

DU SUBALPIN À L'ALPIN: INCERTITUDES SUR UN ÉCOTONE

From sub-alpine to alpine: uncertainties of an ecotone

The question of the altitude limit of forests is an example of the difficulty which can arise in presenting the analysis of a major ecological transition. The limit is determined not only by climatic or more generally geographical factors but also depends to a considerable extent on biology, i.e. the nature and diversity of the woody species at the limit, their physiology and adaptive potential, human action past and future, and the history of the vegetation. Its ecological significance may vary from one region to another to such an extent that comparisons have all too often been meaningless. There is not one limit but several, and the following pages will examine the biogeographical value as a criterion for the definition of the high mountain and of the alpine belt.

The aim of this chapter is to highlight the following points:

- *three possible definitions of the upper limit of forests: natural, anthropic, potential (3.1);*
- *the complexity – often little understood – of the natural limit (3.2): identity of species, structure of the limit, notion of supra-forest complex;*
- *redefinition of the base of the alpine belt (3.3);*
- *vertical translation of the limits as a function of altitude (3.4);*
- *recent data on temperature as an ecophysiological factor (3.5);*
- *past and present variations (3.6);*
- *lower limit in arid situations (3.7).*

La question de la limite altitudinale des forêts est un exemple de la difficulté que peut présenter l'analyse d'une grande transition écologique. Elle n'est pas seulement déterminée par des facteurs climatiques ou plus généralement géographiques, mais elle dépend aussi considérablement de la biologie: nature et diversité des espèces forestières en limite, physiologie et possibilités adaptatives de chacune d'elles, action humaine présente et passée, histoire de la végétation. Sa signification écologique peut différer beaucoup d'une région à une autre, de sorte que l'on a fréquemment comparé, jusqu'à des contresens, des limites non comparables. Il n'y a pas une limite, mais des limites, dont les pages suivantes examinent la valeur biogéographique en tant que critère de définition de la haute montagne et de celle de l'étage alpin.

Ce chapitre a pour objet d'insister sur les points suivants:

- *trois définitions possibles de la limite supérieure des forêts: naturelle, anthropique, potentielle (sect. 3.1);*
- *complexité, souvent méconnue, de la limite naturelle (sect. 3.2): identité des espèces, structure de la limite, notion de complexe supraforestier;*
- *redéfinition de la base de l'étage alpin (sect. 3.3);*
- *translation verticale des limites en fonction de la latitude (sect. 3.4);*

- données récentes sur la température comme facteur écophysologique (sect. 3.5);
- variations passées et en cours (sect. 3.6);
- limite inférieure en situation aride (sect. 3.7).

3.1 UNE LIMITE, OU PLUSIEURS ?

3.1.1 La limite naturelle

Ce qui est souvent désigné, globalement et au singulier, comme *limite supérieure de la forêt* ou *timberline* est en fait, du moins à l'état naturel que représentent les figures 3.1 et 3.2, un gradient ou une mosaïque dont les différentes parties sont affectées d'une terminologie confuse. Il est absolument nécessaire de préciser dans quel sens les différents termes seront employés dans ce qui suit.

La question ayant été surtout étudiée dans les Alpes orientales, et plus précisément en Autriche, un certain nombre de termes allemands sont devenus classiques et sont indiqués dans les légendes des figures 3.1 et 3.2.

3.1.2 La limite anthropique

Très souvent la limite naturelle a été effacée par l'action de l'homme et des troupeaux, ce qui a eu pour effet d'éliminer du Subalpin supérieur l'arbre et l'arbuste, au profit surtout du pâturage; la déforestation a même fréquemment mordu sur la forêt elle-même. La limite naturelle progressive est alors remplacée par une limite artificielle tranchée, séparant brusquement la forêt de la prairie. Dans de nombreux massifs (Alpes centrales suisses, [Burga 1988]; Tatra, [Plesnik 1973]) cet abaissement d'origine anthropique est évalué à une amplitude verticale de 200 à 300 mètres, et aurait eu lieu principalement au cours des siècles récents (fig. 3.6) qui ont vu une surexploitation du tapis végétal des montagnes. Cet effet est bien connu et il n'est pas nécessaire d'insister.

Concernant l'impact humain dans les chaînes tropicales, voir Miehle [2000].

3.1.3 La limite potentielle

En revanche, la question de la limite potentielle est beaucoup plus mal perçue et souvent même ignorée. Il existe beaucoup de situations, et même des massifs entiers, où la limite naturelle se situe très au-dessous de l'altitude que pourrait atteindre la forêt. C'est le cas lorsqu'un arbre qui pourrait former la partie supérieure (subalpine) de la forêt fait défaut dans la région considérée: ainsi, faute de conifères subalpins dans l'Apennin septentrional, la Corse ou les Vosges, la limite naturelle de la forêt est alors formée par le Hêtre, et donc par le sommet de l'étage montagnard. Il pourrait paraître logique d'appeler étage alpin ce qui surmonte cette limite puisqu'elle est naturelle: or ce n'est pas de l'Alpin, mais un Subalpin asylvatique.

Pure question de mots? Pas du tout, car ce Subalpin chauve porte des groupements arbustifs ou herbacés qui ne sont pas ceux de l'étage alpin, et comprend même des espèces qui vivent ailleurs dans les étages forestiers. Si vous l'assimilez au véritable étage alpin des Grandes Alpes, vous comparez deux végétations de biologie différente, vivant par exemple sous des températures différant de plusieurs degrés. Et les conclusions que l'on tire d'une telle comparaison peuvent aller jusqu'au contresens: la bibliographie sur «la» limite des forêts fourmille de ces erreurs.

