

ORIGINALITÉ ÉCOLOGIQUE DE L'ESPACE MONTAGNARD

Peculiarity of the mountain environment

The ecological conditions within a chain depend on two elements:

- *the general characteristics of the mountain climate connected with altitude (increase in insolation, reduction in temperature, increase in precipitation and snow cover) or the topography (influence of exposure)*
- *the characteristics of the chain itself, connected with its complexity and more particularly its extent, its position on the edges of various large climatic provinces and the modifications which it engenders in the general climatic conditions of the region in which it is located.*

Here, we shall be considering only the general characteristics dealt with in this chapter. The specific characteristics of the different chains will be referred to below, where necessary, in chapters 6 to 8. However, with regard to the alpine chain, we refer the reader to [Ozenda, 1985/1987, pp. 18-32].

The ecological factors will not be dealt with individually because there is already a substantial literature for each of them. Our treatment will relate to the synthetic aspects (2.1), from the point of view of the integrated reactions of the vegetation and at the regional or global scale (2.2). The main aim of this chapter is to bring out the full ecological meaning of the term «three-dimensional mountain» (2.3), with the three connected components:

- *altitude (recalling the main altitude gradients and their expression by phenology, 2.4)*
- *latitude (translation of vegetation belts, 2.5)*
- *continentality (2.6).*

Let us recall that we are dealing here with the mountains of the temperate zone of the northern hemisphere, as explained in chapter 1. The ecological conditions of the inter-tropical mountains and those of the southern hemisphere are very different [Körner, 1999, p. 21].

Les conditions écologiques dans une chaîne dépendent à la fois :

- des caractères généraux du climat de montagne, liés à l'altitude (augmentation de l'insolation, diminution des températures, accroissement des précipitations et de la couverture nivale) ou au modelé topographique (influence de l'exposition);
- des caractères propres à cette chaîne, liés à sa complexité et notamment à sa largeur, à sa situation en limite de plusieurs grandes provinces climatiques, aux modifications qu'elle crée elle-même dans les climats généraux de la partie de continent où elle se trouve.

Ici nous considérerons seulement les caractères généraux, traités dans ce chapitre. Les caractères spécifiques des différentes chaînes seront, si nécessaire, mentionnés plus loin, chapitres 6 à 8 ; toutefois en ce qui concerne la chaîne alpine nous renvoyons le lecteur à [Ozenda, 1985/1987, pp. 18-32].

Les facteurs écologiques ne seront pas traités individuellement, car il existe pour chacun d'eux une importante littérature. L'exposé portera sur les aspects synthétiques (sect. 2.1), considérés à travers les réactions intégrées des végétaux, et à l'échelle régionale ou globale (sect. 2.2). L'objectif essentiel de ce chapitre est de donner à l'expression *montagne tridimensionnelle* tout son sens écologique (sect. 2.3), avec les trois composantes liées :

- à l'altitude (avec un rappel des principaux gradients altitudinaux et leur expression par la phénologie, sect. 2.4) ;
- à la latitude (translation des étages de végétation, sect. 2.5) ;
- à la continentalité, sect. 2.6.

Rappelons qu'il s'agit ici essentiellement des montagnes de la zone tempérée de l'hémisphère Nord, comme convenu au chapitre 1. Les conditions écologiques des montagnes intertropicales et de celles de l'hémisphère sud sont très différentes [Körner, 1999, p. 21].

2.1 LES COMPOSANTES DU RELIEF

Le fait générateur du milieu montagnard, l'existence du relief, peut être lui-même divisé en deux composantes, l'altitude et la pente.

L'*altitude* détermine des gradients de paramètres climatiques (pression, rayonnement, température, précipitations, niviosité) qui entraînent à leur tour :

- un tri écologique des êtres vivants, et notamment des végétaux ligneux, suivant leur physiologie ;
- des discontinuités dans la couverture vivante : les unes créées par le tri écologique lui-même, du fait en particulier du petit nombre d'espèces arborées, les autres introduites par la gestion humaine de l'espace montagnard ;
- par suite, l'existence d'étages de végétation, souvent matérialisés par des formations forestières superposées, et de limites comme la limite supérieure des arbres, des cultures, de l'habitat permanent ;
- un étagement de sols différents ;
- plus généralement, l'existence de conditions écologiques et d'étages qui rappellent plus ou moins les formations situées en plaine plus au nord, dans d'autres zones («extrazonalité» : § 1.1.3 et 1.1.5).

L'effet biologique des gradients climatiques sera développé ci-après, à la section 2.4.

La *pente* détermine une géomorphologie particulière, liée à la gravité :

- érosion et entraînement de matériaux : ruissellement des eaux et avalanches, écoulement glaciaire (actuel et ancien), mouvements de terrain, dépôts de matériaux remaniés qui jouent le rôle de roche-mère pour la plupart des sols ;
- modes spéciaux de pédogenèse, en raison du drainage, des glissements de sol ;
- importance particulière des facteurs topographiques (exposition, inversion de température, effet d'abri) et du microrelief.

L'exemple de l'écologie de l'eau illustre la complexité des conditions montagnardes, à tous les stades :

- l'alimentation en eau : variations des précipitations avec l'altitude, facteurs topographiques à l'échelle régionale (continentalité) ou locale (exposition, régime des vents, effet de crête) ;
- la mise en réserve ou la rétention : manteau nival, lacs et marais, sols forestiers ;
- la redistribution : ruissellement superficiel, drainage, fonte des neiges.

Les deux facteurs du relief, altitude et pente, ont de nombreuses conséquences biologiques, en particulier :

- l'interdépendance des niveaux ;
- le remaniement constant de la végétation naturelle : création de milieux neufs par érosion ou sédimentation, rajeunissement des écosystèmes (glissements de terrain, chablis) ;
- des contraintes dans l'exploitation par l'homme : problèmes de circulation (transport des bois), de mécanisation (fauche en déclivité), de migrations saisonnières (montée à l'alpage) ou définitives (exode rural, implantation d'activités tertiaires) ; réciproquement, toutes les activités humaines ont évidemment une action en retour sur la nature montagnarde.

2.2 LES NIVEAUX DE PERCEPTION

Un massif montagneux, c'est beaucoup plus compliqué que tout autre système écologique :

- parce que c'est plus ou moins multizonal (§ 1.1.5) ;
- parce que les étages ne sont pas juxtaposés, comme les zones en plaine, mais :
 - superposés, donc interdépendants par suite de la gravité ;
 - intriqués par la dissection du relief, avec des lignes de contact (écotones) d'une grande longueur.

Multizonalité, interdépendance, complexité des écotones, le tout compacté en un espace restreint : la montagne est un vrai laboratoire condensé, un banc d'essai. Analyser un tel complexe, puis en reconstruire une vue intégrée, est impossible au niveau de précision qui est souhaité dans l'étude des autres systèmes naturels. Il faut des méthodes adaptées, des approches simplifiées.

2.2.1 L'échelle d'étude

Il faut choisir suivant les cas :

- l'échelle générale, considérant l'ensemble d'une chaîne ou d'un groupe de chaînes, comme l'étude des gradients altitudinaux (sect. 2.4) ou de la continentalité (sect. 2.6) ;
- l'échelle régionale, celle du massif ou de la vallée, prenant en compte les facteurs topographiques ;
- l'échelle locale, celle de la station ou du biotope, considérant les microclimats et la pédologie parcellaire.

Il sera essentiellement question dans cet ouvrage de l'échelle générale, dans l'esprit de la géobiologie. Mais il n'est souvent pas possible de séparer les échelles, comme le montre l'exemple de la continentalité, qui peut être envisagée depuis le niveau local ou régional (effet d'abri) jusqu'au cadre continental.

2.2.2 Le choix des indicateurs

La complexité et l'hétérogénéité du milieu montagnard entraînent des difficultés dans le traitement des mesures, leur normalisation, leurs applications. Ici encore, il faut simplifier, et surtout ne pas mettre les exceptions ou les paradoxes au-dessus des lois générales.

