

LA DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE: ÉLÉMENTS STATISTIQUES

Species diversity: statistical elements

This chapter will deal as precisely as possible with the wealth of flora in the main mountain chains. There are four key points:

- *the values collected in the documentation have been tested on the basis of the precautions referred to in the preliminary remarks (5.1);*
- *the general abundance of the mountain chains (5.2) is considered essentially from the point of view of its variations in relation to altitude (5.3), taking into account the special case of the alpine belt (5.4) and the limiting case of the nival belt (5.5);*
- *taxonomic diversity (5.6) is then studied from two points of view: the unique nature of the composition of mountain flora in relation to that of the plains and their relative diversity from one chain to another;*
- *the endemism of the mountain flora is treated specifically in the alpine chain and particularly in the Middle-European whole. The study of the latter sheds light on two important aspects: on the geographical level, the existence of a «system endemism» and, on the taxonomic level, the scale of supra-species endemism.*

Ce chapitre se propose d'indiquer avec la meilleure précision possible la richesse des flores dans les principales chaînes en insistant sur quatre points:

- les valeurs collectées dans la documentation ont été testées en fonction des précautions exprimées dans les remarques préliminaires (sect. 5.1);
- la richesse générale des chaînes (sect. 5.2) est considérée essentiellement sous l'angle de ses variations avec l'altitude (sect. 5.3), du cas particulier de l'étage alpin (sect. 5.4) et du cas limite de l'étage nival (sect. 5.5);
- la diversité taxonomique (sect. 5.6) est ensuite étudiée sous deux aspects: l'originalité de la composition des flores de montagne par rapport à celles des plaines, et leur diversité relative d'une chaîne à l'autre;
- l'endémisme dans la flore de montagne est repris spécialement dans la chaîne alpine, et surtout dans l'ensemble médio-européen. L'étude de ce dernier permet de mettre en lumière deux aspects importants: à l'échelle géographique l'existence d'un «endémisme de système», et au niveau taxonomique l'ampleur d'un endémisme supraspécifique.

5.1 REMARQUES PRÉLIMINAIRES SUR LA VALIDITÉ DES DÉNOMBREMENTS

En montagne plus encore qu'ailleurs, l'inventaire de la flore d'un territoire, ou d'une partie de territoire, demande des précautions qui sont souvent négligées de sorte

que de nombreuses estimations sont inexactes, ou non comparables entre elles. Trois points au moins doivent retenir l'attention :

- La *définition exacte* de ce qu'il faut entendre par *flore de montagne*. Prenons l'exemple des Alpes. Leur flore n'a jamais, à notre connaissance, fait l'objet d'un ouvrage d'ensemble (autre que de vulgarisation) concernant toute la chaîne, ni même d'un catalogue critique ou simplement d'une statistique générale; même au niveau des familles et des genres importants, il n'existe pratiquement pas de monographies ayant les Alpes pour cadre géographique. Les flores existantes se rapportent à des territoires politiques ou administratifs dans lesquels l'avant-pays est généralement prédominant par rapport à l'espace alpin proprement dit. A l'intérieur des limites de celui-ci, la chaîne héberge d'ailleurs des plantes appartenant à des contingents biogéographiques très différents dont certains simplement cosmopolites, et la distinction entre ce qui est flore générale pénétrant dans les Alpes et flore proprement alpine est en grande partie affaire de convention. La situation est la même pour toutes les chaînes. Nous avons déjà vu, à la section 1.1, que la délimitation entre végétation de montagne et végétation de plaine adjacente était souvent délicate, voire conventionnelle (fig. 5.4).
- L'*hétérogénéité de la documentation*. Les flores régionales sont de dates différentes et de précision très inégale. La conception de l'espèce est plus ou moins large ou restreinte suivant les auteurs; les divergences restent cependant comprises dans une marge très inférieure à 10% (sauf bien entendu en ce qui concerne certains groupes qui ont fait l'objet de monographies très pulvérisantes, comme *Alchemilla* ou *Hieracium*). Plus gênante est la différence de nomenclature, entre les Alpes orientales et occidentales, par exemple. Heureusement quelques références solides et homogènes sont fournies, du moins pour les montagnes européennes, par *Flora europaea*, par la *Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas* de Ehrendorfer [1973], par l'*Atlas de la Flore suisse* et par la *Flora d'Italia* de Pignatti *et al.* [1982].
- La *nécessité d'une critique rigoureuse des sources* et des données de la littérature. Il faut vérifier ce que signifie exactement chaque nombre; beaucoup de tableaux comparatifs ne sont pas fiables. Dans les pages qui suivent, les discussions cas par cas peuvent paraître laborieuses, mais elles ont permis d'éliminer beaucoup de données incertaines.

Sauf précision contraire, il s'agira toujours dans ce chapitre de la seule flore vasculaire.

5.2 RICHESSE GÉNÉRALE DES CHAÎNES

Les raisons de l'exceptionnelle richesse des montagnes ont été rappelées plus haut, en introduction du chapitre 4. Ici seront seules envisagées les grandes chaînes, et surtout celles d'Eurasie. Il s'agira d'abord de la flore totale, tous étages confondus; les variations avec l'altitude sont étudiées ensuite, dans la section 5.3.

5.2.1 Les Alpes

La flore vasculaire de la chaîne alpine a été évaluée, d'après diverses sources et recoupements qu'il n'est pas possible de résumer ici, à 5000 ± 500 espèces, ce qui représente plus de 40 % de la flore spontanée de l'Europe [Ozenda, 1985, 1987]. Récemment, l'élaboration d'un fichier détaillé en vue de la préparation d'une Flore générale de la chaîne a affiné ce dénombrement et l'a fixé à 4500 espèces [Aeschmann *et al.*, in Theurillat, 1995]. La parution d'une Flore détaillée de la chaîne est annoncée pour 2002.

Toutefois, parmi ces espèces une partie seulement, quelques centaines peut-être, présentent en l'état actuel des connaissances un intérêt de premier plan pour la Biogéographie et l'Ecologie.

Plus qu'une statistique générale, les variations régionales sont intéressantes. Les diverses parties de la chaîne montrent des richesses floristiques très différentes; à défaut, ici encore, d'une évaluation précise reposant sur la richesse aréale de territoires de superficie comparable, on peut simplement insister sur les différences sensibles entre le Nord et le Sud de la chaîne: dans les Alpes orientales, la comparaison entre les Préalpes calcaires du Nord et les Préalpes calcaires du Sud fait apparaître un rapport de richesse floristique de l'ordre de 1,5 au moins en faveur du Sud; et dans les Alpes occidentales cet enrichissement vers le sud est encore plus net et trouve son maximum dans les Alpes maritimes. L'axe interne continental est, à surface de référence égale, plus pauvre que les Préalpes, probablement en raison de la prédominance et de la continuité des substrats siliceux.

Des exemples d'aires de répartition sont donnés par Merxmüller dans l'ensemble de la chaîne, et pour des parties plus limitées par les flores de la Suisse, celle de la Carinthie [Hartl *et al.*], celle du département français des Hautes-Alpes, celles des Alpes maritimes et ligures [Burnat, Briquet *et al.*; Salanon].

La richesse aréale, conventionnellement définie par le nombre d'espèces vasculaires recensées dans un carré de 100 km de côté, peut être évaluée pour les Alpes à une valeur de l'ordre de 2000 à 3000 espèces suivant les secteurs, contre 1200 à 1500 seulement pour les plaines de l'Europe moyenne et moins de 1000 pour les pays nordiques. Seules, en Europe, les péninsules ibérique et balkanique ont probablement des richesses aréales supérieures.

5.2.2 Les autres chaînes européennes

Le système médio-européen

Il n'existe pas de statistique précise pour les autres chaînes du Système alpin. Pour les Pyrénées, des estimations indirectes, entachées de l'imprécision des limites de la chaîne du côté espagnol, se situent autour de 3000 espèces. La richesse aréale, qui dépasse 2000 dans les Pyrénées orientales, décroît d'est en ouest. Par extrapolation de dénombrements partiels, la flore des Carpates s'élèverait à 3500 espèces environ. Celle des Dinarides et des autres montagnes nord-balkaniques est encore plus difficile à évaluer.

Pour des raisons mentionnées à plusieurs reprises dans ce volume, l'ensemble des montagnes médio-européennes considéré dans sa totalité pose des problèmes biogéographiques importants et en partie nouveaux. Il serait utile de disposer d'une liste générale de leur flore, dont l'effectif peut être évalué entre 6000 et 7000 espèces, soit beaucoup plus de la moitié de la flore du continent européen. L'exemple des Ptéridophytes (fig. 5.1) est particulièrement démonstratif.

Les Scandes

Après déduction, dans la flore de la péninsule scandinave [Atlas de Hulten], des espèces côtières ou limitées à la partie sud (en Scanie notamment), la flore de la chaîne des Scandes ne paraît pas excéder 800 à 900 espèces linnéennes. Ce faible effectif s'explique par la latitude, par une quasi totale glaciation suivie d'une re-colonisation tardive et par l'isolement vis-à-vis des grands courants migratoires qui ont enrichi l'Europe moyenne et méridionale.



Fig. 5.1 Richesse de la flore des montagnes, par rapport au reste de l'Europe: l'exemple des Périodophytes. Les points figurent les aires (correspondant à des carrés de 50 km de côté) dans lesquelles le nombre d'espèces de Périodophytes connues dépasse 43 espèces ou sous-espèces, c'est-à-dire 30% de la flore périodophytique de l'Europe (d'après *Atlas Florae europaeae*, vol. 1). La disposition des points dans la moitié inférieure de la figure simule déjà ce que nous définirons au chapitre 7 comme Orosystème médio-européen.

Les montagnes méditerranéennes

Du fait que la plupart des massifs méditerranéens bordent pratiquement le littoral, il est bien difficile de dire où commence la montagne proprement dite, et les seules statistiques existantes sont celles qui concernent l'étage alpin; encore n'existent-elles que dans quelques cas [*in* Favarger, 1972; Gamisans, 1985].

