

LA MONTAGNE HOLARCTIQUE

The holarctic mountain

The aim of this opening chapter is, firstly, to define the geographical framework of the study, namely the mountains of the temperate zone of the northern hemisphere and, then, to present the unity of this grouping, which is one of the main lines of the present study and will be highlighted throughout.

- *Mountain vegetation will be understood to mean what is found above the limit between the colline and montane belts, i.e. an altitude of about 500 m in the middle latitudes. The terminology relating to belt pattern and zonality is defined and used throughout the study.*
- *The mountains studied here are those comprised between approximately latitudes 30°N and 70°N. They represent obviously more than half the world's mountains (fig. 1.1) and over three quarters of the land area occupied by high mountains (fig. 1.2). Special emphasis will be given to the European chains (fig. 1.4).*
- *The mountains studied from this point of view present a relatively homogeneous aspect in terms of vegetation and especially forest vegetation (fig. 1.5 and 1.6). This is due to the unity of the holarctic region of the globe and to the history of its vegetation. As the inter-tropical mountains and those of the southern hemisphere are very different (fig. 1.7), they are not taken into account in this work.*

L'objectif de ce premier chapitre est d'abord de définir le cadre géographique de ce volume, à savoir les montagnes de la zone tempérée de l'hémisphère nord, et ensuite de présenter l'unité de cet ensemble, qui sera précisée tout au long de cet ouvrage dont elle constitue un fil directeur.

- Par végétation de montagne on entendra celle qui se trouve au-dessus de la limite entre les étages dits collinéen et montagnard soit pratiquement, sous les latitudes moyennes, l'altitude 500 m. environ. La terminologie relative à l'étagement et à la zonalité, qui sera utilisée ensuite, est précisée.
- Les montagnes étudiées ici sont celles qui sont comprises entre les latitudes de 30°N et 70°N environ. Elles représentent beaucoup plus de la moitié des montagnes du globe (fig. 1.1) et plus de trois quarts de la surface attribuable à la haute montagne (fig. 1.2). Les chaînes européennes (fig. 1.4) auront un traitement privilégié.
- Les montagnes ainsi considérées présentent dans leur végétation, notamment forestière (fig. 1.5 et 1.6) une relative homogénéité qui tient à l'unité de la région du globe appelée holarctique et à l'histoire de sa végétation; les montagnes inter-tropicales et celles de l'hémisphère sud sont très différentes (fig. 1.7) et ne sont pas traitées ici.

1.1 OÙ COMMENCE LA VÉGÉTATION DE MONTAGNE?

1.1.1 A la recherche d'une définition

Question simple, si l'on savait clairement ce qu'est une montagne. Mais le concept de montagne et la recherche d'une définition rigoureuse ont fait l'objet de nombreux débats: mentionnons seulement les exposés de L.W. Price [1986 pp. 1-5] et de Ives, Messerli et Spiess [1997 pp. 2-8].

Les critères physiques sont insuffisants. Ce n'est pas la seule altitude qui fait la montagne: en Laponie, climat alpin et «toundra alpine» descendent jusqu'au littoral. Ce n'est pas non plus la seule pente: le Tibet ou l'altiplano andin comprennent des plateaux «alpins». On peut invoquer des critères anthro-centriques: un mode de vie différent de celui de la plaine, des contraintes liées aux difficultés de situation, des migrations saisonnières; mais on connaît les difficultés qu'a représenté en divers pays la recherche d'une définition légale (fiscale par exemple) de la «zone montagne». En définitive, il y a, semble-t-il, autant de définitions possibles que de points de vue; aussi nous nous en tiendrons à celui du botaniste et nous proposons de considérer comme montagne un territoire dont la végétation diffère significativement de celle de son avant-pays. Anticipant sur la notion d'étage de végétation qui sera discutée plus loin, disons qu'une différence «significative» sera pour nous celle d'un étage au moins. Comme nous le verrons fréquemment, l'amplitude altitudinale moyenne d'un étage est, dans les montagnes tempérées considérées ici, de l'ordre de 700 mètres. Pour simplifier, nous situerons en général le pied de la montagne, du moins aux latitudes de l'Europe moyenne, à la cote 500 mètres.

