

UNE DÉMARCHE DE BIOLOGIE INTÉGRATIVE: LA MONTAGNE MÉDIO-EUROPÉENNE

An integrative biology approach: the Middle-European mountain grouping

The alpine model presented here (7.1) is the culmination of a long progress performed through a succession of syntheses. For many years, the biogeographical models proposed for the Alps have been based on the distinction between floristic divisions and physiognomical belts. The development of ecological cartography and the introduction of the notion of dynamic series have now made it possible us to deal with mountain forests communities no longer simply as reference points but as climaxes. Hence, we have been able to define the vegetation belt as a structured complex of ecosystems and the simple chain of belts has give way to a grid integrating the essential ecological features. This model has been gradually applied to the whole alpine arc. However, while it opens the way for the Alps to be studied from new perspectives (7.2), it requires both prudence and rigour. It permits the main ecological divisions (7.3) to be distinguished largely in relation to degrees of continentality.

This approach can be extended beyond the alpine chain to the other mountains of Europe in the middle latitudes (7.4 to 7.5). The grid of belts and series defined in the limestone pre-Alps can be adapted to the interpretation of the three large peripheral chains, namely the Jura, the northern and central Apennines and the Dinarids. A second stage is, of course, the confrontation with the two great complex chains of the Pyrenees and the Carpathian arc. Finally, we can try to go even further by associating with this whole the arc formed to the north of the Alps by the Hercynian ranges, which are treated here as a discontinuous but relatively homogeneous chain.

In addition to the floristic relations already highlighted between all these mountains, there are biocenotic similarities. They contribute to the unity of an grouping which may be termed the Pan-Alpine or Generalised Alpine system or even – to use a new geobiological concept – an orosystem (7.6). Its possible bounds and subdivisions are discussed in 7.7 and 7.8.

The advantages and applications of this notion of orosystem – which go far beyond the simple notion of the orobiome – are discussed in 7.9 and their extension to other parts of the holarctic zone will be studied throughout chapter 8. An even more global view will be presented in chapter 10.

L'élaboration du modèle alpin présenté ici (sect. 7.1) est l'aboutissement d'un long cheminement à travers des paliers de plus en plus synthétiques. Pendant longtemps les schémas biogéographiques concernant la chaîne des Alpes ont reposé sur la distinction de divisions floristiques ou d'étages physiognomiques. Le développement de la cartographie écologique et l'introduction de la notion de série dynamique ont permis de traiter les

groupements forestiers de montagne non plus comme de simples repères, mais comme des climax. L'étage de végétation a pu être alors défini comme un complexe structuré d'écosystèmes, et la simple chaîne d'étages a cédé la place à une grille intégrant les facteurs écologiques essentiels. Ce modèle a été progressivement appliqué à l'ensemble de l'arc alpin. Il ouvre dans l'étude de la végétation des Alpes de nouvelles perspectives (sect. 7.2) mais nécessite prudence et rigueur. Il permet la distinction de divisions écologiques (sect. 7.3) en relation principalement avec les degrés de continentalité.

Cette démarche peut être étendue, à l'extérieur de la chaîne alpine, aux autres montagnes de l'Europe des moyennes latitudes (sect. 7.4 et 7.5). La grille des étages et des séries définie dans les Préalpes calcaires peut s'adapter à l'interprétation de trois grandes chaînes périphériques: le Jura, l'Apennin du nord et du centre, les Dinarides. Une seconde étape est tout naturellement la confrontation avec les deux grandes chaînes complexes que sont les Pyrénées et l'Arc carpatique. On peut enfin tenter d'aller plus loin en rapprochant de cet ensemble l'arc formé au Nord des Alpes par les massifs hercyniens, assimilé ici à une chaîne discontinue mais relativement homogène.

Aux relations floristiques déjà soulignées entre toutes ces montagnes s'ajoutent des similitudes biocénotiques. Elles concourent à fonder l'unité d'un ensemble que l'on peut désigner comme Système pan-alpin ou Système alpin généralisé, ou encore comme le type d'un nouveau concept géobiologique, celui d'Orosystème (sect. 7.6). Ses marges et ses subdivisions possibles sont discutées aux sections 7.7 et 7.8.

L'intérêt et les applications de cette notion d'orosystème, qui va beaucoup plus loin que la simple notion d'Orobiome, sont discutés à la section 7.9, et leur extension à d'autres parties de la zone holarctique sera étudiée ensuite tout au long du chapitre 8. Une vue encore plus globale sera proposée dans le chapitre 10.

7.1 LES FONDEMENTS DU MODÈLE ALPIN

7.1.1 Des concepts classiques

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

Trente ans plus tard même, la synthèse de la végétation des Alpes orientales par Scharfetter [1938] ne fonde les divisions que sur l'origine géographique des composants floristiques, et prend peu en compte la dimension verticale, séparant seulement l'étage alpin. Mais la grande carte de la végétation de la Suisse à 1/200 000 par Schmid [1938 à 1950] distingue déjà douze ceintures de végétation qui correspondent aux cinq étages et à leurs degrés de continentalité.

7.1.2 Des apports novateurs: dynamisme et cartographie

Les recherches qui vont être rappelées maintenant ont eu leur origine dans le levé de la Carte de la végétation de la France à 1/200 000, établie par le Centre National de la Recherche Scientifique. Suivant les principes énoncés par Gaussen, la typologie

repose sur la distinction de phylums dynamiques (appelés séries) de groupements. On supposera ici connue la notion de série, en rappelant seulement qu'une série est l'ensemble des groupements qui évoluent vers une biocénose climacique ou en dérivent par dégradation, et en renvoyant à des exposés détaillés antérieurs [Ozenda 1985 et 1987, pp. 71-75; 1986, pp. 36-41; 1994, pp. 10-13].

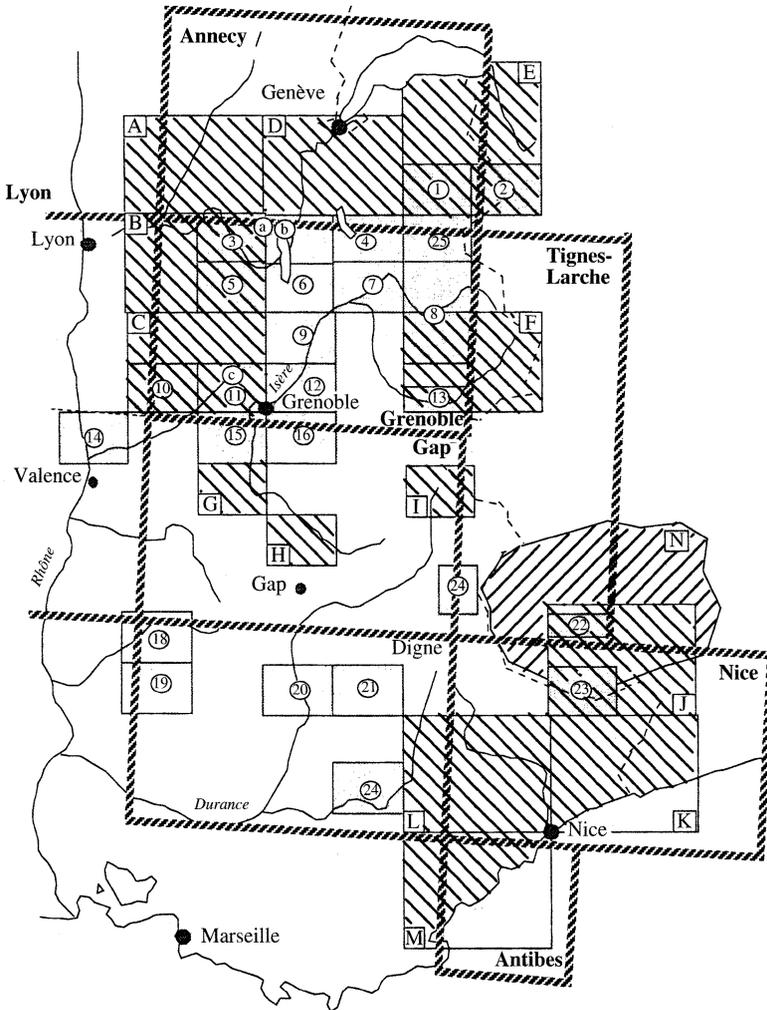


Fig. 7.1 Tableau d'assemblage des cartes de végétation concernant les Alpes occidentales:

- Les contours en hachures serrées, et les noms en lettres grasses, correspondent aux feuilles de la Carte de la Végétation de la France à 1/200 000, éditée par le CNRS (ces contours sont obliques par rapport à ceux des autres cartes, le système de découpage de l'Institut Géographique National ayant été modifié par la suite).
 - Les plages en hachures lâches, et les initiales A à N, désignent les feuilles à 1/100 000.
 - Les plus petits rectangles, et les numéros 1 à 25, représentent les feuilles à 1/50 000.
- Les cartes à 1/100 000 et 1/50 000 ont été publiées dans les Documents de Cartographie écologique, vol. I à XXXI, 1963 à 1988.

Concernant les régions de montagne, un premier modèle d'étages et de séries avait été établi dans la moitié orientale des Pyrénées [Gausсен 1926] et concrétisé dans la feuille Perpignan de cette Carte [Gausсен 1948] (fig. 7.14). Toutefois, le dynamisme restait limité, en raison de l'échelle de la carte, à la distinction dans chaque série de trois à quatre stades seulement: forêt climacique, landes, groupements herbacés, et le cas échéant cultures.

7.1.3 Dans les Alpes occidentales

C'est à partir de ce schéma pyrénéen qu'a été abordé le levé de la première feuille alpine, celle de Nice; le contact direct d'une haute chaîne avec la végétation

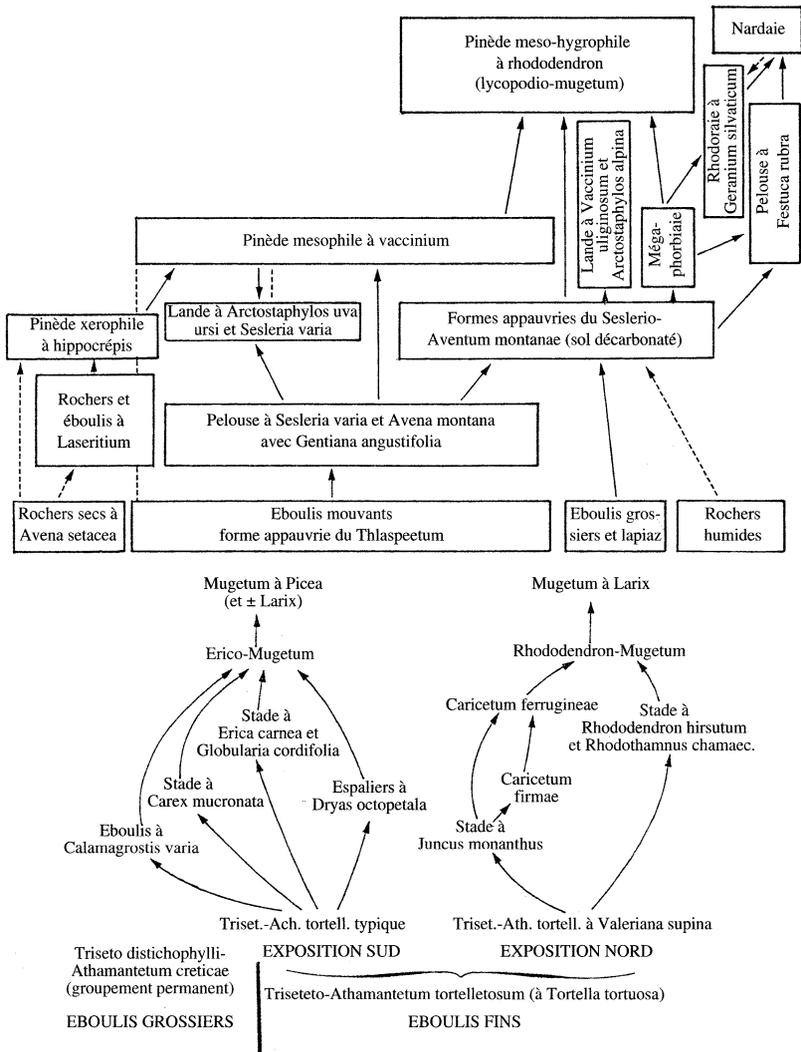


Fig. 7.2 Deux exemples de séries dynamiques, ici dans l'étage subalpin. En bas, dans les Alpes bavaroises (d'après Lippert [1966], modifié). En haut, dans le massif du Vercors (d'après Faure, [1968]).

méditerranéenne, comme dans les Pyrénées orientales, pouvait a priori justifier cette transposition. En fait, une plus grande complexité est très vite apparue [Ozenda 1962] : ainsi pour le seul étage subalpin, les Alpes maritimes et ligures portent six climax forestiers (Epicéa, Sapin, Pin à crochets, Pin Cembro, Pin mugo, Mélèze) au lieu d'un seul pour toute la chaîne des Pyrénées.

