

Répartition altitudinale de la végétation forestière du canton de Vaud: affinage des connaissances

Denis Horisberger
François Clot

Service des forêts, de la faune et de la nature du canton de Vaud (CH)*
Bureau Clot-Plumettaz (CH)

Distribution of the forest vegetation according to altitude in canton Vaud: a more detailed knowledge

The notion of altitudinal vegetation zones is studied with the help of species showing distinctive characteristics according to altitude in order to provide a better understanding of the response of plants to climatic differences between, for example, north- and south-facing slopes or between the Jura and the Alps. This study offers explanations for variations in wood productivity, taking into consideration global warming, which is beginning to have an impact on the forest. Tested by repeated analyses, the proposed altitudinal structure often confirms existing knowledge based on observation, but also calls in question some previously established conceptions which were insufficiently validated by systematic inventories. This approach aims to provide forest managers with statistically substantiated ground references and equally to satisfy the expectations of specialists working in applied research.

Keywords: phytosociology, altitudinal vegetation zones, Vaud, Switzerland

doi: 10.3188/szf.2009.s0024

* La Faille, CH-1423 Villars-Burquin, courriel denis.horisberger@bluewin.ch

La répartition zonale de la végétation en fonction de l'altitude, c'est-à-dire dépendant des niveaux thermiques, a retenu l'attention des géobotanistes dès le XVIII^e siècle (Landolt 1983, Theurillat 1991). Mais, comme le relevait déjà Braun-Blanquet, le «père» de la phytosociologie, les caractéristiques climatiques et géologiques variables d'une région géographique à l'autre compliquent l'élaboration d'une conception globale de l'étagement des ceintures de végétation (Braun-Blanquet 1964). Néanmoins, l'expérience alimentée par des considérations climatiques et floristiques dégage un certain consensus sous-jacent aux synthèses phytosociologiques récemment publiées en Suisse, dans lequel s'est intégrée la typologie des groupements végétaux forestiers du canton de Vaud (Clot & Delarze 2009, ce numéro). Dans ce canton, la disponibilité d'une banque de données floristiques et stationnelles systématiques couvrant l'ensemble des forêts permet de caractériser le comportement des espèces en fonction de l'altitude et de préciser la description des étages de végétation.

Source et exploitation des données

L'établissement d'une liste d'espèces différentielles de l'altitude et la structuration altitudinale de la végétation forestière dans le canton de Vaud reposent sur l'utilisation de la banque des données forestières, exploitée selon les principes suivants:

- sélection des relevés de la grille systématique de 1 relevé/16 ha (1 relevé d'environ 100 m² de surface tous les 400 m) appliquée sur le réseau des coordonnées nationales;
- à l'intérieur de la sélection ci-dessus, prise en compte des seuls relevés taxés «forêt soustraite au parcours du bétail» au sens de la définition légale de la forêt et dont la nature a été contrôlée par les gestionnaires de terrain; il s'agit de 5326 relevés de végétation correspondant à 85 216 ha de forêt;
- recherche de la distribution altitudinale des espèces par tranches de 100 m en fonction de leur seule présence/absence dans les relevés;
- pondération des données de présence/absence des espèces par tranche altitudinale de 100 m en

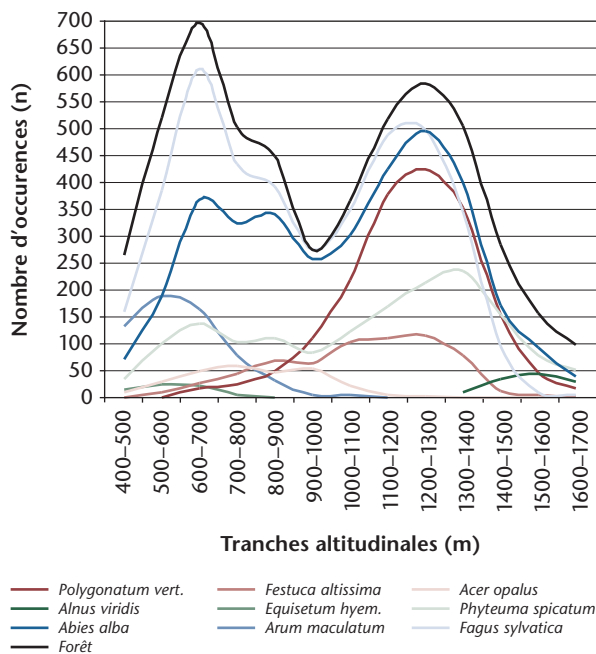


Fig. 1 Répartition altitudinale réelle, en nombre d'occurrences (n), de la forêt et d'une sélection d'espèces végétales.

