

## CHAPITRE XX

### LES GROUPEMENTS ALPINS CRYOPHILES

(*OXYTROPIDETEA PERSICAE* et homologues)

#### 1. DEFINITION ET CARACTERES GENERAUX

Les groupements cryophiles sont physionomiquement dominés par des plantes en coussinets inermes. A la suite de l'étude désormais classique de HAURI et SCHRÖTER (1914), KRIVONOGOVA (1960, p. 243) définit ces plantes comme "des chaméphytes pérennes, à pousses courtes et à ramification de type rayonné fréquente, ainsi que des stolons entrecroisés de manière serrée, entre lesquels s'accumulent souvent les feuilles mortes et le sol, donnant à ces plantes l'apparence d'une forme compacte en coussinet ou en galette... Les coussinets de type dense et lâche prédominent dans les zones supérieures des hautes montagnes, formant des coussinets 'cryophiles' par opposition aux coussinets de type aéré et épineux, largement distribués dans les parties supérieures des moyennes montagnes ou dans les zones inférieures des hautes montagnes".

HAURI et SCHRÖTER estiment que, sur l'ensemble des espèces cryophiles en coussinet recensées, 25% sont représentées dans l'Himalaya, les montagnes d'Asie moyenne (Pamir-Alaï, Tien-Shan), la petite Asie et le Caucase, alors que 12% seulement figurent en Europe. Elles n'y constituent d'ailleurs jamais de groupement physionomiquement remarquable. Tout au plus, le gazon des pelouses alpines, sur les crêtes balayées par les vents, revêt-il parfois cet "aspect en assiette" ("Tellerrasen" de BRAUN-BLANQUET, 1948) que prennent également dans l'Alborz les touffes de *Festuca alaiica* et d'*Alopecurus textilis*, par exemple. Sur le plan autécologique, il n'est nullement établi que la forme en coussinet inerme soit bénéfique, quoiqu'en pense IZMAJLOVA (1963, cité par UKHACHEVA, 1973, p. 5).

## 2. CARACTERES ECOLOGIQUES

Tant dans les massifs irano-anatoliens que médio-asiatiques, ces groupements occupent l'étage alpin supérieur (3 500-4 100 m), au dessus des groupements à xérophytes orophiles de l'alpin inférieur.

Ils dépendent totalement de l'importance de la couverture nivale, facteur essentiel de leur diversification en formations cryophiles, xérophiles, mésophiles et hygrophiles, telles que les a répertoriées UKHACHEVA (1976) dans le massif de Shadput<sup>1</sup> (Pamir oriental) : ainsi les formations cryophiles et xérophiles sont rapidement déneigées, le vent dispersant le manteau nival à la faveur de conditions stationnelles (col, sommet...). En conséquence, elles supportent en hiver les températures les plus froides faute de protection neigeuse suffisante, tandis que, l'été, l'alimentation hydrique est fonction de la quantité de neige tombée sur ou à proximité du groupement. A l'opposé, les groupements protégés du vent bénéficient d'une protection hivernale suffisante et, l'été, d'une bonne alimentation en eau (groupements mésophiles), pouvant même se prolonger jusqu'au premières chutes de neige (groupements hygrophiles). Outre le manteau nival, d'autres facteurs édaphiques semblent conditionner leur développement sur le Shadput. Ces facteurs s'apparentent manifestement, en dépit de différences certaines, à ceux qui prévalent sur l'Alborz. Ainsi, y retrouve-t-on les caractéristiques suivantes :

– une sécheresse accusée en été : 200 mm de précipitation seulement tombent au printemps et au début de l'été sous forme de neige (UKHACHEVA, 1973, p. 4),

– une insolation intense où domine le rayonnement U.V. (UKHACHEVA, 1973, p. 4)

– des contrastes thermiques importants : il peut y avoir 18°C de différence entre la surface du sol (32°C) et celle prise à 10 cm au-dessus du sol (14°C) (*ibid.*, 1974, p. 64). La nuit, la température s'abaisse au-dessous de 0° C. La moyenne estivale est toujours, de ce fait, négative à partir de 4 660 m<sup>2</sup>.

– un sol en général fortement squelettique, carbonaté et pauvre en microorganismes en raison de la faible humidité et de l'action des U.V. (*ibid.*, 1973, p. 5 et 1974, p. 66)

---

1-Situé entre la chaîne de Sarykol et la dépression lacustre de Rangul (UKHACHEVA, 1972, p. 64, et ici fig. 4, p. 29).

2- Entre 4 350 et 4 760 m, la moyenne estivale varie de 3,9 à -1,2° (UKHACHEVA, 1973, p. 4).

