère le mètre dans les Montagnes Rocheuses. Partout l'indice de continentalité (Pmm/Am) est très supérieur à 1.

9.3 Les Montagnes Rocheuses

Un "modèle de base"; que représente la fig. 33, a été établi d'après diverses sources (surtout Peet, Weber et Willard; également Arno, Marr). La succession des étages, leur contenu et leur dénomination varient relativement peu d'un auteur à l'autre.

Le même modèle peut être tenu pour valable, sous réserve des corrections d'altitude en fonction de la situation géographique, pour l'ensemble des Rocheuses dans les limites des "conterminous USA" (fig. 34). Plus au nord, il se poursuit assez loin dans les Rocheuses canadiennes (Krajina *et al.*), mais n'est plus applicable en Alaska où les grandes espèces formatrices sont, même en moyenne montagne, celles de la grande forêt boréale. Vers le sud, il se modifie en direction des montagnes mexicaines, et déjà dans le massif des Santa Catalina Mountains dans le sud de l'Arizona (Niering et Lowe).

Figure 33 – L'étagement dans les Rocheuses du sud.

La figure représente plus précisément la coupe au niveau des Rocheuses du Colorado, vers 40°N; le versant occidental, orienté vers le plateau du Colorado, d'après Weber et Willard, et le versant oriental, plus abrupt, formant le "Front range"du côté de la Grande prairie, d'après Marr. Les altitudes des limites d'étage sont des moyennes, car elles peuvent varier de 200 à 300 m suivant l'exposition, la topographie, la nature des roches. Les précipitations sont plus faibles que dans les Alpes : 200 à 300 mm par an à la base, de l'ordre du mètre en altitude, mais diffèrent peu des deux côtés de la chaîne.

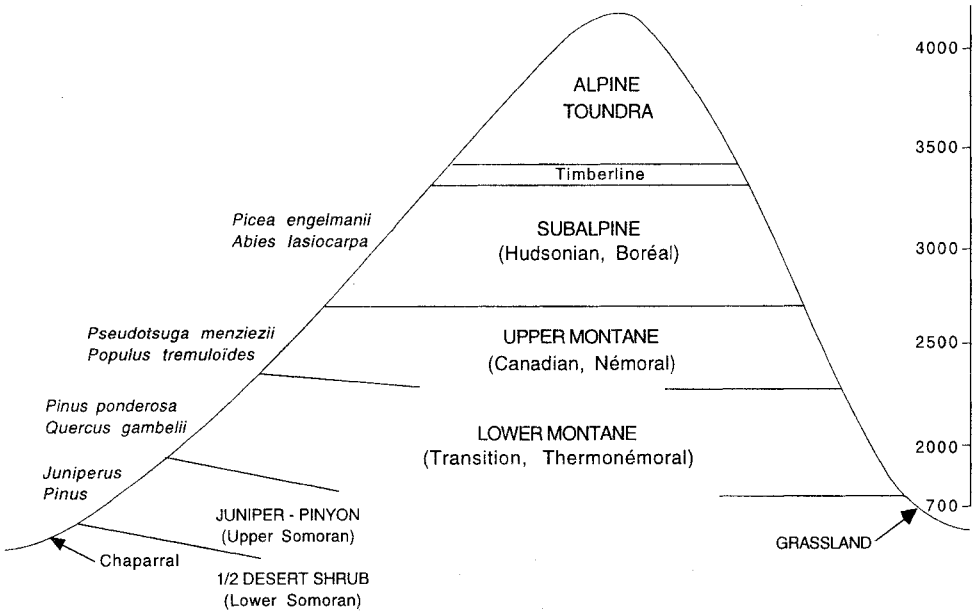
Les noms d'étage indiqués en majuscules sont ceux qui sont employés couramment dans les sources consultées : on relèvera la correspondance avec les termes utilisés dans les Alpes, mais les altitudes sont ici plus élevées en raison de la latitude plus méridionale. Les termes entre parenthèses correspondent à une mise en parallèle classique entre les étages en montagne et les zones en plaine; mais tandis qu'en Europe cette analogie est fondée sur l'existence des mêmes grandes espèces forestières (Epicéa dans le Boréal et le Subalpin, Hêtre et Sapin dans le Némoral et le Montagnard, etc.) elle est moins évidente en Amérique, et doit de toute façon être regardée avec prudence et comme une simple hypothèse de travail dans chacun des deux continents.

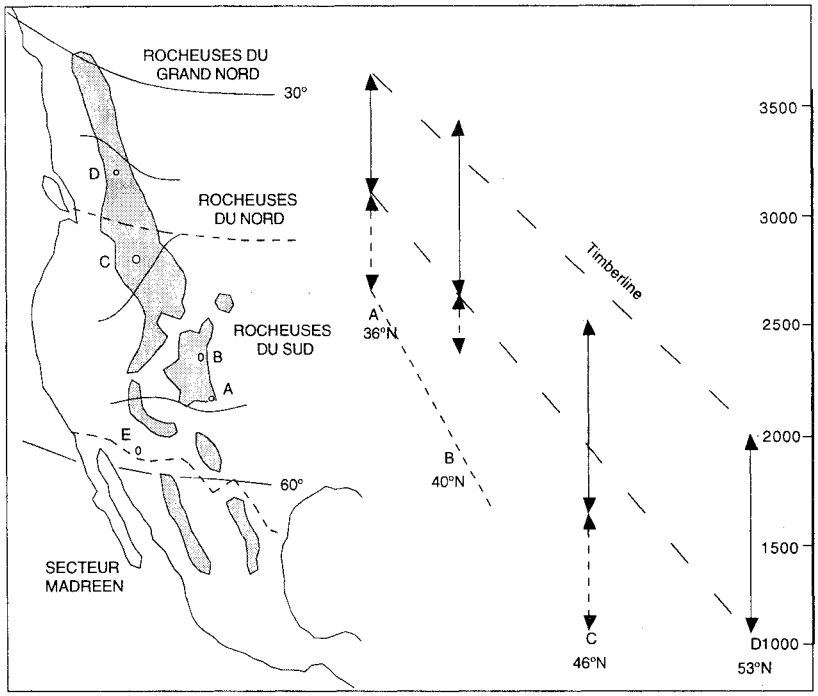
Les parties les plus basses du plateau du Colorado (à gauche) sont occupées par une brousse semi-désertique dominée par le *sagebrush (Artemisia tridentata),* par des *Atriplex* et par de nombreuses autres espèces buissonnantes. Au-dessus vient la formation dite du *Juniper-Pinyon* : c'est une végétation arborée, mais basse et très ouverte, qui associe des espèces de Genévriers et de Pins différentes suivant les secteurs. Elle s'étend sur un vaste territoire, formant une aire sensiblement rectangulaire de 1 500 x 1 000 km, qui couvre l'essentiel du Nevada, de l'Utah, de l'Arizona et du Nouveau-Mexique, le sud-ouest de la Californie et l'ouest du Colorado. Elle forme l'essentiel de la couverture végétale de basse et moyenne montagne dans les chaînons du Grand-Bassin où elle peut s'élever jusqu'à plus de 2 300 m, la sècheresse continentale favorisant cette végétation de steppe arborée au détriment des étages forestiers qui ne reparaissent là qu'en haute altitude.

Dans l'étage montagnard inférieur, la coexistence de *Pinus ponderosa* et des *Quercus* rappelle quelque peu la formation supraméditerranéenne à *Pinus silvestris* et *Quercus pubescens* des Alpes sud-occidentales, ainsi que l'enrichissement en "Sapin" de Douglas *(Pseudotsuga)* et en *Abies* avec l'altitude. L'étage subalpin est dominé, tout au long de la chaîne, par *Abies lasiocarpa* et *Picea engelmanii* et se termine à sa partie supérieure par des formes buissonnantes de ces deux espèces constituant la timberline (photo 11).

L'étage alpin est surtout connu dans les Rocheuses du Colorado par les travaux de Komarkova, conduites suivant les mêmes méthodes phytosociologiques que dans les Alpes. Les associations et les alliances sont naturellement différentes dans les deux chaînes, mais les unités supérieures (classes) sont sensiblement les mêmes. La structure biocénotique de cet étage est donc comparable dans les deux chaînes. En revanche dans le nord des Rocheuses l'étage alpin semble être du type toundra de montagne, et des affinités ont été reconnues avec la chaîne scandinave (Gjærevoll, 1980). Il n'est pas possible encore de préciser à quelle latitude se ferait la transition d'un type à l'autre.

Figure 34 – Variations de l'étagement le long de la chaîne des Rocheuses. Pett (1988) a proposé une division de la chaîne en secteurs, qui est reproduite dans la partie gauche de la figure; il a établi également des diagrammes comparatifs représentant les étages, leur position altitudinale et leur composition, pour des massifs échelonnés du sud au nord, et notés ici : A, Sangre de Cristo Mountains, N. Mex., 36°N; B, Front range, Col., 40°N; C, Biterroot Mts, Mont., 46°N; D, Jaspel Nat. Park, Alberta, 53°N. Le modèle reste relativement constant, aux limites d'altitude près. Les limites des étages homologues ont été reportées dans la partie droite de la figure en un graphique simplifié qui montre leur abaissement en fonction de la latitude croissante. La timberline diminue de 100 mètres environ par degré de latitude, conformément à une loi assez générale; la variation est plus forte pour les étages de moyenne montagne.