Il doit donc être entendu, si l'on veut raisonner juste, que c'est la limite potentielle qui est la véritable limite biologique définissant la base de l'étage alpin. Elle doit être définie par des observations botaniques, écologiques et biocénologiques précises, et non sur un simple aspect physiologique, et encore moins par télédétection!

Il est souvent difficile de distinguer les différentes limites, et en particulier de reconstituer la limite potentielle. Mayer [1976, pp. 99-101] énumère quelques critères à cet effet :

- repérage des derniers arbres sur photographies aériennes ;
- comparaison avec des situations analogues ailleurs ;
- consultation des archives et des cartes d'autrefois ;
- analyse pollinique des sols ;
- repérage et étude de traces de sols forestiers ;
- étude phytosociologique précise des landes naines supraforestières [Schweingruber, 1972] permettant de connaître leur ancienneté, leur origine naturelle ou anthropique, leur vitesse de colonisation.

Mais des ambiguïtés persistent. Ainsi par exemple dans l'effet de crête, où l'action du vent remplace la forêt par un « pseudo-alpin » herbacé : la limite est ici à la fois naturelle et potentielle. Dans une statistique ce cas, comme celui de l'abaissement anthropique, est à traiter comme un point aberrant (cf. une partie des cercles dans la fig. 3.4). De telles ambiguïtés rendent indispensable l'analyse minutieuse de la limite naturelle : c'est l'objet de la section 3.2 ci-après.

3.2 COMPLEXITÉ DE LA LIMITE NATURELLE

3.2.1 Les espèces formant la limite

C'est encore une question importante à laquelle on n'attachera jamais trop d'attention. Pourquoi est-ce si important ? Un exemple va l'illustrer.

Il est classique de dire et d'écrire que la limite supérieure des arbres est en moyenne 500 à 600 mètres plus bas dans les Préalpes que dans les Alpes internes : 1800 m d'une part, 2300 m et plus de l'autre. Ce décalage est attribué tantôt à un « effet de masse », plus souvent et plus clairement à une différence de climat, océanique ou continental. La question sera reprise plus loin, en 3.4. Pour le moment, on remarquera simplement que la limite est en général faite dans les Préalpes par l'Epicéa, dans les massifs intra-alpins par le Mélèze et le Pin cembro (qui s'élèvent là beaucoup plus haut que l'Epicéa) : c'est logiquement la limite de l'Epicéa qu'il faut comparer dans les deux cas, et on voit alors que l'effet de masse ou de continentalité n'est plus que de 200 à 300 mètres, et non de 600. De même, une cartographie précise au 1/50 000 faite dans les Alpes dauphinoises a montré que la limite naturelle était, dans le massif préalpin du Dévoluy, un hêtraie ou une sapinière suivant presque partout la courbe de niveau 1600 m, et dans le Briançonnais intra-alpin un mélèzein atteignant la courbe de 2300 m [Ozenda, 1985, p. 198 et 1987, p. 196]. On pourra objecter que s'il en est ainsi, c'est parce que le Mélèze ou le Cembro ne peuvent pas pousser dans les Préalpes et que la limite potentielle y est donc plus basse : mais ceci est démenti par des peuplements naturels ou reboisés de ces espèces dans ces mêmes Préalpes. Il faut donc autant que possible (sauf chaînes éloignées) comparer les limites d'une même espèce, par exemple ici l'Epicéa [Ozenda 1985, p. 206 et 1987, p. 203] : on ne peut ignorer la biologie propre à chaque espèce.

Voici maintenant une liste illustrant la diversité des principales espèces formant la limite potentielle dans les grandes chaînes :

- *En Europe :*
Préalpes: *Picea abies*, *Pinus mugo*, *Alnus viridis*. Alpes internes: *Larix decidua*, *Pinus cembra*, *Pinus mugo*, *Alnus viridis*. Alpes sud-occidentales: *Larix decidua*, *Pinus cembra*, *Pinus uncinata*. Pyrénées: *Pinus uncinata*. Carpates: *Picea abies*, *Pinus mugo*. Apennin central: *Pinus mugo*. Corse: *Alnus suaveolens*. Scandes, Islande, Monts de Kola, versant ouest de l'Oural: *Betula pubescens subsp. tortuosa* (= *B. czerepanowii*). Caucase: *Pinus hamata*, *Betula litwinowii*.
- *En Asie :*
Versant est de l'Oural: *Larix sibirica*. Nord de la Sibérie: *Larix dahurica*. Nord-est de l'Asie: *Betula ermani*, *Pinus pumila*. Altaï et Sayans: *Pinus sibirica*, *Larix sibirica*. Tien Chan: *Picea schrenkiana*. Himalaya central: *Abies spectabilis*, *Betula utilis*.
- *En Amérique du Nord :*
Montagnes Rocheuses: *Picea engelmannii*, *Abies lasiocarpa*. Massif Olympique et Cascades: *Tsuga mertensiana*. Sierra Nevada: *Pinus contorta*, *Pinus albicaulis*. Nord du Mexique: *Pinus hartwegii*.

Il n'y a pas de règle générale. Tout au plus peut-on noter la fréquence des *Betula* dans les montagnes à dominante océanique (Europe du Nord, Extrême-Orient, Caucase occidental, mais non en Amérique du Nord), la prédominance générale des Conifères, et dans les chaînes méridionales (Europe du Sud, Caucase central, Californie) celle des Pins. Comme il a été rappelé plus haut, les Conifères paraissent mieux adaptés aux conditions de la haute altitude.