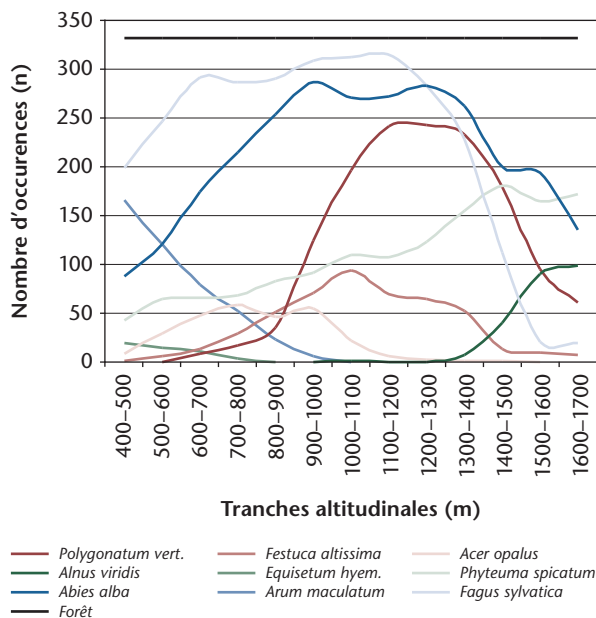


Fig. 2 Répartition altitudinale pondérée, en nombre d'occurrences (n), de la forêt et d'une sélection d'espèces végétales.

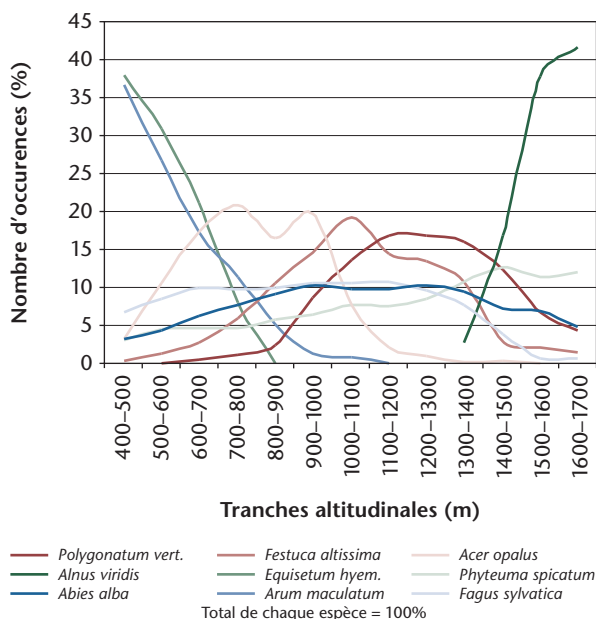


Fig. 3 Répartition altitudinale pondérée, en pourcentage d'occurrences (%), d'une sélection d'espèces végétales.

fonction de la surface forestière effective de la tranche en question, ceci pour tenir compte du taux variable d'occupation des forêts selon l'altitude et rendre les données comparables.

Comportement général des espèces végétales

Comme le démontre la suite des figures 1, 2 et 3 (courbes lissées selon la procédure du logiciel Excel), le profil de répartition altitudinale des espèces donne des images différentes selon la méthode de représentation utilisée, chacune possédant ses qualités informatives propres. Les espèces présentées à titre d'exemple sont la prêle d'hiver (*Equisetum hyemale*), le gouet (*Arum maculatum*), la grande fétuque (*Festuca altissima*), le sceau de Salomon verticillé (*Polygonatum verticillatum*), la raiponce en épi (*Phyteuma spicatum*), l'érable à feuilles d'obier (*Acer opalus*), l'aune vert (*Alnus viridis*), le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin blanc (*Abies alba*).