ALPINE
TOUNDRA
Timberline
SUBALPINE
(Hudsonian, Boréal)
UPPER MONTANE
(Canadian, Némoral)
LOWER MONTANE
(Transition, Thermonémoral)
Picea engelmanii
Abies lasiocarpa
Pseudotsuga menziezii
Populus tremuloïdes
Pinus ponderosa
Quercus gambelii
Juniperus
Pinus
JUNIPER - PINYON
(Upper Somoran)
Chaparral
1/2 DESERT SHRUB
(Lower Somoran)
GRASSLAND
4000
3500
3000
2500
2000
700


ROCHEUSES DU
GRAND NORD
30°
ROCHEUSES
DU NORD
ROCHEUSES
DU SUD
60°
SECTEUR
MADREEN
D
C
B
A
E
A
36°N
B
40°N
C
46°N
D1000
53°N
Timberline
3500
3000
2500
2000
1500

9.4 La Chaîne des Cascades

Elle aligne sur près de 1 000 km, à travers toute la hauteur du Washington et de l'Oregon et jusqu'au nord de la Californie, une suite de volcans bien distincts mais proches les uns des autres et dont plusieurs dépassent 4 000 m, de sorte que le faîte de la chaîne est une vraie barrière géobiologique. Le versant ouest est très arrosé et porte une végétation bien spéciale, que l'on trouve également dans les chaînes côtières et notamment le massif des Olympic Mountains qui culmine à 2 426 m; partout les limites d'étage sont basses, celle des forêts vers 1 500 m dans le nord, 2 000 dans le sud. Le versant est, plus continental, porte déjà des faciès végétaux analogues à ceux des Rocheuses (Price 1972).

L'étagement des Cascades se prolonge vers le nord, dans la partie occidentale de la Colombie britannique (Krajina) et en particulier dans l'île de Vancouver (Klinka *et al.*).

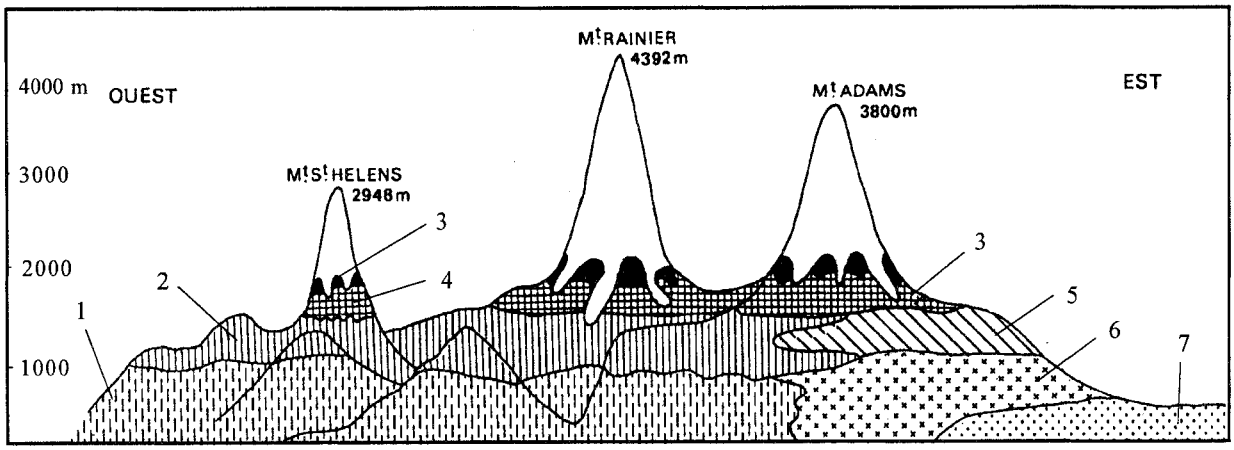


Figure 35 – Coupe transversale de la Chaîne des Cascades (d'après Franklin et Dyrness, légèrement modifié). En réalité la figure superpose trois coupes, dont la structure est analogue, situées entre 46°N et 47°N.

A gauche et au centre de la figure, **étagement de type pacifique**. L'étage littoral, à *Picea sitchensis,* n'est pas représenté ici; il forme le long de la côte une frange de 20 à 40 km de largeur de "rain forest" tempérée (moyennes annuelles 10° à 11,5°) dont les arbres (Epicéa, Sapin de Douglas, Erables) sont souvent géants et tout couverts de longues barbes de mousses. **1, étage inférieur**, très développé, correspondant à un collinéen et un submontagnard, dominé par *Tsuga heterophylla* et *Pseudotsuga menziesii,* jusqu'à l'altitude de 700 m dans le nord, 1 000 dans le sud; température annuelle 10°5 à 7°5. Les précipitations sont considérables pour une région tempérée : 1 800 à 3 400 mm sur la côte, 1 700 à 2 800 mm encore à la limite supérieure des forêts. Toutefois elles présentent un minimum estival très accusé : 100 à 250 mm seulement. **2, étage montagnard** à *Abies amabilis, Abies procera, Pinus monticola.* Entre 600 et 1 300 m dans le nord, 1 000-1 500 dans le sud; 7° à 5° env. **3, étage subalpin** à *Tsuga mertensiana* et *Chamæcypris nootkatensis;* entre 1 300 et 1 700 m dans le nord, atteint 2 000 dans le sud; 5° à 3,5°. La timberline peut être formée ici ou là d'une dizaine d'espèces différentes. **4, étage alpin**, dont la limite supérieure est abaissée par l'ampleur des calottes glaciaires mais a été indiquée jusqu'à 2 300 et même 2 500 m; la composition en est appauvrie du fait de sa faible surface et de son isolement.

A droite de la figure, **l'étagement du versant Est** passe progressivement à un type continental. L'étage subalpin **3** dépasse les crêtes, mais des espèces du Subalpin des Rocheuses apparaissent : *Abies lasiocarpa* et, dans le sud-est de l'Oregon, *Picea engelmannii, Abies grandis.* **5**, étage montagnard à *Pinus ponderosa, Pseudotsuga* et *Abies grandis.* 6, étage à *Pinus ponderosa* et *Quercus garryana.* 7, étage inférieur substeppique à *Juniperus occidentalis* et *Artemisia tridentata* (terminaison septentrionale de la formation dite du *Juniper-Pinyon*) et prairie d'*Agropyron spicatum.*

Il faut noter que la plupart des espèces, dominantes dans un étage donné, sont cependant largement présentes dans les deux étages encadrants.

Planche II - Photos 7 à 9 = aspects forestiers du Népal : 7, forêt montagnarde hygrophile de *Tsuga dumosa* et *Quercus semecarpifolia*; 8, forêt subalpine *d'Abies pindrow* et *Betula utilis*; 9, partie supérieure du subalpin : faciès plus ouvert, à *Rhododendron arboreum* (fleuri en rouge). Photos 10 à 12 : montagnes du Nord-Ouest américain : 9, formation xérophile du *Juniper-Pinyon*, ici à *Pinus monophylla,* dans les White Mountains; 11, timberline formée d'exemplaires prostrés de *Picea engelmanii*, Parc National des Rocheuses du Colorado, 3400 m; 12, forêt dense du versant occidental de la Sierra Nevada, Yosemite National Park, 1100 m : émormité des troncs de *Sequoiadendron*, comparés à ceux des autres conifères. **(clichés P. Ozenda)**

8

9

7

12

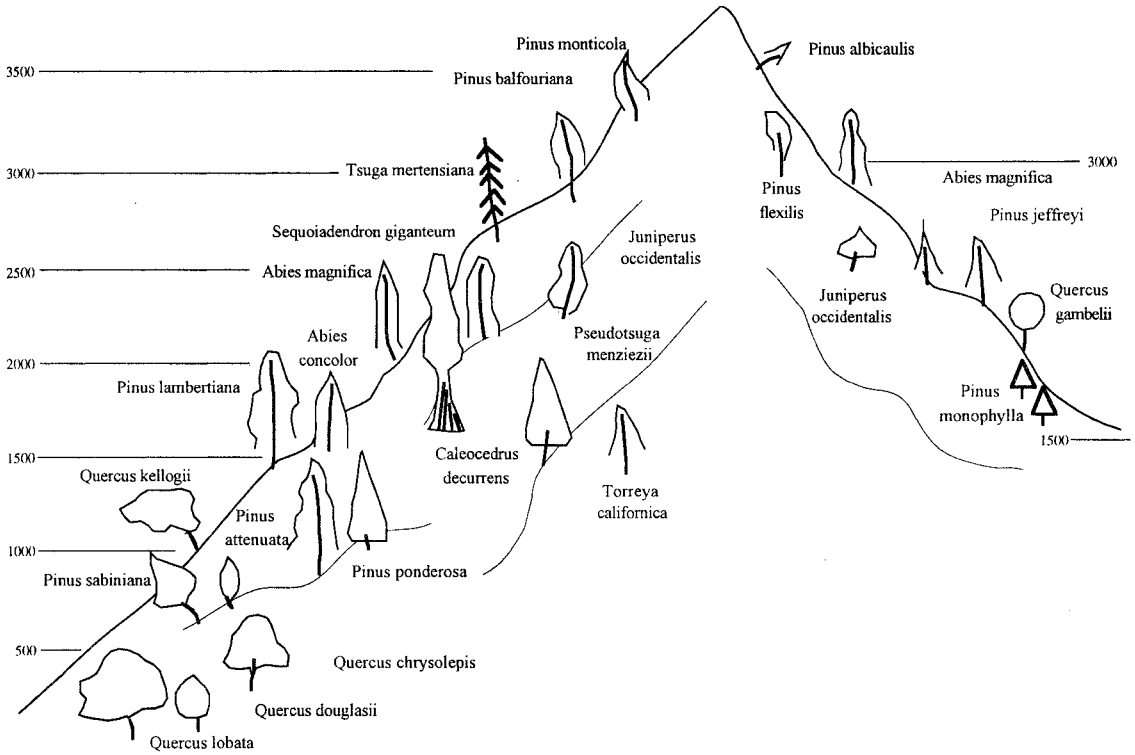
10

11

9.5 Les montagnes de Californie

Les montagnes californiennes comprennent : a) les chaînes côtières, en bordure du Pacifique; b) leur terminaison sud, où elles prennent dans la région de Los Angelès une orientation oblique qui leur a fait donner le nom de chaînes transverses; c) la Sierra Nevada, la chaîne la plus importante, qui comporte le point culminant (4421 m) des USA (sauf Alaska) et portent le parc national de Yosemite, célèbre par ses Sequoia géants (photo 12); d) le versant occidental des White Mountains, limitrophes de l'Arizona.