1.1.2 Une notion-clé: l'étagement

La végétation de montagne est caractérisée essentiellement par une répartition altitudinale des espèces et des écosystèmes (pl. I). Le déterminisme de cet étagement réside évidemment dans les gradients des facteurs climatiques, et en premier lieu celui de la température, en fonction de l'altitude.

Théoriquement, ce tri écologique devrait aboutir à la formation d'un continuum, chaque espèce réagissant pour son propre compte; mais des discontinuités liées les unes au relief, les autres à la végétation elle-même, permettent de séparer des étages. Ces coupures résultent notamment du fait que ces divisions sont concrétisées par des climax forestiers, dont certains forment de précieux niveaux-repères comme les limites des hêtraies ou encore les formations de ligneux bas situées au sommet de l'étage subalpin. Et le nombre des espèces forestières de l'Europe étant très limité par suite de l'appauvrissement dû aux glaciations, le nombre des climax possibles est lui-même si limité que dans les cas extrêmes il peut n'y avoir qu'une espèce forestière climacique pour représenter localement un étage.

Cet étagement a été introduit tout d'abord dans les Alpes suisses. Nous verrons plus loin (chap. 7) comment on est passé ensuite progressivement d'une *approche phytosionomique* à une *notion moderne d'étage de végétation*, considéré comme un ensemble structuré d'écosystèmes réunis dans une tranche d'altitude. Il ne faut pas oublier cependant que l'étage n'est pas une réalité en lui-même, mais résulte d'une perception que nous avons de la nature montagnarde, et constitue une hypothèse de travail pour faire avancer l'analyse de cette nature.

Le plus prodigieux exemple d'une succession d'étages est observable sur le versant sud de l'Himalaya, en particulier au Népal (fig. 9.5).

1.1.3 Etagement et zonalité

A l'échelle du globe, la température apparaît comme le facteur écologique prédominant. C'est aussi le seul qui varie à la fois en fonction de la latitude et de l'altitude d'une manière simple, univoque et parallèle :

- Simple: la variation est pratiquement linéaire en fonction de l'altitude (0,55° pour 100 m d'élévation pour la moyenne annuelle) et en fonction de la latitude (0,60° environ par degré de latitude en général dans l'hémisphère nord). Très schématiquement, on peut retenir qu'une élévation de 1 mètre « correspond » à un déplacement de 1 kilomètre vers le nord. Cette question est exposée plus loin aux sections 2.5 et 3.4.
- Univoque: en faisant abstraction des irrégularités locales, la variation se fait toujours dans le sens d'une décroissance régulière vers le haut ou vers le Nord.
- Parallèle: les effets biogéographiques se traduisent par une succession de types de végétation lorsqu'on s'élève en montagne ou lorsqu'on se déplace en plaine du Sud vers le Nord, succession qui se fait, dans les deux cas, dans le sens d'un remplacement par des types de végétation de plus en plus froids; ce qui se voit, d'une manière un peu trop schématique il est vrai, sur la figure 1.7.

Le parallélisme entre zones latitudinales et étages en montagne a été longtemps classique sur les longitudes de l'Europe centrale :

Subarctique	Alpin
Boréal	Subalpin
Némoral Nord	Montagnard
Némoral Sud	Collinéen

mais il a été ensuite très controversé, voire renié complètement. Nous aurons l'occasion à différentes reprises de discuter dans quelle mesure cette comparaison a un sens. Mais elle demande des précautions: ainsi la végétation méditerranéenne présente, au contact de végétations plus froides, une frange que l'on appelle couramment subméditerranéenne mais dans laquelle il faut absolument distinguer [Ozenda, 1985 et 1987] un type septentrional faisant transition vers la zone némorale (subméditerranéen proprement dit) et un type altitudinal de transition vers l'étage collinéen (supraméditerranéen) qui sont représentés par des groupements végétaux affines mais cependant bien individualisés.