L'extrême rigueur climatique qui règne à ces altitudes exerce une impitoyable sélection sur les semences et sur les jeunes individus. NOSOVA (1975) l'a montré dans une étude, poursuivie de 1964 à 1968, entre 3 860 et 4 100 m d'altitude, sur les phytocénoses à *Artemisia rhodantha* du Pamir. Selon les années, l'auteur a dénombré entre 3.870 et 220 semences pérennes présentes au m<sup>2</sup>, représentant, au plus, le quart de la production de graines. Une infirme partie d'entre elles engendre des plantules : ainsi, sur environ 1200 graines d'*Artemisia rhodantha* décomptées au m<sup>2</sup>, dans l'une de ces phytocénoses, en 1965, 51% d'entre elles avaient entamé leur germination ; l'année suivante, 17% l'ont poursuivi, mais 0,03% seront en définitive à l'origine de jeunes plantes : ainsi, d'un été à l'autre, les graines accusent plus de 99% de pertes. Seule la surprenante longévité des individus adultes compense un taux de mortalité aussi élevé : les espèces constitutives des phytocénoses à *Artemisia rhodantha* vivent, en moyenne, de 100 à 150 ans, des valeurs extrêmes se trouvant atteintes par certains spécimens de *Stipa glareosa* (200 à 300 ans), de *Ceratoides papposa* (500 à 700 ans) ou d'*Acantholimon diapensioides* (près de 1.000 ans). Il serait intéressant de savoir si une telle mortalité menace, à très long terme, l'existence même de ces phytocénoses. Si c'était le cas, on peut penser que les conditions actuelles représentent une péjoration climatique par rapport à celles qui ont prévalu lors de leur mise en place.

### 3. DISTRIBUTION ET COMPARAISON

#### 3.1. Les massifs alpins, pyrénéens et du pourtour méditerranéen

##### 3.1.1. Les massifs alpin et pyrénéen

Les relations de dépendance que contractent les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* à l'égard du manteau nival évoquent, en première analyse, les conditions de développement des *SALICETEA HERBACEAE* Br.-Bl. 1947, classe dont l'aire recouvre les massifs du système pyrénéo-alpin.

La composition floristique demeure toutefois fondamentalement différente, l'absence de saules nains au niveau des *OXYTROPIDETEA PERSICAE*, n'étant pas le fait le moins remarquable. Parmi les taxons qui caractérisent à divers niveaux les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*, figurent cependant une espèce alpine, *Minuartia recurva* (All.) Schinz et Thell. *ssp. oreina* (Mattf.) Mc Neill, et 3 arcto-alpines, *Androsace villosa* L.<sup>3</sup>, *Gnaphalium supinum* L., *Cerastium cerastioides* (L.) Britton, dont les 2 dernières sont représentatives des *SALICETEA HERBACEAE*. Toutes les autres caractéristiques, à l'exception de *Pedicularis caucasica* M.B., considérée comme une hyrcano-euxine, sont des irano-touraniennes, soit 32 espèces sur 37.

---

3- Selon FAVARGER (*in litt.*), cette espèce serait plus justement des montagnes du centre et du Sud de l'Europe.

En outre, l'écologie des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* n'est que partiellement comparable à celle des *SALICETEA HERBACEAE*. En effet, au niveau de cette dernière classe, l'humidité et la fraîcheur représentent des conditions climatiques relativement permanentes et le sol est en général toujours très bien développé.

### 3.1.2. Les massifs du pourtour méditerranéen

C'est d'autre part avec les pozzines suintantes et sèches, ou plus exactement asséchées l'été, décrites par QUEZEL dans la Sierra Nevada (1953), en Afrique du Nord (1957), en Grèce (1964, 1967), en Turquie Nord-occidentale (1970) et méridionale (1973), que s'impose également une comparaison. A la suite d'HUMBERT (1924), QUEZEL a repris cette appellation d'un travail de BRIQUET (1910), sur un groupement suintant de Corse.

Les pozzines y désignent des pelouses rases, souvent tourbeuses, à fort recouvrement. Ces pelouses sont constamment alimentées tout au long de l'été ou conservent assez tard quelques traces d'humidité d'origine fontinale ou nivale. Elles colonisent des dépressions où s'accumulent des épaisseurs parfois considérables de sable, d'argile et de matériel humique. Les groupements sont constitués en totalité d'hémicryptophytes d'origines diverses : les uns sont endémiques, d'autres sont cosmopolites, d'autres encore de souche boréale ou alpine. Les pozzines sèches constituent à cet égard, selon QUEZEL, "un refuge pour diverses espèces caractéristiques, dans les Pyrénées et les Alpes, de types de végétation absents des régions étudiées" (ici l'Afrique du Nord). La présence de ces caractéristiques a permis de rapporter ces groupements aux *CARICETEA CURVULAE* Br.-Bl. 1948. Mais les pozzines du Taurus (1973, p. 201) ne peuvent être rattachées à cette classe : l'élément orophile européen n'y est plus guère représenté et il est apparu opportun de les inclure dans des unités particulières (*TRIFOLIO-POLYGONETEA* et *TRIFOLIO-POLYGONETALIA* Quézel 1973). Leur "extension est encore difficile à préciser, notamment vers l'Est, où l'ambiance est essentiellement anatolienne et irano-touranienne" (*ibid.*).