Malgré leur altitude, qui dépasse 3 000 m dans le massif de San Bernardino, les chaînes locales et transverses ne seront pas traitées ici. La fig. 36 représente essentiellement un schéma de la Sierra Nevada.



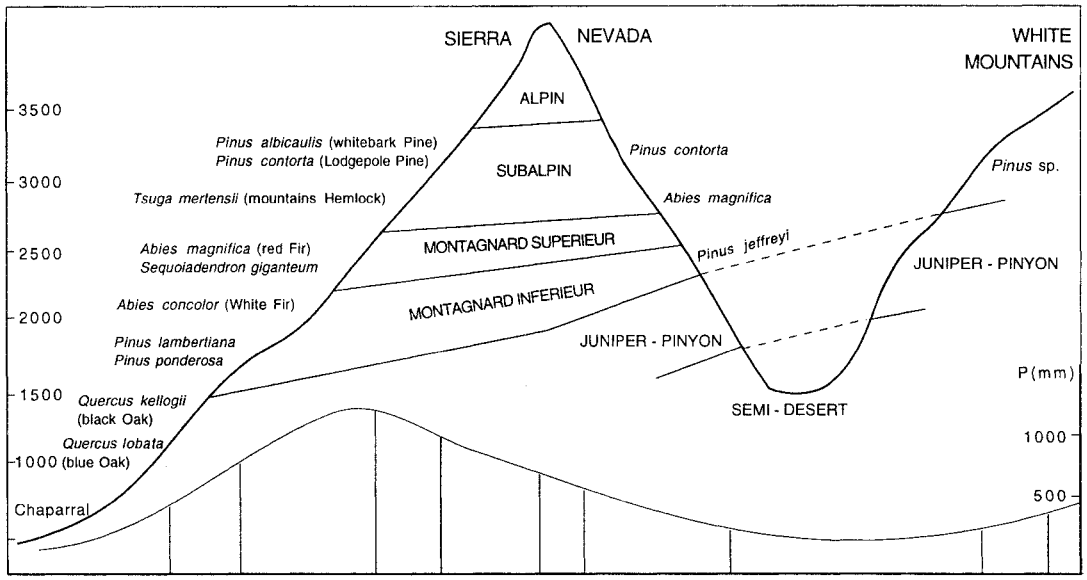


Figure 36 – Coupe transversale de la Sierra Nevada. Cette chaîne porte une flore arborée exceptionnellement riche : on y compte plus de trente espèces de Conifères (dont la moitié de Pins), contre une dizaine seulement pour toute la chaîne des Alpes, beaucoup plus étendue. La partie supérieure de la figure montre cette diversité, en reproduisant (simplifiée) une figure de Arno et Gyer. A la partie inférieure, seules ont été retenues les espèces les plus significatives, et un étagement analogue à celui du modèle alpin est proposé, d'après diverses sources (Arno et Gyer, Barbour, Küchler, Schumacher et Vestal). Le versant occidental des White Mountains a été également représenté, au-delà de la dépression de la Owen Valley qui voit reparaître la végétation semi-désertique. On notera que les limites d'étages s'élèvent d'ouest en est, en relation avec la continentalité croissante. Au bas de la figure, la courbe représente la moyenne des précipitations qui, en dehors d'un maximun relatif dans le versant ouest de la Sierra Nevada, sont partout faibles même dans les White Mountains

Il serait tentant d'admettre que le parallèle établi par Quezel, Schervock et Barbero (1982, 1989) entre les étages californiens et ceux des montagnes méditerranéennes va dans le sens des propositions développées dans le présent travail; mais il soulève d'importantes objections. Les comparaisons climatiques données par ces auteurs reposent surtout sur la forme générale des diagrammes mais ne tiennent pas compte des différences importantes de températures : sous ce rapport, San Francisco est tout de même plus proche d'Avignon que de Rabat. Il est discutable d'attribuer à la vallée de San Joaquim une végétation de type thermoméditerranéen, et d'inclure dans un mésoméditerranéen le *Juniper-Pinyon* qui s'étend à plus de 1 000 km à l'est de la Californie et peut s'élever à 1 700 m. D'une manière générale, la partie vraiment méditerranéenne de la Californie semble beaucoup plus limitée que l'aire qui lui est souvent attribuée.

9.6 Sur l'ensemble du groupe nord-américain

Si nous avons commencé par l'étagement des Rocheuses, considéré un peu arbitrairement comme "le plus alpin", c'est dans l'idée qu'il devrait devenir possible de continuer, avec davantage de rigueur, ce modèle vers le nord, de proche en proche, jusqu'à pouvoir le raccorder à la végétation des Rocheuses de l'Alaska et à un passage latéral aux grandes zones latitudinales. La comparaison classique entre les zones forestières de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie (cf. Walter 1974 : 117-119), expression de l'unité de la grande forêt boréale, pourrait alors permettre, par un raisonnement symétrique, d'agrafer aussi le modèle alpin à cet ensemble.

Quel serait le champ d'application d'un **modèle commun** Alpes-Rocheuses dans le cadre général des montagnes nord-américaines ? (le cas des Appalaches étant laissé de côté). Doit-on considérer l'étagement continental des Rocheuses, d'une part, les étagements des chaînes de l'ouest, d'autre part, comme deux variantes d'un même schéma, au même titre que la différence entre Préalpes et massifs intra-alpins, ou au contraire comme deux modèles tout à fait indépendants ? Les espèces forestières essentielles sont différentes, à l'inverse de ce qui se passe dans les Alpes : tout au plus peut-on faire un parallèle entre l'omniprésence du Sapin de Douglas en Amérique, celle de l'Epicéa et du Pin sylvestre dans les chaînes centre-européennes, avec probablement dans les deux cas un foisonnement d'écotypes.

L'ensemble des montagnes nord-américaines n'est certainement pas un Orosystème, au sens employé plus haut. Il est plus prudent de prendre en compte des groupes distincts, par exemple les cinq suivants :

– Rocheuses des USA et du Canada;
– Chaînes de l'Alaska;
– Cascades, Olympus et ouest de la Colombie britannique;
– Sierra Nevada et chaînes transverses;
– Grand Bassin.

Il faudrait y ajouter les deux Sierra Madre mexicaines.

Il n'est pas excessif de considérer cet ensemble nord-américain comme aussi diversifié que celui de l'Eurasie tempérée tout entière.

10 – DISCUSSION ET CONCLUSIONS

10.1 Rappel de la notion actuelle d'étage

Comme l'a montré clairement la fig. 4, il y a loin de la conception habituelle d'étage, envisagé comme une simple tranche d'altitude, au contenu biologique rigoureux qui lui est attribué maintenant. L'étage tel qu'il est compris ici est un complexe structuré d'écosystèmes, impliquant des biocénoses précises, leur dynamisme, leurs relations écologiques et leur sol, ainsi que les microorganismes, la faune et les activités humaines qui leur sont associés. Et ce qui a été dit (en 1.5) pour les Alpes doit rester valable pour toutes les autres chaînes.

L'étage ainsi défini par l'analyse détaillée de son contenu biologique est lié au paramètre écologique principal qui le détermine, la température, et non plus à l'altitude en elle-même; la position d'un étage donné présente, d'un massif à l'autre, une variation verticale en fonction des différences de climat et de latitude, que nous avons appelée translation (cf. 1.5.4 et 8.3); il est essentiel d'en tenir compte sous peine de commettre, dans la géobiologie comparée des montagnes, de véritables contresens.

Par suite une nouvelle nomenclature des étages, évitant les termes ambigus et fondée sur une échelle chiffrée, apparaît souhaitable : elle est proposée plus loin, en 10.7.

10.2 Relativité des modèles d'étagement

L'étage de végétation n'est pas pour autant une entitée douée d'une existence en elle-même, mais seulement une notion que le biogéographe crée et utilise comme **moyen de travail.** C'est une **coupure commode** que nous introduisons pour décrire la séquence altitudinale d'une végétation; et la succession des étages est un peu d'ordre que nous mettons dans cette séquence. Ce faisant, il apparaît alors des successions comparables, que nous retrouvons d'une montagne à l'autre, et même d'une chaîne à l'autre; il se trouve par exemple que les étages que nous pouvons distinguer dans les Alpes ont, dans l'ensemble, une valeur générale et se raccordant assez bien à ceux des montagnes situées plus au sud ou plus à l'est.