A mesure qu'avancait ensuite le levé des Alpes sud-occidentales (fig. 7.1), le modèle se précisait (fig. 7.2), se diversifiait et s'avérait progressivement apte à représenter l'ensemble de la végétation des Alpes occidentales, y compris leur versant italien. La XIX^e Excursion Phytogéographique Internationale (juillet 1966) a été l'occasion d'éprouver la validité d'une première synthèse [Ozenda 1966].

A la seule distinction d'une chaîne d'étages (*Stufenkette* de Wendelberger) ou de ceintures (*Gürtel* de Schmid) pouvait alors se substituer une *grille* situant la place relative des séries de végétation en fonction des principaux paramètres écologiques : température, précipitations, sols (fig. 7.5).

7.1.4 Extension à l'arc alpin

Une extension à l'ensemble de l'arc alpin a été rendue possible, d'abord par la parution à cette époque de travaux importants sur les groupements forestiers [Ellenberg et Klötzli 1972, Mayer 1974], d'autre part grâce à une collaboration étroite entre botanistes des différents pays alpins, en particulier avec les universités et les services forestiers autrichiens d'Innsbruck et de Salzburg. Une carte à 1/100 000 du Tyrol et des régions limitrophes a été levée et publiée en 12 feuilles [Schiechtl, Stern *et al.* 1970 à 1988] et une grille générale de l'ensemble des séries de l'arc alpin en relation avec les facteurs écologiques dominants a été élaborée [Ozenda et Wagner 1975] : elle est reproduite ici, sur la figure 7.3. Cette généralisation a conduit aussi à une cartographie des secteurs écologiques de la chaîne (fig. 7.6).

7.2 PERSPECTIVES ET LIMITES D'UN MODÈLE ALPIN

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

Mais il y a des différences fondamentales entre la notion d'étage au sens ancien, et l'utilisation qui doit en être faite aujourd'hui.

7.2.1 Une nouvelle conception de l'étage

La notion d'étage, sous la forme où elle doit être comprise maintenant, est très loin de la conception ancienne qu'entachaient beaucoup d'imprécisions, voire de confusions. Une révision critique de la question a été donnée précédemment [Ozenda 1975, pp. 3-7]. L'étage de végétation doit être défini et étudié comme un ensemble structuré d'écosystèmes que leur écologie réunit en une même tranche d'altitude (fig. 7.2 et 7.3).

L'étagement est une notion évidente, qui résulte de la prédominance du facteur écologique constitué par le gradient altitudinal de température. On pourrait objecter que la distribution altitudinale de la végétation est un continuum ; toutefois, outre que l'observation montre bien l'existence de discontinuités, l'étage conserve de toute façon la valeur pragmatique d'une hypothèse de travail et d'une base de classement de l'information.

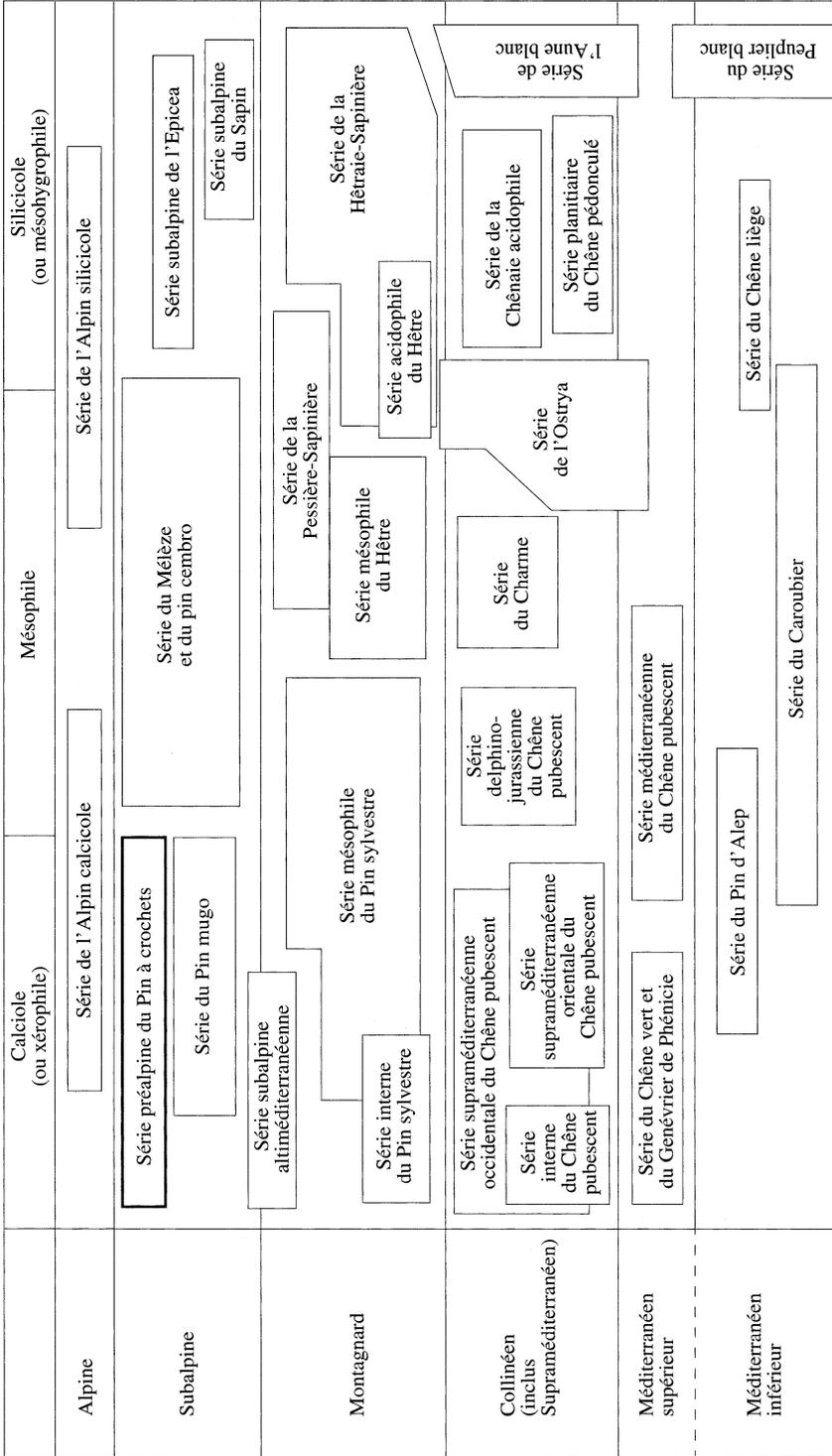


Fig. 7.3 Disposition schématique des séries de végétation des Alpes en fonction de leur écologie. Le détail de deux séries subalpines (du Pin à crochets et du Pin mugo) est donné en exemple à la figure 7.2.

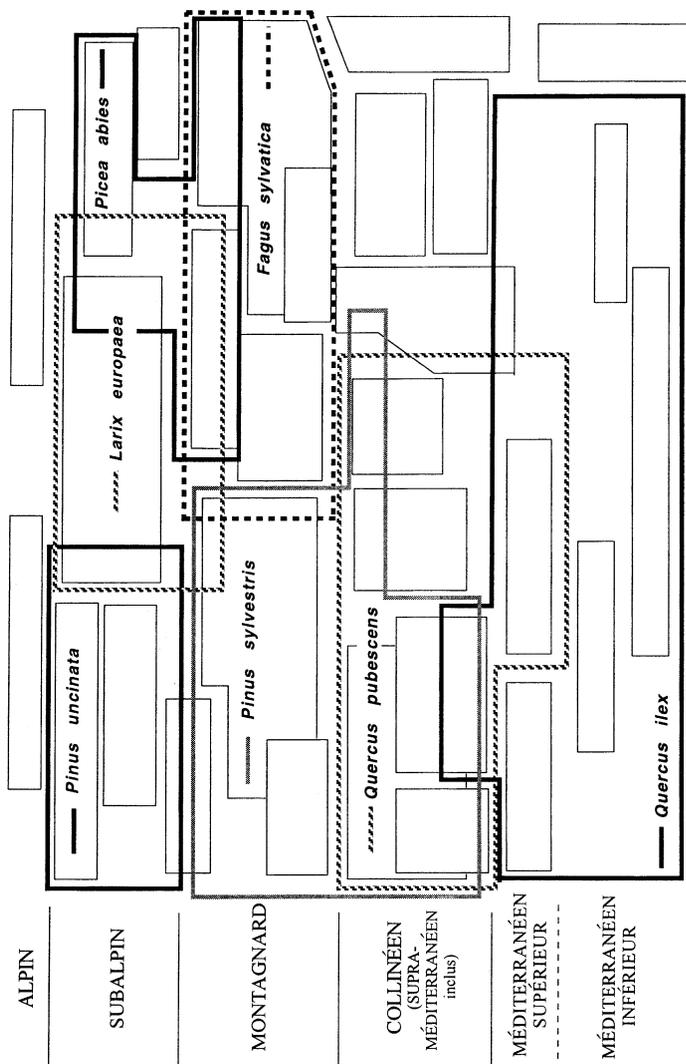


Fig. 7.4 Répartition de quelques espèces forestières dans les différentes séries. Les cadres en trait fin représentent les séries de la figure 7.3, à la même place. Les contours épais représentent la niche écologique des arbres forestiers dont le nom est indiqué. On voit que chacun de ces arbres occupe plusieurs séries (de 3 à 7 séries différentes); il en résulte diverses conséquences dans la dénomination des séries: 1) ainsi par exemple aucune d'elles ne porte le nom du seul Chêne vert, ce qui pourrait paraître à première vue surprenant; 2) la plupart du temps, une série est désignée par un nom d'arbre suivi d'un qualificatif, ce qui est absolument nécessaire pour une dénomination univoque; 3) il n'y a rien de commun entre le concept physiognomique de formation et la définition de l'unité biologique que constitue la série.

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

Correctement employée, la nouvelle notion affinée d'étage est susceptible d'applications dans les aspects les plus actuels de la recherche : citons simplement la comparaison de la biodiversité entre étages homologues ou la prévision des déplacements de végétation induits par les changements climatiques [Ozenda et Borel, 1990, 1994].