Le Caucase

A la flore de la chaîne caucasienne on a attribué 6300 espèces, dont plus d'un millier d'endémiques; mais l'un et l'autre de ces nombres sont peut-être surévalués par incorporation d'une partie des avant-pays, notamment du plateau de Stavropol.

5.2.3 Hors d'Europe

L'Himalaya

D'après Dobremez [1989], l'Himalaya hébergerait 12 000 espèces, sur une surface de 500 000 km² environ (fig. 5.13). Sa grande richesse est en relation avec sa situation de carrefour au contact des stocks floristiques holarctique, paléotropical, centre-asiatique, sino-japonais, malais, irano-touranien, et en particulier à proximité du foyer Yunnan-Setchouan.

L'Asie centrale

L'isolement et l'aridité limitent fortement la flore des hautes chaînes de l'Asie centrale, même celle du gigantesque Tien-Chan. Agachanzan [in Walter et Breckle, 1994] indique, entre autres: Pamir occidental, 2000; Pamir central, 800; Tien-Chan central, 1870; Tien-Chan occidental, 2810; chaîne djoungare, 2170; Altaï, 1900; et pour tout l'ensemble des chaînes de l'Asie moyenne 5500 (fig. 5.3).

5.3 VARIATIONS AVEC L'ALTITUDE

Il est couramment admis que la richesse des flores vasculaires diminue avec l'altitude croissante, ce qui paraît logiquement lié à la diminution de la température et de la durée de la période végétative.

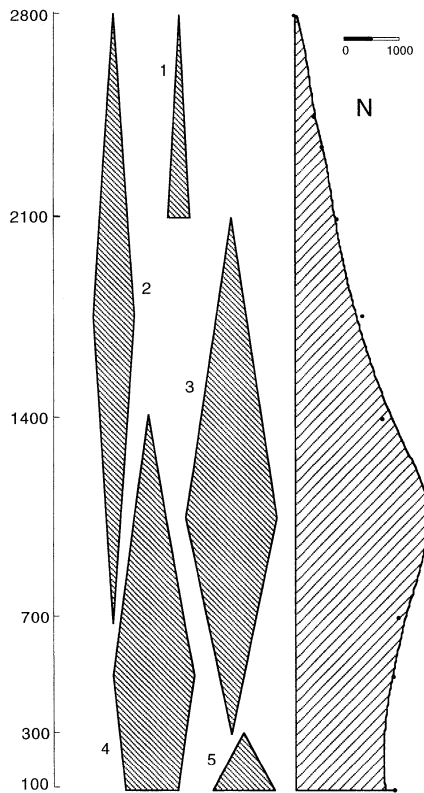


Fig. 5.2 Richesse floristique en fonction de l'altitude, dans la flore de Suisse (d'après des tables de Landolt, [1979], comprenant 3664 espèces). Les classes distinguées par Landolt, et représentés ici dans la partie gauche de la figure, sont les suivantes: 1) 225 espèces localisées exclusivement dans l'étage alpin; 2) 538 espèces à distribution centrée sur l'étage subalpin; 3) 1 193 espèces à distribution centrée sur l'étage montagnard; 4) 929 espèces surtout collinéennes; 5) 779 espèces localisées dans les stations chaudes de plaine. La largeur de chaque fuseau en son milieu est proportionnelle à l'effectif de la classe qu'il représente (échelle en N). On a choisi comme limites altitudinales des étages (et donc pour les pointes des fuseaux) les valeurs moyennes correspondant à la latitude 46°30': limite Coll./Mont. 700 m, Mont./Subalp. 1400, Subalpin/Alpin 2100. A droite de la figure, effectifs cumulés: le maximum se situe en moyenne montagne.

Cailleux [1953] après avoir montré que la richesse aréale (sur une aire standard de 10 000 km²) diminue, de l'équateur vers les pôles, sensiblement de moitié lorsque la température moyenne annuelle baisse de 7,5° (ce qui équivaut à un déplacement moyen de 12 degrés de latitude) extrapolait ensuite au cas de la montagne en admettant que dans les Alpes la richesse floristique est divisée par deux entre la plaine et la limite des forêts, et ensuite par deux pour une dénivellée qui serait, pour l'ensemble du globe, de l'ordre de 400 mètres.

Les données actuellement disponibles (assez pauvres il est vrai) paraissent indiquer que cette décroissance n'est ni continue, ni aussi rapide qu'on l'estimait, en particulier en moyenne montagne.

Il faut se garder en effet de voir implicitement la flore de montagne comme le simple reliquat, progressivement appauvri, de celle des basses régions adjacentes: cela est tout à fait en contradiction avec ce que nous savons aujourd'hui de la complexité de l'histoire du peuplement des montagnes. En réalité, le maximum de richesse se situe à moyenne altitude: la variété des milieux, la coexistence d'espèces communes à plusieurs étages, les migrations altitudinales, les possibilités de croisements génétiques, font de la moyenne montagne un *melting pot* efficace.

Le rythme de la diminution en altitude, et l'existence d'un maximum en moyenne montagne, sont illustrés par les figures 5.2 et 5.3, relatives aux Alpes, à l'Himalaya et aux chaînes centre-asiatiques (dans ces figures on a conservé, pour les divisions altitudinales, la nomenclature utilisée par les auteurs dans chaque cas).

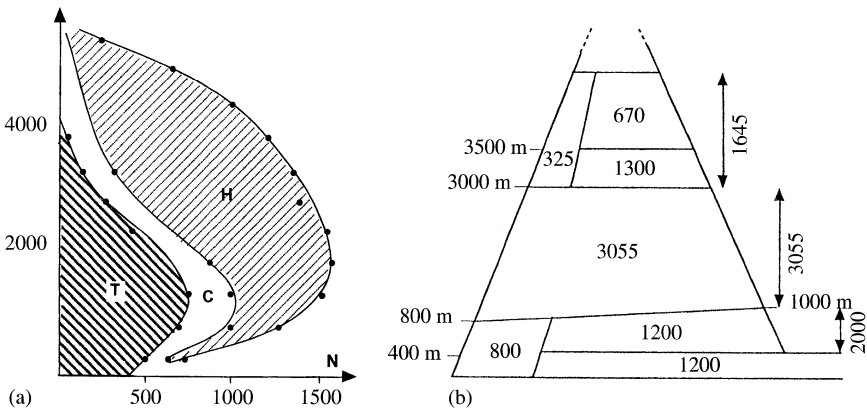


Fig. 5.3 Richesse floristique en fonction de l'altitude, dans des chaînes asiatiques. (a): dans le centre du Népal [Dobremez et Vigny, 1997, modifié] T, espèces tropicales; C, centroasiatiques; H, holarctiques. (b): dans l'ensemble des montagnes «en URSS au sud de 43°N», c'est-à-dire en Kirghizie et Tadjikistan, dans le Tien-Chan occidental et le Pamir [d'après Agachanzanz, in Walter et Breckle, 1996]: les polygones à cheval sur deux niveaux représentent les espèces communes à ces deux niveaux, et les nombres à côté des flèches de droite les valeurs cumulées pour chacun.

D'autres données vont dans le même sens: Beldie [1967], pour les Monts Bucegi (Carpathes romaines), Villar [1998] pour les Pyrénées aragonaises (toutefois les chiffres de cet auteur ne sont pas exactement comparables aux autres, par une définition différente des espèces considérées).

Pour les chaînes centro-asiatiques, Agachanzanz [1995] donne les *pourcentages* suivants, confirmant le maximum en moyenne montagne (tab. 5.1).

Tableau 5.1

	Asie centrale	Nord du Caucase	Sud du Caucase
Etage supérieur	26	35	28
Etage moyen	48	38	46
Etage inférieur	26	27	28

Le cas limite des étages alpin et nival sera étudié ci-après, dans les sections 5.4 et 5.5.

Il serait intéressant d'étudier la richesse d'un même groupement en fonction de l'altitude, dans le cas de groupements qui s'étendent sur plusieurs étages; les données sur ce point semblent faire défaut présentement.

5.4 QUEL EST L'EFFECTIF DE LA FLORE DE L'ÉTAGE ALPIN ?

Les évaluations précises de la flore de haute montagne se heurtent à trois difficultés au moins: la notion plus ou moins large ou restreinte de l'espèce, la position de la limite entre les étages subalpin et alpin, et la structure souvent en mosaïque compliquée de cette limite. Ces concepts varient sensiblement selon les auteurs. Il serait totalement sans intérêt de juxtaposer ici des évaluations hétérogènes et souvent contradictoires. Il faut revoir les questions une à une, chaîne par chaîne, et faire dans chaque cas une critique des sources.

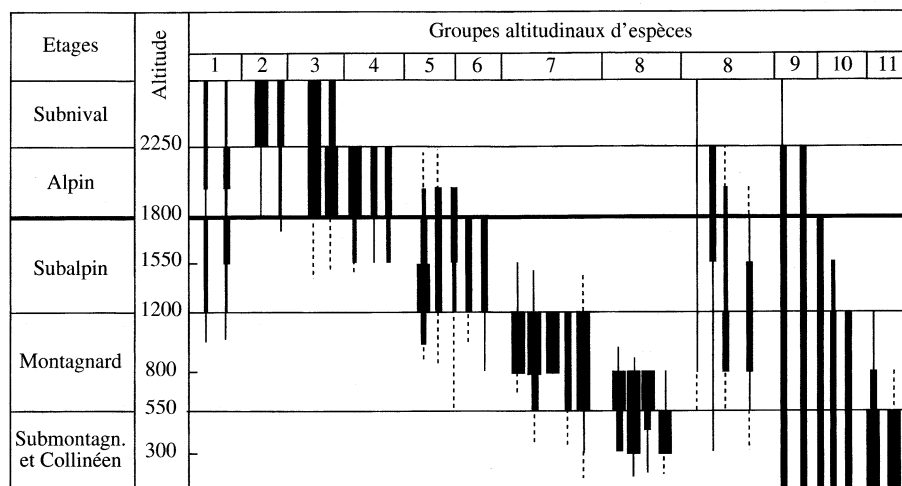


Fig. 5.4 Un exemple de la difficulté de définir exactement la flore de l'étage alpin. La figure représente [d'après Mirek, 1991, simplifié] la répartition altitudinale de 33 espèces (dont les noms n'ont pas été maintenus sur la figure) des Tatra polonaises. La limite inférieure de l'étage alpin est évaluée ici à 1800 mètres. Sa flore comprend à la fois:

- des espèces orophytes proprement dites, spéciales à l'Alpin et au Subnival (groupes 2 et 3);
- des espèces existant aussi dans le Subalpin (groupes 1, 4, 5);
- des espèces à large amplitude, remontant de la moyenne montagne (groupes 8 et 9).