Les incontestables convergences physiologiques et écologiques que présentent les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* avec les pozzines sèches, ressortent du tableau comparatif suivant :

Caractères	Traces d'humidité d'origine nivale, se prolongeant durant l'été	Accumulation de sédiments fins et de matériel humique	Recouvrement	Présence exclusives d'hémicrypto- phytes	Refuges d'espèces boréales ou alpines
<i>JURINELLETTUM FRIGIDAE</i>					
Groupement Ia	nulles	nulle	faible	oui	Androsace <i>villosa</i> L. et <i>Minuartia</i>
Groupement de transition Ib	nulles	nulle	faible	oui	<i>recurva</i> (All.) Schinz. & Thell.
<i>ERIGERONETUM ELBURSENSIS</i>					
sous-ass. IIa	existante	moyenne	variable	oui	<i>Gnaphalium</i> <i>supinum</i> L.
sous-ass. IIb	existante	très forte	très fort	oui	Aucune espèce de ce type
sous-ass. IIc	fortes, (plus d'origine fontinale)	très forte	très fort	oui	<i>Gnaphalium</i> <i>supinum</i> L. et <i>Cerastium</i> <i>cerastioides</i> (L.) Britton
Pozzines (Briquet 1910, Quézel 1957, 1964 et 1970)	existantes, suintantes (plus d'origine fontinale)	existante	fort	oui	Divers taxons

Ce sont les groupements appartenant aux *CATABROSELLETALIA PARVIFLORAE* Klein 1982 qui offrent le plus d'affinités, au moins physiologiques et écologiques, avec les pozzines sèches. En effet, en raison de leur conditions stationnelles, ce sont les seules communautés des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* à conserver une humidité comparable à celle qui persiste durant l'été au niveau des groupements décrits par QUEZEL.

Par contre, la composition floristique est totalement différente puisque sur la totalité des espèces de pozzines d'Afrique du Nord et de Turquie, seuls *Gnaphalium supinum* et *Cerastium cerastioides* se retrouvent dans les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*. Aussi, bien qu'il s'agisse de syntaxons homologues en montagne semi-aride, les critères floristiques justifient la définition de cette nouvelle unité, indépendante tant des *CARICETEA CURVULAE* Br.-Bl. 1948 que des *TRIFOLIO-POLYGONETEA* Quézel 1973.

### 3.2. Les massifs pontiques

A l'Ouest de l'Alborz, l'aire des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* ne paraît pas atteindre le Caucase, comme le laissent supposer les listes floristiques publiées par les auteurs russes sur ce massif. Citons, pour le Grand Caucase : DOLUKHANOV (1942, 1946), GADZIEV (1970, p. 200), SHIKEMIROV (1971) : pour le Caucase arménien : NARINYAN (1960, p. 195 : monts Aragats), VOSKANIAN (1966, p. 258-260, 1976, p. 8-12, p. 20-25 : monts Aragats, 1977, p. 34-35 : Kaputdjuh). Ces observations correspondent à de "véritables tapis alpins" avec *Campanula tridentata* Schreb., *Sibbaldia parviflora* Willd., *Gnaphalium supinum* L., *Cerastium cerastioides* (L.) Britton. D'après la description qu'en donne NARINYAN (1960), ces derniers ont, semble-t-il, une physionomie et une écologie de pozzine, mais leur composition floristique ne les rapproche d'aucun groupement de ce type déjà décrit, en raison de la spécificité de la flore alpine caucasienne. Selon de très nombreux auteurs cités par KHARADZE (1960), elle s'est formée principalement à partir d'éléments pléistocènes émigrés des zones boréales et arcto-alpines, à l'exception d'une série d'espèces alpines, considérées comme autochtones et génétiquement liées aux éléments floristiques des altitudes inférieures. Seuls, l'Aragats et le mont Ararat ont subi une migration de cette flore orophile caucasienne, facilitée par l'étroite contiguïté existant entre ces massifs (TOLMACHEV, 1960).

### 3.3. Les massifs irano-anatoliens

L'aire de répartition des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* semble étroitement circonscrite à l'Alborz central et à quelques massifs voisins tels que l'Algurd Dagh (3.607 m) en Iraq, le Cilo-Dagh (4.168 m) en Turquie, le Sabalan (4.811 m) à l'Ouest d'Ardebil, l'Alvand (3.579 m) et le Zard-e Kouh (4.220 m) en Iran. En effet, bien qu'il n'existe aucune donnée phytosociologique pour ces massifs, la présence d'espèces caractéristiques de cette classe et des 2 ordres créés, laisse supposer l'existence de groupements qui s'y intègrent. Par contre, ils paraissent absents du Kopet Dagh, chaîne à l'Est de l'Alborz dépassant rarement les 3.000 m, donc peu favorable à l'installation d'une végétation cryophile, comme le confirment les listes floristiques publiées par NIKITINA (1954) et KURBANDURJYEF (1975, p. 19-22, 1976, p. 54).

### 3.4. Les massifs d'Asie moyenne

Entre l'Alborz central et l'Hindu Kush, l'abaissement du relief crée une discontinuité majeure de près de 1 500 kilomètres qui isole l'étage alpin irano-anatolien de son équivalent médio-asiatique. Vers l'Est, au delà des premiers contreforts de l'Hindu Kush, les très hautes altitudes se poursuivent sans interruption sur plusieurs milliers de kilomètres ; cette continuité altitudinale place en contiguïté tous les massifs d'Asie moyenne et facilite l'extension des formations à coussinets cryophiles. Ces formations médio-asiatiques peuvent être au moins

provisoirement rattachées aux *Oxytropeta immersae* (Ukatcheva, 1973). Cette unité supérieure, bien que pourvue du suffixe “ETA” qui rappelle la nomenclature sigmatiste, ainsi que les nombreuses “associations” qu’elle regroupe, ne doivent cependant pas faire illusion. Elles sont en effet définies dans l’optique d’OVCHINNIKOV (1948), à l’aide de critères à la fois physiologiques (recouvrement, codominance d’espèces avec l’*Oxytropis immersa*), écologiques et floristiques (présence et fréquence des espèces).