7.2.2 Les groupements forestiers, indicateurs essentiels

Pourquoi accorder une place privilégiée aux espèces forestières dans la définition des étages ? Il y a à cela des motifs de trois ordres :

- Des *raisons théoriques*. L'arbre est le meilleur reflet des conditions de milieu, car du fait de la dimension de ses parties aériennes, du volume de sol qu'il exploite et de sa longévité, il intègre bien ces conditions à la fois dans l'espace et le temps. Il est aussi l'expression matérielle du climax, du fait que la forêt est le terme du dynamisme.
- Des *raisons pratiques* :
 - Ce sont les forêts que l'on voit bien de prime abord, tant dans l'étude au sol que dans l'interprétation des photographies aériennes. Ce sont elles qui dès l'origine ont été à la base de la définition des étages de végétation.
 - En montagne, la forêt est en général beaucoup mieux conservée qu'en plaine.
 - Enfin, c'est elle qui a fait l'objet de la plupart des documents disponibles : les cartes forestières ont été souvent les premières ou sont encore les seules pour certaines régions, et il en est de même pour les ouvrages scientifiques comme les livres de Mayer [1974] et de Ellenberg et Klötzli [1972] déjà cités, portant tous deux sur la typologie et la description écologique des forêts des Alpes centrales et orientales.
- Des *raisons utilitaires* enfin, en relation avec le rôle de l'arbre dans les divers aspects de l'économie montagnarde (exploitation économique, forêts de protection, réserves naturelles) et avec l'intérêt de l'étude du dynamisme dans l'aménagement du territoire.

7.2.3 Une synthèse biocénotique

Mais il faut se garder de ne voir dans la forêt qu'un simple repérage. De nombreuses erreurs ont résulté autrefois de la notion superficielle d'un « étage montagnard des Conifères » surmontant un « étage des feuillus ». La réalité est plus complexe. Une même espèce forestière peut être le climax de plusieurs séries, appartenant parfois à deux étages différents, comme le montre la figure 7.4 et sa comparaison avec la figure 7.3. C'est en particulier le cas, dans les Alpes, du Pin sylvestre et de l'Epicéa : on remarquera que ce sont précisément les arbres dont l'aire couvre la plus grande partie de l'Europe, en raison d'une grande plasticité écologique et de l'existence d'écotypes. Seule l'étude détaillée de la composition des peuplements auxquels participent ces espèces permet de mettre en évidence ces convergences apparentes : ainsi un tableau de Ellenberg [1996, p. 340] montre la différence de composition entre des forêts d'Epicéa des Alpes appartenant à deux séries distinctes, le *Piceetum montanum* de l'étage montagnard intra-alpin et le *Piceetum subalpinum* de l'étage subalpin.

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

Remarquons d'ailleurs que les étages correspondent plus ou moins à de grandes unités phytosociologiques fondées sur des groupements forestiers: le méditerranéen aux *Quercetalia ilicis*, le subméditerranéen aux *Quercetalia pubescentis*, le montagnard des Préalpes aux *Fagetalia*, le subalpin (et aussi le montagnard intra-alpin) aux *Vaccinio-Piceetalia*.

Un repère important est constitué par le complexe des Hêtraies et des Hêtraies-Sapinières, qui correspond pour nous *par définition* à l'étage montagnard. Cet ensemble a été très étudié dans toutes les montagnes de l'Europe centrale [Ellenberg 1996, pp. 144-240].

Le maximum de diversification de ce complexe, représenté par l'ensemble des biocénoses montagnardes constituant le Fagion, avec ses trois divisions écologiques correspondant aux Hêtraies thermophiles-calcicoles, aux Hêtraies silicoles et aux Hêtraies (ou Hêtraies-Sapinières) eutrophes, se situe dans la partie externe de la chaîne alpine. La partie interne de cette chaîne constitue au contraire un *axe continental* dans lequel la Hêtraie fait défaut; l'étage montagnard est alors occupé par des forêts de Conifères. Entre les deux s'étend une zone de transition, divisée en écaïlles dans les Alpes occidentales, mais continue et bien étudiée dans les Alpes orientales où elle a été nommée «Zwischenalpen» et que nous appelons *Alpes intermédiaires*. Ces trois types de Montagnard correspondent à *trois niveaux de continentalité* que l'on peut distinguer dans une première approche (fig. 7.6).

L'étage subalpin est, dans notre modèle, ce qui surmonte l'étage des Hêtraies, et cela quelle que soient sa composition ou sa physionomie (pl. IV). Les auteurs des Alpes orientales le réduisent souvent à sa partie supérieure, c'est-à-dire au niveau de transition avec l'Alpin; la partie principale (Mélèze, Pin cembro, une partie de l'Épicéa) est alors appelée *Montagnard supérieur* (*Hochmontan*).

Par ailleurs, la limite *entre le Subalpin et l'Alpin est pour nous la limite potentielle des forêts*, non la limite actuelle, même lorsque cette dernière est dite naturelle. La prise en compte «automatique» de la limite supérieure visible des arbres est une démarche ambiguë, purement physionomique, qui peut n'avoir aucun sens quand elle conduit à comparer des limites d'espèces appartenant en fait à des étages différents. Cette question des limites inférieure et supérieure du Subalpin a déjà été discutée plus haut, chapitre 3.

7.2.4 Vers la cartographie écologique

Au-delà de cette étude biocénotique, il est indispensable de procéder, dans toute la mesure du possible, à des recherches écologiques au moins au niveau de la série. Les données existantes sont déjà nombreuses, mais se situent souvent à l'échelle stationnelle,

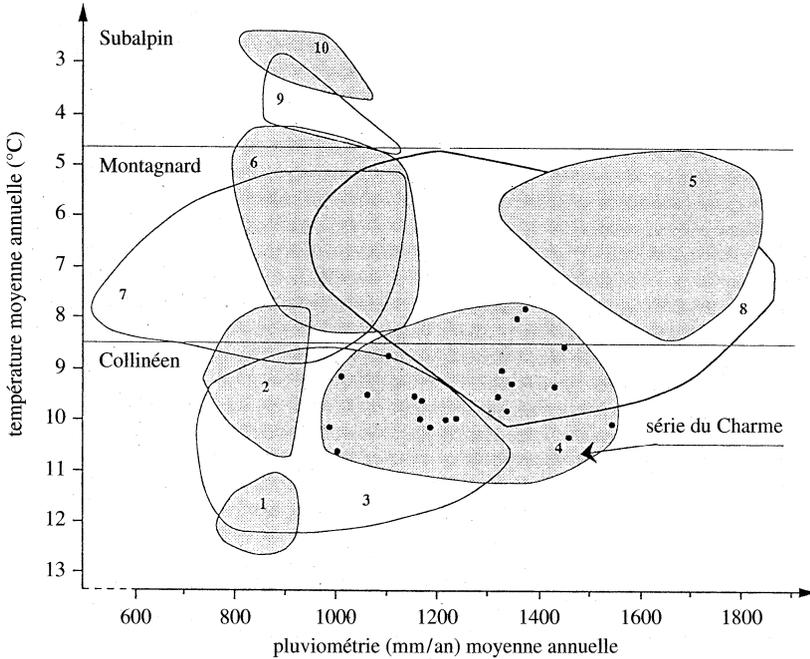


Fig. 7.5 Aires pluviothermiques des séries de végétation dans les Alpes françaises du Nord (d'après Dobremez et Vartanian, [1974] modifié). Pour la clarté de la figure, certaines de ces séries seulement ont été représentées ici; elles se classent assez bien en trois étages. Dans le Collinéen, la série n° 4 correspondant aux Chênaies à Charme a été choisie comme exemple et les points figuratifs ont été représentés; ils ne l'ont pas été pour les autres séries. Les séries à Chêne pubescent (1 à 3) se développent sous des précipitations faibles; en outre, 1 est plus thermophile (vallée du Rhône) et 2 relativement plus froide (vallées intraalpines). Dans l'étage montagnard, les séries s'ordonnent également suivant leurs exigences hydriques: 5, Hêtraie-sapinière, la plus humide et caractérisant les Préalpes; 6, série interne de l'Épicéa; 7, série xérophile du Pin sylvestre, des vallées les plus internes. 9 et 10 sont les séries subalpines de l'Épicéa et du Pin cembro respectivement. 8, série mésophile du Hêtre, est un cas particulier car l'aire de son diagramme est beaucoup plus grande que les autres et on pouvait penser que cette série était hétérogène; effectivement, elle a dû être subdivisée en plusieurs sous-séries, ce qui montre qu'un tel diagramme, résultant d'une analyse cartographique, peut vérifier et même orienter l'étude des écosystèmes par d'autres méthodes.

et les synthèses se font attendre. Dans un premier temps cependant, des mesures de température et de précipitations peuvent permettre une première approche de la « niche écologique » de chaque série, et par suite de celle des étages (fig. 7.5; voir aussi plus loin, fig. 8.4).

Un étage donné se développe notamment dans une certaine fourchette de températures. L'observation montre que dans les Alpes cette amplitude est d'environ 4°C (pour la moyenne annuelle), ce qui à raison de 0°55 par 100 mètres de dénivellation correspond sensiblement à une tranche altitudinale de 700 mètres. Ces températures sont sensiblement identiques (sauf anomalies dues à des conditions locales) pour un même étage dans les différentes parties d'une chaîne, ou dans des chaînes comparables; mais l'altitude qui leur correspond varie évidemment avec le climat régional et surtout avec la latitude. Cette translation des limites d'étage a été traitée plus haut à la section 2.5.

