

CHAPITRE XXI

LES CHENAIES SUBALPINES A *QUERCUS MACRANTHERA*

LEURS RAPPORTS AVEC LES *VACCINIO-PICEETEA* Br.-Bl. 1939

Au delà de l'*Aceri hyrcani-Quercetum macrantherae* Klein et Lacoste 1989, décrit de l'Alborz central, les chênaies se retrouvent dans les massifs voisins du Petit et Grand Caucase avec cependant, compte tenu de la variabilité climatique, des modifications plus ou moins marquées de la composition floristique et de la répartition altitudinale. Selon les massifs, les groupements dépendant des *QUERCO-FAGETEA* Br.-Bl. et Viegler 1937 cèdent la place à l'étage subalpin aux forêts de résineux (*VACCINIO-PICEETEA* Br.-Bl. 1939) ou, au contraire, supplantent, même à cet étage, totalement ces derniers.

1. CONDITIONS BIOCLIMATIQUES GENERALES

Un système climatique analogue, mais plus complexe que celui prévalant sur l'Alborz, régit les précipitations et les températures du Grand et du Petit Caucase, avec l'intervention des anticyclones de Kara, de Scandinavie, des Açores, de la Russie méridionale et de l'Asie centrale, ainsi que l'anticyclone subtropical. Ce dernier, porteur d'air chaud et sec, s'oppose à l'air frais et humide des précédents, amené par leurs branches occidentales après traversée de la mer Noire, et orientales après passage sur la Caspienne. L'importance des branches anticyclonales porteuses d'air frais et humide et jouant un rôle modérateur sur les amplitudes thermiques est très inégale : ainsi sur le versant Sud du Caucase qui s'étend sur près de 1 000 km de long, l'influence de la Caspienne ne dépasse qu'exceptionnellement la région de Varteshen, située à près de 200 km de la côte, alors que dans la vallée de l'Alazan (fig. 5), plus à l'Ouest, prévaut encore celle de la mer Noire. A la différence de cette dernière, l'emprise de la mer Caspienne paraît donc se limiter aux massifs situés dans sa proximité immédiate.

En conséquence, un gradient de continentalité Nord/Ouest-Sud/Est apparaît d'une extrémité à l'autre du Grand Caucase avec l'affaiblissement progressif des effets de la Mer Noire (fig. 39). Pour la même raison, il s'y superpose un gradient de précipitations orienté Sud/Est-Nord/Ouest (fig. 40).

Fig. 39 : Carte de continentalité du Grand et du Petit Caucase, d'après la formule de Tsenkera : $K=6/5*(A/F)*100-20$, A étant la moyenne annuelle de l'amplitude des températures de l'air, et F, la latitude du lieu (GERASIMOV & *al.*, 1966, p. 309).

Fig. 40 : Carte des précipitations annuelles sur le Grand et le Petit Caucase (*idem*, p. 86).

Ceci est confirmé par les données relevées tout au long de la chaîne entre 1 750 et 2 380 m : l'amplitude thermique, entre la température moyenne annuelle du mois le plus froid (janvier) et celle du mois le plus chaud (juillet ou août), s'y échelonne de 18,5° à 25,5°, en passant par 20,5° dans la zone médiane (GULISASHVILI et al., 1975, p. 168). A ces gradients thermique et hydrique, correspond un remplacement successif des types de forêts développées à l'étage subalpin : forêts de chêne pontique (*Quercus pontica* C. Koch) au voisinage de la mer Noire, sous 2 000 à 4 000 mm de précipitations annuelles (*id. auct.*, p. 169), cédant place dans la partie centrale aux forêts "boréales" à pin et bouleau, enfin aux forêts à *Quercus macranthera* qui dans la partie Nord-orientale perçoivent, à ce niveau altitudinal, de 1 200 à 1 400 mm (Atlas de l'Azerbaïdjan, 1963, p. 49).

