

CHAPITRE XIX

LES GROUPEMENTS ALPINS A XEROPHYTES OROPHILES

(*ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* et homologues)

1. DEFINITION ET CARACTERES GENERAUX

A la différence des formations à grandes ombellifères, les groupements asiatiques à coussinets épineux, homologues des *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* des massifs irano-anatoliens, n'ont reçu que deux appellations : groupements à *Tragacantha* ou à xérophytes orophiles. La notion de *Tragacantha* ne désignant à l'origine qu'un sous-genre d'Astragale (BUNGE, 1868)¹, le second terme (KUZNETSOV, 1901, 1909), d'acceptation plus large, paraît préférable. AGAKHANYANTS (1970, p. 33, 34) englobe sous cette appellation non seulement des Astragales du sous-genre *Tragacantha*², mais encore des arbrisseaux xérophiles non épineux (*Ephedra*, certains *Astragales*), des semi-arbrisseaux (*Arenaria*, *Ziziphora*), des coussinets épineux (*Onobrychis*, *Acantholimon*, *Acanthophyllum*) ou dépourvus d'épines (*Gypsophila*). Chez ces divers végétaux, le xéromorphisme s'exprime par une "sclérisation" jugée comme résultant de la "sécheresse de l'air et surtout du déficit hydrique du sol" (*ibid.*, 1970, p. 27). Par contre, ce même auteur exclut de cet ensemble les xérophytes thermophiles et les arbrisseaux oligothermes (*Amygdalus*, *Paliurus*, *Atraphaxis*...) "non seulement pour des raisons historiques et génétiques (SIDORENKO, 1949, p. 10), mais aussi, pour tenir compte de leur amplitude écologique et de leur liaison phytocoenotique avec les montagnes basses". C'est également le cas, pour des raisons voisines (SIDORENKO, 1949 ; SIDORENKO et LYSOVA, 1951), des Thymaies (Thym'yanniki) et des Tomillares (Tomillyary), formations phryganoïdes de sous-arbrisseaux et de buissons nains à dominance de labiées, ainsi que des herbes épineuses (*Cousinia*), par suite de leur "indétermination" altitudinale.

1- Considéré par PODLECH (1983) comme un genre à part entière (*Astracantha*).

2- Les astragales épineux relèvent d'unités taxonomiques très diverses (sous-genre *Tragacantha* ou genre *Astracantha*, sections *Acanthophace* et *Aegacantha* (BUNGE, 1868 ; DEML, 1972)) et sont souvent désignés sous le terme de *Tragacanthoides* (RECHINGER *in litt.*).

Les *ONOBRYCHIDEAE CORNUTAE* des massifs irano-anatoliens, à base d'espèces épineuses en coussinet de type aéré, pourvues de feuilles scléromorphes terminées en épine (cf. KRIVONOGOVA, 1960, p. 243) et se rapportant aux genres *Astragalus* section *Tragacantha* (*A. rubrostriatus*, *A. aureus*, *A. jodotropis*), *Onobrychis* (*O. cornuta*) et *Acantholimon* (*A. erinaceum*, *A. festucaceum*, *A. demawendicum*), correspondent donc bien à des groupements à xérophytes orophiles.

Du point de vue éco-physiologique, la forme en coussinet, adoptée par la plupart des espèces dominant ces groupements, pourrait constituer une adaptation, non seulement de type xéromorphe, mais aussi cryophile. Divers auteurs ont essayé de vérifier cette hypothèse : PIGNATTI et *al.*, (1980) ; BRECKLE (1982) et HAGER (1985) observent à la surface du coussinet, seule partie foliée de l'arbuste, une surélévation de température par rapport à celle de l'air ambiant, contraignant les feuilles à se replier et à fermer leur stomates et s'avérant donc peu favorable à l'assimilation. ZALENSKIJ (1948) a étudié le microclimat régnant à l'intérieur et à la surface d'*Acantholimon diapensioides*.