Il est de toutes façons nécessaire de bien distinguer ces deux concepts de zonalité et d'étagement par des termes différents :

en français :	zone	étage
en allemand :	<i>Gürtel</i>	<i>Stufe</i>
en anglais :	<i>belt</i>	(<i>altitudinal</i>) <i>belt</i>

Comme pour les étages, il n'est pas évident que les successions mentionnées ci-dessus se matérialisent aussi en plaine par des zones *discontinues et bien séparables*; on pourrait penser qu'il doit exister dans les deux cas un « continuum », c'est-à-dire, dans le cas des Alpes et de l'Europe, un passage continu depuis la végétation méditerranéenne jusqu'à la végétation nivale ou son équivalent arctique. En fait, ici également, les discontinuités existent, et les zones sont un fait d'observation courante.

D'ailleurs la notion de continuum est en elle-même stérile, car elle n'apporte rien de plus à l'analyse de la végétation.

1.1.4 Moyenne et haute montagne

Une tendance fréquente consiste à réduire implicitement l'étude de la végétation de montagne à celle de la haute montagne: la prolifération des ouvrages sur la flore alpine en est un reflet. Pourtant, la moyenne montagne possède à la fois son individualité et son intérêt:

- sa richesse végétale est en général plus grande, et elle contient une grande partie des endémiques;
- la connaissance de la moyenne montagne est indispensable pour comprendre la biologie des étages supérieurs, qui en sont un cas limite.

C'est un des objectifs de ce livre de vouloir rendre toute sa place à la moyenne montagne.

Troll [1972] a proposé trois critères de délimitation de la haute montagne au sens biogéographique: la limite supérieure des forêts ou *timberline*, la limite inférieure des phénomènes de solifluction, la limite inférieure des glaciations pléistocènes.

Les deux derniers critères sont d'une appréciation difficile. L'existence d'une solifluction, et plus généralement du modelé dit périglaciaire, est liée à un ensemble géomorphologie-climat, à une physique de l'eau, qui n'existe que dans certaines chaînes. La limite inférieure des glaciations passées, dans la mesure où les traces en sont bien conservées, est contestable en tant que limite biologique, de même que la *snow line* actuelle est fréquemment récusée en tant que jalon du sommet de l'étage alpin.

Reste donc la limite supérieure des forêts. Mais à utiliser avec précaution. Car si elle a été très étudiée sous l'angle écophysiologique, sa valeur de limite biogéographique a souvent été simplifiée d'une manière excessive, voire erronée, et doit faire l'objet d'une révision dont le chapitre 3 tente de jeter les bases.

Anticipant sur une définition plus élaborée de la haute montagne rappelons, comme il a été dit plus haut, qu'elle n'est pas affaire de simple altitude mais qu'elle peut prendre, toujours au sens biogéographique, un développement considérable dans des chaînes de hauteur modeste mais situées sous les hautes latitudes.

1.1.5 Peut-on parler d'une multizonalité de la montagne?

Si l'on admet, du moins à titre d'hypothèse de travail, un certain parallélisme entre zonation et étagement, la végétation de montagne apparaît alors comme équivalant à une superposition de zones différentes, ou en d'autres termes comme l'apparition extrazonale de végétations situées normalement plus au Nord. Ainsi les montagnes d'Ecosse abritent des espèces subarctiques, les Alpes et les Pyrénées un nombre élevé d'espèces dites arctico-alpines, les Alpes et les Carpates portent des forêts d'Epicéa ressemblant à celles de Scandinavie, et les montagnes du Sahara central, pourtant situées sous les Tropiques, conservent sur leurs sommets des espèces de souche méditerranéenne. La végétation d'une chaîne pourrait être de la sorte considérée comme formée, au-dessus d'un socle de basse montagne, par un empilement d'enclaves extrazonales. L'exemple des espèces alpino-arctiques suggère que ces enclaves pourraient être le témoin de l'extension ancienne de «nappes» de végétation froides.

A l'opposé, on peut envisager que le peuplement végétal de chaque montagne dérive essentiellement (et même totalement dans certains cas: volcans récents) de la transformation de la végétation planitiaire de la région dans laquelle elle est implantée, et l'apparence de multizonalité serait alors une convergence due à l'adaptation au climat d'altitude.

Migrations extrazonales ou différenciation autochtone, quelle est leur part relative? Et quelle est la part de la transformation ultérieure de la végétation orophile, après sa mise en place: évolution, effet des glaciations? Cette question complexe est souvent encombrée d'idées toutes faites.