Mais pour une même montagne la grille des étages peut certainement différer quelque peu d'un auteur à l'autre, chacun pouvant choisir son approche comme il existe souvent plusieurs façons de résoudre un système d'équations; d'autant plus que des formations peuvent être à cheval sur deux étages. Un modèle est un **outil,** non une loi : la théorie doit être modulée d'après l'observation, et non l'inverse.

10.3 Fondement et généralisation de la notion d'orosystème

L'homogénéité de la flore centre-européenne, et une certaine similitude de l'histoire de cette flore à l'échelle du continent, ont pour conséquence que les trois grandes chaînes, Alpes, Pyrénées et Carpates portent une végétation apparentée et susceptible d'être décrite dans ses grandes lignes à l'aide d'un modèle commun. Ce dernier s'applique également à d'autres chaînes, périphériques des précédentes (Jura, Apennin du nord, Dinarides). L'ensemble de ces montagnes a pu ainsi être regroupé en un ensemble dit

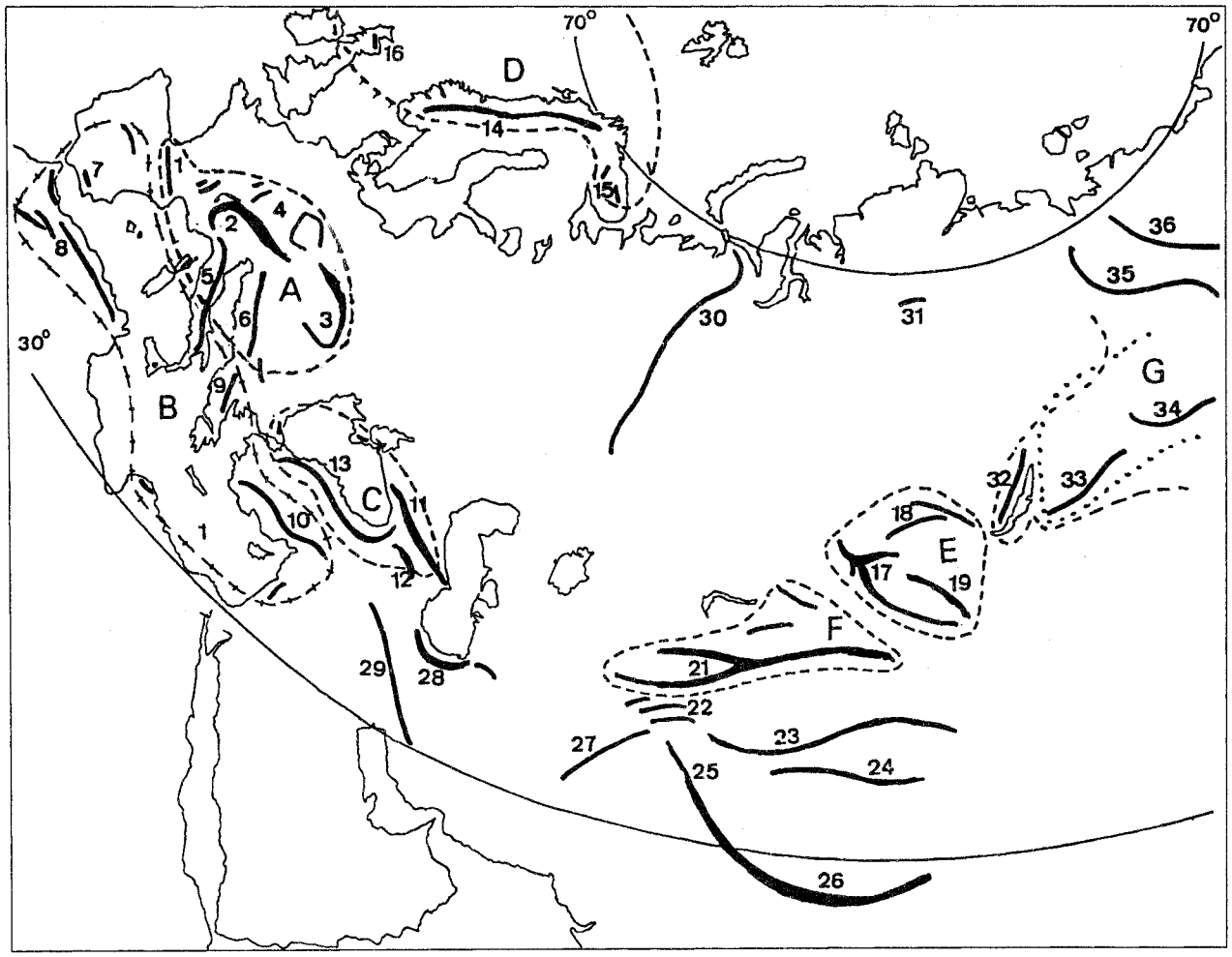


Figure 37 - Systèmes et groupes biogéographiques proposés pour les montagnes de l'Eurasie tempérée. A, système alpin : 1, Pyrénées; 2, Alpes; 3, Carpates; 4, Massifs hercyniens; 5, Apennin; 6, Dinarides. B, système méditerranéen : 7, Sierra Nevada; 8, Atlas; 9, Pinde; 10, Taurus. C, système pontique : 11, Grand Caucase; 12, Petit Caucase; 13, chaînes nord-anatoliennes. D, système nord-atlantique : 14, Scandes; 15, Montagnes de Karélie et de Kola; 16, Highlands d'Ecosse. E, groupe de l'Altaï : 17, Altaï; 18, Saians; 19, Kingai. F, groupe du Tien Chan : 20, Tarbagatai et chaînes djoungares; 21, Tien Chan; 22, Pamir; 23, Kouen Lun; 24, Altyn Dag; 25, Karakoram; 26, Himalaya; 27, Hindukuch; 28, Alborz; 29, Zagros; 30, Oural; 31, Putorana; 32, Monts du Baïkal; 33, Monts Jablonov; 34, Monts Stanovoi; 35, Monts de Verjoiansk; 36, Monts Tcherskii. G et H, limites occidentales de *Pinus pumila* et *Betla ermanii* caractéristiques possibles d'un subalpin d'extrême-orient

Système alpin, dont les caractères floristiques, biocénotiques et écologiques présentent une forte cohérence (cf. fig. 11).

Mais à l'unité de la végétation de ces montagnes s'oppose la diversité des régions de plaine qui les entoure, et par suite celle des premiers reliefs. D'une manière générale, l'homogénéité décroît de haut en bas. Il est donc préférable de considérer le modèle comme concernant essentiellement la moyenne et haute montagne et de minimiser l'importance des variations de l'étage collinéen (sauf dans des cas particuliers comme la fig. 10). Une démarche analogue permet de définir ailleurs de tels systèmes, étant entendu qu'il s'agit là encore d'un **concept relatif** ayant valeur d'**hypothèse de travail,** et non d'êtres ou de frontières transcendant l'étude que nous en faisons.

La figure 37 résume, sous ces réserves, la situation et le contour des Systèmes que l'on peut proposer de distinguer dans l'Eurasie non tropicale. Rappelons à nouveau la différence que nous avons faite entre deux types : les orosystèmes bien définis, sur une connaissance suffisamment avancée et des limites bien apparentes (Système alpin, méditerranéen, pontique, nord-européen, nord-sibérien) et les "nébuleuses" au contenu moins homogène et aux contours indécis (Montagnes est-sibériennes, Asie centrale).

En général, la définition d'un Orosystème du premier type résulte de l'observation qu'un certain nombre de montagnes portent un couvert végétal similaire à celui d'une grande chaîne de référence : les Alpes en Europe centrale, le Caucase dans le Système pontique, les Scandes dans le Système calédonien, le Népal dans l'arc himalayen. Ce n'est pas, du moins pour l'instant, évident dans les ensembles du second type.

Il est important de ne pas perdre de vue les remarques formulées par Walter 1976 : a) s'il est devenu d'usage d'employer utilement dans de nombreuses montagnes les termes *collinéen, montagnard, subalpin, alpin, nival,* il ne faut pas pour autant admettre intuitivement que les étages des Alpes sont la norme; b) la comparaison souvent faite entre étagement en montagne et zonation à l'échelle continentale n'est qu'une analogie déduite de la situation en Europe et en Amérique du Nord, et non une loi.

10.4 Relations entre Orosystèmes (fig. 38)

Nous ne considérons ici que les ensembles du premier type (sections 2 à 6 du texte de cette étude).

Nous avons déjà vu que certains d'entre eux présentaient une similitude relativement marquée : presque un même modèle, si l'on remplace les grandes espèces formatrices de l'un par des espèces vicariantes, comme dans le couple constitué des deux systèmes alpin et pontique, où l'on trouve dans l'un et l'autre :

– dans l'étage collinéen, des chênaies à Charme;

– dans l'étage montagnard, un même tiercé Hêtre-Sapin-Epicéa, avec la même variation de leurs proportions en fonction de l'altitude, et leur remplacement par des formations xériques dans les vallées internes;

– dans l'étage supraforestier, des pelouses à *Carex* d'écologie comparable.

Le modèle méditerranéen se déduit lui aussi du modèle alpin par passage latéral des étages de l'un à l'autre, comme on l'observe le long de l'Apennin ou des Dinarides, mais le matériel floristique change plus sensiblement. Ce système est apparenté aux deux précédents, mais moins qu'ils ne le sont entre eux, conclusion provisoire qui serait à préciser statistiquement.