Ces investigations ont montré, d'une manière générale, que le régime thermique y semblait comparable à celui du sol, en particulier du point de vue de l'amortissement des amplitudes en profondeur. Il en est de même au plan hydrique : l'admission de l'eau au niveau du coussinet est "déterminée par les propriétés physiques du matériau mort (débris de feuilles) qui le remplit et est indépendante de l'activité fonctionnelle de la plante". Car si le coeur des coussinets permet le maintien d'une certaine humidité (QUEZEL, 1967 ; KURSCHNER, 1982 et HAGER 1985), cette "réserve" n'est pas pour autant absorbée (faute d'organe racinaire dans le corps du coussinet) et ne contribue pas réellement à l'humidification du sol ; bien au contraire, sous les plantes âgées et de grande taille, se forme une lentille de dessiccation entraînant le dépérissement progressif de la racine centrale, en même temps qu'apparaissent, à la périphérie même du coussinet, de nombreuses racines supplémentaires. Il s'avère donc que dans l'ambiance continentale et xérique des massifs d'Asie moyenne, la forme en coussinet, du point de vue des températures et de l'humidité, ne paraît pas influencer positivement sur les conditions de développement du végétal. Dans l'atmosphère chargée d'humidité des massifs du bassin méditerranéen, PIGNATTI et *al.* (1980, p. 100 à 104, 107), après l'étude microclimatique d'un groupement à coussinets (*ASTRAGALETUM NEBRODENSIS* Pign. et Nim. 1980) parviennent aux mêmes conclusions, selon lesquelles "les plantes ne tirent pas avantage du fait qu'elles végètent sous une forme compacte d'arbuste en coussinets".

2. CARACTERES ECOLOGIQUES

Dans les massifs des provinces irano-anatoliennes et médio-asiatiques, ces groupements occupent l'étage alpin inférieur (3 500-3 000 m), au dessus des formations à grandes ombellifères.

Si, parmi les caractères microclimatiques des groupements à xérophytes orophiles, l'adaptation au vent et l'héliophilie sont, en Asie moyenne, des traits évidents, sans toutefois leur être véritablement spécifiques (AGAKHANYANTS, 1970, p. 30 et 31), par contre, pour une majorité d'auteurs (SHMIDA, 1977 ; PIGNATTI et al., 1980 ; KURSCHNER, 1982 ; HAGER, 1985), le vent semble être l'un des facteurs discriminants. Ainsi, dans l'Alborz, l'*IRIDETUM BARNUMAE* est constamment soumis aux rafales venues des grands plateaux iraniens : brûlantes sur les contreforts méridionaux tournés vers la plaine de Téhéran, plus tempérées vers l'intérieur de la chaîne. Le profil en coussinet représenterait donc une adaptation morphologique (écomorphose) induite par le vent.

Au plan hydrique, ces groupements sont beaucoup moins arrosés que ceux à grandes ombellifères, comme en témoignent les quantités de précipitations notées dans le Gissarsk à Anzob (figure 1, par extrapolation) et dans le Pamir à Irkht et à Dzau-Shangoz (AGAKHANYANTS et YUSUFBEKOV, 1975, p. 225, tab. 4) :

| station | altitude (m) | automne (%) | hiver (%) | printemps (%) | été (%) | total annuel (mm) |
|--------------|-----------------|----------------|--------------|------------------|------------|----------------------|
| Anzob | 3380 | 19 | 24 | 44 | 13 | 270 |
| Ikht | 3400 | 20 | 40 | 38 | 2 | 108 |
| Dzau-Shangoz | 3500 | 21 | 33 | 39 | 6 | 137 |

L'abaissement continu des précipitations en fonction de l'altitude observée à l'étage subalpin (2. Caractères écologiques, p. 214) se poursuit donc à l'alpin inférieur. Les valeurs les plus faibles sont notées dans le Pamir. Enfin, la sécheresse estivale demeure la règle.

Du point de vue thermique, les conditions demeurent microthermes : dans la zone alpine inférieure du Varzob, la moyenne du mois le plus chaud (août) varie entre 14 et 11° (fig. 37), valeurs très comparables à celles calculées dans l'Alborz pour les mêmes altitudes (13°,5 à 3 000 m, 10°,7 à 3 500 m).