1.2 QUELLES MONTAGNES ICI?

La végétation des montagnes du globe appartient à deux ensembles biologiques bien distincts:

- celle des montagnes des parties tempérées et froides de l'hémisphère Nord, situées dans ce que les biogéographes (végétalistes et animalistes) nomment l'empire holarctique ou *Holarctis*;
- celle des montagnes intertropicales, et celles de l'hémisphère sud dont la végétation leur est relativement apparentée.

La limite entre ces deux ensembles peut être située un peu au Nord du Tropique du Cancer, vers le 30° parallèle N.

Ce volume est limité à l'étude du premier ensemble (celui des montagnes de l'Holarctis), le seul dont l'auteur possède une expérience personnelle assez étendue. Son objet n'est pas de décrire la végétation de ces montagnes, mais de mettre en relief les questions générales qui s'y rapportent.

Sur la figure 1.1, qui donne un schéma d'ensemble des hautes montagnes du globe, on voit que la plupart d'entre elles sont groupées entre les latitudes 30° N et 70° N qui seront retenues comme les limites de ce travail. C'est entre ces latitudes que se trouvent d'ailleurs concentrées les grandes masses continentales. C'est là aussi que se trouvent les trois quarts des surfaces que l'on peut attribuer à la haute montagne (fig. 1.2 et 1.3).

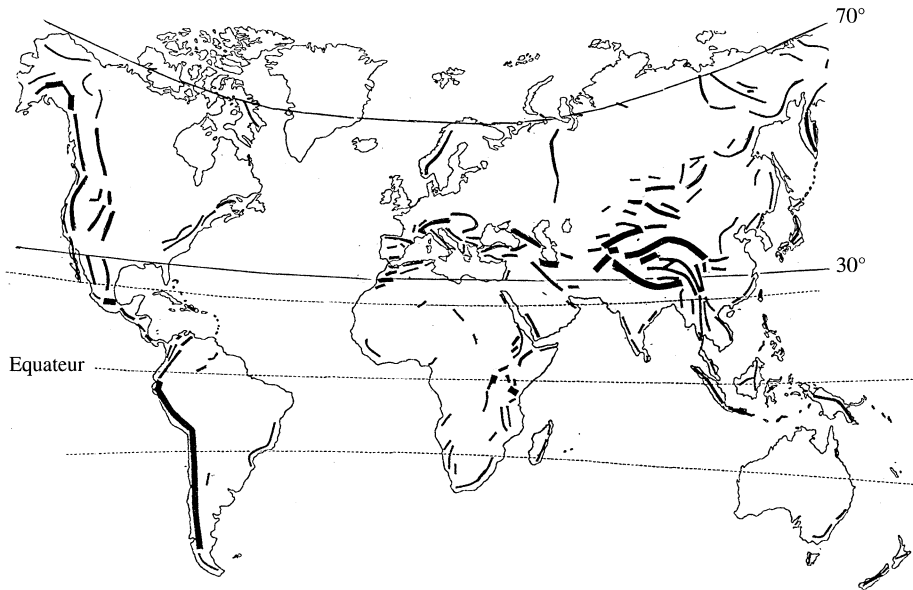


Fig. 1.1 Répartition générale des montagnes du globe. La plus grande partie se trouve dans la bande comprise entre les parallèles 30°N et 70°N, précisément celle qui est étudiée ici.

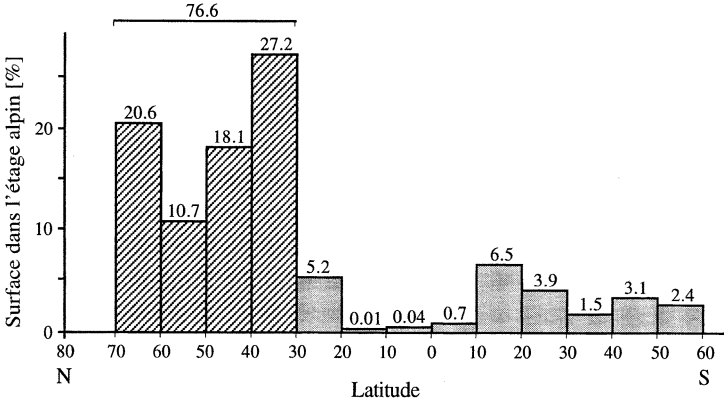


Fig. 1.2 D'après Körner [1997, pp. 46-49] la végétation de haute montagne, au-dessus des forêts, couvrirait entre 70°N et 60°S une surface de 4,5 millions de km², soit 3% des terres émergées; les trois quarts de cette surface se trouvent entre 30° et 70°N. La toundra arctique couvrirait, quant à elle, 5% des terres.