Le profil construit à partir des données brutes (figure 1) mélange la répartition altitudinale des espèces avec l'étendue forestière réelle de chaque tranche altitudinale. C'est l'image d'une réalité conditionnée par les facteurs topographiques (par exemple la pente moyenne élevée des forêts situées entre 900 et 1000 m d'altitude, qui réduit leur surface potentielle), géographiques (par exemple les frontières cantonales) et historiques (par exemple la pression agricole et urbaine au-dessous de 550 m d'altitude), ensemble de facteurs difficile à décrypter sous cette forme.

Les données pondérées, exprimées en nombre d'occurrences (figure 2), indiquent le profil que prendrait la répartition des espèces si les surfaces forestières étaient également représentées dans chaque tranche altitudinale du canton de Vaud. C'est l'image de la sensibilité altitudinale réelle des espèces: la pondération gomme l'influence des facteurs topographiques et géographiques, alors que l'influence de la température ambiante sur la répartition altitudinale de chaque espèce devient lisible.

Les données relatives pondérées, exprimées en pourcentage d'occurrences par espèce (figure 3), indiquent également le profil de la répartition des espèces si les surfaces forestières étaient également représentées dans chaque tranche altitudinale. C'est l'image de la sensibilité altitudinale réelle de chaque espèce.

L'allure générale d'une courbe de répartition altitudinale illustre principalement, entre tous les facteurs influençant les processus fondamentaux de nutrition, la réponse aux facteurs thermo-climatiques. L'analyse de la répartition altitudinale des plantes révèle, à côté d'espèces peu sensibles à la température, l'existence de deux grandes catégories: les

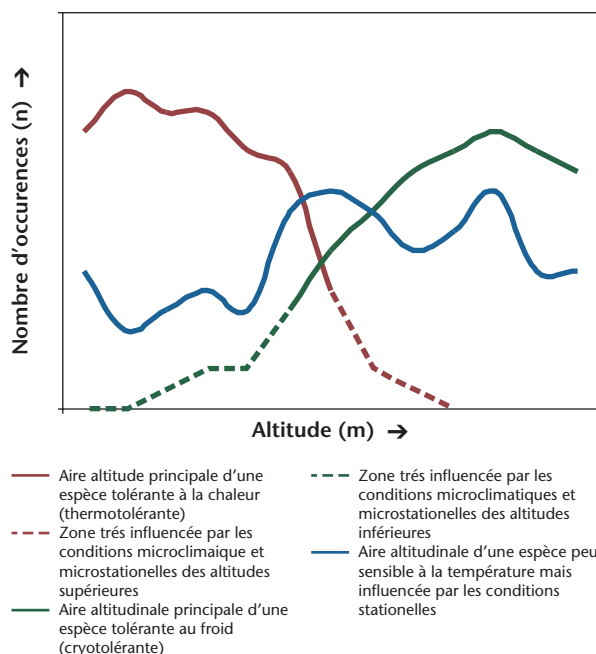


Fig. 4 Identités altitudinales types des espèces végétales.

espèces tolérantes à la chaleur, ou thermotolérantes, et les espèces tolérantes au froid, ou cryotolérantes. Leurs courbes types (figure 4) sont caractérisées:

- par une aire de répartition principale conditionnée premièrement par la température ambiante, secondairement par d'autres facteurs stationnelles (géologie, pluviométrie, etc.),
- par les marges ultimes de la répartition altitudinale (marge supérieure dans le cas des espèces thermotolérantes et marge inférieure dans le cas des espèces cryotolérantes) dont l'allure dépend de la raréfaction des niches microclimatiques et microstationnelles favorables à l'espèce.

Répartition altitudinale des espèces végétales

L'analyse plus approfondie de quatre espèces tirées de la sélection précédente donne une idée de la complexité des comportements spécifiques. Elle révèle notamment des différences de répartition altitudinale entre deux régions climatiquement bien différenciées, celle du Jura et de la Côte et celle des Alpes (figures 5 et 6), alors que le Plateau, qui culmine vers 950 m, n'apporte pas assez d'informations utilisables sur le comportement altitudinal des espèces.