Enfin, les groupements à xérophytes orophiles, même si "certains végétaux à coussinets peuvent habiter dans différents contextes (édaphiques), sont en règle générale associés à des conditions squelettiques" (AGAKHANYANTS, 1970, p. 30), conditions également constatées pour les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* de l'Alborz et unanimement soulignées par la plupart des auteurs précités. Ces

caractères édaphiques ne sont en fait spécifiques d'aucun type de végétation en particulier, mais demeurent uniquement liés à un environnement de type périglaciaire que partagent à la fois les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE*, les *PRANGETEA ULOPTERAE* et, plus généralement, tous les groupements à xérophytes orophiles et à grandes ombellifères des massifs irano-touraniens.

3. DISTRIBUTION ET COMPARAISON

3.1. Les montagnes du pourtour méditerranéen

Des groupements à coussinets épineux, comme les pelouses écorchées et, en particulier, "les garides à xérophytes épineux en coussinets" (BARBERO et *al.*, 1971, p. 20) y constituent une ceinture de végétation reconnue depuis longtemps : *Tragacantha* Igelheiden (GAMS, 1956), *Tragacantha* Gurtel (SCHMID, 1956, 1975). Dans la nomenclature phytosociologique, ils sont rapportés à différentes classes : *ONONIDO-ROSMARINETEA* Br.-Bl 1947, avec les *ERINACETALIA* Quézel 1951 pour l'Atlas marocain, la Sierra Nevada et la Sicile ; *CISTO-LAVANDULETEA* Br.-Bl. 1940, avec les *LAVANDULETALIA STOECHIDIS* Br.-Bl. 1931 pour la Sicile (*GENISTETUM CUPANII* Pign & Nim. 1980) ; *CARICI-GENISTETEA LOBELII* (Klein 1972) Pign. & Nim. *emend.* 1980 pour le système sardo-corse ; *RUMICI-ASTRAGLETEA SICULI* Pign. & Nim. 1980 pour l'Etna ; *FESTUCO-SESLERIETEA* Barbero et Bonin 1969 pour les Pyrénées orientales, Alpes maritimes, Apennins et les chaînes littorales croates ; *DAPHNEETO-FESTUCETEA* Quézel 1964, propres aux Balkans méridionaux et aux montagnes d'Anatolie occidentale et méridionale et, enfin, *ASTRAGALO-BROMETEA* Quézel 1973 qui "englobent certainement la totalité des chaînes tauriques et les sommets du Liban" (*ibid.*, 1973, p. 165).

Si l'aspect en coussinet de certains végétaux constitutifs leur confère une indéniable unité physiologique, ces groupements périméditerranéens diffèrent floristiquement non seulement des *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* irano-anatoliens mais encore entre eux, comme en témoigne leur répartition dans de nombreuses classes phytosociologiques. On y notera néanmoins la présence fréquente d'Astragales appartenant à la section *Tragacantha*, le genre *Acantholimon* n'apparaissant qu'en Grèce et n'y jouant d'ailleurs, avec les astragales épineux, qu'un "rôle secondaire dans la physiologie générale du tapis végétal" (QUEZEL, 1964, p. 323).

Des syntaxons comme les *DAPHNEETO-FESTUCETEA* Quézel 1964 et les *ERINACETALIA* Quézel 1951 correspondent à une "unité de végétation à sécheresse estivale marquée, répondant aux vraies montagnes méditerranéennes" (Atlas, Sierra Nevada, Taurus), tandis que les *FESTUCO-SESLERIETEA* Barbero et Bonin 1969 se rattachent à une autre unité "à sécheresse estivale brève ou nulle mais à étés chauds

et ensoleillés, où la flore mésogéenne est encore présente mais électivement cantonnée dans certaines stations, et qui représente la ceinture des montagnes sub-méditerranéennes” (Pyrénées espagnoles, Alpes ligures, Calabre, Abruzzes) (BARBERO et al., 1971, p. 43). Sur les montagnes méditerranéennes, “le rôle joué par la nature du substrat et l’exposition est pratiquement nul” (*ibid.*, p. 43), alors que dans les montagnes subméditerranéennes, ce “rôle devient prépondérant” (*ibid.*, p. 44). Dans les premières, “le sol y est de type peu évolué” (*ibid.*, p. 44) comme dans l’Alborz, manifestement bloqué dans son évolution par les conditions climatiques actuelles, à la différence des montagnes subméditerranéennes.