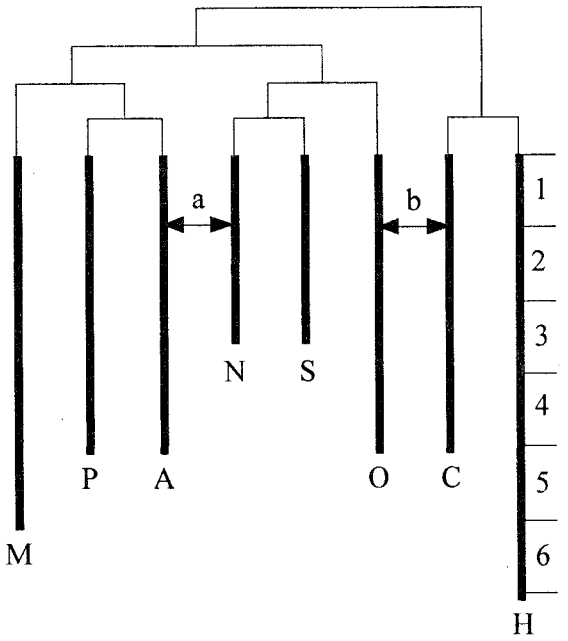


Figure 38 – Parenté des orosystèmes en Eurasie tempérée. M, méditerranéen; A, alpin; P, pontique; N, nord-européen; S, sibérien; O, sibérien-oriental; H, himalayen; C, chinois. L'allongement des colonnes traduit le nombre plus ou moins grand d'étages : 1, "alpin" et "subalpin", ou leur équivalent; 2, montagnard; 3, collinéen; 4, méditerranéen ou subtropical; 5, tropical. Explications détaillées dans le texte.

On a vu également l'étroite parenté entre les deux étagements nord-atlantique et sibérien, et le passage de ce dernier à un étagement sibérien-oriental un peu différent.

Revenons maintenant au versant sud de l'Himalaya. Au-dessus de 1800 à 2000 m environ de socle tropical, l'étagement devient parallèle à celui des Alpes : un collinéen de caducifoliés, un montagnard, un subalpin avec des Sapins, des Epicéas, des Rhododendrons. Mais dans l'étage montagnard la forêt mixte hygrophile n'est pas une hêtraie-sapinière, c'est une formation à *Tsuga* et *Quercus* : ce n'est plus, par rapport aux Alpes, une vicariance d'espèces, mais de genres et la distance entre les modèles est plus grande. Une partie des montagnes de la Chine centrale relèvent peut-être d'un modèle voisin (cf. 8.5).

Il est possible aussi d'entrevoir d'autres rapprochements : une indiscutable analogie entre l'étagement scandinave et la partie supérieure de l'étagement alpin (flèche a, fig. 38), ou entre les types oriento-sibérien et chinois (flèche b).

Peut-être les ensembles du second type, comme le complexe centre-asiatique, peuvent-ils s'interpréter comme un agrégat d'orosystèmes.

10.5 Le concept d'orobiome de Walter

Le terme Orobiome a été créé par H. Walter en 1976 dans l'ouvrage *Die ökologischen Systeme der Kontinente* (Les Systèmes écologiques des continents). Il a proposé de désigner du nom de ***Zonobiomes*** les divisions principales correspondant aux grandes zones de la Biosphère, et en distingue neuf (équatorial, tropical, subtropical, méditerranéen, tempéré chaud, némoral, continental, boréal, polaire) séparés par des bandes de transition. A l'intérieur de chaque zonobiome, Walter isole des territoires extrazonaux dont la végétation est différente en raison de conditions écologiques spéciales. Ce sont les **pédobiomes**, liés à des sols particuliers (grandes régions à sols salés, mers de sable ou "ergs" dans les déserts, grands deltas) et les **orobiomes** formés des montagnes importantes.

Le concept d'orobiome est à nouveau exposé, sensiblement dans les mêmes termes, dans *Vegetation und Klimazonen* (1977 : 22-23), puis dans Walter et Breckle, *Ökologie der Erde,* vol. 1 (1983 : 24-26). Dans les volumes suivants, ces auteurs donnent comme exemples d'orobiomes (citation limitée ci-dessous aux latitudes moyennes) :

Zonobiome	Montagnes appartenant à l'orobiome correspondant :
IV. Méditerranéen	Chaînes d'Espagne, Maroc, Anatolie, Canaries, Californie, Chili moyen, Le Cap, Australie.
V. Tempéré-chaud océanique	Cascades, Sud du Chili, Nouvelle Zélande.
VI. Némoral	Mittelgebirge, Alpes du Nord, Japon, Corée, Appalaches.
VII. Continental Aride	Tibet, Pamir, Tien Chan, Hindoukouch, Colorado, Argentine.
VIII. Boréal	Scandes, Oural, Monts de Verkoiansk, Anadyr, Kamtchatka, Rocheuses du Nord.

10.6 Orobiome et Orosystème

L'Orobiome de Walter et l'Orosystème proposé ci-dessus sont deux concepts parallèles, certes apparentés, mais développés indépendamment. Sont-ils réductibles l'un à l'autre ? Je l'ai d'abord pensé, cherchant une formulation qui les enveloppe tous deux et pour laquelle serait conservé le

mot Orobiome, en hommage à l'œuvre monumentale de Walter. Mais cette unification n'apparaît pas possible, pour plusieurs raisons résumées ci-après.

10.6.1 Un problème de sémantique : le contenu du terme orobiome ne semble pas défini d'une manière univoque. Certes, Walter distingue bien trois catégories d'orobiomes : les unizonaux, situés entièrement dans un même zonobiome; les multizonaux, longues chaînes nord-sud s'étirant sur plusieurs zones (Andes, Oural); les interzonaux, formant une barrière entre deux zones (Alpes, Caucase, Himalaya). Mais une première question de dimension se pose : le même mot désigne soit une chaîne seule (Caucase), soit un ensemble immense (Orobiome VIII) ceinturant le globe de la Scandinavie à l'Extrême-Orient et aux Rocheuses du Nord. On pourrait lever l'ambiguïté en attribuant aux Scandes ou aux Rocheuses le rang de suborobiome. Mais nouvelle difficulté : ce même terme est utilisé par Walter pour découper, à l'intérieur même des Alpes orientales, trois **suborobiomes**, nord, intra-alpin, et sud.

10.6.2 Les orobiomes sont définis semble-t-il "per descensum" en croisant deux couches d'information qui n'ont pas la même précision : le découpage planétaire des zonobiomes, et la carte des montagnes. Les orosystèmes sont élaborés différemment, par voie ascendante, à partir de la comparaison de la structure de la végétation d'une chaîne à l'autre.

L'incompatibilité des deux approches apparaît nettement dans le cas des orobiomes interzonaux. **A l'échelle planétaire**, il est exact que l'Europe moyenne est némorale et l'Europe du sud méditerranéenne; mais **à l'échelle de la seule Europe centrale** il n'est pas possible d'admettre que les Alpes sont une chaîne interzonale. En effet l'Italie méditerranéenne commence seulement avec le rebord de l'Apenin, en excluant la plaine du Pô; et les deux versants des Alpes portent, sauf dans l'étage collinéen, presque la même végétation. La chaîne des Alpes est donc un orobiome unizonal. De même les deux versants du Caucase sont, sauf dans la partie médiane de la chaîne, très semblables. Seul l'Himalaya est indiscutablement une barrière interzonale.

10.6.3 Le concept d'Orobiome est resté, du moins sous sa forme actuelle, une notion encore essentiellement géographique et descriptive. L'Orosystème, en tant que structure intégrée, doit aller plus loin. Son étude doit comprendre, **en vue de leur comparaison,** celle des différents massifs qui le constituent, et cela sous l'angle de la biocénotique détaillée (cf. fig. 4 et 29), de l'écologie (fig. 6 et 18), de l'histoire de la mise en place du peuplement (fig. 10 et 11), **puis la synthèse** de chacun de ces aspects à l'échelle de l'ensemble du Système. Cette phase d'intégration a été seulement abordée, et uniquement dans les deux systèmes les mieux connus, alpin (Ozenda 1985, 1987, 1995; Ozenda & Borel 1994) et méditerranéen (Quezel depuis 1977).

10.6.4 A défaut d'une terminologie commune aux deux concepts Orobiome et Orosystème, qui serait sans doute génératrice de confusion et trop réductrice, il peut être cependant fertile de chercher dans quelle mesure ils conduisent à certaines conclusions convergentes; par exemple s'il existe des Orosystèmes, au sens défini plus haut, qui correspondent à des parties déterminées de zones (subzonobiomes).

Subzonobiome	Orosystème
VI, Némoral, partie européenne	Alpin
VII, Continental aride, SW asiatique	Pontique
VIII, Boréal, partie européenne	Calédonien
VIII, Boréal, partie asiatique	Sibérien

On pourrait préciser davantage : les Mittelgebirge étant par exemple l'Orobiome du Némoral européen proprement dit, le reste du Système alpin l'orobiome du Thermonémoral.

Mais la définition de "nouveaux" orosystèmes deviendrait vite une démarche purement formelle si elle n'était pas, avant tout, une hypothèse de travail pour aller vers des études intégrées inter-chaînes concernant, entre autres, l'écologie, l'origine du peuplement végétal dans ses aspects tant historiques que génétiques, les sols, la faune, les activités humaines.