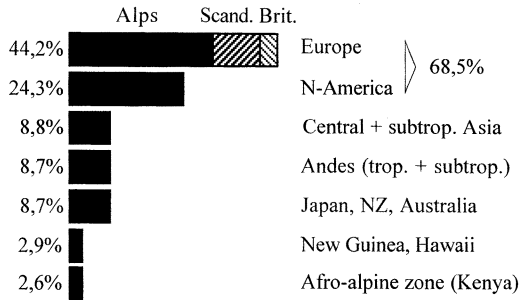


Fig. 1.3 Importance relative du nombre de publications concernant la biologie des végétaux de haute montagne (d'après Körner, [1999], simplifié). Plus des deux tiers se rapportent aux montagnes de l'Holarctis considérées ici. La statistique porte sur 650 publications environ, des années récentes.

Ce livre, écrit par un auteur alpin, réserve naturellement une place essentielle aux montagnes européennes, dont un schéma général est donné par la figure 1.4. Une ligne pointillée y entoure les montagnes de moyenne latitude, dont l'ensemble forme ce qui sera appelé plus loin *Système médio-européen*. En attendant une définition rigoureuse de la notion de système, qui sera donnée après l'étude intégrée développée au chapitre 6, nous aurons souvent à considérer l'ensemble de ces chaînes médio-européennes, qui ont en commun les caractères suivants :

- la situation dans une zone de climat général homogène, celui de l'Europe tempérée (zone némorale *sensu lato*, incl. sa partie sud, la zone thermonémorale);
- une similitude des flores, et en particulier l'existence d'endémiques de cet ensemble (§ 5.7.1);
- une parenté des flores forestières, entraînant l'existence de végétations climatiques semblables, et d'étages de végétation homologue.