Si ces caractéristiques climatiques se retrouvent au niveau du Petit Caucase, il vient cependant s'y ajouter un autre gradient de continentalité Nord-Est/ Sud-Ouest (fig. 39). Ainsi s'opposent la zone septentrionale plus humide et la frange méridionale franchement continentale et sèche, puisque directement soumise à l'influence de l'anticyclone subtropical, porteur d'air sec et chaud, et moins accessible aux branches anticyclonales caspiennes et euxines, en raison de sa situation géographique très enclavée.

Au niveau de ces massifs, le *Quercus macranthera* n'apparaît abondamment représenté que dans les zones orientales où il constitue l'ultime groupement forestier (PRILIPKO, 1954, p. 109), à des altitudes comprises entre 1 400 et 2 700 m et avec une amplitude très variable selon les régions considérées. Cependant, comme dans l'Alborz, on peut y reconnaître deux types bioclimatiquement distincts : l'un développé sous climat montagnard tempéré humide, l'autre sous tendance sèche continentale.

2. DISTRIBUTION ET COMPARAISON

2.1. La chênaie sous climat montagnard tempéré humide

Dans le Petit Caucase, la chênaie tempérée humide à *Quercus macranthera* se localise sur la bordure Nord (Trialet) et Nord-Est (Dzhavakhet¹, Pambak², Shakhdag, Murovdag et Karabakh septentrional³ du massif (fig. 5).

1- Carte de KESTSKHOVELI.

2- Atlas d'Arménie, 1961, carte de végétation, p. 52.

3- Carte de végétation de PRILIPKO, 1954, fig. 81 et Atlas de l'Azerbaïdjan, 1963, p. 89.

Dans le Grand Caucase, elle se rencontre sur le versant méridional (des sources du Liakhvi⁴ à celles du Sumgait en passant par celles de l'Alazan et du Geokchai⁵) et sur le versant septentrional du Daghestan oriental aux sources du Sumgait, en Azerbaïdjan (fig. 5).

Elle y succède à la hêtraie à partir de 2 000 m, cette dernière remplaçant la chênaie à *Quercus iberica*. Elle occupe un étage altitudinal de quelques centaines de mètres (2 000/2 100-2 350/2 400 m, de la vallée de l'Alazan à celle de Geokchai (province de l'Alazan Avtoran), 2 200/2 300-2 400/2 500 m, à l'Est de la vallée de Geokchai (province de Shirvan)), dont l'individualité est parfois contestée. Ainsi, dans la province de l'Alazan-Avtoran, GULISASHVILI *et al.* (1975, p. 37) décrivent à ces altitudes divers types forestiers dominés par *Betula verrucosa*, *B. litwinovii*, ou *Acer trauvetteri*, *Sorbus caucasigena*, *Fagus orientalis* et *Quercus macranthera*. Par contre, PRILIPKO (1954, p. 111) cite ces mêmes espèces comme simples "accompagnatrices" du *Quercus* dominant. Il s'agit probablement du même groupement éclaté en plusieurs sous-unités selon la dominance locale de l'une ou de l'autre de ces espèces.

2.2. La chênaie sous climat montagnard continental

Elle s'observe dans le Petit Caucase, essentiellement en Arménie ex soviétique⁶ : versant Sud du Pambak, Est de l'Aragats, flanc occidental du Gegam, méridional du Varden, chaînes du Zangezur et du Karabakh méridional, ce dernier en Azerbaïdjan. Dans ces deux derniers massifs, la chênaie à *Quercus macranthera* atteint son optimum de développement : "dans le petit Caucase et spécialement dans le Karabakh méridional, les chênaies sont mieux développées qu'ailleurs en Azerbaïdjan" (PRILIPKO, 1954, p. 109). Dans le Zangezur, chaîne voisine à l'Ouest du Karabakh, "s'installent les plus pures des chênaies à *Quercus macranthera*, sur les pentes régulières, ni trop abruptes, ni trop accidentées, ni trop humides du flanc Nord, entre 2 100 m et 2 300" (DOLUKHANOV, 1949, p. 95).