10.7 Vers une nomenclature normalisée des étages

Quelque effort qui ait été fait ici, et par d'autres auteurs aussi, pour codifier les noms d'étage et désigner ainsi des végétations homologues d'une chaîne à l'autre, force est de reconnaître qu'un certain désordre règne à ce sujet dans la littérature. Cela provient de discordances entre les noms utilisés et le contenu biologique des étages.

La principale de ces discordances résulte du fait que les noms d'étages sont très souvent pris dans un sens purement topographique, en fonction de leur altitude relative par rapport à l'avant-pays. Bien entendu on a toujours le droit, dans la description monographique d'une montagne, d'appeler collinéen les premières pentes, montagnard la moyenne montagne, alpin ce qui est au-dessus de la limite des forêts. Mais il faudra alors, la terminologie étant déconnectée de la végétation : ou bien renoncer à des comparaisons, ou bien s'attendre à voir le même nom d'étage désigner des végétations différentes, ou inversement une même formation changer d'étage d'une chaîne à l'autre (fig. 39).

Une autre source de confusion réside dans l'emploi d'un critère physionomique, l'erreur la plus fréquente étant d'appeler sans discernement "étage alpin" ce qui surmonte la forêt et qui n'est souvent qu'un niveau sylvatique actuellement non boisé. L'erreur peut être plus subtile, même faisant référence à la végétation elle-même : ainsi les Sapins méditerranéens n'ont pas tous la même écologie, l'étage du Sapin du Péloponèse est plus proche de l'étage du Sapin d'Andalousie (tous deux supraméditerranéens) que de l'étage du Sapin de Turquie ou de celui de Bulgarie, qui sont d'authentiques étages montagnards. On pourrait multiplier les exemples : ainsi, il est difficile de faire admettre que les deux versants d'une vallée peuvent être occupés à la même altitude par deux étages différents, un Montagnard en exposition sud, un Subalpin à l'ombre en face.

Humid Climates	Montane Belt	Lowland	Subalpine Belt	Alpine Belt
Warm-temperate (V)	BLEG or semi-EG forest (temperate taxa)	EG mixte forest (temperate taxa with endemic conifers)	Mixed, mainly conifer forest (with BL-decidious elements and endemic conifers)	"Tundra" like grassy shrub-steppe (local and some more common temperate taxa)
Typical temperate (VI)	BL decidious forest (temperate taxa)	Conifer and BL-decidious miwed conifer	Boreal-like conifer forest	Wet alpine "tundra" (most typical, with snow-patch vegetation, etc)
Boreal (VIII)	NL conifer forest (EG except eastern siberia)	Krummholz and motane "toundra"	Alpine "tundra or cold-desert (artic taxa)	Alpine cold-desert or permanent snow

Figure 39 - Tableau comparatif des étages de végétation dans les montagnes de l'Est de l'Asie et de l'Est de l'Amérique du Nord (d'après Box, 1992; extrait limité aux latitudes moyennes). La dénomination des étages utilisé est seulement topographique et repose sur la hauteur relative à partir de chaque avant-pays, sans la correction de latitude : il en résulte que des formations végétales comparables sont alors attribuées à des étages différents, comme l'indiquent les flèches ajoutées ici.

Les mots faussent ainsi les idées. Que faire ? Et si on supprimait les mots, au profit d'un repérage codé ou numérique ayant une valeur générale, suivant une proposition déjà faite précédemment (Ozenda 1975) ?

Numéroter les étages, soit. Mais dans quel sens ? Instinctivement, on pense à une échelle montante. Mais si le point d'arrivée est alors toujours l'Alpin, la base de départ est **variable** : Montagnard en Norvège, Méditerranéen dans les Alpes du Sud, Tropical dans l'Himalaya. Mieux vaut partir de ce qui est **fixe**, le haut. Il est logique de noter 0 l'étage nival, puisqu'il n'y a pas de végétation. D'où l'échelle chiffrée :

1. Alpin
2. Subalpin
3. Montagnard
4. Collinéen (ou Supraméditerranéen)
5. Méditerranéen (ou Subtropical)
6. Tropical

avec la possibilité de subdivisions : par exemple 3c pour le Submontagnard, 2a pour le Subalpin supérieur arbustif. Un exemple est donné par la figure 40.

Le procédé consistant à numéroter du haut vers le bas est certes moins habituel que l'inverse. Toutefois c'est déjà ainsi que les étages sédimentaires sont classés et décrits dans les cartes géologiques, en commençant par le Quaternaire et en allant vers le vieux socle. Des cartes de végétation de territoires étendus font de même, en commençant par le nord, donc par le plus froid : ainsi font les cartes russes. La correspondance entre étages de montagne et zones en plaine se trouverait facilitée.

Au lieu d'une échelle chiffrée, on peut aussi imaginer une notation alphabétique : N, Nival; S, Subalpin; O, montagnard ("orophile", M étant nécessaire pour Méditerranéen), C, Collinéen; M, Méditerranéen; T, Tropical. Les subdivisions peuvent être chiffrées : O3 pour le Submontagnard, S1 pour le Pin mugo, par exemple.

Il serait opportun de décider aussi de couleurs conventionnelles à valeur générale, comme pour les étages des cartes géologiques, ce qui existe d'ailleurs déjà, à quelques divergences près, pour les cartes de végétation en Europe.

On objectera peut-être que l'échelle codée proposée ici a l'inconvénient de remplacer des noms d'étage familiers par une nomenclature abstraite. A l'heure de l'informatique, mieux vaut sans doute un langage abstrait mais univoque qu'un langage inexact ou ambigu.

Ce papier est le développement méthodologique et l'extension géographique de la conférence d'ouverture du "Colloque International sur les Végétations et les Sols de Montagne", dont seul un résumé a été inclus dans les Actes du Colloque

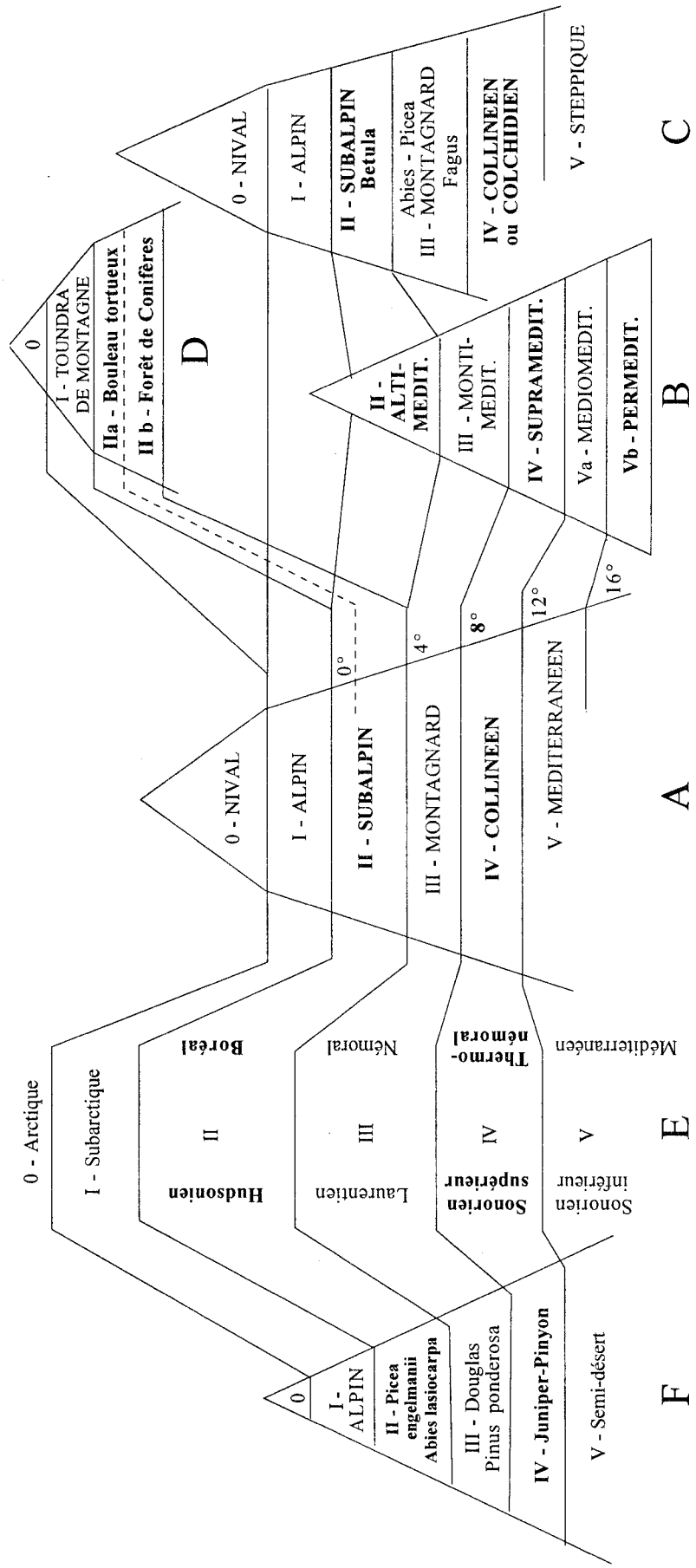


Figure 40 - Correspondance entre les étages de végétation définis par leur contenu biologique (biocénotique et écologie) et la nomenclature numérique proposée. A, système alpin; B, montagnes méditerranéennes; C, système pontique; D, système nord-européen; E, grandes zones forestières de plaine en Europe (à droite) et en Amérique du Nord (à gauche); F, Rocheuses des USA. Pour faciliter la compréhension, les noms d'étages ont été inscrits en caractères fins ou gras, alternativement.