Insistons sur deux remarques importantes :

- Les imprécisions sur la position et la structure de la limite Subalpin/Alpin sont les principales raisons de divergence entre les estimations des différents auteurs, du fait qu'une partie du Subalpin supérieur est souvent rattachée à l'Alpin. Ces nuances ont été discutées plus haut, dans les chap. 1 et 3 (fig. 3.4).
- Une fois la limite fixée, il reste deux définitions possibles du contenu floristique de l'Alpin :
 - ou bien l'ensemble des espèces qui existent au-dessus de la forêt (Alpin et Nival), y compris les espèces à large amplitude altitudinale qui remontent des étages inférieurs ;
 - ou bien seulement les espèces spéciales à la haute montagne (alpines, ou oro-phytes, sensu stricto).

La figure 5.4 donne un exemple de cette difficulté. Ici nous adapterons par convention la première définition.

5.4.1 La flore de l'étage alpin dans le Monde

D'après Körner [1995, 1999], la flore alpine totale du globe comprendrait entre 8000 et 10000 espèces (soit 4% environ des Phanérogames) réparties entre 100 familles et 2000 genres. C'est beaucoup plus que la flore arctique, qui ne comprend que 1500 espèces vasculaires [Walker, Murray, 1995], auxquelles s'ajoutent environ 800 Bryophytes et 1200 Lichens.

On notera l'appauvrissement de la flore alpine du sud au nord. Sur des superficies du même ordre (entre 20 000 et 40 000 km²) : Népal 1100 espèces, Alpes 800, Scandes 250.

La flore « locale », recensée chaque fois dans une station de quelques km², serait dans toutes les grandes montagnes du monde relativement constante, 200 à 300 espèces ; chaque fois moins de 10 espèces formeraient 90% de la biomasse [Chapin et Körner, 1995, p. 313]. Cf. aussi Hadley [1987, p. 248] pour les Rocheuses des USA.

5.4.2 Les Alpes

Seules existent des statistiques portant sur des parties de la chaîne, et elles ne sont pas toujours comparables. La flore de l'étage alpin de la Suisse a été évaluée par Jerosch [1903] à 420 espèces, par Landolt [1991] à 790 : comme la flore suisse est admirablement connue depuis longtemps et ne s'est pas enrichie entre les deux estimations, c'est que la définition de la base de l'étage alpin n'est pas la même chez les deux auteurs.

Pour l'ensemble de l'arc alpin, Favarger [1972] indique 1050 espèces et Theurillat [1995], extrapolant les données de Landolt, 1000 à 1100 ; mais ici encore avec une conception large de l'étage alpin. Un comptage d'après les tables de Meusel et Hammerling tombe à 650 espèces, mais en revanche cet ouvrage comporte de notables omissions. Une évaluation indirecte d'après *Flora delle Alpi*, de Fenaroli [1971], donne 820 espèces dépassant 2300 mètres. Finalement une fourchette de 750 à 850 espèces (dont 270 endémiques dans cet étage) paraît vraisemblable.

5.4.3 Les autres chaînes européennes

Les Pyrénées

Les données disponibles sont partielles, éparées dans les travaux français et espagnols. Différents recoupements, d'après les publications de Dupias et d'après les

tableaux de Meusel et Hammerling, convergent autour de 420 espèces. Cette valeur est certes très inférieure à celle qui est habituellement supposée; mais la surface de l'étage alpin dans les Pyrénées, au-dessus de la limite du Pin à crochets, est de loin inférieure à celle que cet étage occupe dans les Alpes.

D'après Walter et Straka [1970], 275 espèces seraient communes à l'étage alpin des Pyrénées et des Alpes.

Les Carpates

A défaut de données explicites, des évaluations indirectes conduisent à 300 espèces alpines environ, sur une surface qui n'excède sans doute pas 1 000 km². La flore de haute altitude de cette chaîne est souvent très surévaluée parce qu'au-dessus de la limite supérieure de l'Epicéa et du Pin mugu s'étend, du fait de la rareté ou de l'absence du Mélèze et du Pin cembro, un niveau asylvatique qui est en réalité un Subalpin moyen et supérieur, à flore forestière dominante, souvent confondu avec un authentique Alpin.

Les Abruzzes

D'après les listes établies par Tamaro [1983], on peut évaluer à 220 environ l'effectif de la flore du haut massif au-dessus de 2300 m, dont une cinquantaine d'endémiques.

Les Scandes

Gjærevoll et Jorgensen [1978] donnent une liste de 240 espèces présentes dans ce qui est l'équivalent des étages alpin et nival, c'est-à-dire au-dessus de la ceinture du Bouleau tortueux. La flore scandinave est très bien connue et cartographiée [Hulten, 1950], donc ce nombre peut être tenu pour une évaluation minutieuse.

On sait que la chaîne scandinave présente deux hauts massifs séparés par un abaissement situé vers 65°N. Parmi les espèces d'altitude, la plupart sont présentes tout le long de la chaîne, mais une quarantaine sont limités à l'ensemble de ces deux hauts massifs, trente autres au massif nord, quinze au massif sud. Ce bicornisme rappelle la division des Alpes en deux entités et joue un rôle important dans l'étude de l'histoire du peuplement de la chaîne. Il a été attribué au fait que ces deux centres auraient été des refuges (nunataks) lors des glaciations, pour certains auteurs, des refuges froids lors du maximum thermique holocène, pour d'autres.

L'Oural

Gorchakovski [1975] donne pour la haute montagne de cette chaîne une liste de 520 espèces, mais elle cite de nombreuses espèces de moyenne montagne, des ligneux en particulier, et ne permet donc pas une évaluation précise de la flore de l'Alpin; paradoxalement, cet ouvrage nous renseigne mieux sur le Nival.

5.4.4 Hors d'Europe

L'Himalaya

Dans l'étage alpin ont été recensées 3000 espèces, dont 1900 endémiques [Dobremez, 1989]. L'Alpin du Népal à lui seul en contiendrait plus d'un millier [Dobremez et Vigny, 1997].

L'Asie centrale

Pour le massif du Kouznetzkovo Alatau, dans le nord de l'Altaï, Sedelnikov [1979] donne une liste de 332 espèces; ce massif ne culmine qu'à 2200 m, mais la limite forestière y est très basse. Dans le même groupe, la chaîne du Sayan occidental héberge 600 orophytes.

Les U.S.A.

Zwinger et Willard [1979] ont établi une liste des espèces de l'étage alpin («Land above the trees») des U.S.A., Alaska exclu, avec la répartition de chacune d'elles dans les divers massifs. Le total s'élève à 820 espèces présentes (après retraitement des sous-espèces et variétés), dont 120 dans le Massif Olympique, 350 en Sierra Nevada, 510 dans les Rocheuses (pour ces dernières, 620 d'après Hadley, [1987]).

Ces valeurs peuvent paraître faibles. Mais les plus hauts sommets ne dépassent pas 4400 m, la timberline est relativement élevée en raison de la latitude moyenne plus méridionale que celle de l'Europe, de sorte que l'étage alpin est réduit et l'étage nival pratiquement inexistant.

La pauvreté de l'étage alpin peut aussi tenir à l'isolement des massifs et à la continentalité. Ainsi, le Grand Bassin comprend de très nombreux chaînons orientés NS, séparés par des espaces semi-désertiques; sous la latitude moyenne de 39°N, seuls certains, excédant 3000 m, dépassent la timberline. La flore de l'étage alpin y est pauvre: généralement moins de 100 espèces par chaînon, et la proportion des arctiques est faible, 1/5 environ, décroissante d'est en ouest. Seule la Ruby Range, dans le NE du Bassin, doit à la proximité des Rocheuses et à plus d'humidité une flore alpine plus riche (200 espèces) et plus nordique (25% d'arctiques). Aux abords de la Sierra Nevada, les White Mountains ne comptent plus que 21% d'arctiques et l'étage alpin y est sub-désertique, réduit à moins de 200 espèces.

5.4.5 Parenté avec la flore arctique

Le nombre d'espèces alpines communes avec la flore arctique diminue naturellement avec la latitude décroissante (fig. 5.5):

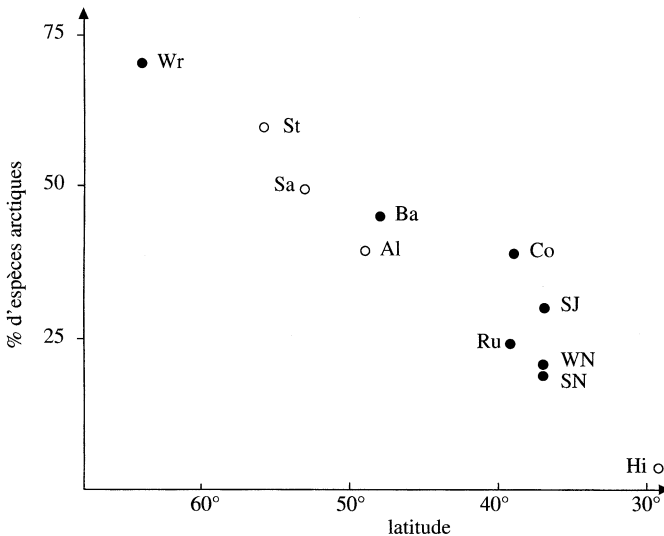


Fig. 5.5 Variation de la proportion d'espèces arctiques dans l'étage alpin, en fonction de la latitude (d'après diverses sources). En Amérique du nord: Wr, chaîne de Wrangel (Alaska); Ba, Beartooth M^{ts}, Montana; Co, Rocheuses du Colorado; SJ, San Juan M^{ts}; Ru, Ruby Range, Col.; WN, White M^{ts}, Calif.; SN, Sierra Nevada, Calif. En Asie: St, M^{ts} Stanovoi; Sa, Sayans; Al, Altaï; Hi, Himalaya central.