GULISASHVILI *et al.* (1975, p. 39) situent les limites moyennes de ces chênaies entre 1 400/1 500 et 2 500/2 550 m. Cependant, la limite supérieure peut atteindre des valeurs plus élevées : ainsi, les mêmes auteurs (*ibid.*, 1975, p. 118) la situent vers 2 750 m sur les pentes Sud de la chaîne de Megrin, dernier chaînon du Zangezur, ce qui recoupe les observations de DOLUKHANOV (1949, p. 93) : 2 750 m pour tout le Zangezur, "si l'on ne tient pas compte des petites enclaves de chênaie de faible rendement... et des plages d'arbustes rampants abritées entre les rochers, au-delà de la limite de la forêt". En fait, les coupes abusives ainsi que le surpâturage des sous-bois proches des prairies subalpines et alpines, fréquentées l'été par les

4- Carte de KESTSKHOVELI.

5- Carte de végétation de PRILIPKO, 1954, fig. 81 et Atlas de l'Azerbaïdjan, 1963, p. 89.

6- Atlas d'Arménie, 1961, carte de végétation, p. 52.

troupeaux, ont considérablement abaissé cette limite. De plus, l'absence de régénération qui en découle, est à l'origine d'un accroissement de l'âge moyen des peuplements, celui-ci étant estimé à 150-250 ans en Arménie (MAGAK'YAN, 1941, p. 118 ; DOLUKHANOV, 1949, p. 96) et à 250-300 ans en Azerbaïdjan (PRILIPKO, 1954, p. 110). Selon DOLUKHANOV (*ibid.*, p. 97), la détérioration brusque de la régénération s'est produite dans la seconde moitié du dix-huitième siècle.

En dessous de 1 400 m, c'est à dire à sa limite altitudinale la plus basse, le chêne s'observe exceptionnellement sous forme d'enclaves isolées, au sein des peuplements à *Quercus iberica* (ex. vers 1 150 m dans la région de Tetrtskaroj au Sud-Est de Tbilissi (GULISASHVILI et *al.*, 1975, p. 117)).

En définitive, la chênaie à *Quercus macranthera* présenterait, dans les secteurs les plus favorables, une amplitude altitudinale théorique de près de 1 300 m.

Par rapport à la composition floristique de l'*ACERI HYRCANI-QUERCETUM MACRANTHERAE* de l'Alborz central, les chênaies continentales du Zangezur "ne comportent pas moins de 200 espèces herbacées, sans compter les éléments non représentatifs" du groupement (DOLUKHANOV, *ibid.*, p. 95 et 96). Parmi une liste de 55 taxons herbacés et de 8 espèces arborées ou arbustives fournie par cet auteur, 10 taxons représentent des caractéristiques des *QUERCO-FAGETEA*, à savoir :

<i>Allium ursinum</i> L.	<i>Poa nemoralis</i> L.
<i>Salvia glutinosa</i> L.	<i>Fraxinus excelsior</i> L.
<i>Cephalanthera rubra</i> (L.) L.C. Rich (= <i>Galium odoratum</i>)	<i>Asperula odorata</i> L.
<i>Melica uniflora</i> Retz	<i>Acer campestre</i> L.
<i>Sorbus caucasigena</i> Kom. (= <i>S. aucuparia</i> L.)	

10 autres taxons sont des caractéristiques subordonnées à cette classe et pouvant, selon les cas, présenter un statut de transgressive : *Scrofularia nodosa* L. (*FAGETALIA*), *Campanula latifolia* L. (*TILIO-ACERION*), *Carpinus caucasica* Grossh. (= *C. betulus* L., BROWICZ, 1982, p. 28) (*CARPINION*), *Viburnum lantana* L. (*BERBERIDION*), *Vicia truncatula* Fischer ex M.B. (*QUERCETALIA PUBESCENTIS*), *Acer hyrcanum* F. et M., *Lonicera caucasica* Pall. (*CARPINO-ACERION*), *Quercus macranthera* F. et M. (*CARPINO-QUERCION MACRANTHERAE*), *Polygonatum polyanthemum* (M.B.) Dietz (*RHODODENDRO-FAGETALIA ORIENTALIS*), *Lathyrus roseus* Stev. (*RUBO-FAGION ORIENTALIS*). Enfin, à l'exception d'une espèce typiquement forestière, (*Viola scotophylla* Jord.) caractéristique des *QUERCETEA*