L'érable à feuilles d'obier (*Acer opalus*) est reconnu comme une espèce de basse altitude qui craint les hivers rigoureux. Il est surtout répandu sur les sols riches en bases des éboulis ou rochers calcaires. Dans le Jura et sur la Côte, cet érable est présent à 99.8% des cas au-dessous de 1100 m d'altitude, toutes strates confondues. Dans les Alpes, il dépasse dans 5.3% des cas cette même altitude, avec un extrême constaté à 1498 m dans la région de Corbeyrier, dans la strate arbustive d'une hêtraie à sapin calcicole en exposition sud-ouest. Comme d'autres espèces, l'éra-

ble à feuilles d'obier trouve donc dans les Alpes des conditions climatiques et stationnelles provoquant un décalage significatif vers le haut par rapport au Jura.

La grande fétuque (*Festuca altissima*) compte dans la littérature spécialisée parmi les espèces montagnardes relativement rares au-dessous de 750 à 800 m d'altitude. Dans le canton de Vaud, elle apparaît dès 550 m dans la région du Jura et de La Côte, où elle ne dépasse pas 1400 m. Dans les Alpes, elle est rare au-dessous de 800 m, alors qu'on l'observe régulièrement entre 1400 et 1550 m, avec un maximum à 1664 m au fond de la vallée de l'Étivaz. Une analyse fine montre que la grande fétuque possède une affinité presque exclusive pour les sols issus de

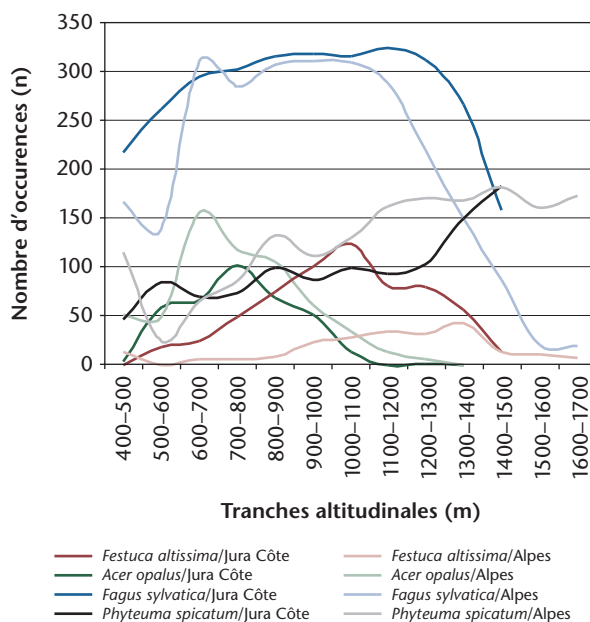


Fig. 5 Répartition altitudinale pondérée, en nombre d'occurrences (n), de quatre espèces végétales.

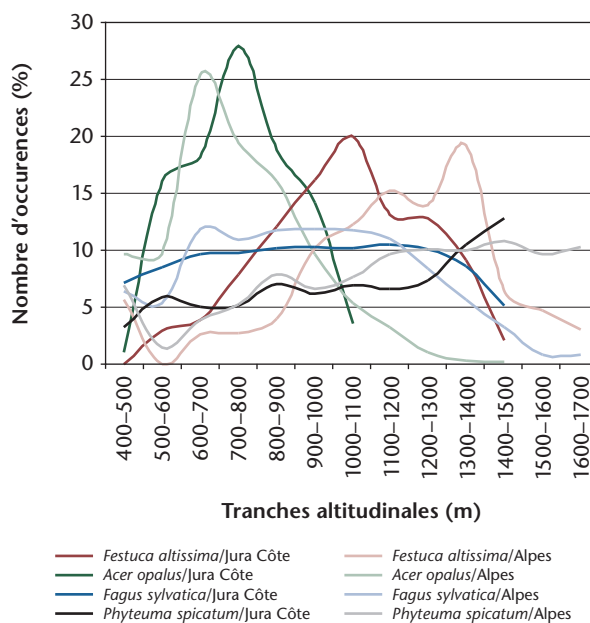


Fig. 6 Répartition altitudinale pondérée, en pourcentage d'occurrences (%), de quatre espèces végétales.