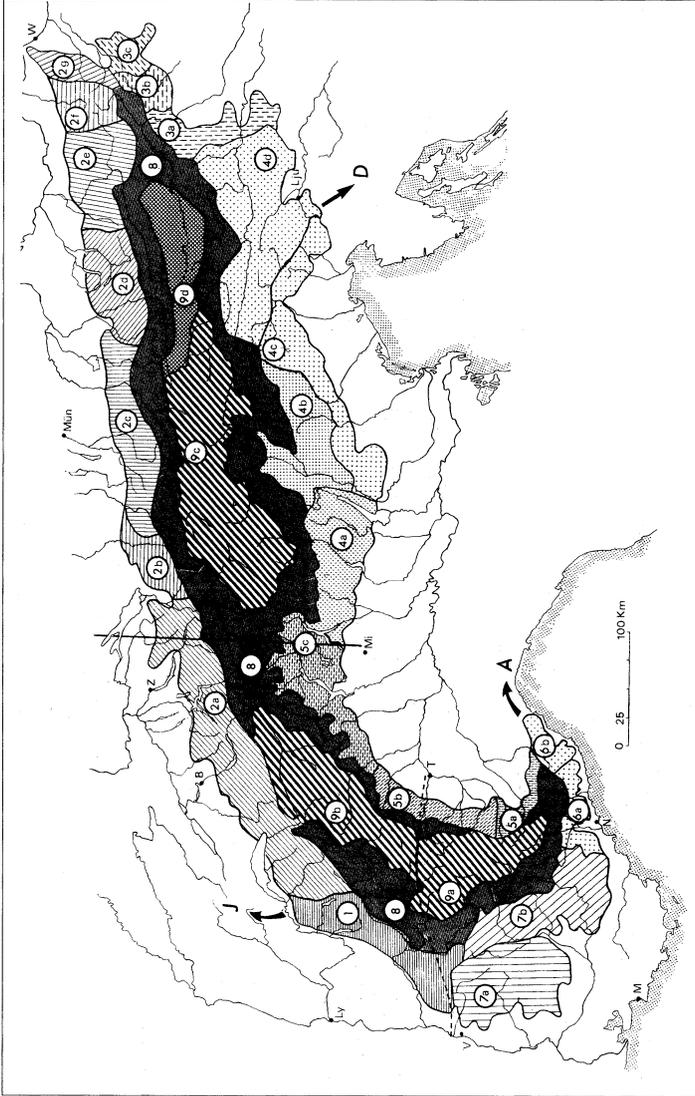


Fig. 7.6 Répartition et délimitation des secteurs et sous-secteurs de la chaîne alpine. Les villes principales sont désignées par leurs initiales. Pour souligner la division de la chaîne en trois couronnes concentriques, Préalpes, Alpes intermédiaires et Axe intra-alpin, la seconde a été figurée en gris foncé. Le trait vertical sur la longitude de Milan rappelle la coupure entre les Alpes orientales et centrales; la ligne pointillée entre Valence et Turin est la limite entre Alpes centrales et sud-occidentales. Les trois flèches rappellent les affinités entre les Préalpes calcaires, le Jura, l'Apennin et les Dinarides. Les secteurs, désignés ci-après par des numéros de 1 à 9, sont ceux qui ont été distingués dans la Carte de la Végétation à 1/3 000 000 [Ozenda et coll., 1979]. La distinction des sous-secteurs pour la partie orientale du secteur 2 et pour le secteur 3 a été établie en partie d'après H. Mayer [1974]; la composition des ces sous-secteurs n'est pas détaillée ici. 1, Secteur delphino-jurassien, préalpin, se poursuivant dans le Sud du Jura. - 2, Secteur des Préalpes septentrionales: 2a, sous-secteur helvétique, de la Haute-Savoie au Lac de Constance; 2b, Alpes de Bregenz et de l'Allgau; 2c, Haute Bavière et Tyrol du Nord; 2d, Alpes de Salzbourg et du Salzkammergut; 2e, région de l'Enns; 2f, sous-secteur de Traisen; 2g, Préalpes viennoises. - 3, secteur subpannonique, à prédominance siliceuse: 3a, sous-secteur méridional [Pohor et Kochalj]; 3b, Alpes de Fischbach; 3c, Bucklige Welt. - 4, secteur gardésan-illyrique: 4a, Préalpes bergamasques; 4b, Dolomites du Sud; 4c, Préalpes carniennes et vicentines; 4d, Karawanken, Alpes juliennes et carniennes. - 5, secteur insubrico-piémontais: 5a, sous-secteur sud-piémontais; 5b, sous-secteur turinois; 5c, sous-secteur insubrien. - 6, secteur préfigure. 7, secteur haut-provençal; 7a, sous-secteur occidental (Diois, Baronnies, Ventoux et Lure); 7b, sous-secteur des Préalpes de Digne et de Castellane. - 8, secteur des Alpes intermédiaires (*Zwischenalpen*) formant une couronne continue dans les Alpes orientales, mais lamé en écaillés dans les Alpes occidentales. - 9, secteur intra-alpin proprement dit, à haute continentalité: 9a, sous-secteur briançonnais; 9b, sous-secteur valaisan; 9c, sous-secteur Engadine-Tyrol; 9d, sous-secteur de la Haute Mur, à continentalité moins accentuée.

7.3 LES DIVISIONS ÉCOLOGIQUES DE L'ARC ALPIN

Ces divisions sont représentées par la figure 7.6 et par sa légende. Contrairement à la plupart des cartes géobotaniques antérieures, elles ne reposent pas sur des divisions géographiques traditionnelles, appliquées d'office à la flore et à la végétation, mais elles sont la synthèse des nombreux documents de cartographie écologique minutieusement réalisés au cours des récentes décennies et dont il a été question plus haut à la section 7.1.

Quatre points importants doivent être commentés.

7.3.1 Les niveaux de continentalité

Il s'agit de la distinction, depuis longtemps classique, entre les massifs périphériques, à climat océanique, dits un peu improprement Préalpes, et les parties internes de la chaîne (pl. V). Celles-ci ont des précipitations plus faibles (effet d'abri), des écarts thermiques saisonniers plus importants, des limites altitudinales d'étages un peu plus élevées. Entre les massifs externes et l'axe intra-alpin se trouve une zone intermédiaire (*Zwischenalpen*) bien connue dans les Alpes orientales et dont il a été possible d'établir dans les Alpes occidentales, grâce à la cartographie à moyenne échelle, une délimitation souvent délicate.

Les différences entre les trois zones concentriques sont matérialisées en moyenne montagne par des groupements forestiers de plus en plus xériques lorsqu'on va des Préalpes vers l'axe (fig. 7.6) et en particulier par la localisation du Hêtre dans les secteurs externes. Dans l'étage subalpin, les différences sont marquées par la dominance du Mélèze et du Pin cembro dans les massifs intra-alpins (fig. 7.7). La complémentarité des aires du Hêtre et du Mélèze est une donnée classique; elle est surtout nette dans les Alpes occidentales.

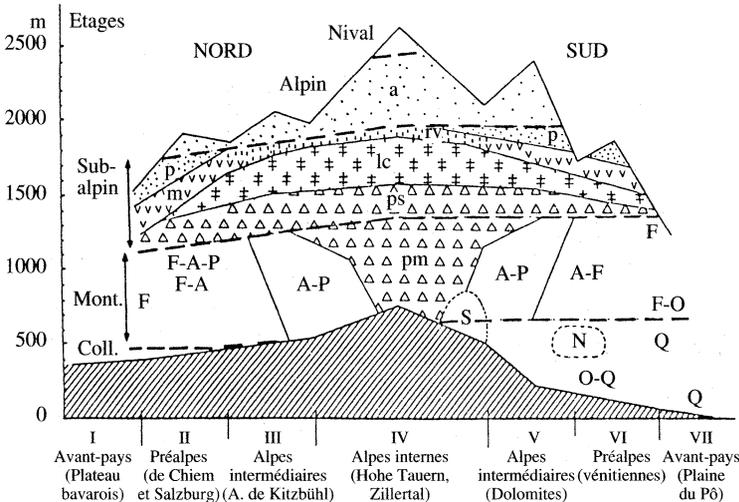


Fig. 7.7 Coupe géobotanique des Alpes orientales. La coupe donnée par H. Mayer [1974] a été ici modifiée selon l'interprétation des limites d'étages proposée dans le présent volume. a, étage alpin; p, pelouse subalpine; m, brousse de Pin mugo; rv, Rhodoreto-Vaccinietum; lc, série de Larix et Pinus cembra; ps, Piceetum subalpinum; pm, Piceetum montanum; F, Fagus; A, Abies; P, Picea; S, Pinus sylvestris; N, Pinus nigra; O, Ostrya; Q, Quercus sp (d'après Ozenda, [1985] p. 93 et [1987] p. 92).

7.3.2 Les divisions transversales

La chaîne alpine peut être divisée en trois grands segments par deux coupures majeures. L'une suit approximativement une ligne méridienne Zurich-Milan: l'axe intra-alpin y est interrompu notamment par la remontée du climat insubrien. L'autre, beaucoup plus nette, peut être située aux environs du 45°N, sur une ligne Valence-Turin, et forme la limite nord des Alpes du Dauphiné et de Provence où s'infiltrent, dans les vallées tout au moins, climat et végétation subméditerranéens (fig. 7.6).

Ces deux coupures séparent trois grands segments que l'on peut appeler respectivement Alpes orientales, centrales et sud-occidentales. Les différences entre les deux premiers sont relativement réduites par rapport à la zonation de continentalité, et la coupe habituelle à travers les Alpes orientales (fig. 7.7) est assez représentative de l'ensemble. Les Alpes sud-occidentales sont en revanche très différentes [Ozenda 1966 et 1981], comme le montre par exemple la complexité de l'étage montagnard (fig. 7.8). Une succession de coupes transversales réparties le long de la chaîne est décrite dans Ozenda [1985 et 1987].

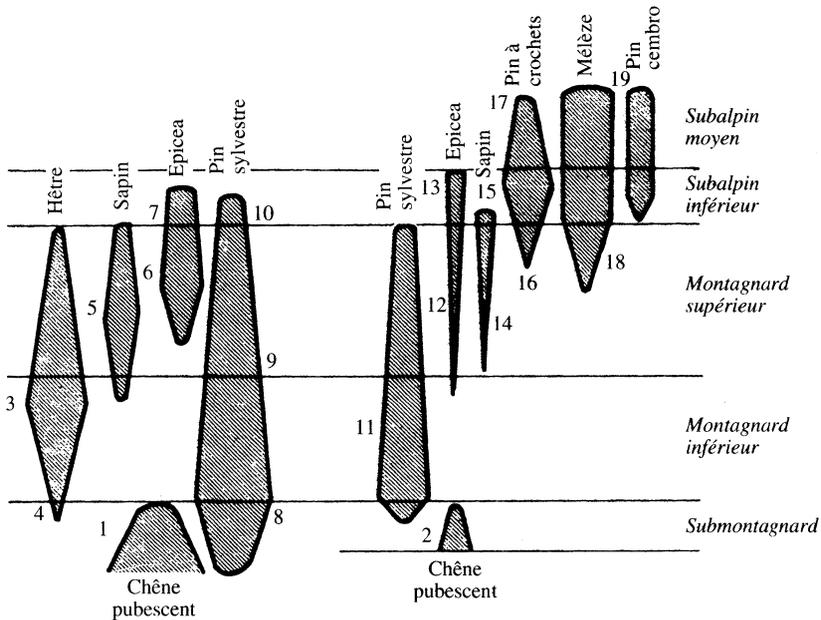


Fig. 7.8 Complexité de l'étage montagnard dans les Alpes sud-occidentales: situation des principales espèces forestières des étages Montagnard et Subalpin par rapport aux limites de ces étages (dont les noms sont indiqués à droite de la figure). 1) Aire principale du Chêne pubescent dans l'étage supra-méditerranéen; 2) Série interne du Chêne pubescent; le collinéen n'est ici représenté que par sa partie supérieure dite submontagnarde, les niveaux situés plus bas se trouvent éliminés par l'altitude assez haute des fonds de vallée. 3) Série mésophile du Hêtre. 4) Pénétration locale dans le sommet du Collinéen. 5) Hêtraie-Sapinière ou Sapinière externe. 6) Présence de l'Epicéa dans la partie supérieure des séries précédentes. 7) Série subalpine de l'Epicéa. 8) Pin sylvestre présent dans le Supra-méditerranéen comme forêt de substitution. 9) Série mésophile du Pin sylvestre. 10) Présence de cette espèce dans la série altiméditerranéenne. La partie gauche de la figure représentait la situation dans les Préalpes; la partie droite représente les zones intermédiaires et internes: 11) Série interne du Pin sylvestre. 12) Série interne de l'Epicéa. 13) Série subalpine de l'Epicéa, partie intra-alpine. 14) Série interne du Sapin. 15) Série subalpine du Sapin. 16 et 17) Pin à crochets. 18) Mélèze de descente dans le Montagnard. 19) Série du Mélèze et du Pin cembro.

7.3.3 Les relations avec la végétation de l'avant-pays

La chaîne alpine est située dans la partie sud de ce que l'on nomme, en se plaçant à l'échelle de l'Europe, la *zone némorale*, dont les formations climaciques sont à base de feuillus caducifoliés. En fait, il faut distinguer deux sous-zones. Au nord dominant le Hêtre et le Chêne pédonculé: c'est la zone némorale proprement dite. Au sud, en-dessous du 48^e parallèle environ, dominant le Chêne pubescent et d'autres espèces thermophiles: c'est ce que l'on peut appeler la zone *thermonémorale* [Ozenda 1990, 1994], souvent appelée zone subméditerranéenne.