ILICIS Br.-Bl 1936 et du *QUERCION ILICIS* Br.-Bl. 1936, 12 autres taxons sont représentatifs d'unités liées aux lisières, aux clairières, ainsi qu'aux groupements anthropisés :

Campanula rapunculoides L. (*TRIFOLIO-GERANIETEA*), *Astragalus glycyphylloides* D.C., *Calamintha clinopodium* Benth. (*ORIGANETALIA*), *Hypericum hirsutum* L. (*EPILOBIETEA ANGUSTIFOLII*), *Pyrethrum parthenifolium* (= *Tanacetum parthenium*) (*STELLARIETEA MEDIAE*).

Le contingent des espèces nitrophiles (*ARTEMISIETEA* (ou *GALIO-URTICETEA*) et *ALLIARION*) est particulièrement important :

<i>Lamium album</i> L.	<i>Alliaria officinalis</i> L.
<i>Geranium robertianum</i> L.	<i>Urtica dioica</i> L.
<i>Lapsana intermedia</i> M.B.(= <i>L. communis</i> ssp. <i>intermedia</i> (M.B.) Hayek)	<i>Myosotis sparsifolia</i> Mik.
	<i>Geum urbanum</i> L.

La composante thermophile, déjà particulièrement évidente dans l'Alborz oriental, avec des éléments des *QUERCETEA PUBESCENTIS* et de leurs lisières (*TRIFOLIO-GERANIETEA*), paraît donc ici s'amplifier avec un taxon des *QUERCETEA ILICIS*. Cependant, faute de véritables relevés, exhaustifs et nombreux, une comparaison plus précise avec le groupement de l'Alborz central, permettant éventuellement la reconnaissance de syntaxons distincts selon un gradient croissant de xéricité, ne peut être actuellement envisagée.

3. ORIGINE ET MISE EN PLACE DES FORMATIONS FORESTIERES

Actuellement, de même que les forêts résineuses boréales (*VACCINIO-PICEETEA s.l.*) correspondant à la taïga, cèdent progressivement place en latitude aux forêts feuillues caducifoliées (*QUERCO-FAGETEA*), par homologie, dans les massifs pyrénéo-alpins, ces dernières sont remplacés en altitude (étage subalpin) par les groupements des *VACCINIO-PICEETEA*. Ce schéma classique de distribution, qui est le résultat d'un ensemble de fluctuations s'échelonnant au cours du Quaternaire, n'apparaît pas toujours conforme dans les massifs hyrcano-pontiques. Ainsi, dans l'Alborz, dans la majeure partie du Grand et dans la totalité du Petit Caucase, l'ensemble des forêts d'altitude appartient aux *QUERCO-FAGETEA*, les *VACCINIO-PICEETEA*, à l'étage subalpin, limitant leur zone de développement aux régions occidentale et centrale du versant septentrional du Grand Caucase. Ce phénomène peut être mis en relation avec la latitude méridionale de ces massifs (entre 36 et 42°) et la proximité des mers Caspienne et Noire, facteurs qui, à ce niveau, ont dû limiter

l'influence des glaciations. De tels contrastes de distribution, selon les systèmes, trouvent leur origine dans l'histoire et la mise en place de ces grandes unités.

Selon KORNAS (1972), au début du Tertiaire et même au Miocène, une zone forestière circumpolaire continue s'étendait sur tout l'hémisphère Nord. Ces forêts feuillues, arcto-tertiaires, à l'origine des *QUERCO-FAGETEA*, étaient plus riches et plus uniformes que leurs dérivées actuelles, en raison d'un long passé d'échanges floristiques. Ainsi, de nombreuses espèces forestières, aujourd'hui cantonnées en Asie orientale et en Amérique du Nord, se retrouvent dans les couches fossilifères pliocènes d'Europe (SZAFER, 1946, 1947, 1954 ; WALTER et STRAKA 1970, cités par KORNAS).

Les groupements ancestraux des *VACCINIO-PICEETEA* apparaîtraient au moins au Miocène, demeurant d'abord confinés dans les montagnes de la zone tempérée, au dessus des forêts de feuillus (TOLMACHEV, 1954). Leur prédominance dans le Nord de l'Europe est donc relativement récente.