#### 3.4.1. Les massifs afghans

Ainsi, dans la chaîne du Kuh-i-Baba, GILLI (1969, p. 369) décrit un *DELPHINETUM BRUNONIANAE* à travers un individu d’association (4 320 m), dont la composition floristique et l’écologie rappellent celles des *Oxytropeta immersae*. Installé à la base de puissants névés d’où s’écoulent de petits ruisseaux, sur le limon déposé entre les blocs de granit, cet individu contient en effet 8 espèces qui, sur un total de 24, appartiennent aux *Oxytropeta immersae* :

<i>Cerastium cerastioides</i> (L.) Britton	<i>var. Bornmülleri</i> (F. alaiica Dr.)
<i>Carex pseudofoetida</i> Kukenth.	<i>Oxytropis immersa</i> (Baker) Bge.
<i>Chorispora macropoda</i> Trauv.	<i>Primula moorkroftiana</i> Wall.
<i>Draba korshinskyi</i> (O. Fedt.) Pohle	<i>Ranunculus rufosepalus</i> Franch.
<i>Festuca ovina</i> L. ssp. <i>Kotschyi</i> St. Yv.	

Cette dernière espèce ne figure pas dans les “associations” décrites par UKHACHEVA dans le Shadput mais dans un autre groupement du Pamir signalé par STANJUKOVICH (1949) et KRIVONOGOVA et STANJUKOVICH (1970), relevant des *Oxytropeta immersae* (UKHACHEVA 1976, p. 30).

#### 3.4.2. Les massifs du Tadjikistan

##### 3.4.2.1. Le Darvaz

Dans le Tadjikistan central, sur la chaîne du Darvaz (région de Tavildara), au dessus des groupements à xérophytes orophiles, apparaissent des formations dépendantes des *Oxytropeta immersae* (Ukhacheva 1973), comme l’*Oxytropieto-Puccinelieta achilleosum* (3 250 m) ou l’*Oxytropieto-Atropisetum* (3 400 m), “liées à la longue persistance de taches de neige” (GONCHAROV, 1936 p. 155, 162 à 164) et contractant d’étroites relations avec les groupements fontinaux.

##### 3.4.2.2. Le Gissar

A partir de 3 100 à 3 400 m., dans la partie Nord-Est de cette région, KOROLEVA (*ibid.*, p. 47 à 51) décrit des formations très voisines des *Oxytropeta immersae*, distinguées par leurs espèces dominantes : ainsi le Nano-Herbetum

oxytropisosum (tabl. 12, p. 131 et 132) et le Nano-Herbetum-cousiniosoxytropisosum, tous deux réunis dans les Nano-herbetea et le Cobresietum nanoherbosum (Cobresietea).

Un groupement d'altitude et d'écologie comparables, l'*OXYTROPO IMMERSAE-PUCCINIELLETUM SUBSPICATAE* Guinochet 1984 se rapporte également aux *Oxytropeta immersae*. Cette conclusion résulte de l'examen des relevés 1 et 2 effectués au col d'Anzob (altitude 3.400 m) par GUINOCHET (1984, p. 340). Dans l'exemple cité, les espèces ont été classées, chaque fois que cela a été possible, selon le statut phytosociologique qu'elles présentent dans les *Oxytropeta immersae* et les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*.

Caractéristiques communes aux *Oxytropeta immersae* et aux *OXYTROPIDETEA PERSICAE* :

*Cerastium cerastioides* (L.) Britton  
*Potentilla flabellata* Regel et Schmalh.  
*Festuca alaica* Drob.  
*Carex pseudofetida* Kükenth. (à titre de différentielle dans les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*)  
*Gnaphalium supinum* L. (non cité par UKHACHEVA mais connu du Pamir-Alaj).

Caractéristiques propres aux *Oxytropeta immersae* :

*Oxytropis immersa* (Baker) Bunge  
*Chorispora macropoda* Trauv.  
*Puccinellia subspicata* V. Krech. (UKHACHEVA, 1976, p. 30)

Autres espèces du relevé :

<i>Gagea hissarica</i> Lipsky	<i>Piptapterum alpestre</i> (Grig.) Rost.
<i>Cousinia franchetii</i> Winkl.	<i>Ranunculus turkestanicus</i> Franch.
<i>Draba olgae</i> Regel et Schmalh.	<i>Melandryum longicarpophorum</i> Komar.
<i>Geranium saxatile</i> Kar. et Kir.	<i>Potentilla gelida</i> C.A. Mey.

#### 3.4.2.3. Le Varzob

Les formations à *Oxytropis savellanica*, à *Puccinellia subspicata* et à *Stilpnophleum laguroides*, rencontrées de 3 300-3 500/3 600 m) (OVCHINNIKOV, 1971, p. 60-61), sont également susceptibles d'être rapportées aux *Oxytropeta immersae* (Ukhacheva, 1973). Signalées dans leur frange inférieure aux mêmes altitudes que les *TRAGACANTHA*, elles paraissent atteindre leur optimum à des niveaux plus élevés.



#### 3.4.2.4. Le Pamir

Sur l'ensemble des massifs irano-anatoliens et d'Asie moyenne, le Pamir est une région où la végétation à caractère cryophile, de loin la mieux représentée (AGAKHANYANTS, 1966, tabl. 8, p. 65, AGAKHANYANTS et YUSUFBEKOV, 1975, tabl. 36, p. 272), montre le plus de diversité, avec une richesse floristique inégalée et une extension optimale. Ces formations couvrent, en effet, près de 38% de la surface totale de la région de Gunt (Pamir occidental).