Sur le pourtour de la chaîne, le long d'un périmètre qui mesure environ 2500 km, la végétation de basse altitude se raccorde à celle de l'avant-pays. Elle est naturellement différente d'un secteur à l'autre: d'une manière générale, il s'agit d'un collinéen de type némorale au nord de la chaîne, thermonémorale au sud (cf. aussi fig. 7.11). Ainsi, le versant lombard des Alpes orientales confine, au contact de la plaine du Pô, à une végétation typiquement thermonémorale: celle-ci n'a rien de méditerranéen, si ce n'est quelques enclaves thermophiles autour du lac de Garde, et il n'est pas possible de suivre Walter lorsqu'il considère les Alpes orientales comme une chaîne interzonale séparant l'Europe moyenne de la région méditerranéenne.

7.3.4 Les relations avec les chaînes calcaires périphériques

Trois flèches sur la figure 7.6 rappellent que la végétation des Préalpes calcaires se prolonge dans celle de trois chaînes périphériques: Jura, Apennin, Dinarides. Cette question est exposée plus loin, au paragraphe 7.5.1.

7.4 LES MONTAGNES DANS L'EUROPE MOYENNE

Par *Europe moyenne*, nous entendons ici la partie du continent qui n'est ni méditerranéenne ni boréale, donc celle qui correspond à la notion biogéographique bien connue de zone némorale. A l'exception de massifs s'étendant des Vosges à la Bohême et qui seront désignés ici sous le nom d'arc hercynien, les grandes chaînes de cette Europe des moyennes latitudes sont situées essentiellement, comme les Alpes, dans le sud de la zone némorale, dans cette partie appelée souvent subméditerranéenne et pour laquelle le terme de thermonémorale semble plus approprié [Ozenda 1990, 1994].

L'expression *Europe centrale* a un sens différent: c'est une division suivant la longitude. Il est vrai que la plupart des montagnes considérées ici se trouvent aussi en Europe centrale (Alpes, Carpates, massifs hercyniens), mais ce n'est pas le cas des Pyrénées et des chaînes nord-balkaniques.

Nous avons déjà vu plus haut:

- que la flore de ces montagnes présente une forte parenté et notamment un endémisme qui leur est commun (§ 5.7.1);
- que l'étage de haute montagne, tel qu'il a été défini et très bien étudié dans les Alpes, se retrouve sous une forme très analogue dans les Pyrénées et, lorsque l'altitude est suffisante, dans les Carpates et les Dinarides (§ 6.1.2);
- que la mise en place du peuplement végétal alpin ne peut se concevoir que dans le cadre de l'ensemble de ces chaînes.



Fig. 7.9 Limites et subdivisions possibles de l'orosystème alpin. En noir, le territoire d'altitude supérieure à 500 mètres. P, Pyrénées; Mc, Massif central français; J, Jura; A, Alpes; C, Carpates; D, Dinarides; B, montagnes bulgares; Ap, Apennin. I, axe intra-alpin et H, arc hercynien, constituent deux sous-systèmes bien individualisés. Un autre ensemble est susceptible d'être considéré comme un sous-système périadriatique (fig. 7.11). D'autres regroupements seraient à étudier: Jura et Préalpes du nord; Pyrénées, Sud du Massif Central et Alpes de Provence; Dinarides, Macédoine, Rila et Pirin.

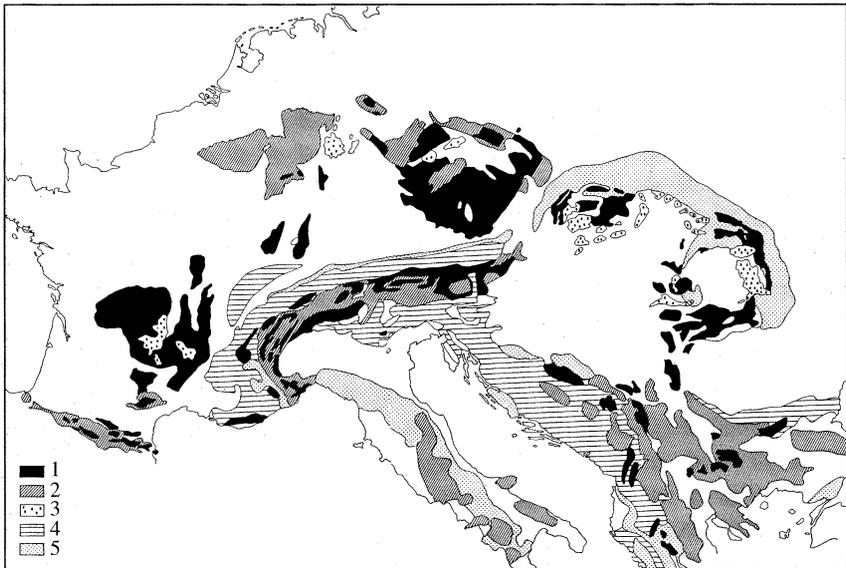


Fig. 7.10 Structure lithologique simplifiée des chaînes du système alpin. 1, granites et gneiss. 2, schistes siliceux. 3, formations volcaniques. 4, calcaires. 5, grès et flysch. Les Alpes sont constituées d'un axe cristallin entouré d'une couronne de Préalpes calcaires (sauf en Piémont et en Syrie). Les Pyrénées ont une structure analogue (la périphérie calcaire n'a pas été figurée ici). Celle des autres chaînes et massifs ne peut être schématisée simplement.

L'exposé qui suit concerne l'ensemble de montagnes représenté dans les figures 7.9 et 7.10 et se propose :

- de montrer que le modèle alpin défini à la section 7.1 peut, sous réserve de certains aménagements, permettre d'interpréter en un schéma unitaire la végétation de ces montagnes médioeuropéennes (sect. 7.5);
- de conforter l'unité d'un tel *Système alpin généralisé* (sect. 7.6);
- d'en préciser les contours (sect. 6.7) et les subdivisions (sect. 7.8).

7.5 L'ESPACE GÉOBIOLOGIQUE ALPIN

Malgré sa diversité et sa complexité, la végétation de la chaîne alpine est beaucoup mieux connue que celle des autres grands massifs. Sa position centrale en Europe et sa richesse floristique ont suscité un très grand nombre de travaux, surtout dans sa partie médiane. De plus, les Alpes ont été le berceau, ou du moins le banc d'essai, de plusieurs écoles phytogéographiques. Il ne semble pourtant pas que les biogéographes alpins se soient embarrassés d'efforts pour transposer leur expérience dans les chaînes voisines. Réciproquement, les spécialistes de celles-ci paraissent avoir été préoccupés de montrer que la richesse et l'originalité de leur montagne n'avaient rien à envier aux Alpes et qu'il fallait se garder d'établir des comparaisons. Il existe toutefois de notables exceptions : Pawlowski [1969, 1970]; Braun-Blanquet [1930, 1948]; Kupfer [1974].

L'extension du modèle alpin qui va être exposée n'était donc pas évidente. Disons immédiatement que les pages qui suivent n'ont pas pour objet de résumer, même très succinctement, la végétation des montagnes concernées, mais uniquement d'envisager les analogies et les dissemblances avec la chaîne alpine, et par conséquent la validité d'une réunion en un Système pan-alpin, ou Système alpin généralisé, proposé plus loin sous la dénomination d'Orosystème médio-européen.

7.5.1 Les chaînes périphériques

Une étude comparative détaillée de la distribution altitudinale des groupements végétaux climaciques dans les Préalpes et dans trois chaînes à prédominance calcaire qui les entourent fait apparaître que les Préalpes nord-occidentales et l'ouest du Jura peuvent être considérés comme formant un même secteur phytogéographique, et que des affinités étroites existent aussi entre les Alpes ligures et l'Apennin septentrional et central d'une part, entre les Alpes juliennes et les Dinarides d'autre part (cf. flèches, fig. 7.6).

Ainsi, le territoire slovène juxtapose la terminaison sud-orientale des Alpes et le nord des Dinarides. Les groupements forestiers des deux chaînes sont quasiment identiques ou représentés par des variantes géographiques qui ne diffèrent que par des nuances floristiques mineures ou par la présence de quelques endémiques [Zupancic 1998].

Qui plus est, les relations entre toutes ces chaînes conduisent à la notion d'un modèle unique, dont l'étage montagnard est d'une remarquable uniformité et qui se sépare en deux sous-types si l'on fait intervenir la répartition des climax collinéens (*Carpinus* et *Ostrya*) et subalpins (*Pinus uncinata* et *Pinus mugo*). Du parallélisme entre Apennin et Dinarides et de leurs relations avec les Préalpes du sud peut en outre se dégager le concept d'un ensemble montagnard péri-adriatique [Ozenda 1979] (fig. 7.11).

7.5.2 Les Pyrénées

Une remarquable vue d'ensemble de leur végétation est donnée par les cartes au 1/200 000 couvrant toute la chaîne et dont le plan d'assemblage est donné par la figure 7.12. La notice détaillée de ces cartes, due à Dupias [1985], constitue la description la plus complète de la végétation de toute la partie française des Pyrénées.

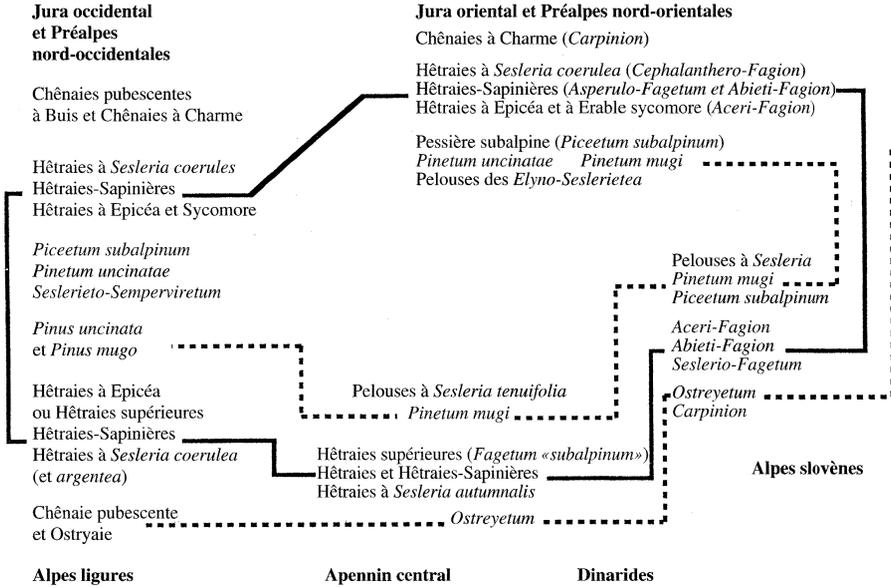


Fig. 7.11 Comparaison entre les étagements de végétation de l'ensemble des chaînes périphériques. Pour chaque massif, les étages et sous-étages de végétation sont énumérés en allant du Collinéen, orienté vers le pourtour de la figure, au Subalpin orienté vers le centre de la figure. Les traits épais qui réunissent entre elles les Hêtraies-Sapinières de l'étage montagnard moyen schématisent l'unité de cet étage dans tout l'ensemble. Les tirets représentent la distribution de *Ostrya carpinifolia* et des *Sesleria* du groupe *argentea*-*autumnalis* dans l'étage collinéen, et celle du *Pin mugo* dans l'étage subalpin; ils matérialisent la liaison entre l'ensemble des massifs du sous-système péri-adriatique proposé.