Ainsi, dans tout ce qui suit, on considérera surtout les valeurs climatiques moyennes: annuelles et mensuelles. Nous n'ignorons pas les critiques que l'on adresse souvent à cette utilisation des moyennes, et les tendances actuelles de la climatologie qui font une place de plus en plus grande aux paramètres de dispersion, c'est-à-dire à l'étude des fluctuations d'une année à l'autre. Mais il s'agit, dans cet ouvrage, de Bioclimatologie: nous devons donc penser en premier lieu aux réactions de la plante et de la biocénose, et remarquer que l'effet de la dispersion interannuelle est atténué par une certaine inertie de l'écosystème et par le fait que les végétaux vivaces réalisent une *intégration pluriannuelle* des conditions climatiques. Mais, de plus, nous estimons que *dans une optique biogéographique* les paramètres de situation que sont les moyennes ont beaucoup plus d'importance que les dispersions. Les moyennes diffèrent en effet d'un écosystème à l'autre et permettent donc de comparer d'une manière simple et efficace ces écosystèmes entre eux. On a un peu trop vite critiqué l'emploi des moyennes avant d'en avoir exploité toutes les possibilités.

2.3 NOTION DE TRIDIMENSIONNALITÉ ÉCOLOGIQUE

La *tridimensionnelle Gliederung* introduite par Troll et devenue classique ne devrait pas signifier seulement que l'écologie de montagne se situe, à la différence de celle de la plaine, dans un espace à trois dimensions géométriques (ce qui est bien évident). Nous insisterons au contraire sur le fait qu'elle doit représenter surtout trois *dimensions écologiques*, correspondant à trois gradients orientés suivant:

- L'altitude, qui détermine l'existence d'étages biologiques superposés. Il en sera question tout au long de cet ouvrage: déjà ci-après dans la section 2.2 (gradients climatiques altitudinaux), au paragraphe 3.1.3 (richesse altitudinale des flores) et surtout dans les chapitres 6 à 9.
- La latitude, qui par le jeu de l'augmentation de la température du nord vers le sud, détermine l'élévation graduelle des limites écologiques et en particulier de la limite supérieure des arbres (une étude détaillée en est donnée en 2.5, puis dans le chapitre 3);
- La continentalité, qui se traduit en allant vers l'intérieur des terres par une diminution des précipitations et une augmentation des écarts thermiques saisonniers. Lorsqu'une chaîne est assez large, la continentalité se marque par l'existence d'une zone interne, mais aussi déjà à l'échelle locale par la dissymétrie des chaînons (effet d'abri). Une étude d'ensemble de la continentalité est donnée en 2.6.

Ce trièdre écologique est particulièrement net dans le cas d'une chaîne qui est à la fois assez élevée pour présenter un étagement, allongée du nord au sud et située en position de cordillère. Le cas de la chaîne scandinave, représenté par la figure 2.1, en est le meilleur exemple.

Il est évident aussi à l'échelle continentale dans le cas d'une série de chaînes parallèles allongées dans le sens nord-sud, comme dans l'ouest de l'Amérique du Nord (sect. 9.3).

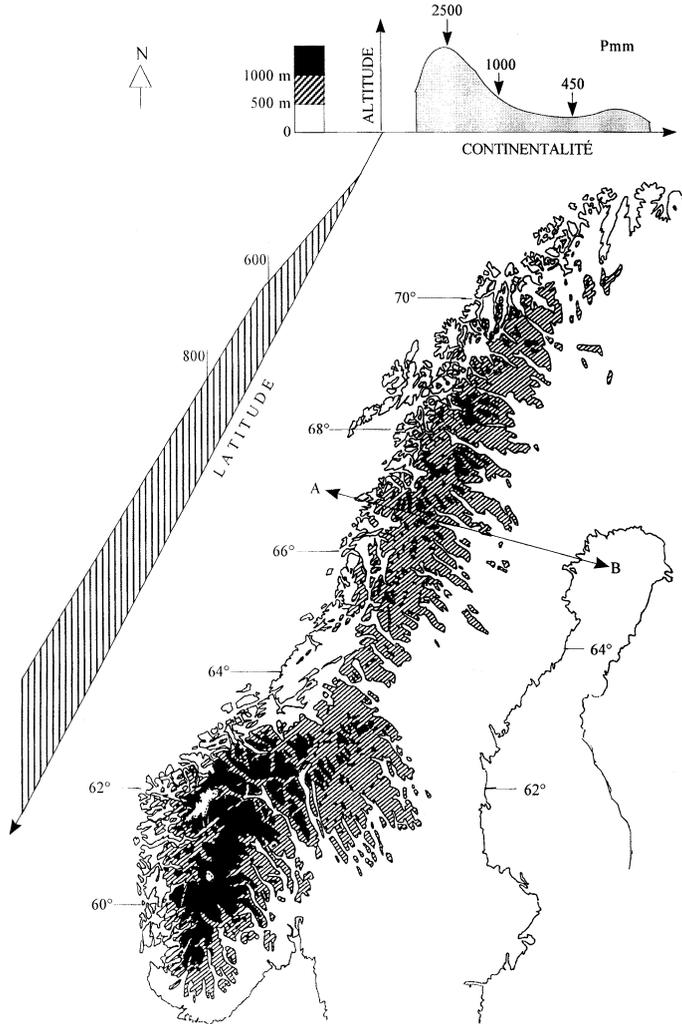


Fig. 2.1 Un exemple de tridimensionalité écologique: la chaîne des Scandes. Les grands traits de la végétation peuvent être résumés en considérant trois gradients. Le premier, paradoxalement le plus faible malgré le grand étirement nord-sud de la chaîne, est la variation verticale avec la latitude. La translation des limites d'étage est de l'ordre de 50 mètres seulement par degré de latitude, soit la moitié de la valeur habituelle dans les autres grandes chaînes. Les altitudes atteintes par les espèces alpines communes aux Scandes et aux Alpes accusent une différence moyenne du même ordre: 1000 mètres pour 15 degrés (fig. 8.16). Cela est dû surtout à l'effet égalisateur du Gulf Stream, et d'ailleurs sur le versant atlantique les isothermes s'orientent en partie parallèlement à la côte. La timberline se situe vers 1100 m dans le sud, et à 700 m encore sous le cercle polaire. Le second gradient, plus marqué, est lié à la longitude et correspond à une différence entre le versant ouest, à climat océanique, recevant sur certains reliefs plus de 4 mètres de précipitations par an, et le versant est tourné vers le golfe de Botnie, continental et ne recevant que des moyennes autour de 500 mm (coupe suivant AB). Sur le versant atlantique lui-même, la décroissance rapide de l'océanité climatique à partir de la côte est matérialisée par l'étude de la répartition de nombreuses espèces [Holten, 1986]. Le troisième gradient, le plus important, est l'étagement de la végétation avec l'altitude. Cet étagement peut être ramené à un modèle à quatre étages, décrit plus loin, au paragraphe 8.3.1. Les trois dimensions écologiques sont étudiées ci-après successivement, aux sections 2.4, 2.5 et 2.6.

La situation est sensiblement différente dans le cas des chaînes orientés est-ouest comme les Pyrénées, le Caucase, l'Himalaya. Les deux gradients de latitude et de continentalité sont alors parallèles. Les choses se compliquent, pour ces trois chaînes, de différences climatiques importantes entre les deux extrémités.

Dans les Alpes, l'opposition entre Préalpes et Alpes internes est le fait prédominant; mais le modèle « trièdre » s'applique cependant aux Alpes françaises, étirées sur quatre degrés de latitude, et de continentalité croissante d'ouest en est.

2.4 LES GRADIENTS CLIMATIQUES ALTITUDINAUX

De cette vaste question, dont on trouvera ailleurs des exposés d'ensemble [Franz, 1979; Price, 1986; et pour la chaîne alpine Veyret, 1979; Ozenda, 1985 et 1987], nous ne retiendrons ici que deux aspects: l'interdépendance de ces gradients et leurs principaux effets biologiques.

Le climat d'une chaîne est la forme montagnarde du climat de la zone dans laquelle elle se trouve; il en conserve les tendances saisonnières, modifiées par l'altitude à l'échelle générale de la chaîne, par le relief à l'échelle régionale ou locale. Comme le souligne Rougerie [1990]: « *Le fait montagnard, en ce qui concerne les éléments du climat, affecte des quantités; le fait zonal affecte les répartitions* ». Il n'y a donc pas un climat, mais des climats de montagne. Cependant « *il existe une sorte de dérive montagnarde valable universellement* », une convergence due précisément aux gradients altitudinaux, dont l'effet écologique va être rappelé ci-après dans ce qu'il a de général.