3.2.2 La structure de la limite

Elle est illustrée par les figures 3.1 et 3.2. Comme mentionné plus haut, il s'agit d'un gradient ou plus souvent d'une mosaïque. En fait, il est difficile d'étudier la structure de l'écotone lui-même sans la relier aux formations subalpines et alpines qui l'encadrent; ces figures considèrent donc tout l'ensemble des étages de végétation supérieurs.

Les figures 3.1 et 3.2 se rapportent essentiellement aux Alpes. Dans un cadre plus général, des remarques complémentaires s'imposent.

- Pour Löwe et pour beaucoup d'auteurs scandinaves et américains, le terme «subalpin» désigne seulement l'écotone. Pour les auteurs alpins en revanche ce mot recouvre généralement, comme dans le présent ouvrage, l'ensemble de l'écotone et du niveau forestier supérieur (*Hochmontan*, *Piceetum subalpinum*, Mélézein, Cembraie) qu'il surmonte.
- L'écotone est caractérisé, suivant les cas, par des arbres déformés ou prostrés (*Krummholz*), par des landes arbustives, ou par une mosaïque d'îlots d'arbres.

3.2.3 Les «bois tortueux» (*Krummholz*)

Cette formation n'existe pas dans tous les cas; elle est toutefois très fréquente. En réalité, il faut distinguer deux types biologiques (fig. 3.3) et planche II.

Dans le premier, il s'agit des mêmes espèces que celles qui forment la partie supérieure de la forêt dense (pl. II, haut). Les arbres s'espacent, sont moins protégés vis-à-vis des adversités écologiques, se réduisent en taille et deviennent buissonnants ou souvent difformes. L'effet de la couverture nivale est essentiel: protection des branches

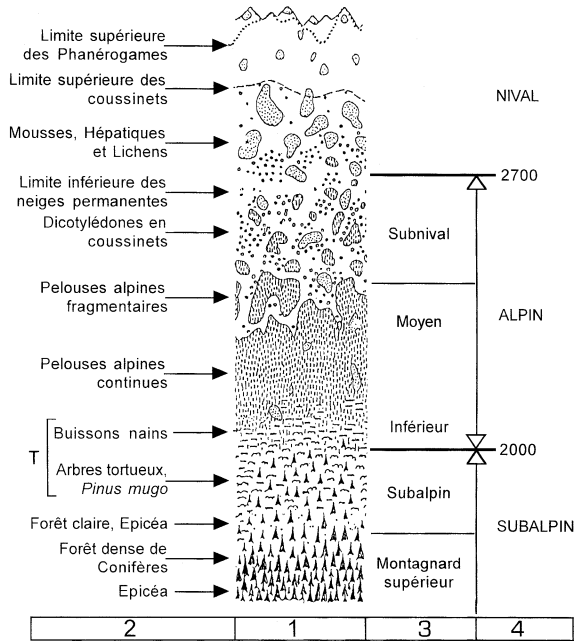


Fig. 3.1 Structure et subdivisions des étages subalpin, alpin et nival dans les Alpes centrales. La colonne 1, au centre, reproduit une figure classique de Reissigl et Pitschmann, souvent citée, relative aux Alpes de l'Ötztal dans le Tyrol. La colonne 2, à gauche, explique le contenu et la physionomie des différents niveaux; la partie notée T, dans le bas, correspond à la Timberline (au sens large) et se trouve agrandie dans la figure suivante. En 3, la nomenclature des étages et sous-étages généralement utilisée dans les Alpes orientales. En 4, celle qui est à la base du modèle proposé ici pour les autres montagnes.

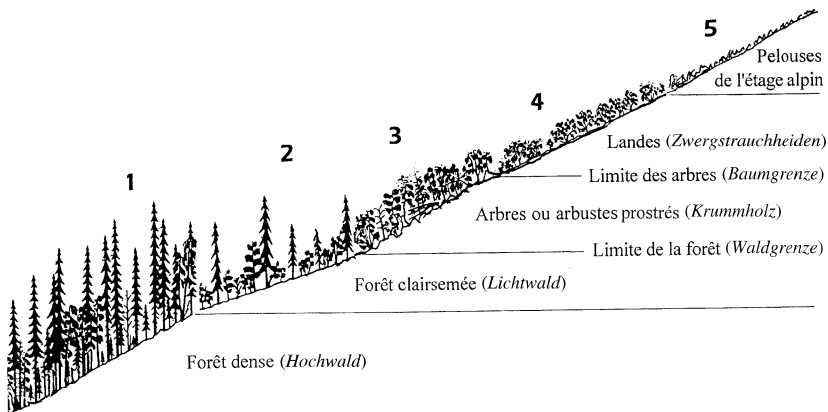


Fig. 3.2 Détail du gradient noté T dans la figure précédente et des niveaux qui l'encadrent. La forêt dense, constituée de conifères (Epicéa, et dans sa partie haute Mélèze et Pin cembro), diminue à la fois en densité et en hauteur des arbres; elle est souvent bordée par une frange d'arbres ou d'arbustes rabougris et plus ou moins couchés, appelée Krummholz (littéralement «bois estropié») et dont il sera question plus loin. Au-dessus se trouvent des «landes à arbustes nains» qui font transition vers l'étage alpin. Suivant les auteurs, l'expression «zone de combat» (*Kampfzone*) désigne le niveau 3 ou bien l'ensemble 2 et 3.

basses contre le vent et le gel, ou au contraire reptation de la neige déterminant la courbure en crosse de la base des tiges et des branches. Des descriptions détaillées de ces morphoses ont été données par Plesnik [1971] pour les Carpates (*Epicea* principalement), par Dolukhanov [1973] pour le Caucase, par Arno & Hammerly [1984] et par Grant & Milton [1977] pour les chaînes nord-américaines. Ces modifications (adaptations?) sont déterminées par les conditions de milieu: ce sont des accomodats.