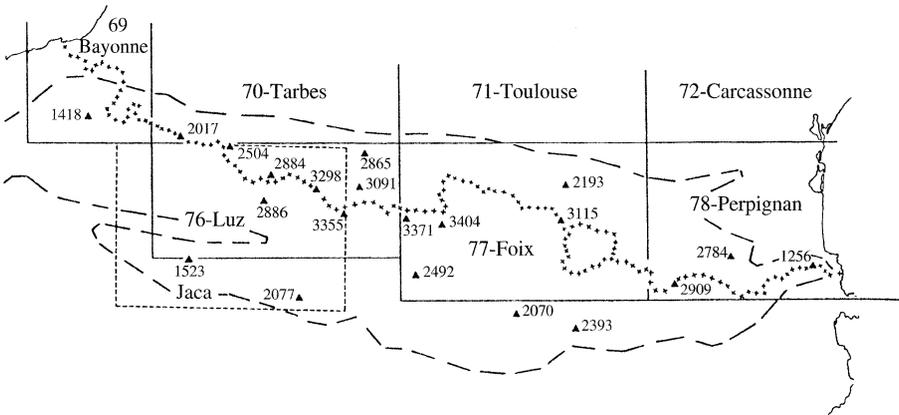


Fig. 7.12 Plan d'assemblage des cartes de végétation au 1/200 000 concernant la chaîne pyrénéenne. Ces cartes, indiquées ici avec leurs numéros, ont été établies par le Centre national de la Recherche Scientifique français, sauf la feuille Jaca dressée et publiée par Montserrat *et al.*, Université de Jaca. La ligne de croix représente la frontière franco-espagnole, qui coïncide presque partout avec la ligne de crêtes principales de la chaîne. Les principaux sommets sont indiqués avec leur altitude. La ligne en tirets correspond au contour approximatif de la chaîne, défini conventionnellement ici par l'altitude 1000 m.

De nombreux travaux concernent des parties étendues de la chaîne: les Pyrénées occidentales espagnoles [Villar 1982, 1998], les Pyrénées centrales [Nègre 1969 à 1977; Rivas-Martinez 1969, 1974], les Pyrénées orientales [Braun-Blanquet 1947]. Il faut mentionner tout particulièrement l'étude de la moitié orientale de la chaîne par Gaussen [1926] qui fut le point de départ de la phytogéographie pyrénéenne, et l'ensemble des travaux de Gruber (depuis 1978) sur la partie centre-orientale qui constituent la meilleure base de comparaison avec les Alpes (fig. 7.13). Un résumé général se trouve dans Ozenda [1985 et 1987, chap. XIII].

	Calcicole ou Xérophile	Mésophile	Silicicole ou Mésophile
Alpin	17-Série de l'Alpin calcicole		18-Série de l'Alpin silicicole
Subalpin	15-Série basiphile du Pin à crochets et du Raisin d'Ours		16-Série acidiphile du Pin à crochets et du Raisin d'Ours
	14-Série du Pin à crochets et du Rhododendron		13-Série subalpine du Sapin
Montagnard	10-Série mésophile et basiphile du Pin sylvestre		12-Série supérieure pyrénéenne du Pin sylvestre
			11-Série mésophile et acidiphile du Pin sylvestre
			7-Série mésophile du Sapin
Supra-méditerranéen et collinéen atlantique	8-Série subméditerranéenne du Hêtre		9-Série acidiphile du Hêtre
	3-Série occidentale du Chêne pubescent		6-Série de la Hêtraie-Sapinière
			4-Série de la Chênaie acidiphile

Fig. 7.13 Séries de végétation des Pyrénées orientales et centrales [d'après Gruber, 1978].

Malgré leur orientation est-ouest, ce n'est pas avec les Alpes orientales, mais avec la partie occidentale de la chaîne alpine que les Pyrénées ont le plus d'affinités. Avec 400 km environ de longueur et 150 km de largeur en leur milieu, les Pyrénées ont sensiblement les dimensions des Alpes occidentales entre Léman et Méditerranée. La géographie physique présente bien des points communs qui sont classiques :

- une dissymétrie morphologique des deux versants;
- du point de vue climatique, une double dissymétrie: transversale, avec le versant abrupt très arrosé tombant sur une plaine humide et chaude (Aquitaine ou Haute-Provence); longitudinale, avec un pôle méditerranéen (Pyrénées orientales et Alpes maritimes) et un pôle océanique (Pyrénées atlantiques et Haute-Savoie).

Ces analogies se répercutent dans la végétation :

- le versant abrupt porte dans les deux cas, dans son étage montagnard, une prédominance de Hêtraie acidiphile, tandis que le Pin sylvestre joue un rôle relativement effacé;
- le versant opposé est au contraire à très large dominance de Pin sylvestre, avec présence dans les deux cas du Genévrier thurifère et forte remontée de Chêne vert en altitude;

- le pôle méditerranéen (fig. 7.14) est assez analogue dans les deux chaînes : on y retrouve, sous des formes presque identiques, la série du Chêne liège, la végétation calcicole de l'étage méditerranéen inférieur à Chêne vert, et une série méditerranéenne du Chêne pubescent;
- à l'étage subalpin, le Pin à crochets tient une place fondamentale dans les deux chaînes, Pyrénées et Alpes occidentales, et ce sont même les deux seules chaînes où il joue un rôle de cette importance.

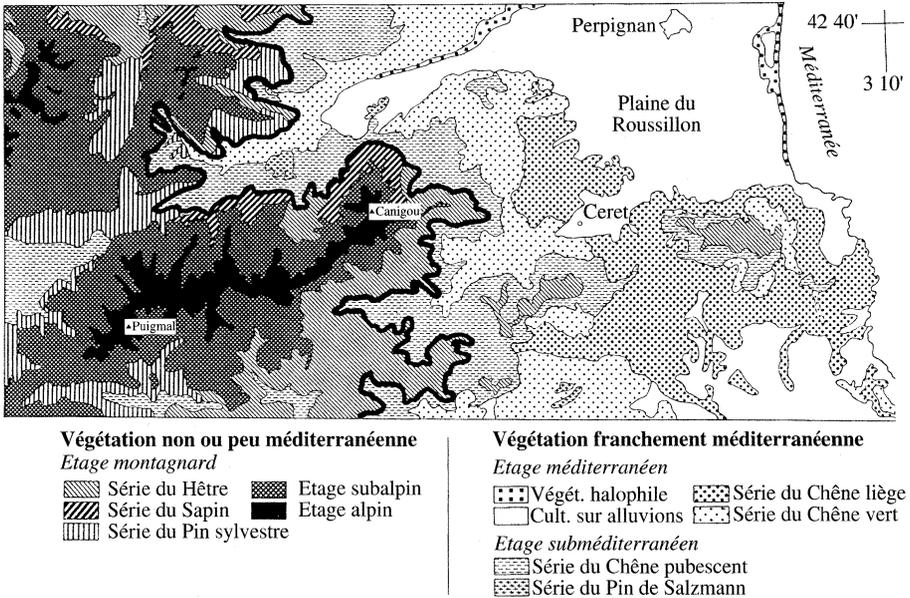


Fig. 7.14 Schéma des étages et séries de végétation dans les Pyrénées orientales (d'après la carte de Gaussen [1948]). Le trait épais qui traverse la figure en son milieu représente la limite entre les étages nettement méditerranéens et les étages de montagne où l'influence méditerranéenne est faible ou nulle.

La mise en évidence d'une zone intra-pyrénéenne par la cartographie de la végétation a été exposée plus haut, à la section 2.6 et sur la figure 2.14.

7.5.3 Les Carpates

Une représentation générale, mais à petite échelle seulement, est donnée par la carte de la végétation des pays danubiens [Niklfeld *et al.* 1973] et par la récente carte de la végétation de l'Europe orientale [Komarov Bot. Inst., 1996]. Les travaux polonais, tchèques, slovaques et roumains sont très nombreux mais chacun se rapporte à une partie limitée de la chaîne. Un résumé a été tenté dans Ozenda [1985 et 1987, chap. XII B]. Il faut mentionner l'important mémoire récent de Coldea [1991] sur la partie roumaine, et la carte de Slovaquie par Michalko *et al.* [1987] incluant une représentation des Tatras.

Les schémas d'étagement établis par les auteurs polonais pour les Hautes Tatras [Wojterski, 1978; Zarzycki, 1991] et pour une succession de massifs du nord au sud de la chaîne (fig. 7.15) sont compatibles avec notre modèle alpin, de même que les données de Baldu pour les Mts Bucegi dans les Carpates roumaines, à quelques nuances de nomenclature près. Quelques données écologiques sont réunies dans la figure 7.16.

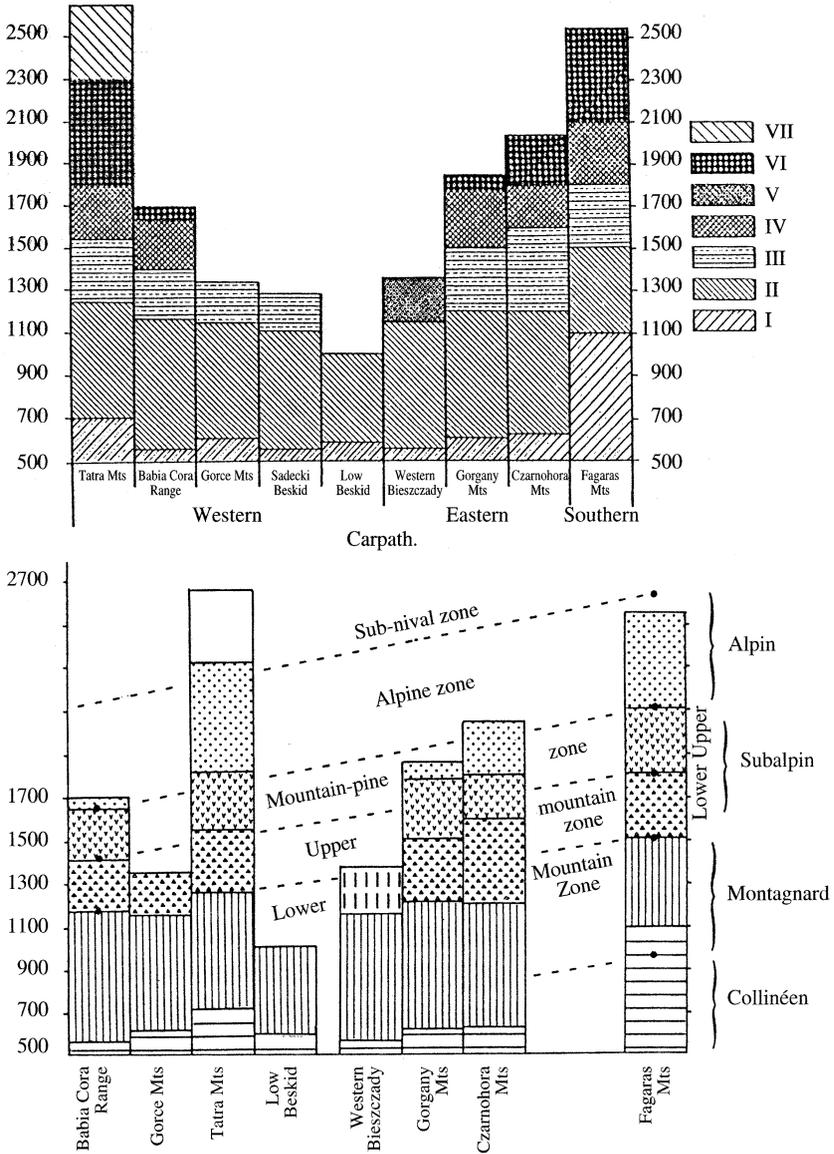


Fig. 7.15 Tableau comparatif entre les descriptions des étages de végétation des auteurs polonais et les divisions proposées ici par généralisation du modèle alpin. En haut, les étages selon Zarzycki et Glowacinski, [1970], in Ralska-Jasiewiczowa, [1972]: I, avant-pays (Foreland zone); II, Etage montagnard inférieur (*Lower mountain zone*); III, Etage montagnard supérieur (*Upper mountain zone*); IV, Etage du Pin mugo (*Mountain-pine zone*); V, Etage de prairies subalpines (dans les Bieszczady seulement) (*sub-alpine meadow zone*); VI, Etage alpin (*Alpine zone*); VII, Etage nival (*Sub-nival zone*). En bas, les mêmes colonnes mais classées ici suivant la latitude des massifs; les étages de végétation, pour lesquels on a conservé au centre de la figure les notations originales des auteurs polonais, s'élèvent du nord au sud en fonction de la latitude. A droite de la figure, les limites et dénominations d'étages correspondant à la nomenclature dans les Alpes. On saisit en comparant les deux parties de cette figure ce qu'apporte le fait de tenir compte de la translation verticale des étages en fonction de la latitude, exposée plus haut aux sections 2.5 et 3.4.