2.4.1 La diminution de la pression

La pression atmosphérique décroît avec l'altitude suivant une loi exponentielle. Trois valeurs sont aisées à retenir:

- à 3000 mètres, la pression est égale aux deux tiers de la pression au niveau de la mer;
- au sommet du Mt-Blanc elle tombe à un peu plus de la moitié;
- au sommet de l'Everest, au tiers.

En elle-même, cette décroissance n'aurait pas d'effet notable sur les végétaux (à la différence de certains organismes animaux) si ce n'étaient ses conséquences sur le rayonnement, la température, les courants atmosphériques et l'évaporation.

On peut toutefois se demander si la diminution de la pression partielle de CO₂ n'a pas un effet notable sur la photosynthèse des végétaux de montagne. Puisqu'il est bien établi expérimentalement qu'une augmentation de la pression de CO₂ provoque un accroissement de la photosynthèse, on peut en déduire par symétrie qu'une décroissance de cette pression avec l'altitude doit entraîner un abaissement de ce taux. Diverses données de la littérature indiquent que la photosynthèse est (du moins pour les plantes en C₃, les seules qui nous intéressent dans nos montagnes) nulle pour une concentration atmosphérique de CO₂ voisine de 0,01 % et croît ensuite proportionnellement à l'augmentation de concentration jusqu'à la teneur normale de 0,03 % et au-delà. Sur cette base on peut estimer que la photosynthèse devrait décroître, toutes choses égales par ailleurs, d'environ 20 % entre 0 et 1000 mètres (moyenne montagne dans les Alpes) et 50 % entre 0 et 3000 mètres (étage nival). La vérification expérimentale *in situ* est toutefois difficile [Halloy, 1981].

2.4.2 Le rayonnement

On trouvera des données détaillées dans Price [1986, pp. 66-76] et concernant la haute montagne dans Franz [1979, pp. 64-76]. Il faut distinguer plusieurs aspects :

- *L'augmentation du rayonnement solaire.* L'intensité du rayonnement, exprimée généralement en calories reçues par minute par une surface de 1 centimètre carré orientée perpendiculairement aux rayons solaires, augmente évidemment à mesure qu'on s'élève, du fait que ce rayonnement a traversé une épaisseur d'atmosphère plus faible qu'en plaine ; il tend vers une limite supérieure qui est de l'ordre de $2 \text{ cal./cm}^{-2}/\text{min}^{-1}$. En haute montagne, l'échauffement diurne du sol et de la couche d'air située à son voisinage est un facteur écologique primordial [Körner, 1999, chap. 4]. A toute altitude, ce rayonnement varie évidemment avec la saison et la nébulosité : la durée de l'ensoleillement est souvent plus longue dans les vallées que sur les sommets enneigés.
- *La complexité du rayonnement.* Rappelons, sans pouvoir insister ici, que l'énergie lumineuse et thermique captée par les végétaux n'est pas uniquement liée au rayonnement solaire direct, mais qu'elle résulte d'une distribution très complexe où interviennent, en outre, le rayonnement diffusé, le rayonnement réfléchi (albedo), les cycles échauffement-refroidissement du sol.
- *La composition spectrale de la lumière* se modifie aussi avec l'altitude croissante. En haute montagne, elle est plus riche (ou plus exactement moins appauvrie) en rayons de faible longueur d'onde et notamment en ultraviolet. On a attribué à cette relative richesse en ultraviolets des effets physiologiques et morphogénétiques sur les végétaux ; les travaux à ce sujet sont nombreux mais les résultats divergents et controversés.

La comparaison entre montagnes situées sous des latitudes très différentes doit en outre tenir compte du *rythme de l'éclairement* et de son *effet photopériodique* sur les végétaux.

2.4.3 La diminution des températures

C'est, du point de vue écologique, le fait le plus net et le plus important.

La *température de l'air*, exprimée par sa moyenne annuelle, décroît régulièrement avec l'altitude, à raison de $0^{\circ}55$ environ pour 100 m d'élévation. Cette valeur est une moyenne entre de très nombreuses données, relatives aux régions les plus diverses, et qui sont comprises entre $0^{\circ}53$ et $0^{\circ}57$.

Il est remarquable que la loi soit pratiquement linéaire (fig. 2.2), et que la valeur du gradient soit presque une constante universelle en première approximation.

Dans la situation réelle d'un relief irrégulièrement accidenté, les conditions locales de chaque station de mesure introduisent évidemment des distorsions par rapport à la loi théorique, mais les écarts dépassent rarement $\pm 1^{\circ}\text{C}$ (fig. 2.2(b)).

Nous laisserons de côté ici de nombreuses exceptions, bien connues : gradient un peu plus faible sur les versants d'exposition nord ou sous couverture forestière, inversion de températures dans les vallées encaissées ou les dépressions comme les dolines karstiques, variations stationnelles dues au microrelief [Ozenda, 1985/1987 : p. 11 et pp. 16-18].

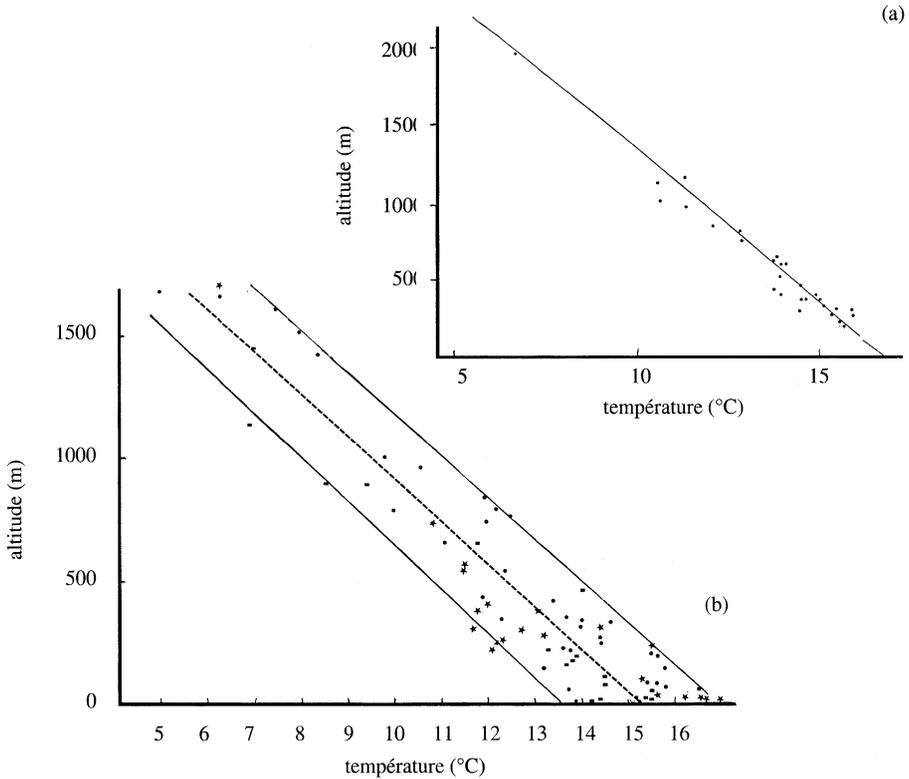


Fig. 2.2 Décroissance de la température moyenne annuelle en fonction de l'altitude. La valeur du gradient est 0,53 en (a), 0,56 en (b): (a) Dans les Appalaches [d'après Price]. (b) Dans les Alpes sud-occidentales [d'après Aimé & Sarrailh]: les points se rapportent à des stations des Alpes maritimes françaises, les triangles à des stations de Ligurie, les carrés à des stations de Haute-Provence. La dispersion des points traduit les conditions locales des stations.

Le gradient altitudinal de température présente aussi d'importantes *variations annuelles*: il est plus élevé en été qu'en hiver: $0^{\circ}70$ et $0^{\circ}30$ respectivement dans les montagnes européennes (fig. 2.3). Cela s'explique du fait que l'amplitude annuelle (différence entre les moyennes du mois le plus chaud et du mois le plus froid), qui est de l'ordre de 20° en plaine en Europe centrale, diminue avec l'altitude et s'annule vers 8000 mètres.

La *température du sol* peut être sensiblement différente de celle de l'air. Elle subit elle aussi la loi générale de décroissance avec l'altitude, du simple fait que le sol tend à se mettre en équilibre avec un air qui est lui-même de plus en plus froid à mesure qu'on s'élève; mais cette décroissance est atténuée par l'effet de l'absorption des radiations solaires par le sol, effet qui augmente au contraire en altitude, et aussi par le fait que la température du sol pendant les mois d'hiver, qui est prise en compte dans la moyenne annuelle, est favorisée par la protection due à la neige.