Fig. 7 Présence en recrudescence du hêtre à 1440 m d'altitude suite à l'abandon de la pâture du bétail. Crête du Marchairuz (Jura), automne 2007.



moraines alpines au-dessous de 1000 m d'altitude, alors que ce n'est plus le cas au-dessus. Un probable facteur nutritionnel associé à l'acidité du sol entraîne cette espèce vers le bas, notamment au pied du Jura, phénomène peut-être renforcé par les enrésinements pratiqués sur moraines après l'abandon d'usages agricoles ou pastoraux vers le début du XX^e siècle.

Fréquemment utilisé pour structurer un système d'étages de végétation, le hêtre (*Fagus sylvatica*) apparaît, toutes strates confondues, dans 4040 relevés systématiques sur 5326, soit dans 76% des forêts vaudoises, et à 3464 reprises dans la strate arborescente, soit dans 65% des cas. Aucune raréfaction imputable à des facteurs autres que des conditions extrêmes de sol ne semble décelable au-dessous de 500 m d'altitude, soit à un niveau où une raréfaction au profit du chêne est souvent supputée (Horisberger & Meylan 2009a, ce numéro). Par contre, autant dans le Jura que dans les Alpes, une brusque raréfaction se manifeste au-dessus de l'altitude de 1400 m, où le hêtre ne se maintient quasiment que sur sols calcaires et en adret. Dans le Jura, où les forêts situées au-dessus de 1500 m sont rares, trois régions sont caractérisées par une présence régulière du hêtre en strate arborescente au-dessus de 1400 m d'altitude: le long de la crête entre le Mont Tendre et la Dôle (figure 7), au Chasseron et dans la région du Soliat bordant le Creux du Van. Dans les Alpes, l'apparition la plus élevée se situe à 1764 m, sur la crête de Cabeuson au nord d'Ollon, station faisant partie des 5.3% de relevés alpins contenant du hêtre à plus de 1400 m d'altitude. Dans les deux régions, la baisse de fréquence du hêtre au-dessus de 1400 m est si brusque que des investigations supplémentaires sur

son comportement physiologique seraient nécessaires pour comprendre véritablement sa répartition altitudinale. En effet, l'influence de l'homme sur cette essence appréciée comme source d'énergie a été grande au cours des siècles, conduisant tantôt à sa raréfaction, tantôt à une présence durable sous forme de taillis, même à haute altitude. L'observation du hêtre en arrière-automne, alors que les feuilles sont encore bien accrochées aux jeunes tiges, permet de constater sa force de colonisation, un demi-siècle après l'abandon du parcours du bétail.

La raiponce en épi (*Phyteuma spicatum*) fait partie des espèces régulièrement présentes à toutes altitudes, jusqu'à la limite des forêts, entre 1900 et 2000 m. Tout au plus a-t-elle une préférence pour les climats frais, manifestée par une fréquence légèrement croissante avec l'augmentation de l'altitude.

Groupes d'espèces différentielles de l'altitude

Le recours à la banque des données forestières systématiques du canton de Vaud permet de constituer des regroupements d'espèces de même sensibilité altitudinale couvrant le spectre complet des stations. Les groupes d'espèces différentielles de l'altitude ont été constitués à partir des profils altitudinaux de chaque espèce. Après essai de diverses approches pour définir le positionnement de niveaux altitudinaux de référence, la solution qui s'est imposée comme la plus pertinente dans le canton de Vaud est la distinction de quatre tranches altitudinales correspondant grosso modo aux limites tra-

ditionnelles des étages de végétation: au-dessous de 800 m, de 800 à 1100 m, de 1100 à 1400 m et au-dessus de 1400 m. Ni trop étroites, pour ne pas multiplier des données statistiquement peu sûres, ni trop larges, pour ne pas noyer des informations spécifiques importantes, elles sont confortées a posteriori par toutes sortes de références utiles à la gestion forestière: notion d'étage de végétation, comportement des espèces arborescentes, répartition des associations végétales dominantes et productivité ligneuse.