Cette végétation forme une ultime ceinture entre 3 800/4 100 et 4 300/4 600 m au Pamir occidental, 4 000/4 200 et 4 500/4 750 m au Pamir méridional (Wakhân, Hindu-Kush), 4 000/4 300 et 4 600/4 800 m au Pamir oriental (Kashgar), 4 200/4 300 et 4 700/5 000 m au Pamir central (*ibid.*, 1966, p. 101).

C'est le domaine des *Oxytropeta immersae* étudiés par UKHACHEVA (1973) qui en a dégagé les caractéristiques écologiques et édaphiques et des nombreux groupements recensés par AGAKHANYANTS (*ibid.*, 1966, p. 74-78 et 1975, p. 109-111), comme les *Oxytropeta savellanicae*, les formations à *Potentilla hololeuca* et à *P. gelida*, les *Lagotiseta ikonnikovii*, les *Puccinellia subspicatae*, les *Puccinellia hackeliana*, les *Sibbaldieta tetrandrae*, les formations à *Primula nivalis* et à *Primula iljinskii* et les *Drabeta olgae* et *D. korshinskyi*.

Sur trois plans, les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* offrent avec les *Oxytropeta immersae* une série de convergences.

– en premier lieu, il s'agit, dans les deux cas, d'un type de végétation où les plantes en coussinets se trouvent bien représentées (par exemple pour les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*: *Oxytropis persica*, *Scorzonera radicata*, *Jurinella frigida*...). Par leur port, mais plus probablement par une physiologie particulière, celles-ci s'adaptent aux conditions défavorables. Elles modifient partiellement les facteurs microclimatiques et édaphiques et permettent, ainsi, l'implantation des autres composantes floristiques.

– d'autre part, l'écologie des deux unités semble comparable: ainsi, le *JURINELLETUM FRIGIDAE* est à la fois cryophile et xérophile, l'*ERIGERONETUM ELBURSENSIS*, mésophile avec des tendances, selon les sous-associations considérées, à la cryophilie et à l'hygrophilie. De même, les "associations" des *Oxytropeta immersae* ont pu être réparties en groupes cryophile, xérophile, mésophile et "psychrophile"<sup>4</sup>, groupes qui, à mon sens, se différencient en fonction de l'importance de la couverture nivale, compte-tenu de son rôle à la fois de protection et d'alimentation en eau.

4- Le terme d'hygrophile conviendrait mieux à ce type de groupement "où la neige demeure longtemps et où, même pendant l'hiver, l'eau circule sous la neige" (UKHACHEVA, 1976).

– enfin et surtout, sur le plan de la composition floristique, la plus grande partie des genres, dont les espèces caractérisent globalement les *Oxytropeta immersae*, figurent à des niveaux comparables dans les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*. Malheureusement, les “phytocoenoses” évoquées par UKHACHEVA, que l’on pourrait assimiler à des relevés, n’ont pas été publiées. Cet auteur cite seulement, à titre d’exemple, quelques-unes d’entre elles : coenoses eucryophile (1975, p. 49), xérophile (1976, p. 50), mésophile (*ibid.*, p. 36), psychrophile (1975, p. 50), en notant sous une forme cartographique la position occupée par les individus des diverses espèces dans la surface envisagée. Enfin, l’auteur ajoute une liste d’espèces considérées comme caractéristiques pour chacun des groupements précités (1975, p. 48 et 51).

Des tableaux (a,b,c) permettent de comparer les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* aux *Oxytropeta immersae*, compte-tenu des dispositions suivantes :

– les caractéristiques communes aux 4 groupements définis par UKHACHEVA ont été réunies et sont donc assimilées à des caractéristiques d’unités supérieures au sein des *Oxytropeta immersae*

– les espèces pouvant apparaître comme caractéristiques des groupements cryophile et xérophile ont été comparées à celles du *JURINELLETUM FRIGIDAE*

– de même, les “caractéristiques” des groupements mésophile et “psychrophile” sont opposées à celles de l’*ERIGERONETUM ELBURSENSIS* mésophile et hygrophile.

Tableau a

---

Caractéristiques des groupements cryophiles et xérophiles appartenant aux Oxytropeta immersae<sup>5</sup> :      Caractéristiques d'ass., all. et d'ordre *TRACHYDIETALIA DEPRESSAE* Klein 1982 :

---

## a) espèces vicariantes :

*Dracocephalum paulseni*  
*Oxytropis poncinsii*, *O. tianshanica*  
*Potentilla malacotricha*, *P. moorcroftii*,  
*P. pamiro-alaica*

*Dracocephalum aucheri* Boiss.  
*Oxytropis kermanica* Freyn & Bornm.  
*Potentilla hololeuca* Boiss.

Compagnes de haute présence des  
*TRACHYDIETALIA DEPRESSAE* :

*Poa litwinowiana* (*grex sterilis*),  
*P. glauciculmis*  
*Acantholimon diapensioides*

*Poa aratica* Trauv. (*grex sterilis*)  
*Acantholimon demavendicum* Bornm.