5.4.6 Variations altitudinales à l'intérieur de l'étage alpin

Au-dessus de la limite forestière, l'effectif de la flore diminue rapidement suivant une loi sensiblement exponentielle, mieux connue d'ailleurs dans l'étage nival (fig. 5.6 à 5.8). Dans l'Alpin proprement dit, elle a été étudiée dans les Alpes du Valais (fig. 5.6). Dans les Scandes, l'étage alpin contient au total environ 250 espèces vasculaires, mais 140 seulement atteignent l'Alpin moyen et 40 l'Alpin supérieur [Wielgolaski, 1997, p. 44, d'après Nilsson].

Cette décroissance en fonction de l'altitude est à rapprocher de celle qui s'observe dans les territoires subarctiques [Walker, 1995, p. 7].

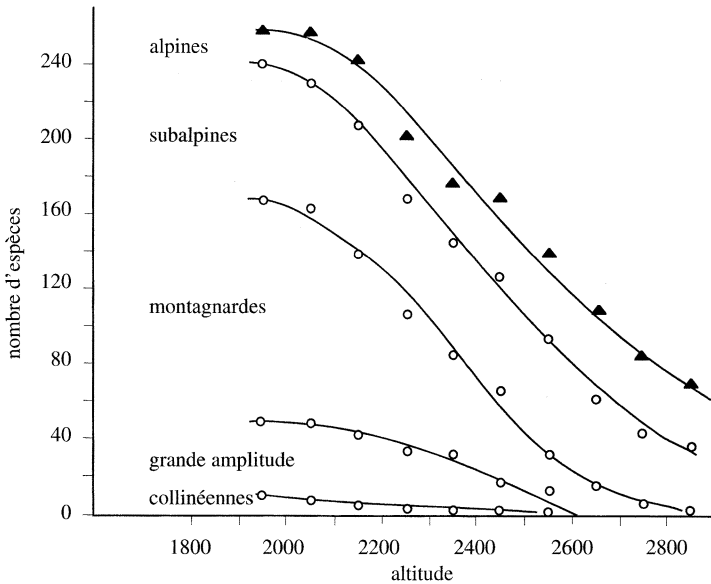


Fig. 5.6 Variation de l'effectif de la flore vasculaire le long d'un transect à Belalp, Alpes du Valais ([d'après Theurillat et Schlüssel, 1996], modifié). La diminution affecte surtout les espèces de basse et moyenne montagne remontant dans l'Alpin; l'effectif des orophiles spécialisées reste en revanche sensiblement constant.

5.5 L'ÉTAGE NIVAL

5.5.1 Ses limites

D'après l'étymologie, la base de l'étage nival (c'est-à-dire la limite Alpin/Nival) est censée coïncider avec la base des neiges permanentes (*snow line*). En fait, ce critère est inapplicable sur le terrain, la topographie très irrégulière entraînant une répartition aléatoire des névés permanents.

L'indicateur biogéographique habituellement retenu pour définir cette limite est la dissociation du tapis plus ou moins continu des pelouses alpines (fig. 3.1). Au-dessus, la végétation vasculaire ne se compose plus que de placages isolés, constitués essentiellement par des Dicotylédones, rampantes ou en coussinets, et par des Cryptogames. Le passage de l'Alpin au Nival est naturellement progressif, et le niveau de transition est appelé *Subnival*.

Dans une étude d'ensemble de l'étage nival dans les Alpes françaises, Braun-Blanquet [1954] avait choisi comme limite inférieure l'altitude 2900 m, soit 700 m au-dessus de la position moyenne de la timberline qui se trouve à 2200 m à 45° N (centre du Dauphiné). Dans les chaînes médio-européennes, l'étage nival se réduit pratiquement à celui des Alpes : dans les Pyrénées et les Carpates, l'altitude plus faible ne permet qu'un Subnival sporadique, absent lui-même dans les Balkans. Toutefois, des situations topographiques particulières (cirques glaciaires orientés au nord) peuvent permettre localement l'existence de conditions nivales, même dans les massifs hercyniens (§ 7.5.4).

Dans le Caucase, l'étage nival commence vers 3100 m dans l'ouest de la chaîne, 3600 dans l'est, et présente un grand développement qui a fait l'objet de synthèses récentes de Nakoutsrichvili *et al.* [1990, 1998, 1999]. Pour l'Himalaya, cf. Miehe, [1997, pp. 182-183].

La définition d'une limite supérieure du Nival n'a guère de sens, en raison de la diminution exponentielle de l'effectif de la flore (et évidemment aussi de la biomasse). On peut arbitrairement attribuer à l'étage nival une épaisseur d'un millier de mètres ; au-delà, seules quelques espèces persistent, même parmi les Cryptogames (fig. 5.7).

5.5.2 Evaluation quantitative de la flore nivale

Contrairement à la moyenne montagne, souvent enrichie par des apports, il s'agit bien ici d'un reliquat : l'étage nival ne possède ni espèce ni groupement qui lui soit propre, et représente seulement un cas limite, la frange sommitale de l'étage alpin.

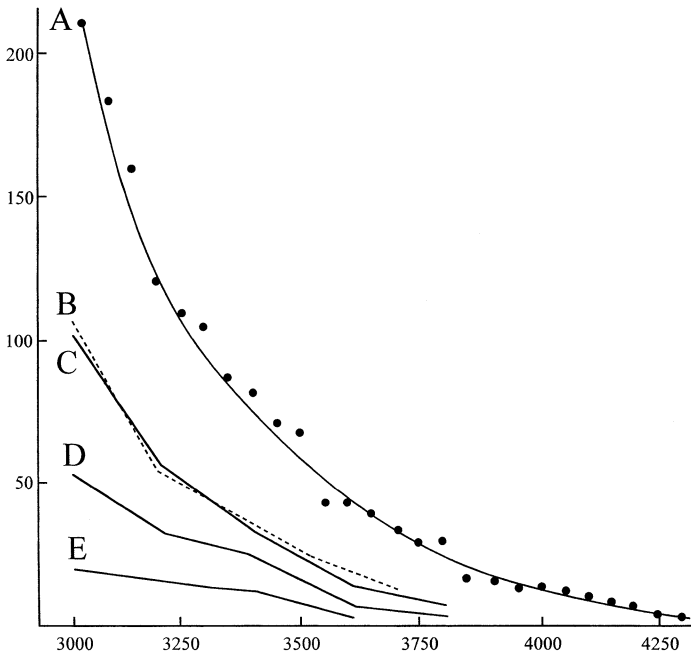


Fig. 5.7 Effectif de la flore nivale en fonction de l'altitude dans les Alpes. A : Flore phanérogamique nivale de l'ensemble des Alpes orientales [Grabherr *et al.*, 1995]. B à E : Comparaison entre les divers groupes végétaux de l'Ötztal, Tyrol. B, Phanérogames ; C, Lichens ; D, Mousses ; E, Hépatiques [d'après Pitschmann, Schiechl et Reisigl, 1959].

La décroissance de l'effectif en fonction de l'altitude est donnée par les figures 5.7 et 5.8. La question n'a été bien étudiée que dans les Alpes. Une statistique récente (A, fig. 5.7) montre une décroissance exponentielle régulière; si on la transpose en coordonnées semi-logarithmiques (A, fig. 5.8) la pente de la droite obtenue montre une diminution de moitié par 250 m d'élévation. Un résultat analogue, quoique moins précis, ressort des comptages plus anciens relatifs au Valais et au Val d'Aoste [Ozenda, 1985, p. 236].