Il en résulte que le gradient pour 100 mètres d'élévation est plus faible pour le sol que pour l'air, et par là-même la moyenne annuelle de la température du sol en profondeur présente, par rapport à celle de l'air au même lieu, un excédent qui augmente avec l'altitude et qui peut être évalué, à 1800 mètres par exemple, à 2° à 3° environ.

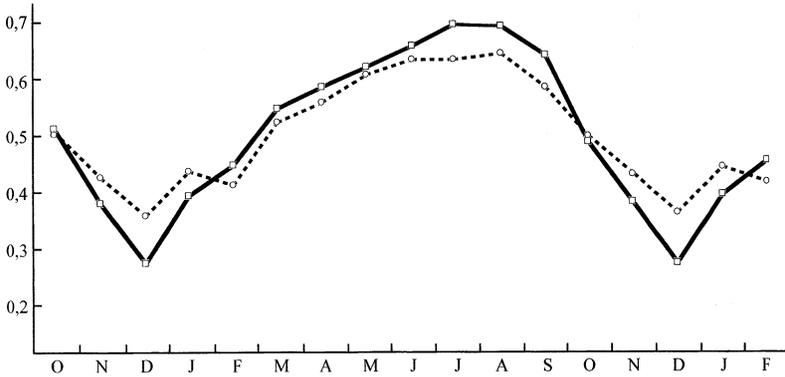


Fig. 2.3 Variations annuelles du gradient altitudinal de température, en degrés par 100 mètres d'altitude, dans les Alpes autrichiennes (Tyrol et Vorarlberg, [d'après Kuhn, 1994]. En pointillés, dans les Préalpes de Bregenz; en trait plein, dans les Alpes internes, au sud d'Innsbruck. L'amplitude annuelle est nettement plus grande en climat continental.

Ce sont les couches supérieures du sol qui s'échauffent le plus, sous l'effet du soleil, et qui inversement se refroidissent le plus la nuit; ceci du moins pendant la période estivale, car l'hiver, 20 à 30 cm de neige suffisent à empêcher les fluctuations diurnes de la température de l'air de modifier celle du sol. Et en toute saison, celle-ci est à peu près constante au-dessous de 10 cm de profondeur.

Le gradient thermique altitudinal a une conséquence biogéographique capitale: l'existence des étages de végétation. Nous ne reviendrons pas ici même sur cette question, qui a déjà été introduite au chapitre précédent, aux paragraphes 1.1.2. et 1.1.3, et qui fera l'objet de développements à différentes reprises, notamment chapitre 6.

Pour le moment nous pouvons envisager simplement de relier l'étagement de la végétation à la température moyenne annuelle, en recherchant par exemple à quelle différence de température correspond le passage d'un étage de végétation à un autre. Les étages des Alpes ayant une amplitude moyenne de l'ordre de 700 mètres, la fourchette de température dans laquelle chacun se développe doit être de l'ordre de 4°C; et lorsqu'un étage est bien caractérisé par une espèce climacique dominante, on peut donc en première approximation penser que cette espèce a elle-même une amplitude écologique de $\pm 2^\circ$ par rapport à son optimum.

Si le gradient thermique était le seul facteur agissant, il en résulterait ainsi une chaîne d'étages (*Stufenkette*) que l'on pourrait assortir d'une échelle de températures. Mais dans chaque étage les conditions de précipitations, de lithologie, d'autres encore, interviennent aussi, introduisant des divisions «horizontales». Le modèle se complique progressivement: la *chaîne d'étages* devient une *grille d'écosystèmes*. Des exemples de grilles seront ainsi proposés, le plus complet en l'état actuel des connaissances étant celui que représente plus loin la figure 6.4.

2.4.4 La variation des précipitations

Rappelons tout d'abord la complexité de l'écologie de l'eau en montagne et les mécanismes de sa rétention et de sa circulation, évoqués plus haut à la section 2.1.

Le gradient altitudinal n'est plus cette fois une loi linéaire comme pour les températures, ni même régulier comme pour la pression, mais une variation plus complexe qui se traduit (du moins pour les Alpes et les montagnes tempérées en général, et sauf situations locales particulières) par une augmentation des précipitations avec l'altitude (fig. 2.4).

L'abaissement de la température des vents ascendants (une falaise de 1000 mètres correspond à une chute de 5°C) rapproche le système air-vapeur d'eau de son point de rosée. Il pleut davantage sur les montagnes que sur leur avant-pays; cet excédent est parfois appelé *pluies orogéniques*. Ainsi les Alpes françaises, qui couvrent 1/15 du territoire français, reçoivent 1/5 de ses précipitations.

Cet effet se traduit dans la végétation même dans le cas d'un faible relief (200 mètres suffisent pour favoriser les hêtraies dans les collines normandes) et même en climat aride (les hauts massifs du Sahara central portent en altitude des espèces d'affinités méditerranéennes).

Le gradient de précipitations est toujours positif aux basses et moyennes altitudes, et peut atteindre en climat humide (Préalpes) 100 mm de pluie par 100 mètres d'élévation: il peut diminuer à partir d'une certaine altitude, et semble même s'inverser en haute montagne (dans les Alpes à partir de 3000 ou 4000 m).

Dans les montagnes tropicales, le maximum de pluies peut avoir lieu déjà aux environs de 1000 mètres à 1500 mètres, comme cela a été observé au Kilimandjaro ou aux îles Hawaï. Dans les montagnes méditerranéennes même, la haute montagne semble présenter un déficit (p. 89).

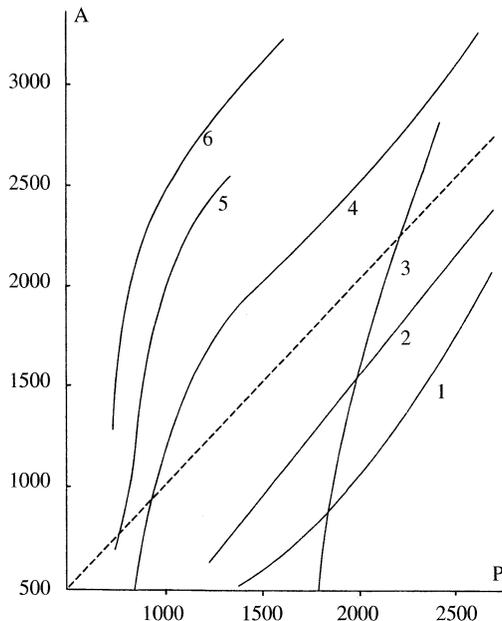


Fig. 2.4 Augmentation des précipitations avec l'altitude, dans les Alpes orientales [d'après Aulitzky, 1974]: 1: Allgau (Bavière); 2: région de l'Achensee (Tyrol); 3: Tessin; 4: Alpes internes de Suisse; 5 et 6: Nord et Sud de l'Ötztal (Tyrol). 1 et 2 sont dans les Préalpes, et les courbes correspondantes sont situées au-dessous de la droite pointillée qui figure l'angle 45°; les précipitations augmentent nettement avec l'altitude. 5 et 6 sont en zone interne, et les précipitations sont presque indépendantes de l'altitude. Le Tessin, en 3, est une exception: les précipitations sont déjà si fortes à basse altitude qu'elles ne peuvent guère augmenter plus haut.

Les montagnes sont presque toujours dissymétriques, même les plus humides (Vosges, Forêt Noire, Préalpes du Nord, chaîne côtières dans l'ouest des USA). C'est l'effet d'abri (§ 2.6.1). De ce fait les précipitations sont plus faibles dans les vallées « internes » et parfois presque indépendantes de l'altitude (courbes 5 et 6, fig. 2.4).

2.4.5 La couverture nivale

L'altitude croissant, l'augmentation des précipitations et la diminution de la température agissent dans le même sens pour accroître la hauteur des chutes de neige (fig. 2.5 et 2.6). On appelle *coefficient de niviosité* la proportion des précipitations annuelles qui tombe sous forme solide. Dans les Alpes du Dauphiné, il est de l'ordre de 20 à 25% vers 1000 mètres, de 50 à 60% vers 2000 mètres, de 80 à 90% vers 3000 mètres, et atteint 100% vers 3800 mètres (dès 3600 dans les Alpes suisses, plus septentrionales).