## b) espèces sans homologues

*Pyrethrum pyrethroides*, *Ajania tibetica*,  
*Eurotia ceratoides*

*Astragalus capito* Boiss., *A. atricapillus*  
Bornm., *Minuartia recurva* (All.) Schinz  
& Thell., *Dianthus erythrocoleus* Boiss.,  
*Trachydium depressum* Boiss., *Crepis*  
*heterotricha* D.C., *Asperula glomerata*  
(M.B.) Griseb., *Lepechiniella persica*  
(Boiss.) H. Riedl

---

5- Les listes d'espèces publiées par UKHACHEVA ne comportent pas de nom d'auteur.

Tableau b

---

Caractéristiques des groupements mésophile et "psychrophile" appartenant aux Oxytropeta immersae :      Caractéristiques de s/ass., ass. all. et CATABROSELLETALIA PARVIFLORAE Klein 1982 :

---

a) espèces vicariantes :

<i>Ranunculus rufosepalus</i>	<i>Ranunculus crymophilus</i> Boiss. & Hohen.
<i>Erigeron heterochaeta</i>	<i>Erigeron elbursensis</i> Boiss.
<i>Potentilla flabellata</i>	<i>Potentilla flabellata</i> Regel & Schmalh.
<i>Potentilla multifida</i> , <i>P. gelida</i>	<i>Potentilla polyschista</i> Boiss. (sect. <i>multifidae</i> ), <i>P. argyroloma</i> Boiss. & Hohen.
<i>Sibbaldia tetrandra</i>	<i>Sibbaldia cuneata</i> Kunze
<i>Gagea exilis</i> (UKHACHEVA, 1976, p. 36)	<i>Gagea soleimani</i> Bornm., <i>G. confusa</i> Terrac.
<i>Cerastium cerastioides</i>	<i>Cerastium cerastioides</i> (L.) Britton
<i>Colpodium leucolepis</i>	<i>Catabrosella</i> (= <i>Colpodium</i> ) <i>parviflora</i> (Boiss. et Buhse) Alexeev
<i>Polygonum viviparum</i>	<i>Polygonum serpyllaceum</i> Jaub. & Spach
	Différentielles de la s/ass. À <i>Sibbaldia cuneata</i> , caractérisant les pozzines suintantes
<i>Carex pseudofortida</i>	<i>Carex pseudofortida</i> Kükenth.
<i>Carex stenocarpa</i>	<i>Carex oreophila</i> C.A. Meyer
<i>Gentiana Karelinii</i>	<i>Gentiana pontica</i> Soltokov.
<i>Primula algida</i>	<i>Primula auriculata</i> Lam.
<i>Swertia marginata</i>	<i>Swertia longifolia</i> Boiss. <sup>6</sup>
<i>Ligularia alpigena</i>	<i>Ligularia persica</i> Boiss.

b) espèces sans homologues :

<i>Kobresia capilliformis</i> , <i>K. parmiraalica</i> , <i>K. stenocarpa</i> , <i>Saxifraga hirculus</i>	<i>Astragalus macrosemius</i> Boissier et Hohen., <i>Erysimum nanum</i> Boiss. & Hohen., <i>Trifolium radicosum</i> Boiss. & Hohen.
---	--

---

6- *Swertia longifolia* et *Ligularia persica* ne figurent pas dans les OXYTROPIDETEA PERSICAE mais caractérisent les pozzines suintantes dont les liens avec la s/ass à *Sibbaldia cuneata* Kunze ont été déjà exposés (cf. Caractères écologiques).

Tableau c

Caractéristiques des <i>Oxytropeta immersae</i>	Caractéristiques des <i>OXYTROPIDETEA PERSICAE</i> Klein 1982
a) espèces vicariantes :	
<i>Draba korshinskyi</i>	<i>Draba pulchella</i> Willd. in D.C.
<i>Artemisia viridis</i>	<i>Artemisia melanolepis</i> Boiss. & Kotsch.
<i>Oxytropis immersa</i>	<i>Oxytropis persica</i> Boiss.
<i>Festuca alaica</i>	<i>Festuca alaica</i> Drob.
	Compagne des <i>CATABROSELLETALIA PARVIFLORAE</i> et des pozzines suintantes
<i>Hordeum turkestanicum</i>	<i>Hordeum violaceum</i> Boiss. & Huet
b) espèces sans homologues :	
<i>Potentilla pamirica</i> (très proche de <i>P. flabel-lata</i> ), <i>Leontopodium ochroleucum</i> , <i>Calamaradica</i> , Boiss.	<i>Pedicularis caucasica</i> M.B., <i>Scorzonera radica</i> , Boiss.
<i>grostis anthoxanthoides</i> , <i>Melandryum apetalum</i> , <i>Smelovskia calycina</i> , <i>Poa pamirica</i> , <i>Chorispora macropoda</i> (UKHACHEVA, 1976, p. 32)	

L'examen du tableau permet de dégager les points suivants :

– le nombre d'espèces communes aux *Oxytropeta immersae* et aux *OXYTROPIDETEA PERSICAE* est si faible (4 taxons) qu'il ne peut être question de réunir ces deux classes au sein d'une même unité ;

– dans ces deux unités, les mêmes genres, représentés par des espèces distinctes, caractérisent des groupements d'écologie comparable. A partir d'une origine ancestrale commune, ils ont, sans doute, évolué séparément, sous des contraintes locales différentes, par suite du morcellement de leur territoire d'origine en massifs distincts. L'état plutôt florissant des *Oxytropeta immersae* donnent à penser qu'ils ont évolué dans des conditions plus favorables que celles affrontées par les *OXYTROPIDETEA PERSICAE*, appauvris et à la limite de leur capacité adaptative.