Enfin, au plan syngénétique, la pelouse écorchée de la montagne méditerranéenne peut dériver de la forêt d’altitude à l’inverse du groupement alpin à xérophytes orophiles de l’Alborz, sans jamais toutefois pouvoir être remplacée par des pelouses fermées.

3.2. Les massifs pontiques (ZOHARY, 1973)

3.2.1. le Caucase

En dépit de la présence de quelques caractéristiques des *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* (*Cirsium lappaceum*, *Astragalus aureus*, *Bromus variegatus*), les formations à xérophytes orophiles rencontrées dans ces massifs sont sans rapport avec ce syntaxon (GADZHIEV, 1962, 1970 ; PRILIPKO, 1970).

Sur le versant Nord du grand Caucase, considéré comme constituant la limite septentrionale de la végétation à *Tragacantha*, IVANISHVILI (1973) décrit 2 formations réunies sous le nom d’“Astragaleta *Tragacantha*”, réparties sporadiquement dans des vallées sèches internes et recevant une quantité anormalement faible de précipitations (300-400 mm) : *Astragaleta denudati* d’une part “de moyenne à haute altitude” (800/1 300 à 1 600/1 800 m), *Astragaleta aurei*, d’autre part, “de haute altitude-subalpine” (p. 92), (1 500/1 600 m à 2 100/2 300 m). Répandus aux étages forestier et subalpin de la chaîne, les éléments floristiques qui entrent dans leur composition se rencontrent également dans les communautés de steppe, de steppe-prairie, de thymaie et de shibljak. De plus, les espèces en coussinet épineux, en dominance totale ou partageant cette dominance avec d’autres espèces, sont numériquement limitées : *Astragalus denudatus* Stev. et *Astragalus aureus* Willd. Il n’y a en particulier ni *Acantholimon*, ni *Onobrychis* arbustif (les seuls représentants du genre sont des vivaces herbacées comme *O. bobrovii*, *O. inermis* et *O. petraea* (*ibid.*, p. 132, tabl. 29).

La composition floristique (*ibid.*, p. 39) est fortement autochtone avec 35% d’espèces caucasiennes et un contingent important de taxons également rencontrés en Méditerranée (15%) et en “Asie du devant”, essentiellement l’Anatolie et l’Iran

(18,5%). Ces derniers, "préasiatiques", sont exceptionnellement représentés par *Astragalus aureus* et *Campanula stevenii* dans les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE*.

En conséquence, indépendamment d'une convergence physionomique, les *Astragala* *Tragacantha* se différencient nettement des *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* alpins en raison de leur situation altitudinale, des rapports qu'ils contractent avec les groupements montagnards et subalpins voisins et, bien sûr, de leur composition floristique

3.2.2. *Le Petit Caucase (Arménie ex soviétique)*

ARUSTAMOVA (1975) parle de "formations arméniennes à *Tragacantha*". MAGAK'YAN (1941, p. 189, 190) en donne l'interprétation la plus juste, lorsqu'il classe trois groupements de ce type, dominés par quelques xérophytes orophiles, dans les "maquis d'arbrisseaux xérophytes, de type préasiatique". Ce noyau d'espèces est constitué d'*Onobrychis cornuta*, de différents Astragales appartenant à la section *Tragacantha* se relayant en altitude et d'*Acantholimons* au comportement identique. Le cortège floristique qui les accompagne diffère selon l'étage occupé par la formation : haute, moyenne et basse montagne (p. 192 à 195). Ces xérophytes orophiles ne se concentrent donc pas dans une zone altitudinale précise et sont dits, pour cette raison, "azonaux" (p. 40 et 44). Ils ne peuvent donc se rapporter à un unique syntaxon de niveau supérieur comme c'est le cas pour les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE*.

3.3. Les massifs irano-anatoliens

3.3.1. *Le Kurdistan irakien*

Au sein de groupements décrits par HADAC et AGNEW (1963) dans le massif de l'Algurud Dag, la présence de xérophytes orophiles, comme *Onobrychis cornuta*, divers *Acantholimons* et Astragales en buisson, vaut à cet étage le nom de "zone à coussinets épineux" (*ibid.*, p. 90). Un tel développement peut se comprendre comme la conséquence d'un surpâturage intensif qui, en entraînant la raréfaction des espèces palatables, assure la suprématie de ces xérophytes, qu'ils soient d'origine autochtone ou issus de groupements propres à un autre étage de végétation, comme les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* alpins. Le développement des *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE* ne peut être d'ailleurs y être que très limité en raison même du développement extrêmement réduit de l'étage alpin (*ibid.*, carte de végétation fig. 15), compte-tenu de l'altitude insuffisante de ces chaînes.