Cette neige couvre le sol pendant une durée qui croît elle aussi avec l'altitude, et ne permet la végétation que pendant la période déneigée («Aperzeit» des auteurs est-alpins). En revanche, elle représente une réserve d'eau mobilisée ensuite au cours de la période végétative, et une protection des végétaux contre le froid, le vent et la dessiccation

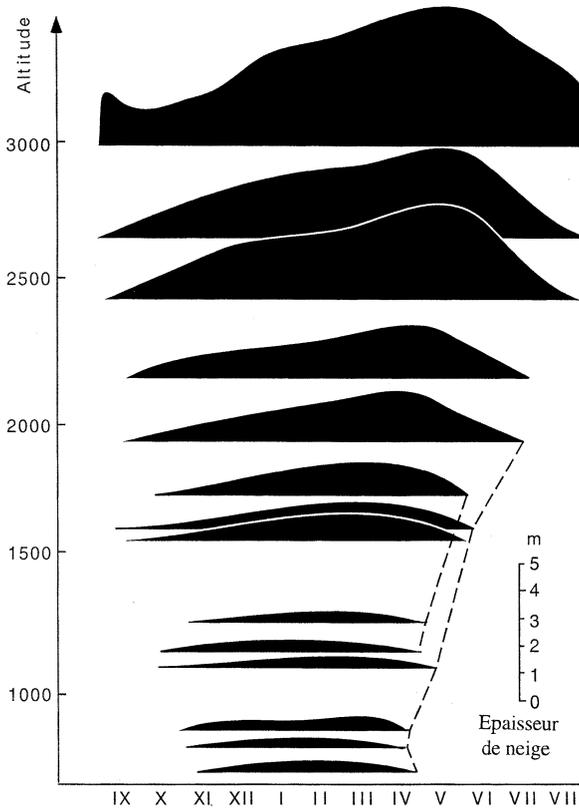


Fig. 2.5 Hauteur et durée de la couverture nivale en fonction de l'altitude (Hohe Tauern, Tyrol, moyenne 1927-1933; [d'après Steinhauser, in Franz]). Au-dessus de 2700 m, il n'y a plus d'Aperzeit, et pour la végétation c'est l'étage nivale.

[Körner, 1999, pp. 47-62]. Sur les pentes, la neige a aussi un effet mécanique, non seulement par les avalanches, mais simplement par sa reptation qui entraîne des morphoses particulières chez les végétaux ligneux.

L'importance de la couverture nivale et de ses conséquences biologiques est une différence majeure entre le climat des Alpes et celui des montagnes sèches (comme les montagnes méditerranéennes) ou celui des régions arctiques, et par suite dans leur tapis végétal. Dans l'étage alpin, la durée du manteau neigeux conditionne la répartition des groupements végétaux [Körner 1999, p. 36], crée des biotopes particuliers: les combes à neige et des associations végétales dites *chionophiles* (fig. 6.1).

2.4.6 La phénologie

La phénologie est l'étude des différents stades de développement des êtres vivants, et en particulier de leur rythme annuel et saisonnier. Les facteurs écologiques qui déterminent ce développement varient avec l'altitude: il en résulte que les observations phénologiques sont elles-mêmes fonction de l'altitude.

Le fait fondamental est le raccourcissement de la durée de la période végétative, sous l'effet de la diminution de la température et, dans les montagnes enneigées, de la durée de la couverture nivale (fig. 2.6 et 2.7). L'adaptation des végétaux se traduit par une accélération du développement, et comme celle-ci a, pour une espèce donnée, ses limites, il existe des formes biologiques spéciales à la montagne.

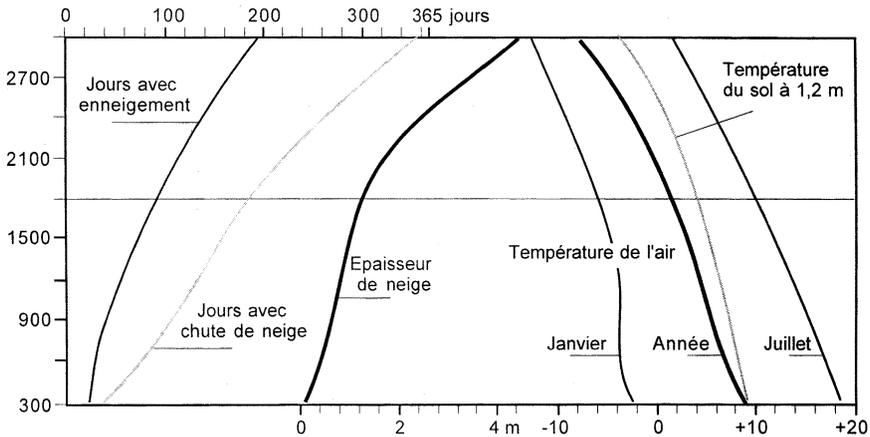


Fig. 2.6 Variation altitudinale de quelques variables climatiques, dans les Alpes orientales. [D'après Ellenberg, 1996, simplifié].

Des données déjà anciennes ont permis d'établir un diagramme resté classique, et reproduit ici dans la figure 2.7; il montre une relation sensiblement linéaire entre l'altitude croissante et la diminution de l'Aperzeit, avec deux particularités:

- une dissymétrie entre les flancs droit et gauche: la remontée du printemps en altitude est plus lente que la descente de l'automne;
- un resserrement aux basses altitudes, dû à l'inversion de température dans le fond de la vallée.

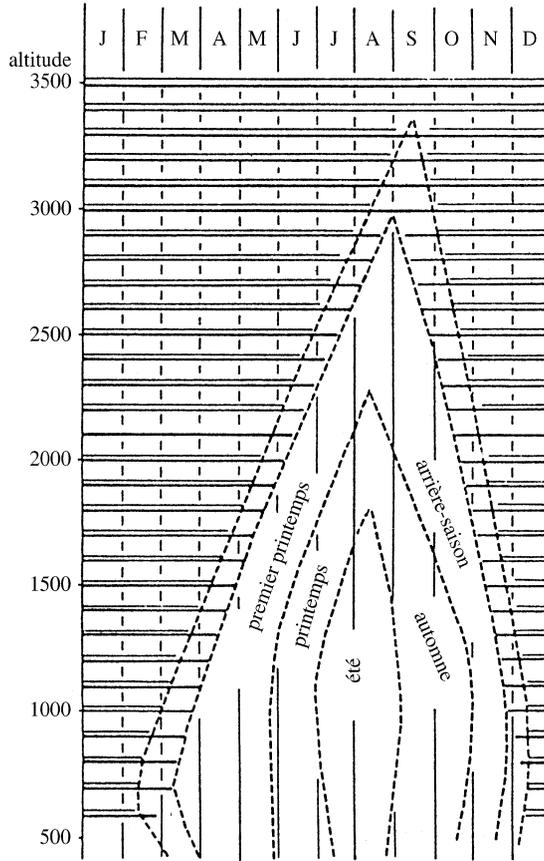
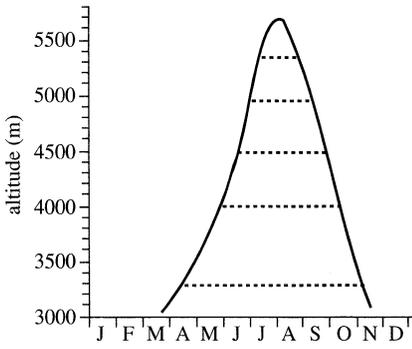


Fig. 2.7 Diagramme phénologique des saisons en fonction de l'altitude. Les traits horizontaux épais représentent la période enneigée en versant nord (ubac) et les traits horizontaux minces la période enneigée en exposition sud (adret), d'après des observations de Kerner dans la vallée moyenne de l'Inn [in Schröter, 1908]. Au centre de la figure, la comparaison *approximative* avec les saisons de la plaine (adapté, [d'après Gams, 1932]). Le raccourcissement de la période végétative au-dessous de 500 m est dû à l'inversion de température pendant l'hiver dans le fond des vallées.