En définitive, et compte-tenu des caractères distinctifs entre les unités, les *Oxytropeta immersae* et les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* peuvent être considérés comme un exemple très représentatif de vicariance systématique.

### 3.4.3. Le Tien Shan

#### 3.4.3.1. Le Tien-Shan occidental

Dans le Tien Shan occidental, les formations à coussinets cryophiles (3 200-3 700 m), proches des *Oxytropeta immersae* (Ukhacheva, 1973) entrent en contact, à leur limite inférieure, avec celles à *Tragacantha* : groupements à *Dryadanthe tetrandra* (= *Sibbaldia tetrandra*), à divers *Oxytropis* (*O. immersa*, *O. leucocyanea*, *O. microsphaera*, *O. savellanica*, *O. trajectorum*), à *Hedysarum cephalotes* et à *Smelovskia calycina* (PAVLOV *ibid.*, p. 187 à 191) et, dans le massif de Kuraminsk, à *Oxytropis savellanica* et *Atropis subspicata*. Ce dernier groupement, d'altitude relativement basse (3 500 m), apparaît fragmentaire (SIDORENKO, 1953, p. 14, 57 et 58).

#### 3.4.3.2. Le Tien-Shan central

Dans le Tien-Shan central, les groupements à coussinets cryophiles, avec la formation à *Dryadanthe tetrandra* (= *Sibbaldia tetrandra*), la plus répandue, celle à *Saussurea alpina* et celle à *Oxytropis immersa*, atteignent également la partie orientale du massif où ils sont relativement peu développés (GOLOVKOVA, 1959, p. 317). Ils se rencontreraient encore dans le Tien-Shan septentrional (Kungej et Zailiskij Alatau), atteignant même le Djungarsk Alatau (KRIVONOGOVA, 1960, p. 245). Ces groupements alpins à coussinets inermes déborderaient donc la bordure occidentale du Tien-Shan central, alors que celle-ci paraît constituer la limite Nord-orientale des junipérais, des formations dérivées et des groupements à coussinets épineux. Mais UKHACHEVA, dans sa synthèse (1973) sur les formations à *Oxytropis immersa* (p. 18 du résumé de thèse), limite leur extension orientale au Tien-Shan central.

## 4. ORIGINE DES GROUPEMENTS

La majeure partie des espèces des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* et de leurs unités subordonnées est irano-anatolienne, trois (*Sibbaldia cuneata*, *Taraxacum baltistanicum*, *Potentilla flabellata*) sont d'origine médio-asiatique, deux (*Potentilla hololeuca*, *Festuca alaica*) sont simultanément présentes dans les provinces irano-anatolienne et médio-asiatique. Cet ensemble floristique irano-touranien coexiste avec un petit nombre d'espèces arcto-alpines comme *Androsace villosa* L., *Minuartia recurva* (All.) Schinz et Thell. *ssp. oreina* (Mattf.) Mac Neill, *Cerastium cerastioides* (L.) Britton, *Gnaphalium supinum* L., *Oxyria digyna* L.

Par ailleurs, l'étude de l'endémisme (chapitre VIII) a montré que la flore alpine de l'Alborz et, plus généralement, celle des provinces irano-anatolienne et médio-asiatique, se seraient mises en place à partir de plusieurs centres de spéciation, opérant sur un fond floristique commun, mésogéen d'origine autochtone (flore turkmen de KAMELIN, 1967) ou arcto-tertiaire (OVCHINNIKOV, 1971).

La mise en place de l'ensemble floristique propre aux *OXYTROPIDETEA PERSICAE* implique donc à la fois une maturation sur place du fond floristique, à partir de plusieurs centres de spéciation, et un enrichissement par migration. Ces migrations s'opèrent à petite échelle (espèces arcto-alpines), d'autres s'effectuent de la province irano-anatolienne à celle d'Asie moyenne, d'autres encore, plus restreintes, à l'intérieur de la seule province irano-anatolienne.

On ne peut évidemment que supposer l'époque de mise en place. Les récents travaux de STOCKLIN (1974) sur la géologie de l'Alborz offrent un cadre chronologique indispensable à toute tentative allant en ce sens.

L'Alborz a subi 3 séries de plissements depuis le début du tertiaire : au Paléocène, à l'Oligocène et à la fin du Pliocène-début Pléistocène. Durant les 2 premières orogénèses, l'Alborz paraît totalement isolé des massifs d'Asie moyenne, donc inaccessible à leur flore orophile. Au cours de ces surrections, les plantes de basses altitudes se voient offrir de nouveaux territoires d'expansion.