Le refroidissement intervenu à la fin du Pliocène et les glaciations du Pléistocène, en entraînant d'importantes migrations floristiques, bouleversent profondément cette répartition : les forêts de conifères précèdent les glaciers au cours de leur déplacement vers l'Europe du Sud. Elles entrent en compétition victorieuse avec les forêts de feuillus qu'elles chassent devant elles. Ces formations ancestrales des *QUERCO-FAGETEA*, qui constituaient jusqu'alors un ensemble indivis, se fragmentent en autant d'unités qu'il y a de zones de refuge écologiquement favorables (Asie orientale, Amérique septentriono-orientale, Europe méridionale, Transcaucasie).

Les changements climatiques qui marquent la fin des glaciations et vont se poursuivre jusqu'à l'époque actuelle, modifient encore profondément, à l'exception de ces zones refuges, la répartition des forêts, ainsi que leur composition floristique (HUNTLEY, 1990, p. 516) : les forêts feuillues, à base d'espèces "boréo-méridionales" (KORNAS, 1972, p. 39) ou "temperate Arten" (MEUSEL et *al.*, 1965, carte p. 255), remontent vers le Nord et reconquièrent une partie de leur territoire perdu, d'où ils éliminent à leur tour les conifères (TUMADZHANOV, 1939, 1961). Ceux-ci, à composition marquée par des espèces boréales ("borealen Arten" de MEUSEL, *ibid.*) sont relégués dans les zones montagneuses d'Europe centrale (mixed conifer-hardwood forests de HUNTLEY) et dans les plaines du Nord de l'Europe (zone de la taïga des phytogéographes, *Picea* forests et *Pinus-Betula* forests de HUNTLEY, fig. 6, p. 513).

3.1. Situation dans les Caucases et l'Alborz

3.1.1. Les Caucases

Alors que dans le Petit Caucase, de même que sur versant septentrional de l'Alborz, la totalité des forêts d'altitude appartient aux *QUERCO-FAGETEA*, sur le versant septentrional du Grand Caucase, ces derniers sont remplacés au niveau de la zone subalpine des régions occidentales et centrales par des forêts de conifères (carte de SHIFFERS, 1952) relevant probablement des *VACCINIO-PICEETEA*. D'Ouest en Est s'observe la répartition suivante :

Dans la région de Sochi (40° de longitude), les forêts subalpines à *Abies nordmanniana* et *Picea orientalis* (carton 30⁷ se situent au dessus des hêtraies à *Fagus orientalis* (carton 29 (*id. rem.*)). Entre les 2 formations s'intercalent des forêts à *Pinus sylvestris* L. var. *hamata* Stev. (carton 33 (*id. rem.*)) qui, après disparition des forêts à *Picea orientalis* au droit de Stravopol (42° de longitude) jusqu'aux sources occidentales de l'Andij Kojsu, se développent elles-mêmes au dessus des hêtraies. Au delà, elles sont relayées jusqu'aux sources du Sumgait par les chênaies à *Quercus macranthera*.

Ces forêts subalpines à base de conifères contiennent de nombreuses caractéristiques des *VACCINIO-PICEETEA*, ou "espèces boréales" des auteurs slaves (LAVRENKO et SOCHAVA, 1956, 1, p. 245, 208).

TUMADZHANOV (1938) a reconnu le premier, dans la Haute-Tushetie⁸, l'existence de ces pinèdes à *Pinus sylvestris* L. var. *hamata* Stev. (p. 128) présentant une analogie marquée avec les forêts boréales, "avec une couverture puissante de mousses et la dominance, dans la strate herbacée, de plantes telles que *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis idaea* L., *Oxalis acetosella* L. etc." (*ibid.*, p. 127). "Ces pinèdes apparaissent avant tout comme des bors⁹ de montagne géographiquement très isolées des pinèdes de la zone forestière boréale" (*ibid.*). Dans la série *hylocomiosa*, le groupe des pinèdes *Pineta myrtillosa*¹⁰ (p. 128-132) offre les meilleurs éléments de comparaison avec nos forêts de conifères nordiques. Situées altitudinalement entre 1 900 et 2 400 m, "à partir de la bande supérieure de l'étage montagnard et de

7- Numérotation d'après la carte de SCHIFFER.