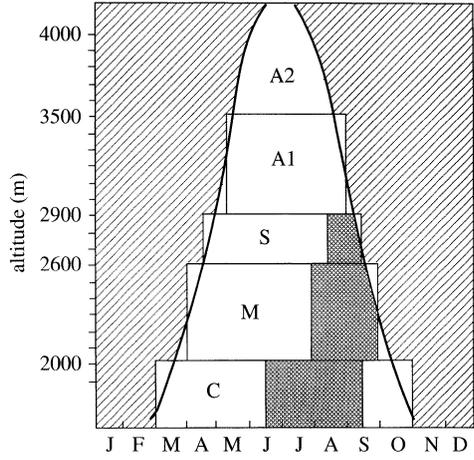
Schröter citait les intervalles de temps suivants, par tranche d'altitude de 100 mètres :

- déneigement printanier : 7,6 jours ;
- enneigement automnal : 3,8 jours ;
- raccourcissement de la période déneigée (Aperzeit) : 11,5 jours ;
- verdissement du Hêtre au printemps : 4,1 jours ;
- rougissement du Hêtre à l'automne : 3,3 jours.

Ce diagramme établi pour les Alpes orientales privilégie la durée du manteau neigeux. Mais à travers celle-ci, c'est le gradient altitudinal de température qui s'exprime, et le modèle reste valable, en changeant les altitudes, dans d'autres chaînes et même dans les montagnes arides où les facteurs écologiques prédominants sont alors à la fois le gradient de température et la durée de la période sèche (fig. 2.8).



(a)



(b)

Fig. 2.8 Réduction de la saison végétative avec l'altitude croissante: deux exemples en dehors des Alpes. (a) Dans l'étage nival et alpin de l'Himalaya occidental, en Uttar Pradesh [d'après Rawat & Pangtey, 1987]. (b) Dans les chaînes arides de l'Asie centrale: C étage collinéen, M montagnard, S subalpin, A1 alpin, A2 nival. Dans les étages inférieurs, la période végétative est réduite aussi par la sécheresse estivale, ici en grisé [d'après Walter et Breckle, 1994 modifié].

Dans l'étage alpin, la période végétative est contractée sur une durée de quelques mois. La phénologie des différentes espèces est alors sensiblement synchrone, et leur floraison presque simultanée (fig. 2.9).

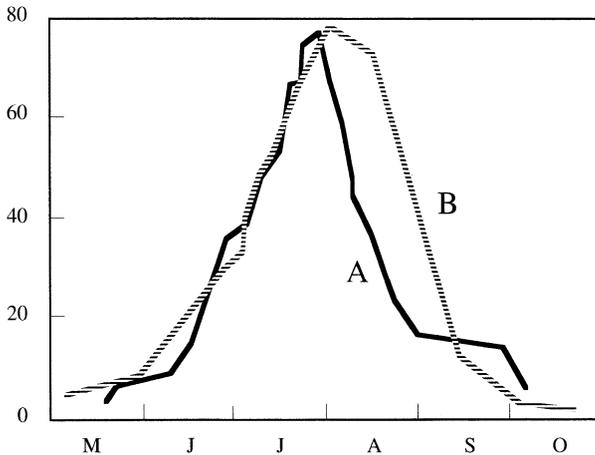


Fig. 2.9 Phénologie de la floraison, contractée sur une durée de quelques semaines, dans l'étage alpin: pourcentage d'espèces en fleurs à un instant donné, parmi 79 espèces d'une station des Alpes (A) et 142 espèces d'une station de l'Himalaya (B) [d'après Körner, 1999].

2.5 LA RELATION ALTITUDE-LATITUDE: TRANSLATION VERTICALE DES ÉTAGES

La notion d'étage et sa terminologie sont restées trop souvent liées à la morphologie de la montagne ou à une altitude déterminée. Certes, on peut toujours décider conventionnellement que dans toute situation on appellera étage montagnard ce qui est par exemple entre 800 et 1500 mètres, par analogie avec les Alpes, mais c'est biologiquement un non-sens. Il est absurde par exemple d'écrire que dans l'Atlas marocain *Quercus ilex* et d'autres espèces méditerranéennes s'élèvent dans l'étage montagnard: en fait, c'est *tout l'étage méditerranéen qui monte* en moyenne montagne sous cette latitude. Inversement, en Laponie l'étage alpin descend au voisinage de l'océan.

En réalité, l'étage défini par son contenu biologique, tel que nous le concevons aujourd'hui, est *lié à une fourchette de température* et ses limites altitudinales présentent donc une translation verticale lorsque l'échelle des températures subit elle-même cette translation, c'est-à-dire lorsqu'on considère des chaînes ou des parties de chaînes situées sous des latitudes très différentes. On sait que, dans les conditions de l'Europe centrale et méridionale tout au moins, un déplacement d'un kilomètre vers le Nord correspond à une chute de température très sensiblement égale à une élévation d'altitude d'un mètre; c'est-à-dire qu'une différence de 1° de latitude (111 km) a, sur la température moyenne annuelle, sensiblement le même effet (0,6 °C) qu'une différence d'altitude de 111 mètres. C'est ce qui fait par exemple qu'une même limite écologique, représentée par la limite supérieure des Hêtraies, se trouve à 1200 mètres dans les Vosges, 1400 dans le Jura du Sud, 1500 en Dauphiné, 1800 en Corse et dans l'Apennin central, 2000 en Calabre (chiffres moyens arrondis bien entendu), c'est-à-dire que la position altitudinale de cette limite est sensiblement une fonction linéaire de la latitude (fig. 2.10). Des compléments seront donnés au paragraphe 3.4.4.

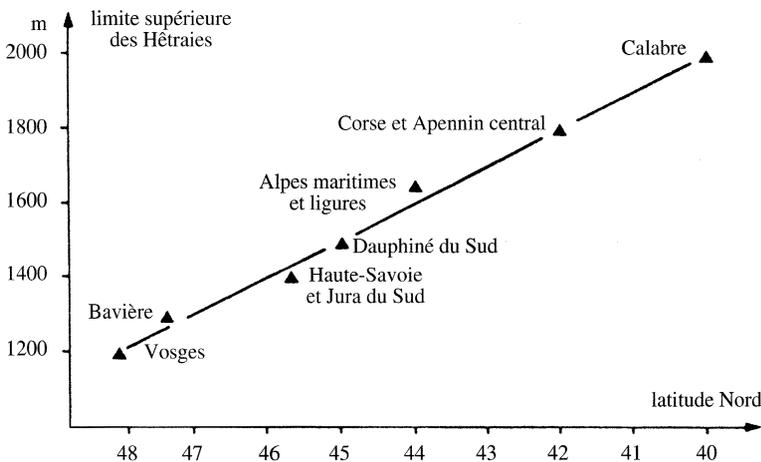


Fig. 2.10 Variation de l'altitude de la limite supérieure des hêtraies en fonction de la latitude, en Europe occidentale. Relation pratiquement linéaire: gradient de l'ordre de 100 m par degré de latitude [d'après Ozenda, 1989].

Une extrapolation de grande amplitude avait déjà été testée en comparant des limites de formations végétales cartographiées avec précision dans les Alpes dauphinoises (45° N) et au Népal central (28° N), et présumées homologues à la suite des travaux de Dobremez. La translation théorique calculée était de 1850 m; les observations donnaient une estimation assez voisine, 1600 m environ (95 mètres par degré de latitude).

On trouve dans la littérature biogéographique de nombreuses données qui permettent de vérifier cette loi, de tester sa généralité et aussi d'en montrer les exceptions.

La longue chaîne de l'Oural, qui s'étire sur 2000 km suivant une direction Nord-Sud, représente un cas favorable. Les diagrammes établis par Gorchakovsky montrent que dans la partie comprise entre 59°N et 69°N les bornes d'étage (matérialisées par exemple par la limite supérieure de l'Epicéa et celle des Bouleaux sur le versant ouest, celle des Mélèzes sur le versant est), varient très uniformément de 90 ou 100 mètres par degré de latitude (fig. 8.20).

Restent quelques exceptions notables:

- dans la chaîne scandinave, la translation est de l'ordre de 50 mètres seulement par degré de latitude, en raison de l'effet du Gulf-Stream sur le climat de la péninsule;
- inversement, le long de la côte pacifique des USA, dans l'ensemble Cascades-Sierra Nevada, le gradient est un peu plus élevé, 150 mètres environ [Höllermann, *in* Price 1986, p. 5].

Il est bien évident que la translation verticale des étages s'accompagne aussi d'une modification de leur contenu biologique: quand le long de l'Apennin l'altitude des hêtraies s'élève du nord au sud, leur flore et leur écologie passent progressivement du type alpin au type méditerranéen.

La question de la translation de la *limite supérieure des forêts* est traitée plus loin à la section 3.4.