Ce n'est qu'au cours de la 3ème orogénèse, à la fin du Pliocène-début Pléistocène, que le Kopet-Dagh se plisse, plaçant l'Alborz en contact avec l'Hindu-kush. Un premier contingent d'orophiles venu d'Asie moyenne a pu alors atteindre l'Alborz. Lorsqu'au début du Quaternaire, les glaciations atteignent le massif iranien, les étages de végétation s'abaissent. BOBEK (1937, 1953) place la limite des neiges, au maximum glaciaire, à 3 400-3 600 m. DRESCH (1961) la situe à 3 200 m, dans certaines conditions d'orientation (Nord-Ouest). Enfin, RAYNAL (1976, 1978) localise la limite inférieure de l'étage périglaciaire entre 3 100 et 3 300 m. Aux époques glaciaires, les massifs du Khorassân, qui ne dépassent guère actuellement les 3 000 m, ont pu alors servir de pont entre l'Alborz et les contreforts occidentaux de l'Hindu-kush et permettre, dans des conditions plus favorables que celles du Pliocène-Pléistocène, l'installation d'une flore orophile venue de l'Est. Les changements climatiques, intervenus après les glaciations, rompent cette continuité chorologique : coupées de leur racine orientale, quelques espèces médio-asiatiques (*Sibbaldia cuneata*, *Taraxacum baltistanicum*, *Potentilla flabellata*), ou à la fois irano-anatoliennes et médio-asiatiques (*Potentilla holeuca*, *Festuca alaica*) se maintiennent sans modification morphologique notable ; mais la plupart se différencie par vicariance, comme l'a montré le tableau de comparaison. Cette vicariance est-elle récente, postglaciaire par exemple, l'endémisme alpin n'étant

représenté que par des taxons de rang spécifique ou subsppécifique, jamais par des genres, ou bien plus ancienne, ce type d'endémisme correspondant, comme nous l'avons vu, à une flore de nature relictuelle ? C'est dire que l'on revient aux mêmes types d'hypothèses déjà formulées à propos des groupements à grandes ombellifères et à xérophytes orophiles : l'une leur attribue une origine récente, postpliocène, l'autre considère leur apparition comme plus ancienne, dans un contexte d'orogénèse continue, marqué par l'aridisation (fin Miocène-début Pliocène) et le refroidissement (fin Pliocène-Pléistocène).

Quoiqu'il en soit, les similitudes physiologiques, écologiques et floristiques constatées permettent de considérer les *OXYTROPIDETEA PERSICAE* comme un syntaxon vicariant des *Oxytropeta immersae*. De ce fait, les conditions qui ont permis la mise en place d'une flore orophile sur l'Alborz sont évidemment à comparer et à discuter avec celles qui ont prévalu dans les massifs de l'Asie moyenne.

Dès la fin du 19<sup>ème</sup> siècle, les auteurs russes, à la suite des conclusions que KRASNOV (1888) avait tirées de son étude sur le Tien-Shan, ont constamment souligné l'origine autochtone de la flore orophile d'Asie moyenne. Ainsi, d'après KAMELIN (1967, p. 457) "la formation des cryophytes s'est opérée de manière autochtone sur les territoires d'Asie moyenne, sur les Himalayas et les massifs méridionaux d'Asie centrale, représentant à cette époque les seules régions de formation de la flore cryophile". Ces auteurs ont, de plus, admis l'existence de migrations limitées aux massifs de cette province : le Pamir, l'Himalaya, l'Alaï, le Tien-Shan... se trouvent en complète contiguïté, offrant des conditions théoriquement idéales au transit de flores orophiles. TOLMACHEV (1957, 1960) a noté l'existence dans la chaîne du Gissar d'une végétation orophile dont la plupart des espèces sont également présentes dans d'autres massifs éloignés d'Asie moyenne, comme l'Altaï et l'Himalaya. La récente et relativement rapide surrection de la chaîne aurait permis l'établissement d'espèces déjà représentées sur des massifs voisins plus anciens. Il a également mis en évidence l'enrichissement floristique progressif d'Ouest en Est, impliquant une direction privilégiée de migration, à partir d'un centre de dispersion oriental.

Comme pour les montagnes irano-anatoliennes, l'existence de migrations internes aux massifs d'Asie moyenne n'exclut en rien des mouvements floristiques de plus large extension. Comment expliquer autrement la présence d'espèces ubiquistes arcto-alpines, comme *Oxyria digyna* L., *Thalictrum alpinum* L. et d'autres (TOLMACHEV, 1960) ? Ces déplacements n'ont concerné qu'un petit nombre de taxons : même si d'importants changements climatiques sont intervenus par la suite, des migrations floristiquement plus fournies se traduiraient vraisemblablement par l'existence de relictuelles arcto-alpines plus nombreuses.



Seules des recherches biosystématiques, analogues à celles entreprises par FAVARGER (1975, p. ex.) et ses collaborateurs sur la végétation pyrénéo-alpine, permettraient de comprendre le mécanisme de mise en place de ces groupements et de le dater : l'étude de l'endémisme, en particulier, serait décisif. En effet, les conditions qui ont prévalu dans la différenciation hypothétique des *Oxytropeta immersae* et des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* sont celles qui sont habituellement invoquées par les cytotaxonomistes pour expliquer le schizo-endémisme. "Les schizo-endémiques sont des taxa qui résultent de la différenciation lente et progressive d'un taxon primitif dans les différentes parties de son aire" (FAVARGER et CONTANDRIOPOULOS, 1975), l'isolement géographique précédant la différenciation ou survenant par la suite. Si l'importance du schizo-endémisme et des "vrais vicariants" (VIERHAPPER, 1919 ; LOVE, 1954), s'avérait prédominante, les hypothèses formulées sur l'origine des *OXYTROPIDETEA PERSICAE* s'en trouveraient d'autant plus fondées.