Le second type concerne les espèces dont la forme tortueuse ou prostrée est fixée génétiquement. C'est le cas de *Pinus mugo* et de son similaire est-asiatique *Pinus pumila*, de l'Aune vert de Corse, du Bouleau tortueux de Scandinavie (pl. II, bas) et de nombreux Génévriers dont *Juniperus alpina* (= *J. sibirica*).

La distinction entre ces deux types n'est pas toujours évidente. Ainsi dans les Alpes les «génévriers nains» ne sont pas tous du *Juniperus alpina*: il existe diverses formes prostrées de *Juniperus communis*, dont un peuplement remarquable se voit au Mont Ventoux. Réciproquement, le Pin mugo n'est pas forcément nain ou prostré: dans de bonnes conditions naturelles il présente des troncs droits atteignant plusieurs mètres de hauteur.

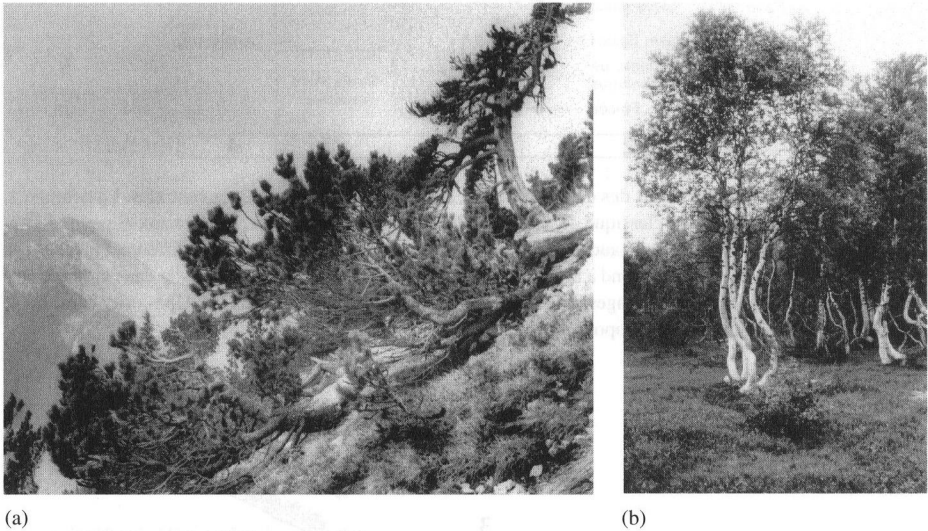


Fig. 3.3 Deux exemples de Krummholz à la limite supérieure de la forêt: (a) un individu rampant de *Pinus uncinata*, dans les Préalpes du Dauphiné, à 1900 m. La déformation est provoquée par les conditions de milieu (vent, reptation de la neige); normalement, l'espèce est un arbre érigé (Cl. P. Plesnik). (b) Le Bouleau tortueux (*Betula czerepanowii* = *B. pubescens*, subsp. *tortuosa*) dans le haut massif norvégien, à 900 m. La forme tortueuse est ici génétique, même en sol profond et horizontal (Cl. Auteur).

3.2.4 L'aspect biocénotique: complexe supraforestier

Les groupements alpins sont souvent difficiles à délimiter par rapport à ceux de l'étage subalpin avec lesquels ils sont en continuité. Il existe, certes, des différences altitudinales perceptibles mais beaucoup de groupements s'étendent à travers les deux étages (fig. 3.4), si bien que l'ensemble de la végétation herbacée de haute altitude apparaît comme une sorte de continuum que l'on peut appeler le complexe supraforestier. La partie inférieure de cet ensemble s'intrique avec les forêts subalpines, auxquelles elle est liée par des relations dynamiques.