2.6 LA CONTINENTALITÉ

Le climat continental peut résulter, soit dans le cas général de l'éloignement des océans et des mers, soit en pays accidenté de l'existence d'une barrière montagneuse déterminant cet isolement (effet d'abri).

Il est caractérisé, à latitude égale, par une augmentation des amplitudes thermiques saisonnières (fig. 2.3), souvent aussi par une élévation de la moyenne annuelle, et toujours par une diminution des précipitations.

2.6.1 A l'échelle locale: l'effet d'abri

Comme déjà mentionné ci-dessus à propos du gradient altitudinal des précipitations, il est fréquent qu'une montagne ou qu'une chaîne soit dissymétrique sous ce rapport. Ainsi, dans les deux massifs Vosges et Forêt-Noire, la végétation du côté ouest, exposée aux vents océaniques, est sensiblement différente de celle du côté oriental [Ozenda, 1985 et 1987, p. 280]. Au pied des Vosges, Epinal sur le versant lorrain reçoit environ 1000 mm par an, et Colmar sur le versant alsacien seulement 550 mm.

Semblable dissymétrie s'observe, dans les Préalpes, dans le massif de la Grande Chartreuse pareillement orienté.

2.6.2 A l'échelle régionale

Le cas le mieux connu est celui de la chaîne alpine, où on oppose classiquement la couronne externe des Préalpes humides, à forêts feuillues dominantes, aux Alpes

internes sèches, à forêts presque exclusivement résineuses. Dans les Préalpes, la pluviosité croît nettement en fonction de l'altitude, tandis que dans les vallées internes elle reste sensiblement constante lorsque l'on remonte la vallée (fig. 2.4). Ainsi, dans la vallée de la Maurienne (Savoie) (fig. 2.11), le total annuel, exprimé en millimètres, est très supérieur à l'altitude exprimée en mètres dans toute la partie inférieure (préalpine) de la vallée; c'est le contraire dans la partie supérieure (intraalpine). Le rapport Précipitations/Altitude (P/A) peut être pris comme expression de la continentalité.

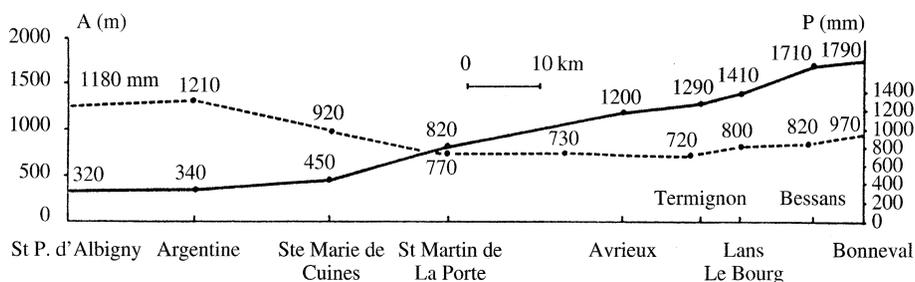


Fig. 2.11 Variations du rapport Précipitations/Altitude le long d'une vallée alpine: ici la vallée de l'Arc, ou Maurienne, en Savoie. En trait plein, les altitudes (échelle à gauche); en pointillé, les précipitations annuelles en mm (échelle à droite). Dans la basse vallée, le rapport P/A est supérieur à 1. Dans la haute vallée, le climat est continental, P/A descend jusqu'à 0,5 et l'angle de continentalité hydrique s'élève de 45° à 65° [d'après Richard et Pautou, 1983].

Gams [1931-32] a défini un coefficient d'océanité hygrique qui est exprimé par l'angle dont la tangente a pour valeur ce rapport, et inversement un *angle de continentalité hygrique* dont la cotangente a pour valeur ce même rapport (fig. 2.12).

Inférieur à 10° dans certaines régions très humides et de basse altitude de l'avant-pays alpin, cet angle de continentalité peut dépasser 70° dans les vallées intra-alpines les plus sèches, les valeurs comprises entre 40° et 50° correspondant à la zone intermédiaire entre le climat du Hêtre et celui des Pins et de l'Arole, c'est-à-dire sensiblement à ce que l'on nomme Alpes intermédiaires (*Zwischenalpen* des auteurs autrichiens).

Ainsi, dans la chaîne alpine, l'aire des hêtraies correspond à la couronne externe dans laquelle le P/A est supérieur à 1 et l'angle de Gams inférieur à 45° environ (fig. 2.13). Ces critères ne sont toutefois valables que pour des stations, ou des secteurs, dont l'altitude est supérieure à un millier de mètres, car là où A est faible le rapport n'a plus de sens.

Réciproquement, la cartographie de la végétation peut permettre de déceler et de délimiter une *zone interne* continentale, comme dans les Pyrénées (fig. 2.14) et les Carpates.

La chaîne pyrénéenne ne présente pas, à première vue, en raison de sa faible largeur et de l'absence de longues vallées longitudinales, la différenciation d'un axe biogéographique interne analogue à celui des Alpes. Mais l'examen de la feuille Foix [Gausson 1964] de la Carte de la végétation de la France à 1/200 000 a fait apparaître l'existence dans le centre-est de la chaîne d'une zone interne xérique [Ozenda 1981], comportant principalement la Cerdagne et les hautes vallées du Rio Segre et des Nogueras. Elle est caractérisée par l'absence du Hêtre et le développement de «Sapinières internes»; elle est comparable sinon aux vallées intra-alpines du moins aux «Alpes intermédiaires». Cette observation a un intérêt méthodologique: elle montre

que la synthèse représentée par une carte de végétation à moyenne échelle peut faire apparaître, après coup, par une sorte de télédétection, des structures que l'étude au sol n'avait pas décelées.

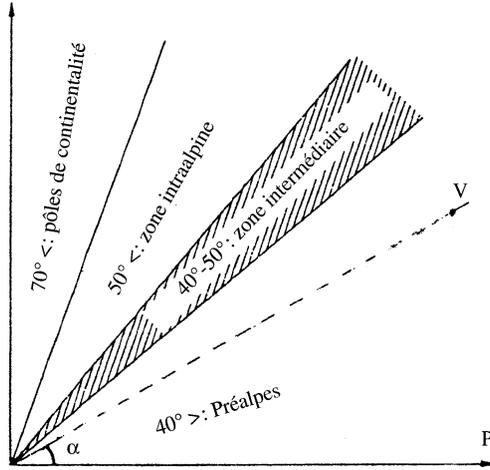


Fig. 2.12 L'angle de continentalité de Gams. Pour une station donnée, ici par exemple Villard-de-Lans, dans le Vercors (V), la continentalité peut s'exprimer par le rapport P/A entre la moyenne annuelle des précipitations et l'altitude du lieu considéré, c'est-à-dire par la cotangente de l'angle α . Cet angle est inférieur à 40° pour les massifs à climat océanique comme les Préalpes, supérieur à 50° pour les parties intra-alpines continentales, et à 70° pour les pôles de continentalité extrême de certaines vallées. Les valeurs comprises entre 40° et 50° environ correspondent sensiblement à la zone dite «des Alpes intermédiaires».

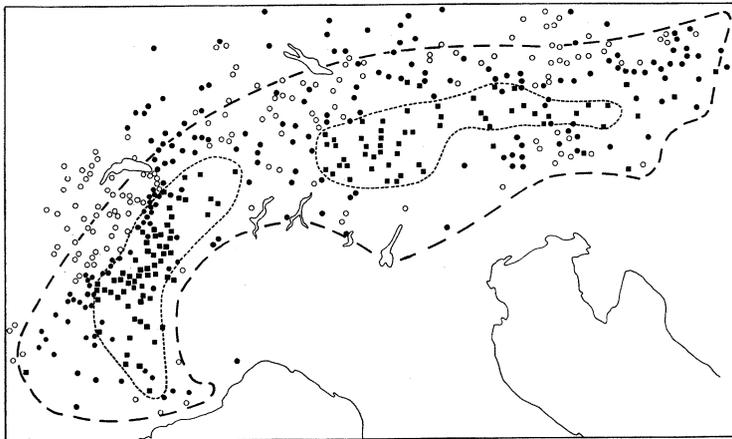


Fig. 2.13 Indice de continentalité de Gams dans la chaîne alpine. Seules ont été retenues les localités d'altitude supérieure à 800 m. Les carrés correspondent aux localités dont l'indice est supérieur à 55° et sont groupés dans deux régions qui correspondent sensiblement aux pôles de continentalité de la figure 7.6. Les cercles noirs correspondent aux indices compris entre 40° et 50° et les cercles blancs aux indices inférieurs à 40° ; les uns et les autres appartiennent à la région préalpine. Pour plus de clarté, les valeurs intermédiaires (indices compris entre 40° et 50°) n'ont pas été représentées. En tirets lâches, le contour de la chaîne alpine.