BIBLIOGRAPHIE

ARNO S.F. & GYER J., 1973 - Discovering Sierra trees. Yosemite Nat. hist. Ass., U.S. Nat. Parks Service, 88 p.

ARNO S. & HAMMERLY R., 1985 - Timberline : Mountain and arctic forest frontiers. The mountainers, Seattle, 304 p.

BARBERO M., BONO G. & OZENDA P., 1979 - Carte de la végétation potentielle des Alpes piémontaises à 1/400000. Doc. Cartogr. Ecol., XXI, 139-162.

BARBOUR M.C., 1988 - Californian upland forests and woodlands. In Barbour and Billings, North Amer. territorial veget., 131-164.

BELONOVSKAIA E.A., ZIMINA R.P. & IASNU E.V, 1984 - Le Grand Caucasse : caractéristiques générales de la faune et de la flore. 25eme Congrès intern. de Géogr., vol. Caucase-Stara Planino, 221-261.

BLANDIN P. & LAMOTTE M., 1988 - La notion d'écocomplexe. Bull. Ecol., 19, 547-555.

BOX E.O., 1992 - Comparing the natural montane vegetation types of East Asia and Eastern north-America. Braun-Blanquetia, 8, 22-29.

BRAUN-BLANQUET J., 1930 - Zentralalpen und Tatra, eine pflanzensoziologische Parallele. Veröff. geobot. Inst. Rübel Zurich, 6, 81-123.

BRAUN-BLANQUET J., 1948 - La végétation alpine des Pyrénées orientales. Cons. sup. de la Rech. scientif., Barcelone, et SIGMA, n° 98.

BURNETT J.H., 1964 - The Vegetation of Scotland. Oliver and Boyd, Edinburgh, 613 p.

CARBIENER R., 1966 - La végétation des hautes Vosges dans ses rapports avec les climats locaux, les sols et la géomorphologie. Comparaison avec la végétation subalpine d'autres massifs montagneux à climat allochtone d'Europe occidentale. Thèse, Paris Orsay.

CHANG D.H.S., 1984 - The vegetational differentiation and agrosystem types of the Tian Shan Mountains. Ecol. des milieux montagnards et de haute altitude. Doc. Ecol. Pyr. III-IV : 357-361.

CONSEIL DE L'EUROPE, 1979 - Carte de la Végétation des Etats membres du Conseil de l'Europe. Coll. Sauvegarde de la Nature, 16, 97 p.

CONSEIL DE L'EUROPE & COMMISSION DES COMMUNAUTÉS EUROPÉENNES, 1987 - Carte de la Végétation naturelle des Etats membres. 2e éd., Luxembourg, notice 78 p.

DAHL E., 1956 - Rondane, mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. Skr. norske Vid. Akad. i Oslo, Mat. naturv. Klasse, n° 3, 374 p.

DAHL E., 1986 - Zonation in arctic and alpine tundra and fellfield ecotones. Ecosystem theory and application, 35-62.

DAHL E., ELVEN R., MOEN A. & SKOGEN A., 1986 - Vegetasjonsregioner (Vegetation Regions of Norway, 1/1 500 000), Nasjonalatlas for Norge, Kartblad 4.1.1., Statens Kartverk.

DOBREMEZ J.F. & VARTANIAN M.C., 1974 - Climatologie des séries de végétation des Alpes du Nord. Doc. Cartogr. Ecol. XIII, 29-48

DOBREMEZ J.F. & SHAKYA P.R., 1975 - Carte écologique du Nepal : VI, région Biratnagar-Kangchenjunga. Doc. Carto. Ecol. XVI:32-48.

DUPIAS G., 1985 - Végétation des Pyrénées : notice feuilles Bayonne, Tarbes, Toulouse, Carcassone, Luz, Foix, Perpignan. CNRS, Paris, 209 p.

ELLENBERG H., 1996 - Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen. 5e éd., Ulmer, Stuttgart, 1095 p.

ELMORE F., 1976 - Shrubs and Trees of the southwest Uplands (of USA). Southw. Parks and Mon. Ass., Globe, Arizona, 214 p.

FRANKLIN J. & DYRNESS C.T., 1973 - Natural Vegetation of Oregon and Washington. UDSA Forest Service, General Technical Report PNW-8, 417 p.

FREITAG H., 1981 - Mediterranean characters of the Vegetation in the Hindukush Mts, and the relationship between sclerophyllous and laurophyllous forests. Ecol. medit., VIII, 381-388.

FREY W., KÜRSCHNER H. & PROBST W., 1985 - Südkaspisches Tiefland und Elburzgebirge (Iran) : Vegetation. Tübingen Atlas des Vorderen Orients, L. Reichert Verl., Wiesbaden.

GAUSSEN H., 1926 - Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. Paris, Lechevalier, 552 p.

GAUSSEN H., 1948 - Carte de la végétation de la France, feuille n° 78, Perpignan. Paris, CNRS.

GAUSSEN H., 1964 - Carte de la Végétation de la France, feuille 77 Foix. Centre Nat. de la Rech. Scient., Toulouse.

GJÆREVOLL O., 1980 - A comparison between the alpine plant communities of Alaska and Scandinavia. Acta phytog. suecica, 68, 83-88.

GJÆREVOLL O. & BRINGER K.G., 1965 - Plant cover of the Alpine regions. Acta phytog. suecica, 50.

GJÆREVOLL O. & JORGENSEN R., 1978 - Mountain Flowers of Scandinavia. F. Bruno, Trondheim, 3e éd., 175 p.

GOBERT J., OZENDA P. & TONNEL A., 1966 - Carte de la Végétation de la France à 1/200 000, feuille 60, Gap. CNRS, Toulouse.

GORCHAKOVSKI P.L., 1975 - Végétation de l'étage de haute montagne de l'Oural. Acad. Sc. URSS, Moscou, 283 p. (en russe).

GREBENCHTCHIKOV O.S., 1974 - An essay of climatic characteristics for the main plant formations of the Caucasus. Botanicheskii journal, 59, 161-174.

GRUBER M., 1978 - La végétation des Pyrénées ariégeoises et catalanes occidentales. Thèse, Univ. Aix-Marseille III, 305 p.

GUINOCHET M., 1938 - Etudes sur la végétation de l'étage alpin dans le bassin supérieur de la Tinée (Alpes maritimes). Thèse, 458 p.

HARTMANN F.K. & JAHN G., 1967 - Waldgesellschaften des mitteleuropaïschen Gebirgsraumes nördlich der Alpen. Fischer, Iena, 2 vol.

HOLTEN J.I., 1986 - Autecological and phytogeographical investigations along a coast-inland transect at Nordmore, Central Norway. Thesis, Univ. Trondheim, 349 p., 69 pl.

HORVAT I., GLAVAC V. & ELLENBERG H., 1974 - Vegetation Südosteuropas. Fischer, Stuttgart, 768 p.

HOU H.Y. & CHANG H.S., 1992. The principal types of montane vegetation belts in China and eco-geographical characteristics. Braun-Blanquetia, 8, 11-17.

INSTITUT BOTANIQUE KOMAROV, ST.-PETERSBOURG, 1987 - Carte de la végétation de la partie européenne de l'URSS à 1/2 000 000 (en russe).

KLEIN J.C, 1994 - La végétation altitudinale de l'Alborz central. Inst. fr. de rech. en Iran, Téhéran, 283 p.

KLINKA K., NUSZDORFER F.C & SKODA L., 1979 - Biogeoclimatic units of central and southern Vancouver Island. Ministry of Forest, Prov. Br. Colombia, 120 p.

KOMARKOVA V., 1979 - Alpine vegetation of the Indian Peaks area (Colorado Rocky Mountains). Cramer, Vaduz.

KRAJINA V.J., 1965 - Ecology of western north America. Univ. of Brit. Columbia, Vancouver, 112 p.

KÜCHLER A.W., 1977 - The map of the natural vegetation of California. Univ. of Kansas, Lawrence, 31 p., carte à 1 500 000.

LOVRIC A.Z. & RAC M., 1987 - Correlations of the paleoendemic storm belt vegetation in lofty peaks of S.E. Europe, Turkey and Middle Asia. Polycop. Inst. R. ROSKOVIC Zagreb, 66 p.

MARR J.W., 1964 - The Vegetation of the Boulder area. Natural History of the Boulder area, Colorado Mus., Boulder, 34-42.

MAYER H., 1966 - Waldgeschichte des Berchtesgadener Landes. Salzburger Kalkalpen-Forstwiss, 22:3-42.

MAYER H., 1984 - Wälder Europas. G. Fischer, Stuttgart, 691 p.

MAYER H. & AKSOY H., 1986 - Wälder der Turkei. G. Fischer, Stuttgart, 290 p.

MEUSEL H. & SCHUBERT R., 1971 - Beiträge zur Planzengeographie des Westhimalayas. Flora, 160, 137-194, 373-432 et 573-606.

MICHALKO J., BERTA J., MAGIC D. & MAGLOCLY S., 1979 - Carte de la Végétation potentielle de la Slovaquie à 1/500 000. Ustar exprimentalnej biologie a ekologie SAV, Bratislava.

MIEHE H., 1991 - Der Himalaya, eine multizonale Gebirgsregion. In Walter & Brekle, Ökologie der Erde 4, G. Fischer, Stuttgart, 180-230.