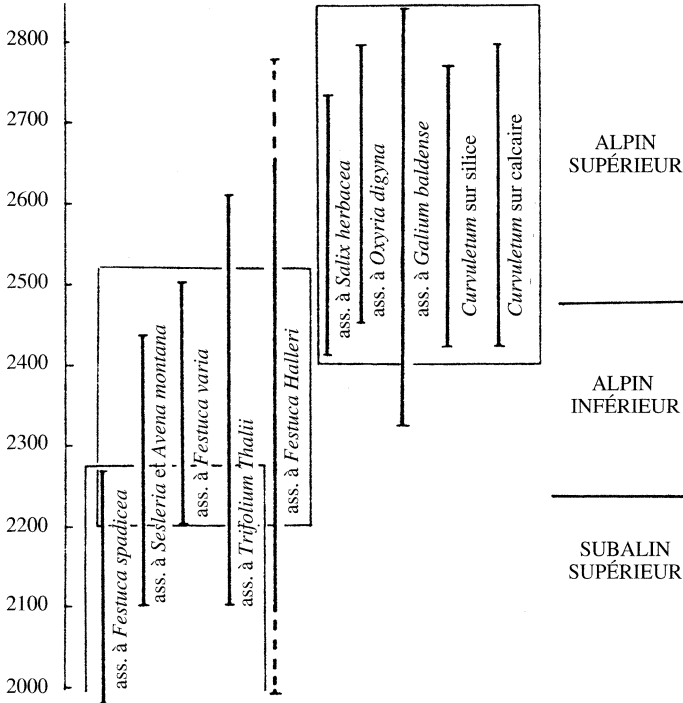


Fig. 3.4 Répartition altitudinale de quelques groupements alpins dans le bassin supérieur de la Tinée, Alpes maritimes (tableau dressé d'après les altitudes de relevés de Guinochet, 1938). Les cadres noirs essaient de regrouper au mieux les associations appartenant respectivement au Subalpin supérieur et aux deux sous-étages de l'Alpin; on voit que les répartitions altitudinales de ces associations se chevauchent souvent, c'est-à-dire que plusieurs d'entre elles sont communes à deux niveaux, et que, dans le complexe « supra-forestier », il n'est pas facile de séparer ce qui est remontée subalpine de ce qui est franchement alpin.

Il faut souligner à nouveau que les lignes qui précèdent se rapportent à la situation où la limite des arbres est la limite potentielle. Mais lorsque la timberline est anormalement basse (effet anthropique, ou absence des conifères subalpins), c'est toute la moitié inférieure du complexe supraforestier qui peut appartenir en réalité à l'étage subalpin, ou même haut montagnard, avoir une composition très différente, et être potentiellement sylvatique.

3.3 OÙ COMMENCE L'ÉTAGE ALPIN ?

La réponse a été longtemps physionomique et apparemment simple: c'est là où finit la forêt.

Mais qu'est-ce qu'une forêt, un arbre? A sa limite supérieure, la forêt dense montagnarde subit deux sortes de modifications (fig. 3.1 et 3.2):

- la densité des arbres diminue: on passe progressivement au pré-bois, à des îlots d'arbres, à des arbres isolés;
- la taille des arbres et leur forme se transforment, passant à des arbres nains, ou prostrés.

Les lignes suivantes de Price [1981, p. 271] résument parfaitement cette structure: «*Timberline is an all-inclusive word connoting the entire transition from closed forest to open treeless tundra. Forestline is the upper limit of contiguous forest. Treeline is the upper limit of erect arborescent growth and is usually represented by scattered clumps of trees or isolated individuals beyond the forestline. It is sometimes difficult (...) to differentiate between the treeline and the scrubline or krummholz line, which is the upper limit of stunted scrublike trees.*»

Certes, le niveau de transition (timberline s. l., encore appelé *Kampfzone*) est relativement limité (100-200 m) en comparaison de l'extension altitudinale d'un étage entier (600-700 m). Mais cela ne permet pas d'occulter le problème en disant avec Körner [1999, pp. 77-78] qu'il n'y a pas d'inconvénient à remplacer, à cette échelle, le gradient ou la mosaïque par un simple trait. La question de la limite de l'étage alpin n'est pas seulement d'ordre géométrique, elle est aussi et surtout biologique: elle a par exemple une incidence sur l'évaluation quantitative de la flore de cet étage selon que l'on prend en compte, ou non, toutes les espèces des groupements herbacés de l'écotone.

Dans les Alpes, au-delà des derniers arbres, une lande buissonnante (*Zwergstrau- chheide*) de rhododendron, de myrtilles ou de genévrier nain forme un liseré généralement étroit, parfois dit «landes suprasylvatiques». Son interprétation varie suivant les auteurs. Dans les Alpes centrales et orientales, en Autriche notamment, cette formation est considérée comme représentant l'étage alpin inférieur. Dans les Alpes occidentales (et dans les Pyrénées) elle est, suivant le modèle de Gaussen, appelée Subalpin supérieur, l'Alpin étant alors défini par l'absence de végétaux ligneux.

La situation est toute différente dans les Scandes et les chaînes sibériennes, comme il est rappelé plus loin, à la section 6.2: les landes supérieures ont une grande ampleur et occupent largement le tiers inférieur, sinon davantage, de l'espace compris entre les derniers arbres et la *snow line*. De même dans l'Himalaya des landes à Rhododendrons nains occupent une grande partie de l'espace considéré comme alpin. Si l'on veut – et c'est un des objectifs de ce livre – rechercher un modèle général acceptable dans l'ensemble des montagnes holarctiques, il faut alors partout, donc aussi dans les Alpes et les autres grandes chaînes médio-européennes, faire commencer l'étage alpin dès les derniers arbres ou la fin du Krummholz, et y faire entrer les landes supérieures.

On peut aussi vouloir remplacer le critère morphologique par une définition floristique. Mais le nombre des espèces communes au Subalpin et à l'Alpin, et la difficulté de statistiques par petites tranches d'altitude, rendent ce critère inapplicable.

On peut enfin, au lieu de chercher où finit la forêt, se demander où commence l'alpage. Mais nous avons vu ci-dessus (fig. 3.4) que le passage des groupements herbacés d'un étage à l'autre ne présente pas une limite reconnaissable, mais un gradient ou une mosaïque.

3.4 LES VARIATIONS GÉOGRAPHIQUES DE LA LIMITE

L'altitude de la timberline varie naturellement avec les situations et avec de nombreux facteurs; d'une multitude de cas particuliers on peut toutefois dégager quelques lois.