8- Région des monts Tebulos et Diklos (bassin des sources occidentales de l'Andijskogo kojsu). Cette région, bien que rattachée administrativement à la Géorgie, appartient physiquement au Haut-Dagestan.

9- Forêts sur sol extrêmement pauvre, à pins ou autres espèces (GREBENSHCHIKOV, 1965, p. 21, no 189).

10- Similitude avec la nomenclature sigmatiste très illusoire : les groupements sont nommés par la ou les espèces dominantes, sans analyse statistique de leur composition floristique.

la bande inférieure de l'étage subalpin", avec des pentes de 25 à 30°, exposées au Nord, elles possèdent la composition floristique suivante :

strate arborée et arbustive :

espèces des VACCINIO-PICEETEA :

Sorbus aucuparia L.¹¹ *Vaccinium myrtillus* L.(*id. rem.*).
V. vitis idaea L.

espèces sans statut phytosociologique précis :

Pinus sylvestris L. *B. pubescens* Ehren.
Betula verrucosa Ehren.

strate herbacée :

espèces des VACCINIO-PICEETEA :

Goodyera repens L. *Pirola secunda* L.(*id. rem.supra*)
Linnaea borealis Gronov. *Pirola media* Sm. (*id.*)
(VACCINIO-PINION *Neottia nidus avis* (L.) Rich.
Br-BI (1938) 1939)

espèce des QUERCETEA ROBORI-PETRAEAE Br.-Bl. et Tx. 1943 :

Deschampsia flexuosa (L.) Trin.

espèces des QUERCO-FAGEA, QUERCO-FAGETEA et FAGETALIA

Poa nemoralis L. *Melica nutans* L.

espèce sans statut phytosociologique précis :

Calamagrostis arundinacea (L.) Roth

strate muscinale :

Hylocomium proliferum (L.) Lin *Rhytidiadelphus triquetrus* (L.)
Pleurozium schreberi (Willd.) Mitt. Warnst.

Comme souvent chez les VACCINIO-PICEETEA, le tapis muscinal, ici sous la dominance d'*Hylocomium proliferum*, atteint 20 à 30 cm d'épaisseur.

11- Selon LAKUSIC, *in litteris*, cette espèce, avec deux autres de la liste (*Vaccinium myrtillus* et *Pirola secunda*), caractériserait à la fois les QUERCO-FAGETEA Br.-Bl. et Vieglér 1937 et les RHODORETO-VACCINIETEA Lakusic et al. Si l'on adopte cette position, le nombre de caractéristiques des VACCINIO-PICEETEA s'en trouve d'autant réduit.

Toujours dans la série des *Hylocomiosa*, des groupements comme les *Pineta oxalidosa* (p. 134), avec *Coralliorhiza neottia* Scop. (= *C. trifida* Chatel.), ou le *Pinetum hylocomioso-empetrosum* (p. 141), avec *Empetrum nigrum* L., comportent encore d'autres caractéristiques des *VACCINIO-PICEETEA*.

Le sol (*ibid.*, p. 128 et 129) est un ranker à humus brut, de type AC, caractérisé par une épaisse couche de matière organique (18 cm), non décomposé, avec des traces de podzolisation et paraissant évoluer vers les sols podzoliques ou les podzols (d'après la définition de DUCHAUFOR, 1960, p. 215).