3.3.2. *Le Zagros*

D'après JACOBS (WRIGHT & *al.*, 1967, p. 427), les crêtes de ce massif abriteraient une végétation à *Tragacanthas*, à base d'Astragales et d'*Acantholimons*.

3.3.3. Le Kopet-Dagh

Le Kopet-Dagh, qui ne dépasse guère les 3 000 m, n'offre pas les conditions altitudinales favorables à l'installation d'une zone à xérophytes orophiles, mais les chaînons iraniens qui lui sont parallèles (Kuh-e-Hezar Masjed, Kuh-e-Bina Lud), pourraient en revanche abriter ce type de formation.

3.4. Les massifs d'Asie moyenne

3.4.1. Les massifs afghans

LINCHEVSKY et PROZOROVSKY (1946, p. 196) y notent l'existence d'une végétation à *Tragacantha*³, de large extension, caractérisée par des arbustes souvent épineux, formant des coussinets hémisphériques, où dominent les *Onobrychis* et les *Acantholimon*. Les communautés à *Tragacantha* et à *Onobrychis echidna* sont mieux développées dans le Badakhshan occidental, et plus généralement dans les régions humides du Nord et de l'Est (FREITAG, 1971, p. 334). Celles à *Acantholimon* atteignent leur optimum dans le Badakhshan oriental et les hautes-terres du centre de l'Afghanistan, région sèche où, à côté des *Acantholimon*, les *Artemisia* et les *Ephedra* sont bien représentés (FREITAG *ibid.*). Dans la zone subalpine du Sefid Kuh oriental, l'existence de telles communautés est suggérée par la présence d'espèces en coussinet comme *Onobrychis*, *Acantholimon*, *Gypsophila*, *Cicer*, *Astragalus* (*sect. Tragacantha*) et *Polygonum* (LINCHEVSKY et PROZOROVSKY *ibid.*). Selon FREITAG (p. 332), "l'amplitude altitudinale dépend de la position limite de la forêt : à l'Est, 3 500-4 200 m, au Nord-Est, 3 200-4 100 m et en Afghanistan central, 2 900 (3 000)-4 200 m." La position habituelle des *Tragacantha*, au dessus de l'étage du genévrier est donc, là encore, maintenue.

3.4.2. Les massifs du Tadjikistan

3.4.2.1. Le Darvaz

Au delà de 3 000 m, se rencontrent "sur les rochers, sur les arêtes des crêtes et leurs contreforts" (GONCHAROV, 1936, p. 158), des xérophytes alpins en coussinet comme *Onobrychis echidna*, *Arenaria griffithii*, caractérisant le Festuceto-Onobrychietum (3 250 m). Ce dernier, d'exposition septentrionale, est remplacé en flanc Sud par le Ziziphoreto-Onobrychietum (*ibid.*, p. 147-148) avec pour xérophytes orophiles *Onobrychis echidna* et *Ziziphora pamiroalaica*. Ces groupements, soumis à des conditions stationnelles précaires, ne semblent pas occuper de grandes surfaces dans le paysage du Tadjikistan central.

3- Le terme de *Tragacanthoides* serait plus pertinent, en particulier pour les sections *Acanthophace* et *Aegacantha* essentiellement endémiques de l'Afghanistan, que celui de *Tragacantha* qui désigne un sous genre du genre *Astragalus* ; (*cf. rem. 2*).

3.4.2.2. Le Gissar

Bien que KOROLEVA (1940) y signale la présence d' *Arenaria griffithii* et de *Scorzonera acanthoclada*, les formations à *Cousinia* (Cousinietea de la zone supraforestière (2 600-3 000 m) ou Cousinietea frigida de la zone alpine (3 200 à 3 500 m, p. 56 à 59) ne s'apparentent en rien aux groupements à xérophytes orophiles au sens de AGAKHANYANTS (1970, p. 33) : les *Cousinia* font partie de ces "herbes épineuses" qui sont le plus souvent azonales et liées à des groupements secondaires. "Les groupements qu'ils dominent, en raison de leur diversité écologique, phytocoenotique, topologique et génétique, se distinguent des *Tragacantha* typiques et ne peuvent être inclus dans les xérophytes orophiles".