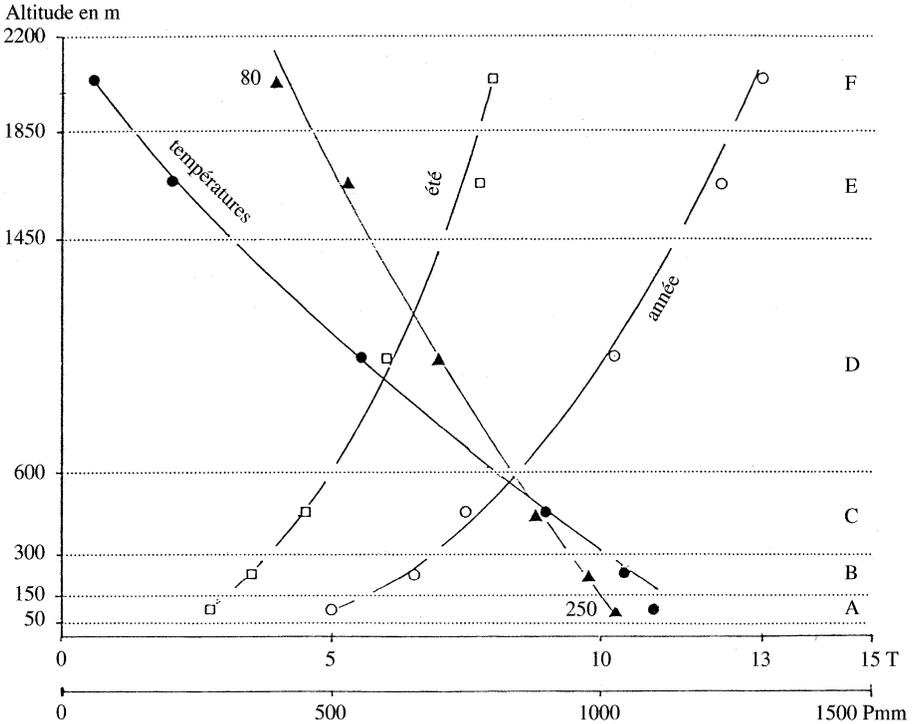


Fig. 7.16 Etagement de la végétation et climat des différents niveaux dans les Carpates roumaines (composé d'après des données de Donita, Chirita *et al.*, in Mayer [1984, p. 429]). 1 et 2, décroissance de la température moyenne annuelle et de la durée (en jours) de la période végétative, en fonction de l'altitude; 3 et 4, augmentation du total estival et annuel des précipitations. De bas en haut: Etage collinéen: A, Chênaie steppique; B, *Quercus frainetto*, C, *Quercus cerris* et *Carpinus*. D, Etage montagnard à Hêtre. Etage subalpin: inférieur à *Picea*, E, et supérieur à *Pinus mugo*, F.

Le cas des massifs balkaniques qui prolongent les Carpates vers le sud-est, en Macédoine et en Bulgarie, est examiné plus loin (fig. 8.12).

7.5.4 L'arc hercynien

Les géographes d'Europe centrale nomment *Mittelgebirge* un ensemble de massifs comprenant essentiellement la quadrilatère de Bohême, la Forêt-Noire, et plus au nord des montagnes moins élevées dont la principale est le Harz. Les Vosges se rattachent évidemment à cet ensemble biogéographique.

La végétation forestière a été décrite en détail dans les ouvrages de Hartmann et coll. [1967, 1970, 1974]. Une comparaison des différents massifs est également donnée dans Walter & Breckle [1994, pp. 106-112].

Une présentation générale, allant des Monts des Géants à l'Auvergne a été donnée par Ozenda [1985 et 1988, chap. XI], qui a proposé de considérer l'ensemble, malgré sa discontinuité, comme une sorte de chaîne s'étendant sur 1500 km le long de la limite nord et nord-ouest des Alpes, et de le rattacher au système médio-européen.

Les relations de la végétation de ces massifs avec celle des Alpes nord-orientales et des Carpates ont été plusieurs fois décrites. Pawlowski a comparé les Carpates du nord

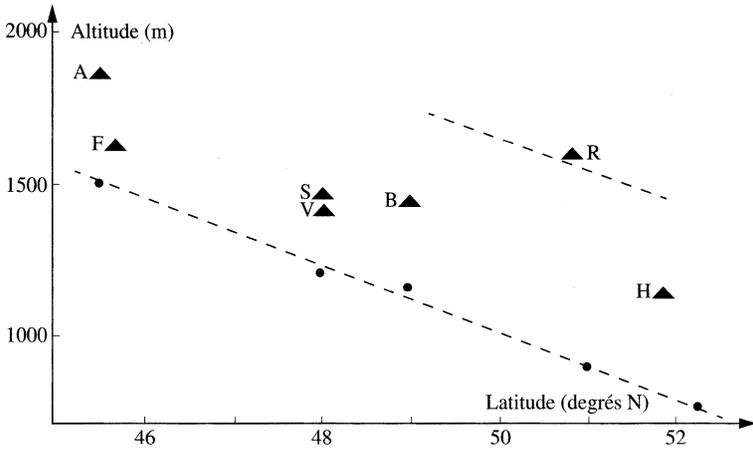


Fig. 7.17 La haute montagne dans les massifs hercyniens. Les lignes pointillées représentent la limite théorique entre les étages montagnard et subalpin, estimée d'après la limite supérieure des hêtres (points), et le sommet du Subalpin en attribuant à cet étage une amplitude de 650 m par analogie avec le nord des Alpes. Les massifs les plus élevés, représentés ici par l'altitude de leur point culminant, pénètrent dans la moitié inférieure de l'étage subalpin: A, Auvergne; F, Forez; S, Schwarzwald; V, Vosges; B, Böhmerwald; H, Harz. Seuls les Riesengebirge R (Monts des Géants) atteignent la base de l'Alpin.

avec les Sudètes et montré [1969, pp. 252-253] un parallèle entre les étages des deux chaînes. Matuszkiewicz [1984] donne également un tableau comparatif entre Riesengebirge et Htes Tatras qui montre les mêmes étages, avec un décalage de 250 m correspondant assez bien à la différence de latitude de deux degrés entre ces massifs. Willmanns a recensé les éléments alpins dans la flore et la faune de la Forêt-Noire.

Si la plus grande partie du terrain est occupée dans ces massifs hercyniens par l'étage montagnard, les hautes crêtes cependant atteignent le Subalpin. Ainsi, Carbiener [1969] a montré l'existence au-dessus des forêts, d'un ensemble de groupements prairiaux à *Calamagrostis*, très analogue de la Bohême aux Vosges et se prolongeant dans le Massif Central français. Dans ce dernier, l'étage subalpin a été particulièrement étudié, en Auvergne et dans le Forez, par Michalet et Philippe [1993], par Quézel et Rioux [1954], par Thébaud *et al.* [1997]: landines à *Empetrum* dans des cirques glaciaires haut perchés, nardaies à *Trifolium alpinum* dans des combes à long enneigement.

A l'autre extrémité de l'arc hercynien, dans les Monts des Géants, la combinaison de l'altitude, de la situation septentrionale et d'une topographie de crêtes exposées et de cirques permet la présence de groupements que Soukupova *et al.* [1997] attribuent à la base d'un authentique étage alpin (fig. 7.17); la présence, entre autres espèces nordiques, de *Carex bigelowii* forme un trait d'union entre la végétation des montagnes de l'Europe centrale et celle de la Scandinavie et de l'Ecosse.

7.6 SUR L'UNITÉ DU SYSTÈME ALPIN

7.6.1 L'unité floristique

Les grandes espèces forestières

Il a été exposé plus haut (§ 7.2.2) un certain nombre de raisons pour lesquelles la végétation forestière est prise ici pour base des divisions phytogéographiques. Nous

pouvons ajouter à ces raisons le fait que certaines de ces espèces ont une distribution liée à l'ensemble pan-alpin, dont elles sont caractéristiques et dans une certaine mesure endémiques: *Fagus sylvatica* (en réalité la répartition géographique de cet arbre dépasse sensiblement les montagnes alpines, sauf vers l'Est), *Abies alba*, *Pinus mugo* et *p. uncinata*. Leur répartition a été représentée dans la figure 5.11. On pourrait ajouter *Alnus viridis*, qui manque toutefois aux Pyrénées.

La flore non arborescente

Sans multiplier les exemples, il suffit de rappeler l'existence d'un endémisme propre à l'ensemble du Système alpin et qui concerne des genres entiers ou des sections de genre importantes: *Soldanella*, *Primula* sect. *Auricula*, *Saxifraga* sect. *Aizoon*, *Cardamine*, sect. *Dentaria*.

Ainsi, plutôt qu'un endémisme des Alpes, des Pyrénées, des Carpates, des Abruzzes, il serait plus instructif de considérer un endémisme du système alpin généralisé, et de traiter l'endémisme dans les différentes chaînes comme des sous-ensembles de l'endémisme général ([Ozenda 1995], et § 5.7.1)

7.6.2 L'unité de l'étage alpin

Cette question a été traitée en détail plus haut, au paragraphe 6.1.2. On peut considérer que c'est l'un des fondements essentiels de la notion de Système médio-européen.

7.6.3 L'unité de l'étage montagnard

La zone intra-alpine mise à part (fig. 7.18), l'étage montagnard du système alpin est essentiellement caractérisé par les Hêtraies, y compris leurs faciès à Sapin et Epicéa [Ozenda 1985]. Elles appartiennent au grand ensemble classique du *Fagion medioeuropaeum* qui a fait l'objet d'une foule d'études et dont les subdivisions phytosociologiques sont bien connues.

Bohn et Weber [1997] ont donné une répartition des hêtraies européennes en trois grands groupes, planitiaires, collinéennes-submontagnardes, montagnardes dont les deux derniers correspondent précisément aux reliefs de notre Système alpin (sauf les hêtraies les plus au sud: Corse, Apennin et Sicile, Balkans hors Dinarides).

Une étude très détaillée des hêtraies d'Europe centrale et des Alpes centrales et orientales se trouve dans Ellenberg et Klötzli [1974], Mayer [1973], Ellenberg [1996]. Sur les autres chaînes les travaux sont innombrables et ne peuvent être résumés ici. Mais partout ces hêtraies présentent la division écologique bien connue en trois groupes: Hêtraies calcicoles-thermophiles, Hêtraies silicicoles à Luzules, et Hêtraies (ou Hêtraies-Sapinières) eutrophes à *Galium odoratum* (ces dernières bien caractérisées par les *Cardamine* du sous-genre *Dentaria*). En revanche, l'examen des listes floristiques et des relevés relatifs aux Hêtraies des Dinarides et des Carpates ne permet vraiment pas, si l'on fait abstraction des endémiques, de suivre les auteurs qui ont voulu les séparer d'une manière nette de celles de l'Europe centrale, et la distinction d'unités géographiques dites «*Fagion dacicum*» (ou «*F. dinaricum*») paraît reposer sur des bases assez discutables; ces différences floristiques semblent beaucoup moins significatives que les trois divisions écologiques rappelées ci-dessus et qui ont, elles, une valeur très générale.