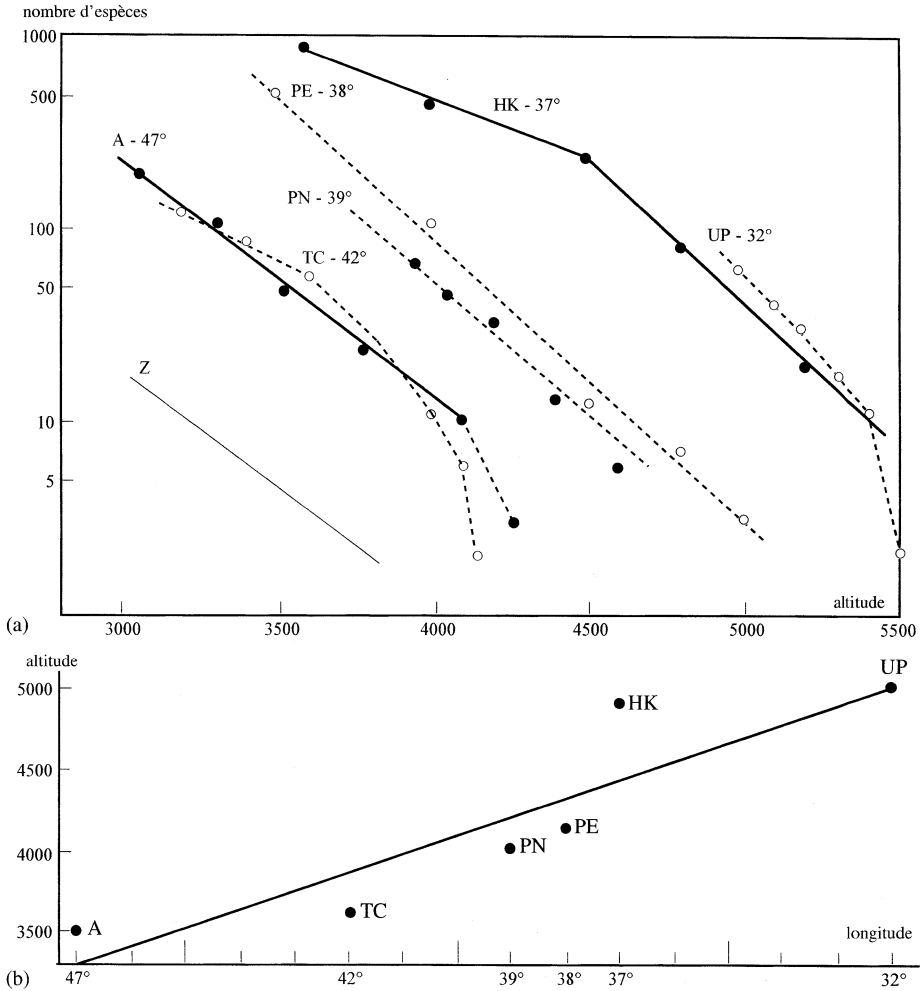


Fig 5.8 Effectif de la flore phanérogamique des étages alpin et nival, (a): dans différentes chaînes (les latitudes moyennes sont indiquées pour chaque chaîne ou massif). Coordonnées semi-logarithmiques. A, Alpes (transformée de la courbe A de la figure précédente). TC, Massif du Tuomuer dans le Tien-Chan (Expédition chinoise de 1982). PN, Pamir septentrional. PE, Pamir oriental. HK, Hindukush (Agachanjanz). UP, Uttar Pradesh, dans l'Himalaya (Rawat et Pangtey). La pente de la droite Z correspond à une diminution théorique de 50 % par 250 m d'élévation. (b): points représentatifs de l'altitude correspondant à l'effectif de 50 espèces, dans chaque chaîne. La pente de la droite de régression est de 110 m par degré de latitude; mais en raison de la dispersion des points, cette valeur doit être tenue pour un simple recouplement avec la figure 3.6 par exemple, non pour une mesure.

Fenaroli et Giacomini [1958] donnent une liste de 52 espèces dépassant 3500 m et de 12 espèces dépassant 4000 m. L'espèce «la plus haute» est *Ranunculus glacialis* (4270 m). Des données plus précises concernant les plus hauts massifs de Suisse, ainsi que le sommet du Gerlach, point culminant des Tatra, se trouvent dans Ellenberg [1996, p. 655].

Pour les autres chaînes, les données sont rares. Elles sont réunies, pour des chaînes asiatiques, dans la figure 5.8, qui montre que le taux de décroissance y est sensiblement le même et que, correction de latitude faite, la richesse est du même ordre.

Dans certains cas, les connaissances sont trop fragmentaires pour entrer dans une analyse numérique. Dans l'Oural, Gorchakovski cite pour les «déserts pierreux» de l'étage supérieur (équivalent approximatif du Nival) 36 espèces vasculaires (en outre 21 Bryophytes et 52 Lichens, dont 40 Lichens crustacés). D'après Dahl [1956] l'altitude correspondant à la disparition des communautés stables sur sol profond se situerait dans le haut massif norvégien vers 1500 m; au-dessus, 65 espèces vasculaires ont été notées dans le massif du Slettløftet. On peut remarquer que dans ce cas la flore nivale représenterait sensiblement un quart de celle de l'étage alpin (65/240), comme dans les Alpes (210/800).

La flore nivale semble actuellement s'enrichir rapidement. Déjà Braun-Blanquet [1957], puis Pitschmann et Reissigl [1959], avaient observé que la flore phanérogamique de deux sommets autrichiens de 3400 m était passée de 8 espèces en 1911 à 15 vers 1950. Hofer [1992] a montré que sur l'ensemble de 14 pics du massif suisse de la Bernina, le nombre moyen d'espèces par sommet est passé, en 80 ans d'observations, de 16 à 28 espèces. Dans cette région, la température moyenne de l'étage alpin a augmenté de 0°,6 depuis 1920. Sur 26 sommets des Alpes centrales dépassant 3000 m, Grabherr *et al.* [1994, 1995] ont constaté que les altitudes maximales observées se sont élevées, suivant les espèces, de 1 à 4 mètres par décennie depuis 70-90 ans, la température moyenne s'étant elle-même élevée en tout de 0°,7. Rappelons qu'une remontée de la timberline a été également observée en Scandinavie (sect. 3.6).

5.5.3 Analyse qualitative de la flore nivale

Les distorsions de la composition systématique par rapport à la flore planitiaire, qui seront étudiées plus loin à la section 5.6, s'exagèrent dans l'étage nival. Parmi les 102 Angiospermes dépassant 3000 m dans l'Ötztal, quatre familles (Composées, Caryophyllacées, Graminées, Crucifères) forment 46% (25% en plaine) et inversement l'ensemble Fabacées-Labiées-Rubiacées-Liliacées 3% seulement (20% en plaine).

Bien que le Nival soit physionomiquement dominé par les Dicotylédones en cousinets (*Dikotylengürtel* de Schröter), le simple dénombrement des espèces montre que la proportion par rapport aux Monocotylédones est la même qu'en plaine, mais les secondes se limitent alors aux «graminoides»: Graminées, Cypéracées et Joncacées.

L'analyse par cortèges biogéographiques confirme que la flore nivale est un reliquat, un cas limite, de celle des étages inférieurs, alpin et subalpin, et doit peu à des apports lointains ou à des différenciations in situ. Dans les Alpes, elle compte seulement un quart d'espèces arctico-alpines et un cinquième d'endémiques de la chaîne; la majorité des espèces est commune avec la flore de haute altitude des autres chaînes alpines. En revanche, la flore nivale du Caucase est sans relation avec celle des Alpes, dérive génétiquement de celle de l'Asie du sud-ouest et comprend un fort pourcentage d'endémiques [Nakhutsrichvili et Gagnidze, 1999].

On qualifie souvent l'étage nival d'*étage des Thallophytes*. En réalité, le nombre d'espèces de Cryptogames décroît avec l'altitude presque aussi rapidement que celui

des Phanérogames (fig. 5.7); c'est surtout leur degré de recouvrement qui est relativement moins affecté par l'altitude. Cette flore cryptogamique de haute montagne est toutefois encore incomplètement recensée. Les Lichens dépassent certainement 200 espèces dans l'étage nival des Alpes avec, comme dans d'autres chaînes (Scandes, Altaï) un développement remarquable des genres *Umbilicaria*, *Parmelia* (s.l.), *Cetraria*.

Les Algues connues dans l'étage nival des Alpes sont actuellement au nombre d'une centaine; la plupart sont des Algues unicellulaires vivant soit à la surface du sol, soit à l'intérieur de celui-ci.

5.5.4 Une biocénose rudimentaire

En raison de la très faible densité du couvert végétal, qui exclut la concurrence, l'étage nival ne comporte pas de véritables associations. Parfois les espèces sont réunies par trois ou quatre, formant des groupements élémentaires (*nanocénoses* de Nakhutsrichvili [1998], *bodenvage Rasenfragmente* de Ellenberg [1996]).

On doit cependant mentionner le «Cryoplancton» formé d'Algues vivant dans la neige (organismes dits chionophiles) et qui, lorsqu'elles sont abondantes, peuvent communiquer à celle-ci une coloration particulière, verte, jaune, rouge. Ces Algues alimentent aussi de petits animaux, Insectes, Tardigrades, Nématodes, Infusoires, et on a pu parler d'une véritable «biocénose des neiges» à l'échelle submicroscopique. Une telle communauté d'algues chionophiles a fait l'objet d'une étude très détaillée dans l'Himalaya [Yoshimura et Kohshima, 1997].

5.5.5 Ecophysiologie

Comme il a été dit plus haut, pour la timberline et pour l'étage alpin, nous considérerons que l'écophysiologie des espèces n'entre pas dans le caré du présent exposé, du fait de l'existence d'ouvrages spécialisés [Nakhutsrichvili et Gantsemidze, 1986; Körner, 1999].

Mentionnons également des aspects importants, qui ne seront pas non plus évoqués ici :

- les relations entre la végétation nivale et les phénomènes périglaciaires;
- la recolonisation des moraines;
- la comparaison avec la frange extrême de la végétation arctique.

5.6 LA DIVERSITÉ TAXONOMIQUE

5.6.1 Originalité des flores de montagne

Il s'agit ici de l'écart de composition systématique entre les flores de montagne et les flores des plaines adjacentes. On peut chercher à évaluer cet écart par des statistiques concernant les familles, les genres ou les espèces.

La composition par famille ne paraît pas, en dépit de nombreuses tentatives, montrer d'écarts significatifs, et semble peu varier d'une chaîne à l'autre, du moins dans la limite de l'Holarctis.

Mais les familles les plus importantes en nombre d'espèces sont toujours sensiblement les mêmes dans toutes les montagnes tempérées. Körner [1999] cite par ordre d'importance: Astéracées, Poacées, Brassicacées, Caryophyllacées, Cypéracées, Renonculacées, Rosacées. Ces mêmes familles se retrouvent dans les dix familles les plus

importantes des montagnes d'Asie centrale (Pamir, Tibet, Transili-Alatau, d'après Ionikov) et de l'étage alpin de Hokkaido [Packer, 1974].

Les différences sont plus significatives si l'on passe au niveau du genre. Dans les chaînes européennes, les genres à fort contingent alpin sont notamment: *Carex*, *Festuca*, *Draba*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Gentiana*, *Androsace*, *Veronica*, *Phyteuma*. Dans l'étage alpin du massif de la Vanoise, les genres *Salix*, *Primula* et *Pedicularis* totalisent à eux trois 40 espèces, contre 7 seulement dans les plaines médio-européennes.