3.4.2.3. Le Varzob

Les *Tragacantha* (*sensu* AGAKHANYANTS, 1970) y sont représentés par d'énormes coussinets d'*Onobrychis echidna*, uniquement localisés sur la crête Gissarsk entre 3 300 et 3 400 m (OVCHINNIKOV, 1971, p. 60) et représentent donc bien des groupements de l'étage alpin.

3.4.2.4. Le Pamir

Amorcée à l'étage de la junipéraie par des formations à *Acantholimon parviflorum* (1 950-3 550 m), puis à *Acantholimon pamiricum* (2 700-4 000 m, *ibid.*, 1975, p. 94), la "ceinture à xérophytes orophiles" (*ibid.*, 1966, p. 95) se localise entre 3 200/3 500 et 4 000 m au Pamir occidental, 3 200/3 400 et 3 700/4 200 m au Pamir méridional (Wakhân, Indu-Kush), 3 400/3 500 et 4 000/4 500 m au Pamir oriental (Kashgar), 4 000/4 200 et 4 700 m au Pamir central (*ibid.*, 1966, p. 95). Elle comporte plusieurs types de groupements : formation à *Acantholimon korolkovii* (3 300-4 200 m), la plus courante ou, moins fréquente, à *Acantholimon diapsioides* (3 300-4 750 m, *ibid.*, 1975, p. 94). Seule la formation à *Acantholimon korolkovii* a fait l'objet d'une étude relativement détaillée : AGAKHANYANTS (1975, tabl. 23) propose 14 "descriptions" confectionnées dans le Pamir occidental entre 3 300 m et 3 800 m. Au sein de ces listes floristiques, de nombreuses espèces, par leur caractère dominant ou "édificateur" seraient, selon cet auteur, à l'origine d'autant de groupements distincts, mais ne représenteraient en réalité que de simples faciès :

– Astragales des sections *Tragacantha* et *Aegacantha* (*Astragalus roschanicus*, *A. lasiosemius*), dans les zones de pâturage (*ibid.*, 1966, p. 59 et 1975, p. 97),

– *Onobrychis echidna*, atteignant l'altitude de 3 900 m (*ibid.* 1966, p. 60, 1975 p. 97-98),

– *Cicer macranthum*, 3 000-3 900 m (*ibid.*, 1966, p. 60 et 61, 1975, p. 98 et 99),

- *Scorzonera acanthoclada*, 2 600-800 m (*ibid.*, 1966, p. 61, 1975, p. 98 et 99),
- *Ephedra gerardiana* (*ibid.*, 1975, tabl. 25),
- *Arenaria griffithii*, 3 000/3 200-3 800/4 600 m (*ibid.*, 1966, p. 63, 1975, p. 96),
- *Hedysarum cephalotes*, 3 200/3 400-3 800 m (*ibid.*, 1966, p. 60, 1975, p. 98),
- *Gypsophila capituliflora*, *G. cephalotes* et *G. herniarioides*, rencontrées surtout dans le Pamir central et oriental (*ibid.*, 1966, p. 61, 1975, p. 99),
- *Androsace squarulosa*, 3 200-4 200/4 600 m, au Pamir oriental (*ibid.*, 1966, p. 63),
- *Acanthophyllum pungens*, signalé dans des secteurs très limités de l'Hindu-Kush et du Wakhân occidental (*ibid.*, 1966, p. 59, 1975, p. 97).

Le Pamir est donc une région où les xérophytes orophiles et les formations qui les abritent montrent le plus de diversité, une richesse floristique inégalée et une extension optimale. Ces formations couvrent, en effet, près de 14% de la surface totale, égalant ainsi celle des zones rocheuses dépourvues de toute végétation, derrière la végétation cryophile de loin la mieux représentée (*ibid.*, 1966, tabl. 8, p. 65, 1975, tabl. 36, p. 272).