D'une très complète monographie des forêts d'Epicéa de Slovaquie [Zupancic, 1999], il apparaît que les associations slovènes, tant alpines que dinariques, ne diffèrent en général des pessières des Alpes orientales ou même de Bohême qu'à titre de races géographiques ou par la présence d'endémiques.



Fig. 7.18 Un aspect de l'axe intra-alpin : vue du vallon du Casset, dans le massif du Pelvoux, Dauphiné. Le Mélèze forme ici une bande continue entre 1500 et 2400 m, mais il ne s'agit pas d'un étage homogène. A la base, les peuplements lâches proviennent en grande partie de la recolonisation de prairies et de cultures de l'étage montagnard supérieur («mélézein de descente»). Tout en haut, d'autres peuplements lâches correspondent au Subalpin supérieur (*Kampfzone*). Entre les deux, mélézein dense occupant le Subalpin inférieur et moyen (Cl. G. Cadel).

7.7 LES LIMITES DU SYSTÈME

7.7.1 Les limites septentrionale et orientale

La validité de l'incorporation des massifs hercyniens au Système alpin a été justifiée ci-dessus, au paragraphe 7.5.4. Une fois admis ce rattachement, le Système alpin n'est plus bordé, du côté du Nord et de l'Est, que par les grandes plaines allemande, polonaise, russe et ukrainienne. Il trouve donc ainsi ses limites naturelles, à moins que l'on ne puisse établir des analogies notables avec les chaînes situées beaucoup plus loin, au-delà de ces plaines.

La comparaison avec la chaîne scandinave et avec la partie européenne (versant Ouest) de l'Oural est rendue très hasardeuse par le fait que de toutes les grandes espèces forestières du système alpin deux seulement, l'Epicéa et le Pin sylvestre, existent dans ces chaînes nordiques. La large extension pan-européenne de ces deux espèces permet de penser qu'elles ont différencié dans les diverses régions du continent des écotypes différents entrant dans des écosystèmes qui ne sont pas forcément homologues. La haute montagne est également très différente de celle des chaînes alpines (§ 6.5.1).

La chaîne caucasienne présente davantage d'analogies avec les Alpes, mais n'en est pas moins à exclure du Système alpin. Celui-ci paraît prendre fin, en l'état actuel de nos connaissances, à l'intérieur des montagnes bulgares dont la partie Nord-Ouest, notamment le Rila, est encore nettement conforme au modèle alpin, tandis que dans le

Pirin commence un Subalpin de type balkanique à *Pinus peuce*, et que dans les Rhodopes et la Stara Planina c'est le Montagnard lui-même qui, avec l'apparition de *Fagus moesiaca* et d'autres espèces orientales, annonce les chaînes du système pontique dont le Caucase est la partie essentielle (sect. 8.1).

7.7.2 La limite Ouest vis-à-vis du domaine atlantique

Les montagnes du nord-ouest de l'Europe (Islande, Grande-Bretagne et Irlande) constituent avec les Scandes un Système boréo-atlantique qui sera traité à la section 8.3. La seule région où le Système alpin confine à d'autres montagnes atlantiques est la longue chaîne pyrénéo-cantabrique qui est également la seule partie des montagnes atlantiques où existe le Hêtre, cet excellent repère qui a été une des clés de l'étude du Système alpin.

L'étagement des Alpes peut s'appliquer à la quasi-totalité des Pyrénées, sous quelques réserves concernant les influences méditerranéennes qui remontent dans les Pyrénées orientales et le caractère méditerranéo-continental des chaînes du Sud. Seule l'extrémité occidentale des Pyrénées paraît faire exception : une coupure biogéographique peut être placée sur le méridien de 1°W. En une vingtaine de kilomètres disparaissent le Sapin, le Pin à crochets, le Rhododendron et beaucoup d'espèces subalpines ou alpines. Les Hêtraies, par contre, se poursuivent beaucoup plus loin vers l'Ouest, jusqu'en Galice, mais leur extension altitudinale se lamine progressivement : les Chênaies remontent dans ce que l'on pourrait assimiler à un Montagnard inférieur (comme elles le font aussi dans les montagnes britanniques, où elles échappent à la concurrence du Hêtre), et les Bouleaux prennent une extension importante dans tout l'étage montagnard. Ce qui pourrait équivaloir à l'étage subalpin est complètement dépourvu d'espèces arborescentes, et a peu de chose à voir avec le Subalpin des Pyrénées.

Nous ferons donc passer la limite occidentale du système alpin dans les Pyrénées occidentales, en laissant en dehors de ce système les montages basques et peut-être une partie de celles du Béarn et de la Navarre. Plus à l'ouest encore, la Chaîne cantabrique, bien décrite par Rivas-Martinez [1971, 1984] paraît aussi à exclure.

7.7.3 La limite Sud vis-à-vis des montages méditerranéennes et balkaniques

Nous verrons à la section 8.2 que l'étagement de la végétation dans les montagnes du Bassin Méditerranéen peut s'interpréter dans le cadre d'un modèle analogue à celui des montagnes médio-européennes de type alpin en ce qui concerne la succession des étages, mais dans lequel ces étages ont une composition biocénétique très différente. La figure 8.11 résumera la correspondance entre les étages du modèle alpin et ceux que nous avons proposés pour l'étude comparative des montages méditerranéennes ; remarquons qu'il n'était pas évident *a priori* que l'on pourrait établir des divisions équivalentes dans les deux étagements, et que seule une étude comparative détaillée a montré que cette mise en parallèle était possible [Ozenda 1975].

Ainsi, le passage latéral des étages de type alpin aux étages analogues de type méditerranéen s'observe bien lorsque l'on suit la chaîne de l'*Apennin*, qui s'étire sur sept degrés de latitude (45°N à 38°N). La partie septentrionale de la chaîne, où existent encore localement l'Epicéa et le Rhododendron, et la partie centrale, la plus élevée, qui possède encore le Pin mugo et des hêtraies de composition médioeuropéenne, peuvent être rattachées au Système alpin (bien qu'elles soient presque toujours considérées déjà comme méditerranéennes). Un changement brusque se produit entre le 42° et le 41° parallèle, un peu au sud de Rome : la végétation de l'Apennin du Sud est méditerranéenne à tous étages (§ 8.2.3).

Dans la *Péninsule balkanique*, le passage de l'étagement de type alpin, encore bien représenté dans les Dinarides du Nord et du Centre, à l'étagement méditerranéen typique dans la Grèce centrale et le Péloponèse, est plus progressif et il est résumé dans la figure 8.12.

La *Péninsule ibérique*, au sud des Pyrénées, ainsi que les montagnes des grandes îles, sont à rattacher au système méditerranéen; la Corse toutefois est dans une situation intermédiaire.

7.8 SUR UNE SUBDIVISION DU SYSTÈME EN SOUS-ENSEMBLES

Il est tentant de chercher à subdiviser un ensemble aussi vaste que le Système alpin, qui comprend la majorité des montagnes de l'Europe. On pourrait objecter que les subdivisions sont évidentes puisque chaque chaîne constitutive du système a son originalité propre. Il semble plus intéressant de reconsidérer cette subdivision sur des bases non plus seulement géographiques, mais réellement géobiologiques, en prenant en compte d'une part la diversité de la chaîne alpine et d'autre part les relations de ses diverses parties avec les autres chaînes. Alors apparaissent des regroupements qui peuvent être l'amorce de recherches ultérieures. La figure 7.9 et sa légende montrent quelques-unes de ces possibilités, qui devraient générer d'ailleurs des sous-modèles.

Ainsi, nous avons déjà mentionné le rapprochement entre les Préalpes du Nord et le Jura, et formulé l'hypothèse d'un sous-ensemble péri-adriatique reposant sur les analogies entre les grilles de végétation des Alpes sud-orientales, des Alpes ligures, de l'Apennin du Nord et du Centre, et des Dinarides (fig. 7.11).

Entre ces deux couronnes préalpines Nord et Sud, la zone intra-alpine forme un ensemble assez original pour mériter de constituer à elle seule un sous-système distinct, différent de tout le reste du système alpin, tout au moins dans ses niveaux montagnard et subalpin inférieur.

L'arc hercynien paraît, pour des raisons climatiques (climat subatlantique), et lithologiques, former de la Silésie jusqu'aux Cévennes un autre sous-système assez homogène que nous avons même proposé de comparer à une sorte de chaîne unique qui serait simplement discontinue, mais dont il faudrait exclure toutefois la moitié occidentale, atlantique, du Massif Central français [Ozenda, 1985, 1987].

L'interprétation est plus confuse dans les montagnes du Sud de la France. Les Préalpes sud-occidentales (à l'exclusion des Alpes ligures qui se rapprochent du groupe péri-adriatique) sont nettement apparentées aux Pyrénées, notamment par l'importance capitale qu'y prend le Subalpin à *Pinus uncinata*. Mais un tel sous-système, que l'on pourrait appeler pyrénéo-provençal et qui irait des Pyrénées de Navarre et de Béarn d'un côté, aux Préalpes dauphinoises de l'autre, est lui-même très hétérogène et il faudrait séparer de sa partie principale: d'une part la frange subatlantique caractérisée notamment par les Hêtraies à *Euphorbia hibernica* de l'Ouest du Massif Central et du Nord des Pyrénées, d'autre part une frange représentée par les parties les plus sèches des Pyrénées orientales et par les reliefs de Haute-Provence, qui forment peut-être un lobe septentrional du système méditerranéen.

7.9 INTÉRÊT DE LA NOTION D'OROSYSTÈME

Pendant très longtemps et actuellement encore, l'étude de la végétation de montagne a été faite presque exclusivement sous forme de monographies des différentes chaînes. A chacun sa montagne: c'est certes plus confortable.

L'optique nouvelle qui est proposée ici ne consiste pas seulement à constater, ou à souligner, des affinités entre chaînes et à tracer un contour; ce serait purement formel et stérile. En réalité, cette notion d'orosystème peut déboucher sur tout un faisceau de perspectives nouvelles. Une partie d'entre elles sont développées, ou rappelées, dans cet ouvrage, à propos précisément de l'ensemble médio-européen:

- *un recensement comparatif des flores, facilitant l'expression des affinités inter-chaînes (§ 5.6.2 et fig. 5.9);*
- *l'endémisme reconsidéré au niveau du système, faisant apparaître en particulier un foisonnement de taxons supraspécifiques (§ 7.5.1);*
- *une dimension nouvelle dans la mise en place des flores, au vu de l'importance des échanges interchaînes (ce point fera l'objet d'une publication ultérieure);*
- *les affinités biocénétiques, à différents niveaux hiérarchiques (§ 6.1.2 et fig. 6.2);*
- *l'affinage de la notion de série dynamique, et son application dans l'élaboration de modèles d'étagement (fig. 7.2 et 7.3) ainsi que dans la cartographie écologique (fig. 7.1); rappelons ici quel a été, dans la construction d'un modèle pour l'arc alpin, l'apport des travaux pyrénéens de Gaussen et de son école.*

Le champ à étudier demeure vaste: nécessité de programmes de recherche inter-chaînes, en climatologie et écologie comparées. Et des domaines tout nouveaux de la Biologie peuvent concourir à l'enrichissement et à l'efficacité du concept d'orosystème, traité comme une « Super-chaîne ».

Les exemples ci-dessus ont été empruntés aux chaînes médio-européennes, qui restent les mieux connues. Il n'y a pas de raison que de tels développements ne puissent naître d'une étude plus avancée des autres orosystèmes proposés dans le chapitre suivant.