A l'échelle locale: effet de la topographie. L'exposition détermine une différence qui est ordinairement de l'ordre de 100 à 200 m entre le versant le mieux exposé et le versant le moins favorisé: des mesures précises ont été faites par exemple par Kostler et Mayer dans les Alpes bavaroises. Des détails de la topographie déterminent d'autre part des discontinuités: falaises, éboulis, couloirs d'avalanches.



I Caucase central : le cône volcanique du Kazbeg (5043 m). La limite supérieure de la végétation ligneuse, bien visible en particulier sur la moraine au centre, est formée ici par *Betula linwinowii* et *Rhododendron caucasicum* vers 2450 m (Cl. Auteur).



II Limite formée par des exemplaires prostrés de *Picea engelmannii*, dans le Parc National des Rocheuses du Colorado (ici 3350 m, 40°N) (Cl. Auteur).



II 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* (Cl. Auteur).

Rappelons que beaucoup de données de la littérature se rapportent à des observations ponctuelles et non statistiques. Ainsi des différences de 1000 mètres quelquefois indiquées entre les expositions nord et sud dans une même chaîne sont dues probablement à la comparaison des plus hautes timberlines observées du versant sud et des plus basses en versant nord, alors qu'il faudrait prendre une moyenne. La cartographie détaillée de la végétation, lorsqu'elle existe comme dans les Alpes occidentales ou le Népal, apporte beaucoup de fiabilité et de précision.

A l'échelle régionale, la variation la plus remarquable est celle qui oppose dans une même chaîne les massifs externes aux massifs internes. Le cas des Alpes a été évoqué ci-dessus, au paragraphe 3.2.1.

A l'échelle du globe, la même différence peut s'observer entre des chaînes à climat océanique et d'autres à climat continental: ainsi, dans l'ouest des USA, les montagnes qui bordent la côte pacifique portent leurs limites d'étage, et la timberline en particulier, plusieurs centaines de mètres plus bas que les Montagnes Rocheuses. Aux explications habituellement avancées («Les limites sont plus élevées dans les montagnes qui sont plus hautes» ou «les limites sont plus basses sous l'humidité océanique»), on peut en substituer une autre reposant sur la courbe annuelle des températures. A moyenne annuelle égale, les régions à climat continental connaissent une amplitude saisonnière plus grande, et donc un été plus chaud, que les régions océaniques; de ce fait, la saison végétative est, à moyenne annuelle donnée, plus longue et plus chaude dans les montagnes les plus continentales. Ce qui recoupe d'ailleurs l'hypothèse suivant laquelle l'altitude de la timberline serait corrélée avec celle de l'isotherme 10° du mois le plus chaud (sect. 3.5).

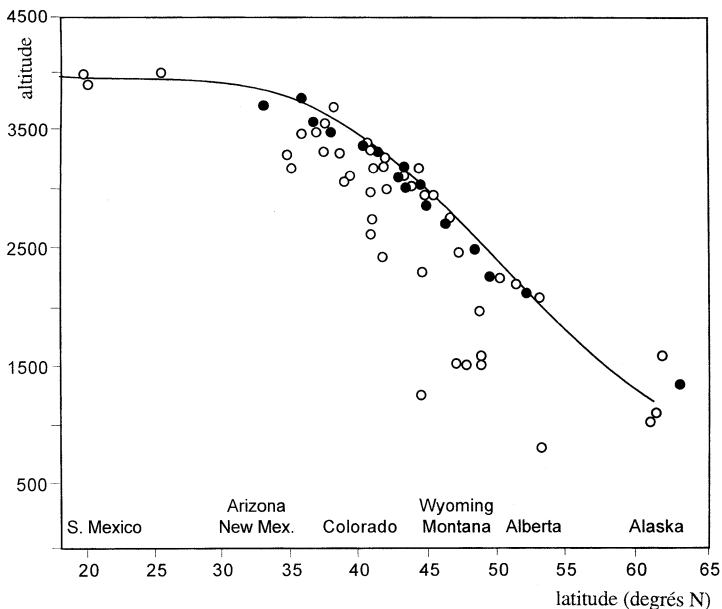


Fig. 3.5 Variation de l'altitude de la timberline en fonction de la latitude, dans les chaînes de l'ouest des USA. Points noirs: le long des Rocheuses, d'après Pett [1987]. Cercles clairs: ensemble des chaînes, d'après de nombreuses sources, in Campbell [1997], modifié. La dispersion des cercles traduit l'incertitude sur la définition de la timberline, différente suivant les sources: les cercles très au-dessous de la courbe correspondent à des situations où la limite des arbres est anormalement basse (action anthropique, pseudo-alpin, etc.).

La principale variation de l'altitude de la timberline est due à la latitude sous laquelle se trouvent les différentes montagnes. On a vu plus haut (sect. 2.5) qu'une différence de latitude de 1° détermine un déplacement vertical des limites d'étage de l'ordre d'une centaine de mètres. Il en est de même pour la timberline, comme le montrent les cas représentés par les figures 3.5 et 3.6.