3.4.3. Le Tien-Shan

3.4.3.1. Le Tien-Shan occidental

Au dessus de la zone des juniperaies, les groupements à xérophytes orophiles sont représentés, selon PAVLOV (1980, p. 98 à 109), par des formations à *Onobrychis echidna* (2 700-3 000 m) et à *Acantholimon korolkovii* (2 000-3 500 m), également observées par SIDORENKO (1953, p. 10, 14, 32 à 32), qui note que, dans la chaîne de Kuraminsk, la formation à *Onobrychis echidna* "se trouve toujours dans la partie supérieure des pentes soumises à l'influence plus ou moins constante du vent", situation déjà observée dans l'Alborz pour les *ONOBRYCHIDETEA CORNUTAE*. Il s'y ajoute celle à *Acantholimon alberti*, originaire de la crête Ugamsk et considérée comme subalpine (TOLMACHEV, 1948, cité par PAVLOV).

Par contre, les formations à *Cousinia bonvalloti* (2 700-3 200 m, *ibid.*, p. 34, 35), comprenant des représentants des *Tragacantha* comme *Astragalus lasiosemius* (*sect. Aegacantha*), *Arenaria griffithii* et *Ziziphora clinopodioides*, malgré leur présence vers les niveaux les plus élevés, ne peuvent être considérées comme de véritables groupements à xérophytes orophiles (AGAKHANYANTS, 1970).

3.4.3.2. Le Tien-Shan central

Les groupements à coussinets épineux, représentés par les formations à *Acantholimon alatavicum*, à *A. tianschanicum* et à *A. hedinii*, se succédant mutuellement en altitude, "atteignent dans la partie Est du Tien-Shan central les limites orientales de leur répartition... en s'élevant très haut dans l'étage alpin, avant de céder leur place aux groupements à coussinets cryophiles" (GOLOVKOVA, 1959, p. 90).

4. ORIGINE DES GROUPEMENTS

Selon PIGNATTI et al, (1980, p. 116), les xérophytes orophiles seraient d'origine désertique : "la végétation à arbustes épineux hémisphériques de la région irano-touranienne se serait différenciée à partir de précurseurs d'habitat désertique, d'origine centro-asiatique...". Pour KAMELIN (1967, p. 458), les xérophytes orophiles, d'abord "synusies" des forêts de genévriers issues du préshibljak, puis formations distinctes, seraient donc de nature mésogéenne. Par contre, NEVSKIJ (1937, p. 1241) puis OVCHINNIKOV (1971, p. 435) leur attribuent une souche turgaj (arcto-tertiaire), en se fondant sur la nature mésophile de leurs ancêtres. Ainsi, *Acantholimon alexandri* Fed., héli-xérophile à feuilles larges et relativement tendres, vivant actuellement dans les forêts mésophiles de *Juglans regia* L. (LINCHEVSKIJ, 1952, p. 320-321) appartenant au chernoles'e, se rapprocherait le plus du type ancestral, mésophile, à larges feuilles et à grandes inflorescences, supposé par FEDOROV (1948, p. 36).

Le genre *Allochrysa* (OVCHINNIKOV, 1971, p. 436) occupe une place analogue entre les xérophytes orophiles typiques du genre *Acanthophyllum* et des formes mésophiles ancestrales qui restent à découvrir. Les feuilles y sont tendres, en larges bandes lancéolées, et les inflorescences en amples panicules affectent des formes voisines de celles des *Gypsophila* de steppe des hautes montagnes.

Le genre *Kuhitangia* (*ibid.*) comporte des caractères morphologiques du genre *Kolrauschia* de Méditerranée occidentale et du genre *Acanthophyllum* de Méditerranée orientale, apparaissant ainsi, comme beaucoup d'autres *Tragacantha*, comme l'une des branches évolutives les plus xérophiles parmi celles centrées sur le genre *Gypsophila*, primitivement mésophile.

Enfin, le genre *Cousinia* comporte des espèces mésophiles mais en très petit nombre par rapport à l'abondance des espèces xérophiles. "Les formes à feuilles larges, qui sont à rapprocher des formes ancestrales, se sont localisées dans les foyers de chernoles'e" (*ibid.*, p. 437).