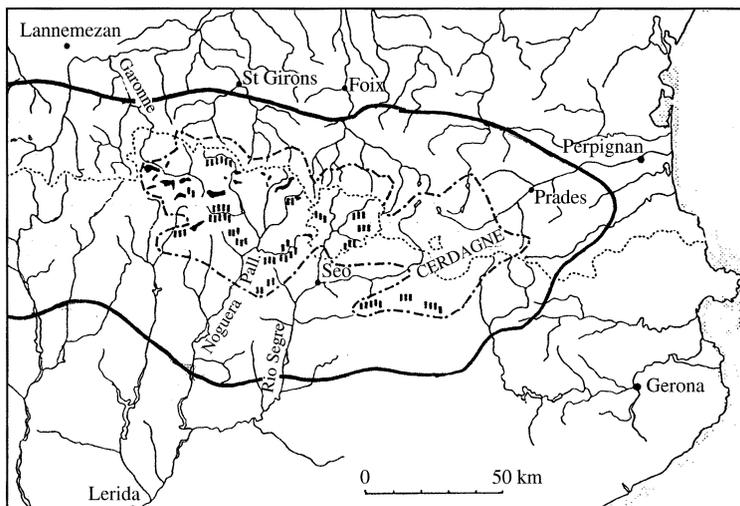


Fig. 2.14 Existence d'un axe intra-pyrénéen. Cet axe est entouré de tirets épais; les taches noires indiquent les principaux peuplements de sapinières internes pures, en dehors de l'aire du hêtre, et les barres verticales les principales sapinières mixtes internes (ordinairement associées au pin sylvestre ou au pin à crochets). En tirets légers les frontières de la France, de l'Espagne et de l'Andorre; en tirets lâches, le contour général de la chaîne.

Dans les Carpates, la carte de la végétation de la Slovaquie, par Michalko *et al.* [1987] permet de reconnaître et de délimiter dans les Tatras une zone interne. Dans le Caucase existent aussi des vallées internes (hauts bassins du Kuban et du Baksan), de même que dans l'Himalaya (§ 9.2.5).

2.6.3 A l'échelle continentale

Un exemple à l'échelle continentale est donné par l'ouest de l'Amérique du Nord, où les chaînes de montagnes d'orientation générale nord-sud se succèdent de la côte pacifique vers l'intérieur des terres (fig. 9.8). Ces chaînes sont climatiquement dissymétriques, leur côté ouest (pacifique) étant plus arrosé que le côté est; de plus, chacune détermine une diminution des précipitations suffisante pour se traduire par l'existence entre elles de bassins arides (Californie intérieure, Grand-Bassin, Plateau du Colorado). Par ailleurs, les températures moyennes annuelles augmentent d'ouest en est, à latitude constante, et il en résulte une élévation des limites écologiques et en particulier de la timberline.

Dans les montagnes du nord de l'Eurasie, des transects établis par Stanioukovitch [1973] montrent la continentalité croissante de la Scandinavie vers la Sibérie centrale, puis décroissante en direction du Pacifique. Ainsi, dans la zone dite des taigas du Nord, la succession d'ouest en est est la suivante:

- océanique: Islande, Norvège;
- continentalité croissante: Chibini, Oural ouest, Oural est, Putorana, Yakoutie, puis décroissante: Indighirka, Kolyma;
- océanique: Kamtchatka, Kouriles.

Nous citerons enfin, pour montrer la relativité du concept de continentalité, la comparaison entre le Tyrol, région considérée à l'échelle des Alpes comme semi-continentale, et une chaîne véritablement continentale, les Rocheuses du Colorado (fig. 2.15).

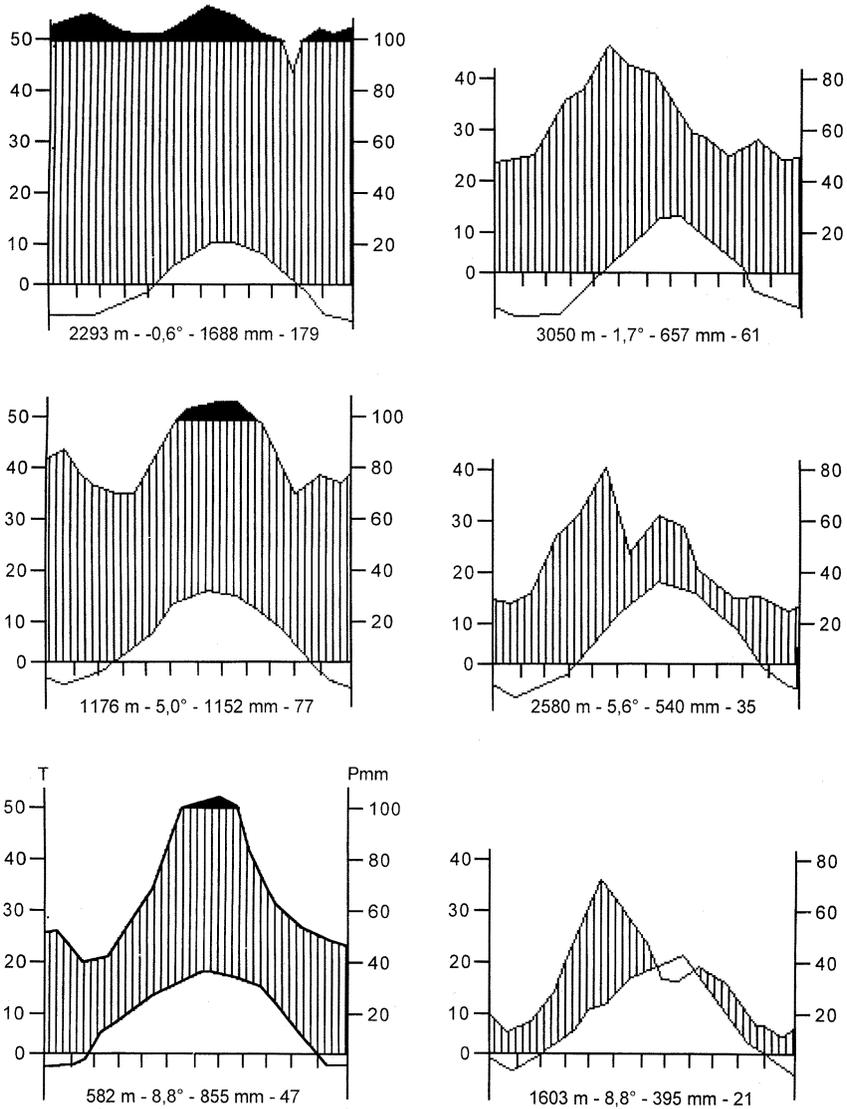


Fig. 2.15 Diagrammes pluviothermiques comparés de stations du Tyrol (colonne de gauche, [d'après Landolt, 1977]) et des Rocheuses du Colorado (col. de droite, [d'après Pett, 1987]). On suppose connu du lecteur le principe de ces diagrammes climatiques de Walter et Lieth. A la partie inférieure de chacun sont indiqués ici l'altitude de la station, la température moyenne annuelle, les précipitations annuelles; on a ajouté l'indice d'océanité de De Martonne, $P/T + 10$. Les deux stations de chaque ligne horizontale ont été choisies pour une température moyenne annuelle sensiblement comparable; on remarquera que dans chaque ligne la station américaine est située à une altitude très supérieure à celle de la station autrichienne, du fait de la différence de latitude (40° N à Boulder, 47° N à Innsbruck). Les trois stations du Tyrol se trouvent dans les « Alpes intermédiaires », à la limite entre PréAlpes et Alpes internes; c'est un secteur considéré, à l'échelle de l'Europe, comme semi-continentale et pourtant la courbe des précipitations se situe très au-dessus de la courbe des températures, l'été est humide même à basse altitude, et en haute montagne toute l'année est très humide. Les Rocheuses du Colorado, en plein milieu du continent nord-américain, sont franchement continentales et l'écart entre les deux courbes est faible, même à très haute altitude.