NIERING W.A. & LOWE C.H., 1984 - Vegetation of the Santa Catalina Mountains : community types and dynamics. Vegetatio 58, 3-28.

NOIRFALISE A. *et al.*, 1987 - Carte de la végétation naturelle des Etats membres des Communautés européennes et du Conseil de l'Europe. Office Publ. Comm. euc., Luxembourg.

NUMATA M., 1966 - Vegetation and Conservation in Eastern Nepal. Journ. of the College of Arts and Sc., Chiba Univ., 4, 11 p., 6 pl.

OHSAWA M., 1992 - Altitudinal zonation and succession of forests in the eastern Himalaya. Braun-Blanquetia 8, 92-98.

OZENDA P., 1962 - Carte de la Végétation de la France, feuille n° 68, NICE. Carte National de la Recherche Scientifique.

OZENDA P., 1963 - Principes et objectifs d'une cartographie de la végétation des Alpes à moyenne échelle. Doc. Carte Végét. des Alpes, I, 5-18.

OZENDA, P., 1966 - Perspectives nouvelles pour l'étude phytogéographique des Alpes du Sud. Doc. Carte Vég. Alpes, IV, 198 p.

OZENDA, P., 1975 - Sur les étages de végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen. Doc. Carto. Ecol., XVI, 1-32.

OZENDA P., 1976 - Basic features of Caucasus vegetation as seen by an alpine biogeographer. XXIII Intern. Geogr. Congress, Add. vol. 12, Moscou.

OZENDA P., 1979 - Les relations biogéographiques des Alpes avec les chaînes calcaires périphériques (Jura, Apennin, Dinarides). Biogeographica, The Hague, 16, 19-33.

OZENDA P., 1981a - La cartographie de la végétation des Alpes, centre de gravité d'une étude phytogéographique des montagnes européennes. Angew. Pflanzensoz., 26, 113-133.

OZENDA P., 1981b - Végétation des Alpes sud-occidentales, CNRS, Paris, 258 p.

OZENDA P., 1985 - La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris, 344 p.

OZENDA P., 1987 - Die Vegetation der Alpen im europäischen Gebirgsraum. G. Fischer, Stuttgart, 353 p.

OZENDA P., 1989 - Le déplacement vertical des étages de végétation en fonction de la latitude : un modèle simple et ses limites. Bull. Soc. géol. de France, V, 535-540.

OZENDA P., 1991 - Les relations biogéographiques des montagnes sahariennes avec la région méditerranéenne. Revue de Géogr. alpine, LXXIX, 43-53.

OZENDA P., 1993 - Etage alpin et toundra de montagne : parenté ou convergence ? Fragm. flor. et géobot., Suppl. 2, 457-471.

OZENDA P., 1994 - La végétation du continent européen. Delachaux et Niestlé, Lausanne, 280 p.

OZENDA P., 1995 - L'endémisme supraspécifique au niveau du système alpin. Acta bot. gallica, 142.

OZENDA P., 1996 - Les relations biogéographiques des montagnes du groupe de l'Altaï (Asie centrale) principalement avec les Alpes. Biogeographica, Paris, 72, 3-17.

OZENDA P., 1997 - Aspects biogéographiques de la végétation des hautes chaînes. Biogeographica, Paris, 73:145-179.

OZENDA P. & BOREL J.L., 1990 - The possible responses of vegetation to a global climatic changes : scenarios for Western Europe, with special reference to the Alps. Landscape-ecol. impact of clim. change, IOS Press, Amsterdam, 211-249.

OZENDA P. & BOREL J.L., 1994 - Biocoenotic diversity patterns in the Alpine belt of the mountains in western and Central Europe. Coll. Phytosoc., XXIII, 723-735.

OZENDA P. & PAUTOU G., 1995 - Résumés et Tables des Documents pour la Carte de la Végétation des Alpes (vol. I-X) et des Dococuments de Cartographie Ecologique (vol. XI-XXXI). Labor. Ecosystèmes alpins, Univ. de Grenoble, 83 p.

OZENDA P. & WAGNER H., 1975 - Les séries de végétation de la chaîne alpine et leurs équivalences dans les autres systèmes phytogéographiques. Doc. Carto. Ecol., XVI, 49-64.

PAUTOU G. & al., 1978 - Feuille Grenoble 1/200 000, Carte Végét. de la France. CNRS, Toulouse.

PEET K.K., 1988 - Forests of the Rocky Mountains. In BARBOUR & BILLINGS, North Amer. Terrest. Veget., Cambridge Univ. Press, 63-102.

PRICE L.W., 1978 - Mountains of the Pacific Northwest, USA : A study in contrasts. Arct. and Alp. Res., 10, 465-478.

QUEZEL P., 1971 - La haute montagne méditerranéenne. Signification phytosociologique et bioclimatique générale. Coll. interdiscipl. sur les milieux supraforestiers, Perpignan, 1-16.

QUEZEL P., BARBERO M. & AKMAN Y., 1980 - Contribution à l'étude de la végétation forestière d'Anatolie septentrionale. Phytocoenologia, 8, 365-519.

QUEZEL P. & BARBERO M., 1985 - Carte de la végétation potentielle de la Région méditerranéenne, feuille 1, Méditerranée orientale, CNRS, Paris.

QUEZEL P. & BARBERO M., 1989 - Zonation altitudinale des structures forestières de végétation en Californie méditerranéenne. Leur interprétation en fonction des méthodes utilisées sur le pourtour méditerranéen. Ann. Sc. for. 46, 233-250.

QUEZEL P. & SHEVOCK J., 1982 - Essai de mise en parallèle de la zonation altitudinale de végétation entre Californie méridionale et pourtour méditerranéen. Ecol. medit., VIII, 389-408.

RICHARD L. & HAINARD P., 1981 - Feuille Annecy 1/200 000 de la Carte de la Végétation de la France, CNRS, Toulouse.

RIVAS-MARTINEZ S., 1982 - Etages bioclimatiques, secteurs chorologiques et séries de végétation de l'Espagne méditerranéenne. Ecol. Méditerr., VIII, 275-288.

RIVAS-MARTINEZ S., 1987 - Memoria del Mapa de series de Vegetación de España 1/400 000, ICONA, Madrid, 268 p.

SCHIECHTL H.M. & STERN R., 1963 - Studien über die Entwaldung im Kilikischen Ala Dag (mittlerer Taurus) in Kleinasien. Ber. Naturw.-mediz. Verein, 53.

SCHIECHTL H.M. & al., 1970 à 1988 - Karte der aktuellen Vegetation von Tirol. Doc. Carte Vég. Alpes, VIII et IX; Doc. Cartogr. Ecol., XI, XIV, XV, XVII, XXIII, XXV, XXVI, XXVII, XXX, XXXI.

SCHRÖTER C., 1908 - Das Pflanzenleben der Alpen. Raustein, Zürich, 806 p.

SCHUMACHER G. & VESTAL, E., 1969 - Climates and life zones (East Central Sierra Nevada). The Mammoth Lakes Sierra, Wilderness Press, Berkeley, 85-87.

SCHWEINFURTH U., 1957 - Die horizontale und vertikale Verbreitung der Vegetation im Himalaya. Bonn Geogr. Abhandl., 20, 372 p.

SEDELNIKOV V.P., 1988 - Végétation de haute altitude du domaine montagneux Altaï-Saians. Acad. Sc. URSS, sect. sibérienne, Novosibirsk, 222 p. (en russe).

STAINTON J.D.A., 1972 - Forest of Nepal. Hafner, N.Y., 181 p.

STANIOUKOVITCH K.V., 1973 - La Végétation des Montagnes de l'U.R.S.S. (en russe). Duchambe, 416 p.

SUSLOV S.P., 1961 - Physical geography of the Asiatic Russia. Freeman and Co, London, 594 p.

TROLL C., 1973 - High Mountain Belts between the Polar Caps and the Equator : Their definition and lower limit. Arct. Alp. Res., 5:19-28.

VIRTANEN R. & EUROLA S., 1997 - Middle oroarctic vegetation in Finland and middle-northern arctic vegetation on Svalbard. Acta phytog. suecica 82:1-64.

WAGNER H., 1981 - Die natürliche Pflanzendecke Österreichs. Ost. Akad. Wiss., Wien, 63 p. + Carte 1/1 000 000.

WALTER H., 1974 - Die Vegetation Osteuropas, Nord und Zentralasiens. G. Fischer, Stuttgart, 452 p.

WALTER H., 1976 - Die ökologischen Systeme der Kontinente (Biogeosphäre). G. Fischer, Stuttgart, 131 p.

WALTER H., 1979 - Vegetation und Klimazonen. Ulmer, Stuttgart, 342 p.

WALTER H.& BRECKLE S., 1991 - Ökologie der Erde, 4. G. Fischer, Stuttgart, 586 p.

WALTER H.& BRECKLE S., 1994 - Ökologie der Erde, 3, 2e éd. G. Fischer, Stuttgart, 726 p.

WEBER W.A. & WILLARD B. 1969 - IX International Botanical Congress Field Trip., n° 1, Seattle, 100 p.

WEST N.E., 1988 - Intermountain deserts, shrub steppes, and woodlands. In Barbour and Billings, North American terrestrial vegetation, Cambr. Univ. Pr., 209-230;

ZWINGLER A.H. & WILLARD B.E., 1972 - Land above the trees. Harper & Row, New York, 489 p.