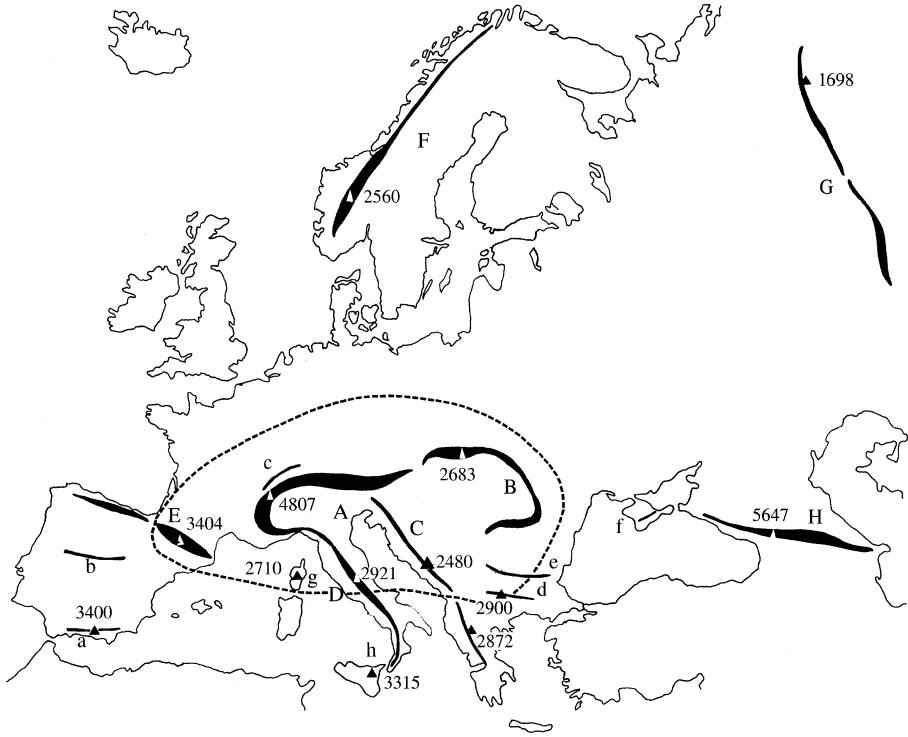


Fig. 1.4 Disposition schématique des principaux massifs montagneux d'Europe avec l'indication d'altitude de leur point culminant. Huit chaînes européennes dépassent ou avoisinent une longueur de 1000 km: A, les Alpes; B, les Carpates; C, l'ensemble Dinarides-Pinde; D, l'Apennin; E, la chaîne pyrénéo-cantabrique; F, la dorsale Scandinave; G, l'Oural; H, le Caucase. Mais deux d'entre elles seulement dépassent 4000 m. d'altitude: les Alpes et le Caucase. Les autres hauts reliefs sont: des chaînes de type alpin, plus modestes dans leur étendue, mais quelques-unes assez élevées: a, Sierra Névada; b, Sierras centre-ibériques; c, Jura; d, haut massif bulgare; e, Stara Planina; f, Crimée; g, Corse; h, Sicile. En outre, l'Islande.

1.3 UNITÉ BIOLOGIQUE DES CHAÎNES HOLARCTIQUES

Cette unité tient évidemment au fait que leur tapis végétal s'est constitué à partir d'un fond commun homogène, la végétation présente et passée de l'*Holarctis*.

Dans celle-ci, la formation la plus remarquable est la **grande forêt boréale de Conifères**, qui forme une large bande allant des rives pacifiques de l'Amérique du Nord à celles de l'Asie orientale. Sa superficie est considérable, évaluée à 12 millions de km², soit presque un dixième des terres émergées. En Amérique, c'est la forêt hudsonienne, couvrant une large part de l'Alaska et du Canada. En Asie, c'est la taïga. Dans la plus grande partie de son étendue, cette forêt est formée presque exclusivement par des espèces de quatre genres d'Abiétacées: *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Abies*, (fig. 1.5). Mais Canada, Scandinavie, Sibérie hébergent des espèces différentes: ainsi d'ouest en est *Picea sitchensis*, *mariana*, *abies*, *obovata*. En Sibérie, plusieurs espèces de Mélèze se relayent aussi d'ouest en est (fig. 8.20). Sur les marges de cette zone forestière boréale s'ajoutent d'autres genres: *Tsuga*, *Pseudotsuga*. Partout le genre *Juniperus* (fig. 1.6) sous ses formes tant arbustives qu'arborées tient une large place.



Fig. 1.5 Aire générale du genre *Abies*. En grisé, les deux espèces à très vaste distribution : *Abies balsamea* en Amérique du Nord, *Abies sibirica* en Asie septentrionale. En noir, l'aire du Sapin d'Europe, *Abies alba*. En pointillé, les trois groupes méridionaux riches en espèces dont chacune n'a qu'une aire restreinte : A, groupe ouest-américain avec vingt espèces ; B, groupe méditerranéen avec dix espèces ; C, groupe extrême-oriental avec quarante espèces environ [d'après Gaussen].

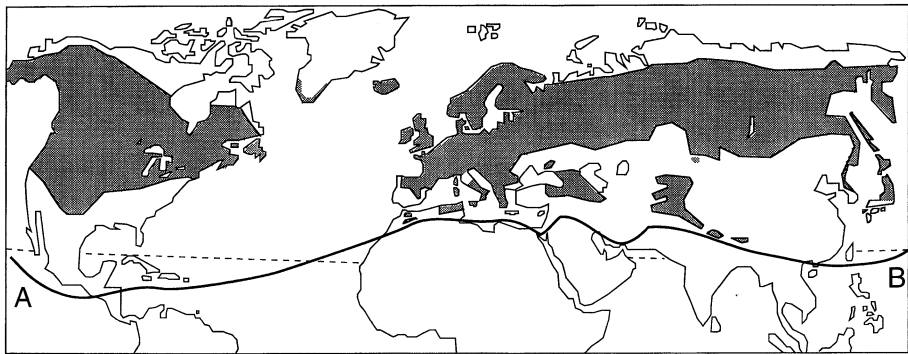


Fig. 1.6 Aire du genre *Juniperus*. En grisé, aire de *J. communis*. Ligne AB, limite sud de l'aire du genre *Juniperus*. En pointillé, le tropique du Cancer.