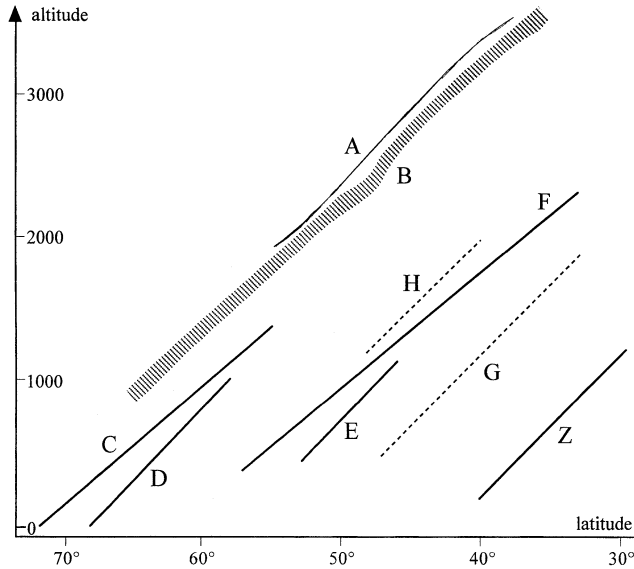


Fig. 3.6 Variation de l'altitude de la timberline avec la latitude le long de quelques grandes chaînes. Seules ont été représentées les droites de régression, non les points figuratifs. A: Rocheuses des USA [Pett]. B: Ensemble des Rocheuses [Arno & Hammerly]; la bande hachurée traduit les imprécisions sur les observations. C: Versant européen de l'Oural [Gorchakovski]. D: Massifs du centre de la Sibérie [Stanioukovitch]. E: Grand Hingan, Chine [Chen, *in* Walter & Breckle]. F: Appalaches [Cogbill & White]. Les lignes en pointillé représentent des limites entre Montagnard et Subalpin (attention: ce n'est pas la timberline); G: limite entre l'étage des feuillus et celui des conifères dans les Appalaches; H: limite supérieure des Hêtraies, du Jura à la Calabre ([Ozenda, 1989]: c'est la même droite que sur la figure 2.10). Z: ligne représentant la pente théorique de 100 m par degré de latitude.

3.5 ÉCOPHYSIOLOGIE DE LA TIMBERLINE

L'exposé, même succinct, de la multiplicité des facteurs écologiques impliqués et celui des mécanismes de réaction des végétaux sortirait du cadre de ce volume. Parmi les nombreuses publications sur cette question, on pourra se reporter aux ouvrages de base de Tranquillini [1979] et de Nakhutsrichvili et Gamtsemidze [1984], aux chapitres 1 et 2 d'Arno et Hammerly [1985], aux exposés de Price [1981], de Pears [1985, pp. 132-153], de Dahl [1986].

L'abaissement de la température avec l'altitude est le facteur le plus souvent mis en cause. La timberline coïnciderait sensiblement avec l'isotherme 10° du mois de juillet, ce qui dans les Alpes correspond aussi à une moyenne annuelle voisine de -1°.

Dahl [1996] se réfère au «tritherm» constitué par la moyenne des trois mois d'été, dans les Scandes. Horvat *et al.* [1973, p. 573] proposaient pour les chaînes balkaniques

la limite de 100 jours d'été ayant une moyenne supérieure à 5°C. A la suite d'une étude générale à l'échelle du globe, Körner [1998] propose pour l'Europe moyenne, entre les latitudes 40°N et 50°N, le critère d'une moyenne de 6°C pour les cinq mois de mai à septembre (fig. 3.7).

D'après Karlsson et Weih [2001] la limite altitudinale du Bouleau tortueux en Laponie suédoise serait liée à la température du sol, agissant elle-même indirectement sur la nutrition azotée des plantes.

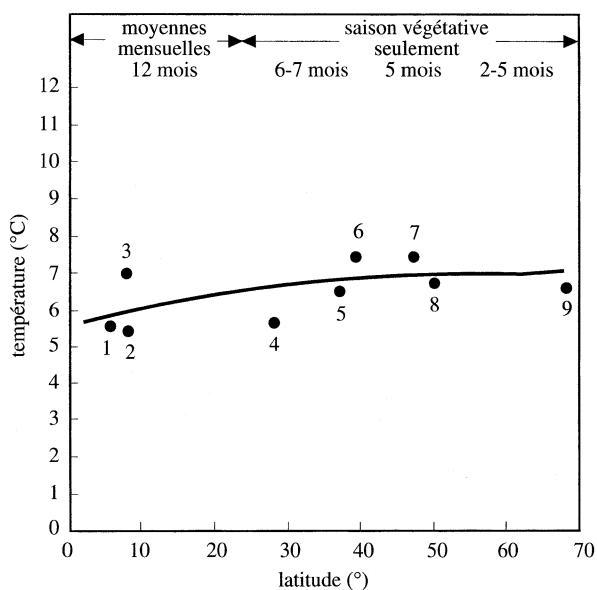


Fig. 3.7 Température moyenne de l'air pendant la saison végétative, au niveau de la timberline ([d'après Körner, 1998], très simplifié). Liste des sites, et altitude correspondante de la timberline: 1: M^t Wilhelm, Nouvelle Guinée, 3850 m. – 2: Bale M^{ts}, Ethiopie, 4000. – 3: Andes du Vénézuéla, 3300 m. – 4: Khumbu Himal, près de l'Everest, 4200 m. – 5: White M^{ts}, Calif./Nevada, 3600 m. – 6: Front Range des Rocheuses du Colorado, 3550 m. – 7: Alpes Suisses, moyenne de trois sites entre 1800 et 2100, pendant les cinq mois de mai à septembre. – 8: Rocheuses canadiennes de l'Alberta, 2400 m. – 9: Scandes du Nord, Abisko, 650 m.

Il ne faut pas confondre cette simple constatation d'une corrélation timberline/température avec la recherche des mécanismes physiologiques supposés entrer en jeu: réduction de la photosynthèse, de la production de lignine, de la fertilité des graines des arbres; dessiccation des rameaux, action du gel et du vent...