Enfin, comme en Europe, ces forêts subalpines (1 900-2 400 m) se situent altitudinalement au dessus des hêtraies montagnardes : dans la région des sources orientales de l'Andij kojsu, donc à proximité immédiate de la haute Tusheti et dans la partie supérieure du bassin de l'Avar kojsu, TUMADZHANOV (1939) décrit, sur les pentes septentrionales, des forêts de hêtres pures et mélangées de pins entre 1 300 et 2 000 m. Leur composition floristique montre "à côté d'éléments typiques des forêts de hêtres (*Asperula odorata*, *Salvia glutinosa*, *Geranium robertianum*, *Polygonatum verticillatum*, *Festuca montana* etc...), tout un groupe de représentants de la flore forestière boréale. Au nombre d'entre eux, apparaît principalement *Oxalis acetosella* qui joue le rôle de codominant dans la strate herbacée de la plupart des peuplements de *Fagus*. En quantité moindre, *Vaccinium myrtillus* et *Deschampsia flexuosa* participent à ces mêmes associations, alors que, dans les hêtraies mélangées de pins, se développent *Goodyera repens* et *Linnaea borealis*, sur un fond de couverture muscinale" (*ibid.*, p. 70). Même s'il s'agit de listes floristiques hétérogènes dressées dans des zones de transition, la réalité de ces hêtraies et leur situation sous l'étage des pinèdes ne peuvent être mise en cause.

Par leur composition floristique, la présence d'un tapis muscinal important, les conditions écologiques (pente, exposition, type de sol) et leur insertion dans l'étagement de la végétation au dessus des hêtraies montagnardes, ces forêts de conifères rappellent très précisément nos groupements européens des *VACCINIO-PICEETEA*. Toutefois, des relevés effectifs seraient indispensables pour l'établir avec certitude.

3.1.2. l'Anatolie septentrionale

QUEZEL *et al.* (1980, p. 492 et 493) rapportent la sapinière à *Abies bornmuelleriana* à la classe des *VACCINIO-PICEETEA*, bien que cette classe n'ait jamais atteint cette région. En effet, "des espèces habituellement considérées comme caractéristiques de cette classe (y sont) localement abondantes", à côté "d'un lot important d'espèces liées aux *FAGETALIA SYLVATICAE*". Ces dernières restent néanmoins largement majoritaires ; de plus, pour la moitié des espèces proposées comme caractéristiques des *VACCINIO-PICEETEA* (15), l'appartenance à cette classe

reste discutable. En conséquence, le rattachement du groupement aux *FAGETALIA SYLVATICAE* m'apparaît mieux justifié.

3.1.3. l'Alborz

Bien que, selon A. BUDNAR-TREGUBOV (1971), "au Quaternaire, l'Elbourz n'était pas couvert de glaces" (p. 318), l'existence du phénomène glaciaire dans le massif est aujourd'hui bien établie, mais sous une forme atténuée, à la suite des travaux de BOBEK (1937, 1953), de DRESCH et PEGUY (1961), de RAYNAL (1976, 1977) en particulier¹². Ainsi, la limite des neiges persistantes, qui se situe actuellement vers 4 400-4 200 m, aurait été abaissée de 600 à 700 m, lors du maximum glaciaire Würmien (BOBEK, 1953). Au cours de cette période, un refroidissement de 3° seulement ($0,45^{\circ} \times 6 = 2,7^{\circ}$ ou $0,45^{\circ} \times 7 = 3,1^{\circ}$) aurait suffi à provoquer un gradient d'abaissement thermique de $0,45^{\circ}/100$ m¹³, tel que celui admis par DRESCH et PEGUY (1961, p. 36 et 37)). Par contre, dans les Alpes occidentales, où un abaissement de la limite des neiges persistantes d'environ 1 100m est communément admis pour le Würm, un gradient de $0^{\circ},55/100$ m implique un refroidissement de 6°, donc deux fois plus important (*ibid.*).

Ainsi s'expliquerait le maintien, sur le versant Nord (humide) du massif, d'une flore interprétée comme issue de la flore arcto-tertiaire chaude, abritant de plus un certain nombre d'espèces tropicales, restes de la flore phanérogame¹⁴ et cryptogame¹⁵ indo-malaise (poltav) (ZOHARY, 1973, p. 334). Particulièrement bien représentée dans les forêts caspiennes, "cette flore n'a pas vu son développement interrompu et n'a pas été chassée hors de son aire par le climat froid qui régnait alors en Europe, en Asie du Nord et en Amérique du Nord" (BUDNAR-TREGUBOV, 1971, p. 318), alors qu'"une baisse de température plus forte, supérieure à 4-5°, aurait dû détruire ces forêts subcaspiennes ..." (BOBEK, 1953-1954). Par contre, il convient d'interpréter de cette façon l'absence "d'arbres résineux (genres *Epicea*, *Abies*, *Pinus*) originaires du Nord de l'Asie, de l'Europe et des montagnes de l'Asie centrale, ainsi que des plantes qui leur étaient associées ... Les vallées et les versants de (l'Alborz) ne convenaient pas à ces plantes venant des régions froides" (BUDNAR-TREGUBOV, *ibid.*, p. 319).