Les Conifères sont mieux adaptés que les feuillus aux conditions extrêmes : grand froid en zone boréale, grand ensoleillement et xéricité en zone subtropicale (Atlas), grandes précipitations en région hyperocéanique (chaîne des Cascades). Les aiguilles offrent une moindre surface au gel et à la dessiccation que les feuilles larges. Les Conifères sont mieux adaptés à une période végétative courte. Ils sont aussi moins exigeants pour le terrain ; mais, en revanche, ils donnent une litière pauvre et acide, génératrice de sols infertiles.

Dans les montagnes boréales (Scandes, Oural, Rocheuses du nord), la couverture forestière fait partie de la forêt boréale elle-même.

Dans les **montagnes de la zone némorale**, la forêt des étages subalpin et montagnard-supérieur représente une formation vicariante de la forêt boréale. Les mêmes quatre genres dominent, mais avec des espèces différentes, dans les Alpes, le Caucase, les Appalaches. En revanche, dans l'étage montagnard moyen et inférieur, et dans l'étage collinéen, dominent les feuillus : Cupulifères essentiellement (*Fagus*, *Quercus*,

Carpinus) mais aussi *Acer*, *Alnus*, *Sorbus*. Ici encore, les genres ont une distribution pan-holarctique, mais les espèces sont différentes suivant la longitude :

Europe Centrale	Amérique du Nord
<i>Fagus sylvatica</i>	<i>F. grandifolia</i>
<i>Carpinus betulus</i>	<i>C. caroliniana</i>
<i>Quercus robur</i>	<i>Q. alba</i>
<i>Fraxinus excelsior</i>	<i>F. nigra</i>
<i>Tilia cordata</i>	<i>T. americana</i>
<i>Sorbus aucuparia</i>	<i>S. americana</i>

Plus au sud encore, dans les **zones thermonémorale et subtropicale**, la couverture forestière est plus riche et plus compliquée. Les Conifères et les feuillus sont différents, plus nombreux, et il s'ajoute un cortège thermophile hérité de la flore tertiaire et éparpillé par les glaciations, avec les genres *Ostrya*, *Platanus*, *Corylus*, *Castanea* entre autres, comme dans le Caucase sud-occidental, ou de nombreux Conifères comme dans la Sierra Nevada californienne (fig. 9.12). La continuité de la zone boréale, et la relative homogénéité de la zone némorale, font place ici à de plus grandes différences suivant la longitude, entre Californie, Bassin méditerranéen, Région pontique, Moyen-Orient.

L'augmentation de richesse et de biodiversité, du nord au sud, est très sensible, par exemple dans la statistique des Conifères :

	Latitude	Nombre de Gymnospermes spontanées	Dont: Pinus
Scandes	68°-60°	3	1
Alpes (excl. la frange méditerranéenne)	48°-44°	13	6
Sierra Nevada de Californie	39°-36°	21	11

Concernant l'unité de la végétation holarctique, on peut ajouter notamment les Peupliers du groupe «Tremble» (*Populus tremula*, *p. tremuloïdes*) comme colonisateurs de terrains remaniés (avalanches) dans les Alpes, le Caucase, les Rocheuses du Colorado.

On peut noter l'importance, dans l'étage subalpin des chaînes holarctiques, des *Alnus* du groupe *viridis*: *viridis s. str.* dans les Alpes, *fruticosa* en Sibérie, *mandschurica* et *kamtchatika* en Asie nord-orientale, *sinuata* et *crispa* en Amérique du Nord.

Parmi les herbacées, des familles telles que Renonculacées et Brassicacées ont à la fois une distribution holarctique et un rôle important en haute montagne, de même que les genres *Carex* et *Luzula*.