Dupias [1985] a sélectionné une trentaine de genres caractéristiques de la haute montagne dans les Pyrénées centrales. Il paraît préférable d'éliminer ceux dont la systématique est particulièrement difficile (synonymie confuse, prolifération des petites espèces) comme *Hieracium*, *Alchemilla*, *Festuca*, ou dont le poids introduirait un biais dans les statistiques (*Carex*), ou qui ne sont pas relativement plus importants qu'en plaine (*Sedum*, *Cardamine*, *Agrostis*), et de retenir alors les quinze suivants: *Salix*, *Cerastium*, *Ranunculus*, *Draba*, *Viola*, *Saxifraga*, *Potentilla*, *Astragalus*, *Primula*, *Androsace*, *Pedicularis*, *Gentiana* (*s.l.*), *Campanula*, *Phyteuma*, *Artemisia*. Ils représentent au total 30% dans l'Alpin des Alpes suisses, 34 % dans le Valais, 33 % en Vanoise, 27,5 % dans les Scandes, 32,4 % dans la liste générale de Meusel et Hammerling: en gros, un tiers de la flore de l'étage alpin. Toutefois cet indice perd son intérêt hors d'Europe: Altaï 15,7 %, montagnes des USA 16,6 %; il reste cependant toujours très supérieur en montagne à sa valeur moyenne dans les flores tempérées (7% environ).

Dans l'Himalaya, tous étages confondus [Dobremez, 1989], les genres les plus nombreux sont:

<i>Rhododendron</i> : 250 espèces	<i>Primula</i> : 180 espèces
<i>Pedicularis</i> : 225 espèces	<i>Gentiana</i> (<i>s.l.</i>): 150 espèces
<i>Saxifraga</i> : 210 espèces	<i>Polygonum</i> : 120 espèces

Dans le supraforestier de cette chaîne, qui compte environ 3000 espèces, les quatre premiers genres de la liste précédente représentent à eux seuls un millier d'espèces, soit un tiers de cette flore de haute altitude. Notons l'importance qu'y prennent aussi des genres non ou peu représentés dans les Alpes: *Saussurea*, *Anaphalis*, *Swertia*, *Leontopodium*.

5.6.2 Diversité floristique inter-chaînes

Il existe différents modes de comparaison possibles:

- Un premier mode de comparaison consiste à prendre pour référence la flore de l'étage alpin en Suisse, où elle est la mieux connue, et à déterminer la proportion de ses espèces qui se retrouvent dans l'étage alpin (ou dans son homologue) dans les autres grandes chaînes. La figure 5.9 montre que cette proportion est supérieure à 50% à l'intérieur du Système alpin mais qu'elle décroît très vite lorsqu'on sort du cadre européen.
- La proportion de genres communs (qui a été parfois proposée pour comparer entre elles des îles) est plus difficile à utiliser: d'abord parce que beaucoup de genres sont maintenant subdivisés, quand ce n'est pas pulvérisés, en sous-genres, et aussi parce que ce mode d'évaluation accorde un poids égal à des genres monospécifiques et à des genres géants comme *Carex* ou *Saxifraga*, ce qui tend à abaisser artificiellement les affinités.

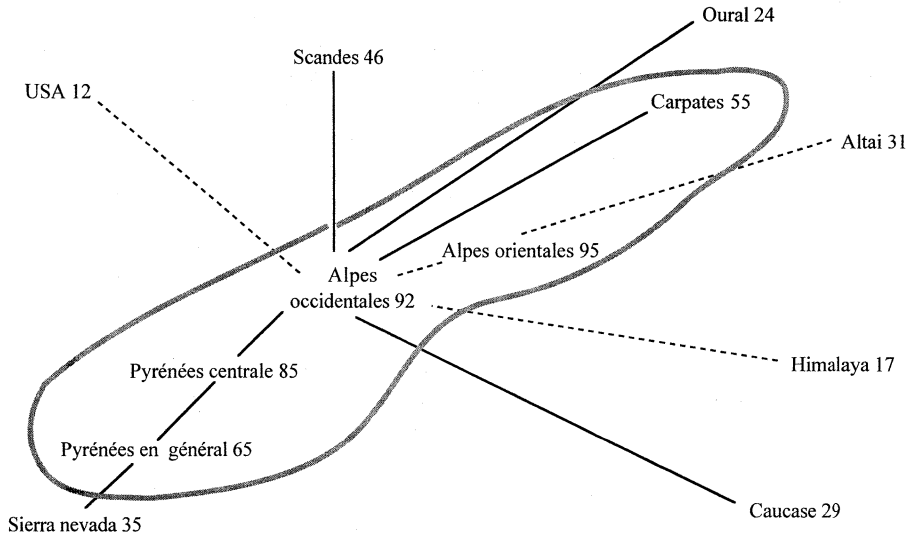


Fig. 5.9 Parenté floristique entre l'étage alpin des grandes chaînes (exprimée par la proportion d'espèces de l'Alpin suisse présentes dans les autres montagnes) [d'après Jerosch, 1903].

- Un troisième mode d'évaluation, qui paraît n'avoir jamais été employé, sera proposé ici. Il consiste à calculer la proportion d'espèces d'un territoire donné qui appartiennent aux genres (ou aux grandes sections devenues genres, comme *Gentianella*) déjà représentés dans le territoire de référence. Cet indice, que nous appellerons provisoirement **Indice d'appartenance générique**, prend les valeurs suivantes, toujours par référence à l'Alpin de Suisse: Pyrénées 99, Scandes 95.4, Altaï 94.5, Rocheuses 78. Ces valeurs élevées traduisent l'unité floristique de la zone holartique, qui est l'un des principes directeurs de ce volume.

Appliquons ces critères à la comparaison entre l'étage nival des Alpes et celui d'un secteur de l'Himalaya (dans l'Utar Pradesh, 60 espèces, Rawat et Pangtey):

espèces en commun avec les Alpes:	$3/60 = 5\%$
genres en commun:	$29/43 = 31\%$
indice d'appartenance générique:	$42/60 = 70\%$

5.7 L'ENDÉMISME DANS LA FLORE DE MONTAGNE

Aux difficultés d'évaluation numérique déjà mentionnées (imprécision de la timberline, de la définition des espèces; divergences importantes entre les différentes sources de la documentation) s'ajoutent des problèmes d'échelle, de synonymie, de prise en compte des subendémiques. Et lorsqu'on calcule des proportions, il faut être assuré que les deux termes soient homogènes, une erreur courante étant par exemple de rapporter l'endémisme total d'une chaîne à l'effectif du seul étage alpin. Enfin, aussi bien pour les dénombrements que pour les proportions, il faut en outre s'en tenir à des valeurs arrondies.

Le concept d'endémisme n'est pas lié à une dimension biogéographique déterminée: il y a des endémiques dont l'aire se limite à une seule station, d'autres dont le

territoire s'étend par contre à une péninsule entière. Toutefois, on parle rarement d'endémisme lorsque l'aire d'une espèce atteint une ampleur subcontinentale, ce qui est pourtant souvent le cas d'un genre ou d'une famille. L'un des objectifs de l'exposé qui suit est précisément d'étudier l'*endémisme au niveau d'un vaste ensemble*, celui qui est défini par ailleurs dans cet ouvrage (fig. 1.4) comme le Système alpin généralisé ou Orosystème médio-européen.

Le concept d'endémisme n'implique pas non plus une dimension à l'échelle taxonomique. Il est vrai que l'on considère le plus souvent les espèces ou les sous-espèces endémiques. Mais l'endémisme variétal, ou microendémisme, présente une importance encore accrue à la lumière des progrès récents de la génétique moléculaire. Inversement, il existe aussi un *endémisme supraspécifique*, au niveau du genre ou de la section, mais il ne semble pas avoir reçu toute l'attention qu'il mérite. Nous allons voir comment l'extension géographique proposée ici au Système alpin généralisé s'accompagne de la mise en évidence d'un endémisme supraspécifique de grande ampleur : à la fois en nombre de genres et sous-genres endémiques, et en taux d'espèces endémiques en leur sein.

5.7.1 L'endémisme dans le Système alpin

On examinera tout d'abord l'endémisme dans chacune des trois grandes chaînes, Alpes, Carpates et Pyrénées, et ensuite la notion nouvelle d'endémisme au niveau du Système entier qui est l'un des fondements du concept d'Orosystème proposé plus loin, chapitres 6 et 7.

L'endémisme au niveau des différentes chaînes

L'étude fondamentale de Pawlowski [1970] reste la base essentielle pour les *Alpes* et les *Carpates*. Le tableau 5.2 en rappelle les principaux résultats.

Tableau 5.2

	Endémiques	Subendémiques	Total
Alpes occidentales	149	16	165
Alpes orientales	173	30	203
Alpes centrales	9	1	10
Endémiques panalpines	66	8	74
	397	55	452
Carpates occidentales	19	3	22
Carpates orientales et sud-orientales	85	14	99
Endémiques pancarpatiques	12	13	25
	116	30	146

La division de la chaîne alpine en deux moitiés, occidentale et orientale, est depuis longtemps classique en biogéographie; elle repose sur de nombreuses différences, géologiques, bioclimatiques, floristiques et autres. La répartition de l'endémisme est particulièrement remarquable. L'examen du tableau 5.2 rappelle que le nombre des espèces endémiques panalpines, c'est-à-dire caractéristiques de l'ensemble de la chaîne, est de très loin inférieur à celui des endémiques de chacune des deux parties, comme si celles-ci avaient été *deux centres formateurs distincts*. Pawlowski est allé beaucoup plus loin en montrant l'existence de centres encore plus localisés et qui ont été, ou sont encore, des foyers de spéciation (fig. 5.10).