3.6 LES VARIATIONS PASSÉES ET ACTUELLES

Les plus importantes et les mieux connues sont celles qui ont suivi la fin de la dernière glaciation, au cours du Tardiglaciaire et de l'Holocène. Une multitude de travaux fondés sur les analyses polliniques et occasionnellement sur celle des macrorestes, ont permis d'établir des graphiques assez comparables (sous réserve de la correction de latitude), dans les diverses chaînes du monde (Markgraf, Burga). En Europe, la limite supérieure des forêts a atteint son maximum d'altitude vers 5000-6000 ans B.P., à la faveur d'une période

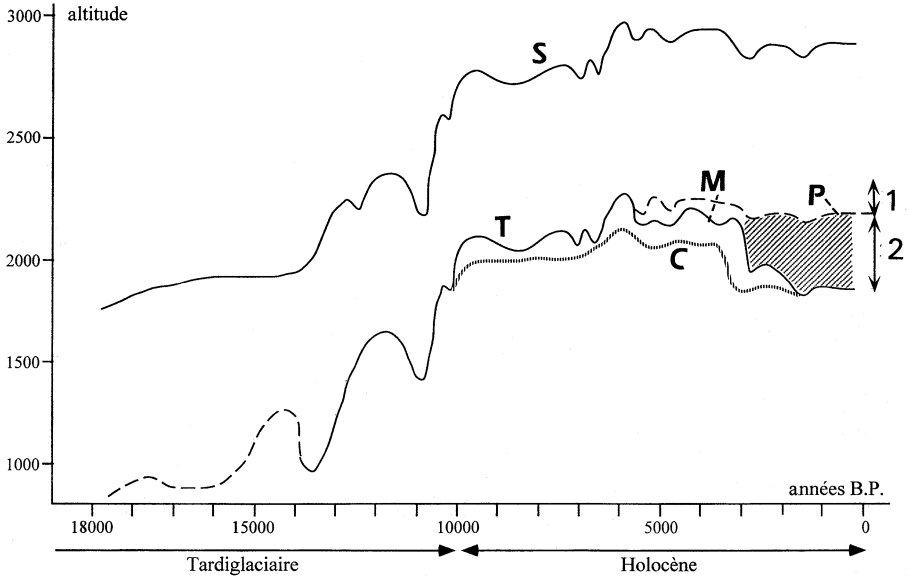


Fig. 3.8 Mise en place de l'étage alpin au cours de la période post-glaciaire, dans les Alpes centrales suisses [Burga, 2000]. S: limite permanente des neiges (snowline); T: Timberline; M et C: limites supérieures du Mélèze et du Pin Cembro respectivement. Après un maximum vers 5000 ans BP, la limite potentielle P a été abaissée par la péjoration du climat (1) et l'action anthropique (2). Le diagramme attribué à l'étage alpin, entre les courbes S et T, une amplitude de 800 m environ.

plus chaude. Depuis, elle redescend lentement sous l'effet conjugué d'une péjoration climatique et de l'action humaine (fig. 3.8). Tous ces faits sont classiques et ne sont rappelés ici que pour insister à nouveau sur l'importance de la notion de limite potentielle.

Les variations actuelles sont moins connues. On sait que depuis un siècle la température moyenne du globe s'est élevée progressivement de 0,7°C environ. Des observations récentes ont montré en Suède [Kullmann, 1979, 1993] un relèvement de l'ordre de 50 mètres de l'altitude supérieure de la ceinture du Bouleau tortueux ainsi qu'une progression du Pin sylvestre, et dans les Rocheuses la formation de nouveaux îlots d'arbres au-dessus de la timberline [Hessl et Baker, 1997]. Dans le parc de Yellowstone, des prairies subalpines sont envahies par *Pinus contorta* (*lodgepole pine*) et leur progression à partir des bois voisins aurait commencé à la fin du «petit âge glaciaire», vers 1870 [Jakubos et Romme, 1993]. La flore de haute altitude s'enrichit également (sect. 4.5, Etage nival). Le réchauffement de 2° à 3° donné comme possible au cours du prochain demi-siècle, si l'effet de serre s'accélère, pourrait entraîner en montagne, en supposant l'équilibre atteint, des déplacements des limites écologiques de l'ordre d'un étage de végétation entier [Ozenda et Borel, 1990, 1994].

3.7 LES AUTRES LIMITES, VERS L'ARCTIQUE ET L'ARIDE

De nombreuses comparaisons ont été faites entre la limite altitudinale de la forêt en montagne et celle de la forêt dans les régions subarctiques. Cet aspect ne sera pas envisagé ici, puisque la comparaison entre les végétations de l'Alpin et de l'Arctique n'est

pas traitée. On pourra se reporter à Dahl [1986]. Les espèces qui forment la limite arctique sont pour l'essentiel les mêmes que celles qui constituent la limite altitudinale dans les montagnes nordiques, mais la structure de la zone de transition (toundra arborée) est différente.

Dans les chaînes situées dans les régions arides ou limitrophes d'elles, la forêt, lorsqu'elle existe, forme une bande localisée à la moyenne montagne, entre la limite supérieure thermique (timberline proprement dite) et une limite inférieure due à l'aridité des basses altitudes: aridité du Grand Bassin sur le versant occidental des Rocheuses, ou des déserts et steppes centre asiatiques (fig. 9.2). Cette limite inférieure est l'homologue de la «steppe arborée» qui frange le sud de la zone némorale en Europe sud-orientale et en Asie centrale.