12- Avec l'identification d'étages glaciaire et périglaciaire par le modèle cryo-nival (cirques, grèzes, gélifractions ...).

13- À la suite de BOBEK (1953), DRESCH et PEGUY (1961) situent le niveau des neiges persistantes dans l'Alam Kuh, l'un des deux massifs, avec le Damâvand, encore glaciés de l'Alborz, entre 4 200 et 4 400 m. Les températures moyennes annuelles à 4 400, 4 200 et 0 m sont respectivement de -4°, -2,5° et 16,5°. Le gradient d'abaissement, calculé sur la base de 4 200 m serait de $0,45^{\circ}/100$ m.

14- *Albizia julibrissin*, *Gleditsia caspica*, *Diospyrus lotus*, *Dioscorea caspica*, *Buxus hyrcanus*, *Nelumbo speciosum*... BROWICZ (1989, p. 312-313) fournit une liste détaillée de nombreux arbres et arbustes reliques dont la chorologie du genre ou de l'espèce atteint la Chine ou le Japon.

15- *Palamocladium ochleorum*, *Jubula hutschinsiae* subsp. *javanica*...

D'autre part, l'analyse pollinique des argiles du Lâr, originaires d'un lac au pied du Damâvand et d'époque Pléistocène inférieur, n'a montré aucune trace de résineux durant ces périodes de glaciation, mais, à côté d'éléments de steppes froides, des pollens de feuillus¹⁶ provenant probablement de ces mêmes forêts du flanc Nord (Brelie von der, 1961).

Enfin, d'autres analyses polliniques pratiquées dans les grottes de Kamarband sur des sédiments du Tardipléistocène (8 610 +/-610 et 9 530 +/-550 B.C.) mettent en évidence, à l'Alleröd, une végétation de dunes, de marais salés et de forêts de montagne très semblable à l'actuelle, avec en particulier des feuillus comme *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Alnus*, *Ulmus* (FREY et UERPMANN, 1981, p. 144, 145, 162, 176, 177, 186). Ces auteurs, utilisant des arguments bioclimatiques semblables à ceux invoqués par BUDNAR-TREGUBOV, concluent également au maintien durant les glaciations de la flore arcto-tertiaire chaude mêlée d'éléments tropicaux et méditerranéens : "nos observations dans l'espace subcaspien, nos réflexions sur la structure et l'évolution de la flore et la végétation irano-afghane (voir entre autres ZOHARY, 1973), comme des considérations d'ordre phytogéographique, ne plaident pas en faveur d'une variation climatique drastique dans le haut-pays iranien et dans les régions avoisinantes durant la dernière glaciation et son stade final" (*ibid.*, p. 181).

CONCLUSIONS

Le Caucase et la Transcaucasie ont joué vraisemblablement à l'égard des *QUERCO-FAGETEA* un rôle de refuge durant les périodes glaciaires. L'actuelle coexistence de ces syntaxons avec les *VACCINIO-PICEETEA* dans le Grand Caucase rappelle celle constatée à l'étage subalpin des Dinarides.

Au contraire, les *VACCINIO-PICEETEA* nordiques, dont la progression en Europe est associée à celle des glaciations, n'ont jamais atteint le versant septentrional de l'Alborz. Héritiers de la flore arcto-tertiaire, avec quelques éléments tropicaux (flore indo-malaise ?), les *QUERCO-FAGETEA* y ont occupé sans concurrence les étages subalpin, montagnard et planitiaire.

16- *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus*, *Cornaceae*? "apportées par des vents lointains".