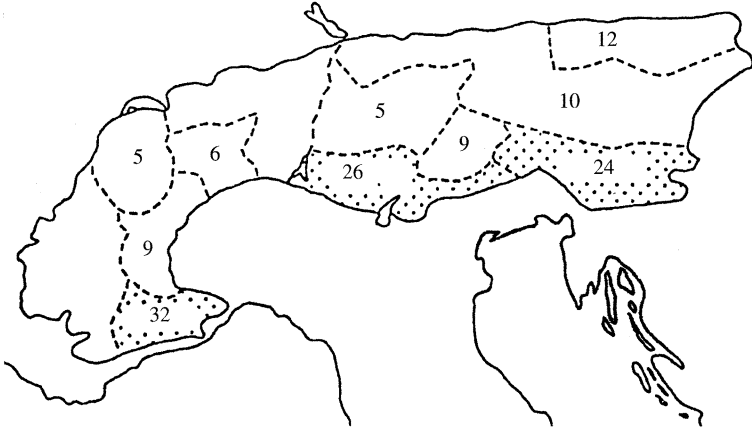


Fig. 5.10 L'endémisme de la chaîne alpine, d'après Pawlowski [1970]. Le chiffre indique le nombre d'espèces endémiques strictes de chaque secteur. Les deux grands pôles d'endémicité de la chaîne (ici en grisé) sont d'une part la Haute-Provence orientale et les Alpes maritimes et ligures, d'autre part les Alpes sud-orientales. D'après Pignatti [1982], parmi les endémiques de la chaîne les Alpes italiennes hébergent 10 *Primula*, 10 *Campanula* et 11 *Saxifraga*.

Il n'existe pas à notre connaissance de statistique aussi précise pour les *Pyrénées*. La liste de Gaussen et Leredde [1948] est hétérogène et peu fiable; celles de Dupias [1985] sont partielles. La question se complique en raison du microendémisme (notamment du rang à attribuer à des taxons vicariants de ceux des Alpes), des excès de botanistes locaux (prolifération de *Hieracium*), des subendémiques pyrénéo-ibériques.

Villar *et al.* [1990] ont établi une liste de 174 taxons endémiques, dont 60 sous-espèces, et conviennent que l'endémisme pyrénéen est moins élevé que ce qui était jusqu'ici admis. Ils insistent toutefois sur le nombre des espèces subendémiques présentes aussi dans les autres massifs nord-ibériques, et en particulier sur l'importance d'un endémisme pyrénéo-cantabrique.

Finalement, le nombre de 150 espèces linnéennes, cité aussi par Favarger [1972], paraît un compromis admissible.

La répartition de l'endémisme en fonction de l'altitude est, en l'état actuel des données, très imprécise. La confusion est fréquente par exemple entre la proportion d'endémiques de l'étage alpin par rapport au nombre total d'endémiques de la chaîne, et la proportion par rapport à l'effectif de la flore de l'étage. D'après Dupias [1985], l'étage subalpin des Pyrénées serait plus riche en endémiques (29%) que l'étage alpin (21%). Pawlowski estime que dans les Alpes 60% des endémiques se trouvent exclusivement en haute montagne, contre 43% seulement dans les Carpates. Mon expérience personnelle des Alpes maritimes indique plutôt que la grande majorité des endémiques ont une large distribution altitudinale centrée sur la moyenne montagne. Les statistiques fiables et générales font défaut.

Plus intéressante est la répartition écologique. Le taux d'endémisme varie beaucoup avec les groupements végétaux et les biotopes. Les conclusions de Pawlowski relatives aux Alpes et aux Carpates, résumées ci-après, peuvent s'appliquer à beaucoup d'autres chaînes et aussi bien à la moyenne montagne qu'à la haute.

Les massifs siliceux paraissent beaucoup plus pauvres que les massifs calcaires; toutefois cette différence n'est probablement pas due à des raisons édaphiques, mais

plutôt à la continuité et à l'homogénéité de l'axe siliceux intra-alpin opposées à la fragmentation de la couronne calcaire périphérique.

Les groupements pionniers ou peu évolués sont de loin les plus riches: 35% à 40% des espèces endémiques se trouvent dans les rochers et les éboulis, et parmi elles un tiers des taxons supraspécifiques; la moitié des 32 endémiques des Alpes maritimes sont des rupicoles [Pawlowski, 1969]. Réciproquement, les groupements forestiers climaciques, plus vastes, plus homogènes et relativement récents, sont très pauvres.

L'endémisme au niveau du Système entier

La notion d'endémisme à l'échelle d'un ensemble de chaînes, qui a été introduite précédemment [Ozenda, 1995], n'était pas évidente a priori.

Ainsi, il ne vient pas à l'idée de considérer notre sapin, *Abies alba*, comme une espèce endémique: il est pourtant localisé à une partie seulement du territoire européen, et plus précisément à l'ensemble des montagnes qui forment le Système médio-européen. Contrairement au Hêtre, il ne descend pas dans l'étage collinéen et dans l'avant-pays (il existe bien parmi les Hêtraies de Normandie, mais il y a été anciennement introduit, et dans le Haut Languedoc, mais sous forme d'un écotype particulier); vers le Sud, il atteint la Corse, l'Apennin central, les Balkans, mais il n'existe pas dans les montagnes méditerranéennes proprement dites où il est remplacé par d'autres espèces d'*Abies* à répartition localisée.

De même, ce que l'on appelait autrefois «l'espèce collective» *Pinus montana* (ou encore *P. mugo* s.l.) est endémique du même système, et les deux espèces distincts qui

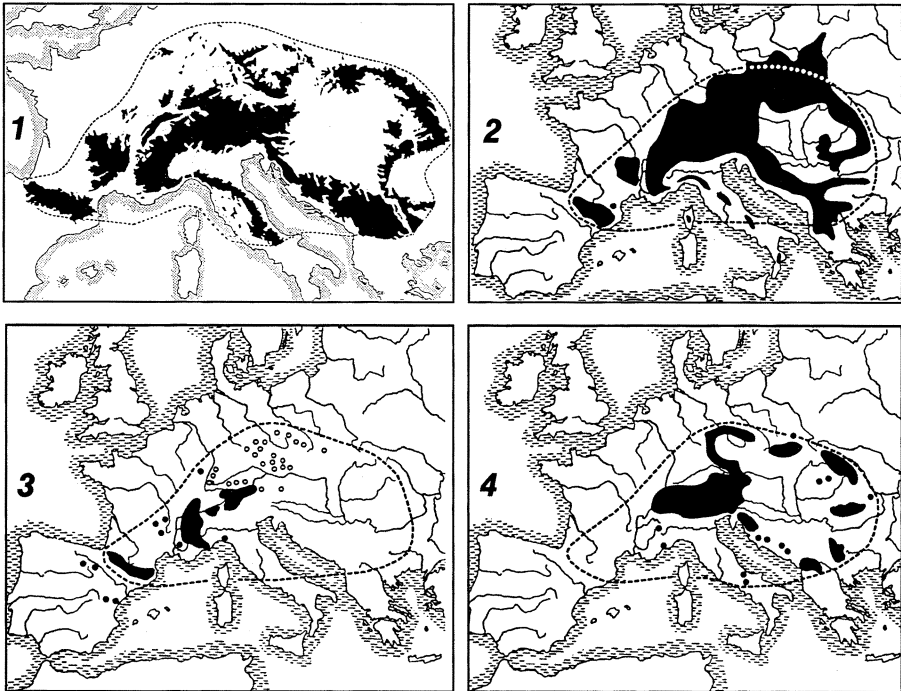


Fig. 5.11 Aire de trois arbres endémiques du système alpin [d'après Ozenda, 1985]. 1: chaînes et massifs constituant le système; en noir, le territoire d'altitude supérieure à 500 m, en pointillé le contour général du système. 2: *Abies alba*. 3: *Pinus uncinata*. 4, *Pinus mugo*.



III Dans les chaînes de l'Asie centrale: En haut, l'étage montagnard aride, à peuplement clair de *Picea schrenkiana*, dans le Tien-Chan oriental, vers 1700 m. En bas, étage alpin de toundra de montagne, dans l'Altaï ; au premier plan, Alpin inférieur à buissons nains de *Betula rotundifolia*, vers 2200 m (Cl. Auteur).



IV Boisement subalpin d'Epicea avec Pin mugo et Rhododendron hirsutum sur calcaire. Alpes de Slovénie, au Col de Vrsic, vers 1800 m (Cl. Auteur).



IV Lande subalpine d'Aulne vert et de Saules arbustifs, en exposition nord, à 2000 m. Massif du Combeynot, Alpes du Dauphiné (Cl. Auteur).

la composent, *p. mugo* s.str. et *p. uncinata*, sont respectivement endémiques de la moitié est et de la moitié ouest de ce même système.

Voici donc trois espèces qui sont liées à un territoire certes vaste, mais bien délimité (fig. 5.11), et qui d'ailleurs présentent aussi une localisation écologique, en moyenne montagne pour le Sapin, dans l'étage subalpin pour les deux Pins.

Il est tellement habituel de s'intéresser aux endémiques des Alpes d'une part, des Pyrénées de l'autre, et aux vicariances entre elles, qu'on en oublie qu'une espèce qui se trouve dans les deux chaînes à la fois mais uniquement là, est en fait une endémique de l'ensemble des deux. Ainsi, dans les flores, *Rhododendron hirsutum* est bien qualifié d'endémique est-alpine, mais *Rhododendron ferrugineum* qui couvre les Alpes et les Pyrénées, et elles seulement (à part quelques stations isolées dans l'Apennin du Nord) n'a droit qu'à l'appellation d'orophyte alors qu'il est authentiquement une endémique alpine-pyrénéenne.

Comme il est exposé ci-après :

- *il existe un nombre important d'espèces qui, communes à plusieurs chaînes, sont néanmoins endémiques de l'ensemble du système alpin ;*
- *une partie de ces espèces se trouvent groupées dans des taxons supraspécifiques (genres, sous-genres, sections ou sous-sections) qui sont eux-mêmes endémiques de ce système.*

Ces faits paraissent d'une grande importance pour comprendre l'origine et la mise en place de la flore des chaînes alpines. Il faut renoncer à interpréter l'histoire de la flore des Alpes dans le seul cadre de la chaîne, mais la replacer dans l'ensemble montagnard médio-européen.