KUZNETSOV (1909) est le premier à avoir considéré les xérophytes orophiles comme un groupe ancien d'origine tertiaire. TOLMACHEV (1949, p. 49) situe également leur origine à la période tertiaire, NEVSKIJ (1937), au Tertiaire moyen.

D'autres auteurs lient l'extension des xérophytes orophiles à la période d'orogénèse alpine : GAMS (1956, p. 236), avec le genre *Acantholimon*, au Miocène, POPOV (1929, p. 109), avec le "genre *Cicer* et d'autres xérophytes orophiles de l'O.D.S.", au Miocène-Pliocène, LAVRENKO (1961, p. 26) au Néogène-Quaternaire. OVCHINNIKOV (1971, p. 437) place la formation des xérophytes orophiles au Néogène.

PIGNATTI et al. (1980), tout en distinguant des formations irano-touraniennes et méditerranéennes, leur attribuent une même origine à la fin du Miocène, au Messinien. D'autres auteurs situent cette mise en place au Pliocène et au Quaternaire : Pliocène-Pleistocène (SIDORENKO, 1949, p. 10), Pliocène et postpliocène (LI SHI-IN, 1960, p. 30 et 31), tandis que KOROVIN (1961, Vol. 1, chap. 6 en particulier p. 166-167) estime que "la formation du type n'intervient qu'au Pliocène et son épanouissement à l'Holocène" (après les glaciations). Seuls KAMELIN (1967, p. 458) et AGAKHANYANTS (1970, p. 32) se prononcent pour une origine relativement récente : postpliocène pour l'un, Quaternaire pour l'autre.

Une majorité d'opinion se déclare donc pour l'origine pré-quaternaire des xérophytes orophiles, ancienneté démontrée par le taux élevé d'endémiques, à localisation très étroite, le caractère disjoint des aires de répartition (TOLMACHEV, 1949, *ibid.*) et l'importance de la vicariance (PIGNATTI et al., 1980, p. 117) constatés chez ces espèces.

Du point de vue paléo-écologique, l'apparition et l'extension des xérophytes orophiles semblent coïncider avec une longue phase continue d'orogénèse s'amorçant au Miocène supérieur et embrassant deux principales périodes géologiques, marquées respectivement au plan climatique par l'aridisation (fin Miocène-début Pliocène), puis par le refroidissement (fin Pliocène-Pléistocène) :

– l'orogénèse ouvre des voies nouvelles à la circulation des orophytes et offre, par l'érosion active et la "dénudation des sols" (KOROVIN ; AGAKHANYANTS, *ibid.*) qui en résulte, de nouveaux territoires à la colonisation végétale.

– l'aridisation, avec une phase optimale au Messinien (PIGNATTI et al., *ibid.*) attestée par d'énormes dépôts d'évaporites très largement répandus dans cet étage sur l'ensemble méditerranéen (BOCQUET et al. 1978 ; BOCQUET, 1980), provoque une xérophilisation accentuée de la végétation (SIDORENKO, LI SHI-IN, KOROVIN, *ibid.*).

– le refroidissement, en abaissant les étages de végétation, assure la mise en contact des ceintures de végétation isolées jusqu'alors, ou provoque des disjonctions à l'intérieur même des formations à xérophytes orophiles en région méditerranéenne dont certains éléments se réfugient sur les zones sommitales et d'autres sur la frange côtière (PIGNATTI et *al.*, *ibid.*). Il peut induire des adaptations morphologiques et physiologiques très semblables à celles liées à la sécheresse.

Compte-tenu de l'ensemble de ces données, l'origine arcto-tertiaire (turgaj) des xérophytes orophiles peut être considérée comme hautement probable, leur phase d'expansion se rapportant plus précisément au Messinien. Cette conception rejoint finalement celle exprimée par QUEZEL et *al.* (1980, p. 46) sur la flore irano-touranienne et qui peut également s'appliquer à ce type de groupements : "l'individualisation de cette flore en Méditerranée orientale à la faveur de phases sèches et froides, est bien sûr hautement probable... On peut admettre son expansion en région méditerranéenne mais aussi en Europe précisément au Messinien et surtout à la faveur de phases glaciaires plio-pleistocènes".