Cette **unité géobotanique de l'Holarctis** est très ancienne: déjà au Miocène les flores de l'Eurasie et de l'Amérique du Nord étaient très apparentées. Elle est due à la compacité des continents, qui sous ces latitudes dépassent largement l'étendue des océans, et à l'absence de grande barrières arides (sauf dans le sud des USA et l'Asie centrale). Les migrations est-ouest à travers de grandes plaines, la zonalité des climats, ont concouru à la constitution de bandes floristiques latitudinales qui ont leur équivalent au moins approximatif dans l'étagement en montagne (fig. 1.7).

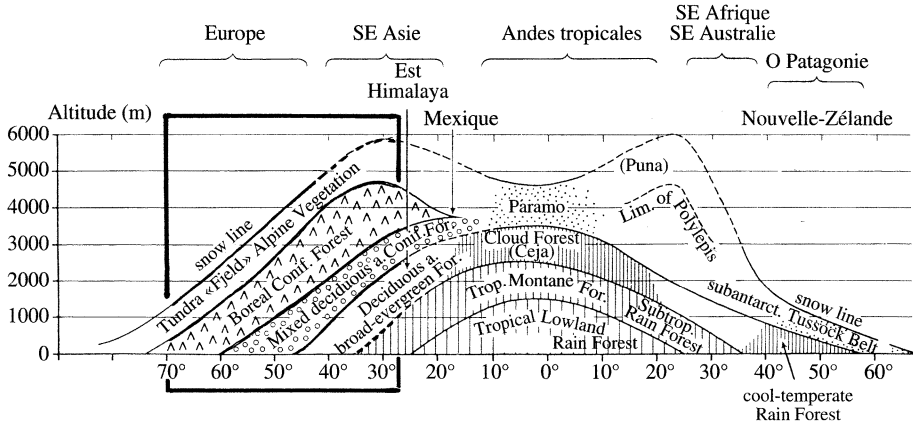


Fig. 1.7 Coupe nord-sud des principales formations non arides du globe [d'après Troll, 1973]. Ce schéma, classique et maintes fois reproduit, n'est qu'approximatif, mais il montre :

- 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 ;
- la profonde différence avec les formations végétales des régions intertropicales et de l'Hémisphère sud.

Dans les montagnes intertropicales au contraire, la séparation déjà ancienne entre les continents, les différences profondes entre les flores paléo- et néotropicales, le moindre rôle des glaciations, l'ampleur des régions arides, font que chacun des grands ensembles montagneux, Andes, Afrique orientale, Indonésie, a puisé dans un stock floristique différent. Ce qui n'exclut pas toutefois des convergences dues à des similitudes écologiques, comme entre les paramos andins à *Espeletia* et l'étage dit afro-alpin à *Dendrosenecio*. La zonation de la végétation de plaine, lorsqu'elle est apparente, est due davantage à des gradients d'aridité qu'à une échelle de température : il n'y a donc aucune raison qu'apparaisse en montagne ce parallélisme zones-étages qui a donné lieu très tôt à des comparaisons en Europe (avant d'appeler des critiques justifiées mais excessives). Toutefois, il est intéressant de remarquer que la végétation à *Nothofagus*, si caractéristique des montagnes tempérées de l'hémisphère sud, existe en altitude, au-dessus des étages tropicaux, en Nouvelle-Guinée.

Très schématiquement, on peut avancer que la couverture forestière des montagnes est surtout constituée :

- dans l'Holarctis, de Conifères et de caducifoliés ;
- sous les Tropiques, de feuillus sempervirents ;
- dans l'hémisphère sud tempéré, de sempervirents avec des Conifères spéciaux.

Un autre biome à conditions biologiques extrêmes est constitué par les déserts. Mais ici encore, rien de comparable à l'homogénéité qui apparente les hautes montagnes holarctiques même éloignées les unes des autres. Géographiquement bien distincts, les déserts ont chacun leur flore propre, provenant de l'appauvrissement de flores régionales très différentes souvent séparées par des océans ; en outre, il n'y a pas eu de grand épisode désertique planétaire évident comme il y a eu les glaciations. Les convergences dues aux conditions arides ne parviennent pas à masquer la profonde diversité des végétations d'un désert à l'autre.