Concernant le premier point, rappelons tout d'abord les données numériques relatives à l'endémisme dans les Alpes, telles qu'elles résultent des travaux de Pawlowski (tab. 5.2).

Si nous considérons séparément les deux moitiés, occidentale et orientale, de la chaîne, le nombre des espèces endémiques (incl. les subendémiques) s'élève respectivement à 165 et 203. Mais si nous regroupons ces deux territoires, l'endémisme total des Alpes s'élève alors à 450 espèces, car il s'enrichit de toutes celles (74) qui sont communes aux deux parties.

Si nous étendons ce raisonnement à l'ensemble Alpes + Pyrénées, ces dernières étant créditées de 150 endémiques pyrénéennes environ, le nombre des espèces endémiques de l'ensemble alpine-pyrénéen ne sera pas seulement 600, mais sera plus élevé en raison d'espèces communes aux deux chaînes mais limitées à elles, comme *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus uncinata*.

De même si nous regroupons Alpes orientales et Dinarides, nous pourrions définir un «endémisme est alpin-dinarique» qui ne se limite pas à la somme des endémiques des deux chaînes, mais s'enrichit de nombreuses espèces comme *Rhododendron hirsutum*, *Saxifraga crustata*.

De proche en proche, en incorporant les Carpates, puis les chaînes nord-balkaniques (et en dépit de l'imprécision relative à l'endémisme de ces dernières), nous pouvons estimer à un millier au moins le nombre des espèces qui, présentes dans *une ou plusieurs* de ces chaînes, et *là seulement*, peuvent être considérées comme des **endémiques de l'ensemble du «Système médio-européen»**.

Le second point, peut-être le plus important, est le fait que cette extension de l'assiette géographique de l'endémisme alpin s'accompagne d'une élévation du niveau

taxonomique par la mise en évidence de *taxons supraspécifiques* (genres et sections) endémiques ou subendémiques de ce Système :

- les 10 espèces du genre *Soldanella*,
- 7 des 8 espèces de *Cardamine*, subgen. *Dentaria*,
- 20 des 21 espèces de *Primula*, subgen. *Auriculastrum*,
- les 7 espèces de *Gentiana*, sect. *Megalanthe* (= *Thylacites*),
- 4 des 6 espèces de *Gentiana*, sect. *Coelanth*,
- 8 des 10 espèces de *Saxifraga*, sect. *Aizoonia* (fig. 5.12).

Leur intérêt paléobiogéographique a été discuté par ailleurs [Ozenda, 1995]: spéciation *in situ*, migrations, effet des glaciations.

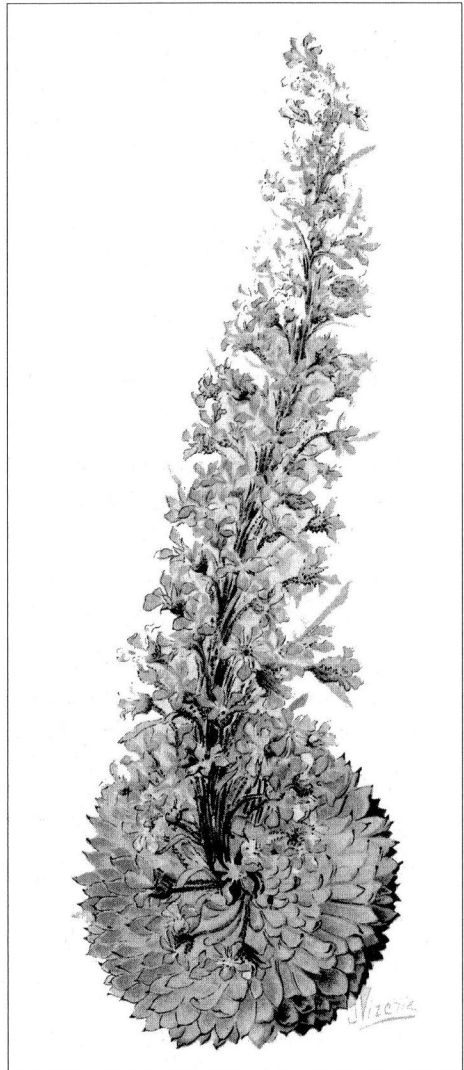


Fig. 5.12 *Saxifraga florulenta*, une des espèces les plus rares de la flore alpine ($\times 2/3$ environ; d'après une ancienne aquarelle). Cette superbe espèce est endémique du haut massif cristallin des Alpes maritimes. Longtemps menacée de disparition, elle est maintenant protégée dans le Parc National du Mercantour, dont elle est l'emblème. Elle vit abritée dans les fissures de parois rocheuses, où sa rosette met plusieurs décennies à constituer un coussinet d'un pouce d'épaisseur. Elle ne fleurit qu'une fois; la hampe florale peut atteindre 40 cm et porter plus d'une centaine de fleurs rouges.

Cette espèce appartient à la section *Aizoonia*, qui comporte une dizaine d'espèces toutes, sauf une, endémiques des montagnes européennes.

5.7.2 L'endémisme dans d'autres chaînes

Les Scandes

Comme dans les montagnes britanniques, et sans doute pour les mêmes raisons historiques, l'endémisme y est très réduit et presque limité au microendémisme. La quarantaine de taxons cités par Hulten comme endémiques « de type arctique, montagnard ou boréal » sont, à quelques exceptions près comme *Primula scandinavica*, des variétés, ou de « petites espèces » des genres *Hieracium*, *Taraxacum*, *Papaver*. Il en est de même des listes citées par Dahl [1997, p. 236] comprenant des taxons que le même ouvrage ne reprend pas [Appendix II, p. 162] parmi les espèces de la flore nordique figurant dans *Flora europaea*.

Quelle que soit l'hypothèse retenue pour l'histoire de la flore scandinave (tabula rasa, ou nunataks), il s'agit d'une flore jeune dont la mise en place est, totalement ou presque, holocène.

Plus intéressante est la répartition dite bicentrique qui a été mentionnée plus haut (§ 5.4.3).

Le Caucase

Les évaluations varient, suivant les auteurs, de 600 à plus de 1000 espèces endémiques, sur une richesse totale de 6000 espèces environ. D'après Nakhutsrichvili et Gagnidze [1999], les endémiques de haute altitude sont de souche sud-ouest asiatique, sans rapport avec la flore des Alpes.

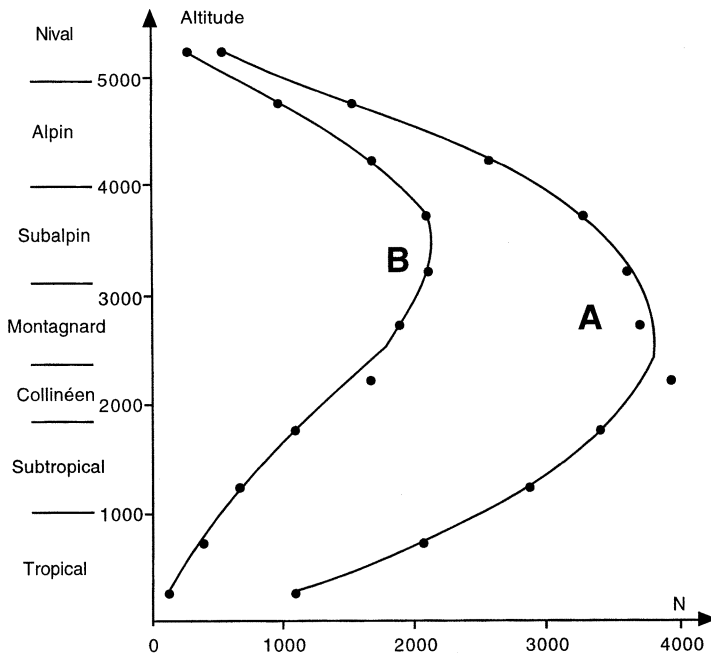


Fig. 5.13 L'endémisme dans la flore de l'Himalaya (d'après des données de Dobremez [1989]). A: nombre total d'espèces (remarquer le maximum en moyenne montagne); B: nombre d'endémiques dans chaque étage.

Les hautes montagnes méditerranéennes

Le taux d'endémisme y est beaucoup plus élevé que dans les chaînes alpines. D'après Favarger [1972] il atteint, pour l'étage équivalent à l'Alpin (en gros, au-dessus de 2500 m dans les péninsules européennes), des valeurs comprises entre 35 % et 40 % (Sierra Nevada 36, Corse 38, Grèce 40). La basse latitude, l'origine à partir de la riche flore mésogéenne, l'absence d'impact glaciaire, concourent à expliquer ce taux d'endémisme beaucoup plus élevé que dans la flore sommitale des chaînes alpines.

L'Himalaya

Sa flore est maintenant très bien inventoriée, par secteurs biogéographiques et par étages de végétation, grâce aux travaux de Dobremez et Vigny [1989, 1997]. La proportion d'endémiques est partout très élevée, dépassant 50 % dans les étages subalpin et alpin (fig. 5.13).

Les chaînes centre-asiatiques

Le taux d'endémisme est très variable d'une chaîne à l'autre. Le seul caractère constant paraît être un taux plus élevé dans l'étage subalpin (ou son équivalent) que dans l'ensemble alpin + nival (tab. 5.3, [d'après Breckle et Agakhyanz, 1994]). Les différences entre chaînes et entre étages seraient explicables par le degré d'isolement ou les possibilités de migrations anciennes.

Tableau 5.3

	Subalpin	Alpin + Nival
Tien-Chan occidental	22	17
Kopet-Dag	18	8
Pamir oriental	10	4,6
Pamir occidental	3,4	1,7
Chaîne djoungare	1,4	0,7