Les 335 relevés systématiques situés entre 372 m (niveau du lac Léman) et 500 m d'altitude ne présentent pas de spécificités floristiques particulières par rapport à ceux de la tranche 500–799 m (1647 relevés). En conséquence, la tranche altitudinale inférieure a été définie comme située à moins de 800 m. L'utilisation des données s'est arrêtée à 1700 m d'altitude, car les forêts situées plus haut (85 relevés) relèvent essentiellement d'une dynamique pionnière encore très marquée par le pâturage.

Après de nombreuses investigations, les critères suivants ont été appliqués à la formation des groupes d'espèces différentielles de l'altitude:

- Regroupement des espèces de même sensibilité altitudinale en distinguant les espèces différentielles strictes, qui respectent une limite altitudinale prédéfinie dans 97.5% à 100% des cas, les espèces différentielles préférentielles, qui respectent une limite altitudinale prédéfinie dans 90 à 97.5% des cas et les espèces à profil trop peu marqué pour être retenues comme différentielles.
- Renoncement systématique aux espèces rares (< 10 apparitions dans l'ensemble du réseau systématique de 1 relevé/16 ha) dont la distribution est statistiquement trop aléatoire.
- Renoncement partiel aux espèces faiblement représentées (10–29 apparitions dans l'ensemble du réseau systématique de 1 relevé/16 ha) car, statistiquement parlant, leur distribution est encore considérée comme insuffisante. Ces espèces n'ont été prises en compte qu'au-dessus de 1400 m en raison du faible nombre de relevés disponibles dans cette tranche altitudinale.
- Renoncement aux espèces présentant un hiatus dans leur répartition altitudinale.

Le tableau 1 contient la liste des espèces reconnues utiles pour les diagnostics stationnels. Elle comporte un tri qualitatif mentionnant en style italique une série d'espèces peu appropriées aux analyses de répartition de la végétation forestière:

- espèces très fréquentes à forte tendance ubiquiste,
- espèces favorisées par les activités humaines (la plupart des espèces arborescentes, les espèces de pâturage),
- espèces différentielles de milieux tels que les blocs et rochers, les marais ou toute autre niche écologique en forte rupture avec le milieu ambiant.

Les espèces retenues dans le tableau 1 sont réparties en six groupes principaux, trois de thermotolérantes (T1 à T3), dont la présence diminue avec l'augmentation de l'altitude, et trois de cryotolérantes (C4 à C6), dont la présence croît avec l'augmentation de l'altitude. La comparaison avec les indices de température selon Landolt (val. T, Landolt 1977) révèle une amélioration qualitative du classement valable pour le canton de Vaud, grâce au réseau sys-

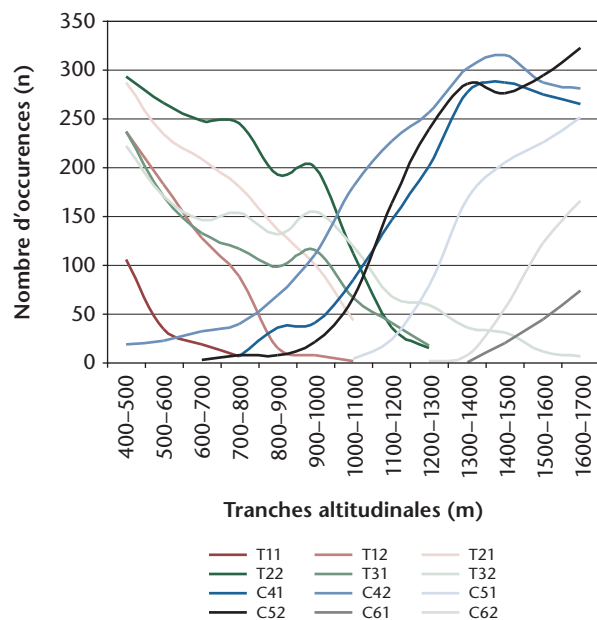


Fig. 8 Répartition altitudinale pondérée, en nombre d'occurrences (n), des relevés contenant une ou plusieurs espèces appartenant aux groupes différentiels de l'altitude.

T = groupe d'espèces tolérantes à la chaleur (thermotolérantes)
C = groupe d'espèces tolérantes au froid (cryotolérantes). Voir aussi les codes des groupes différentiels dans le tableau 1.

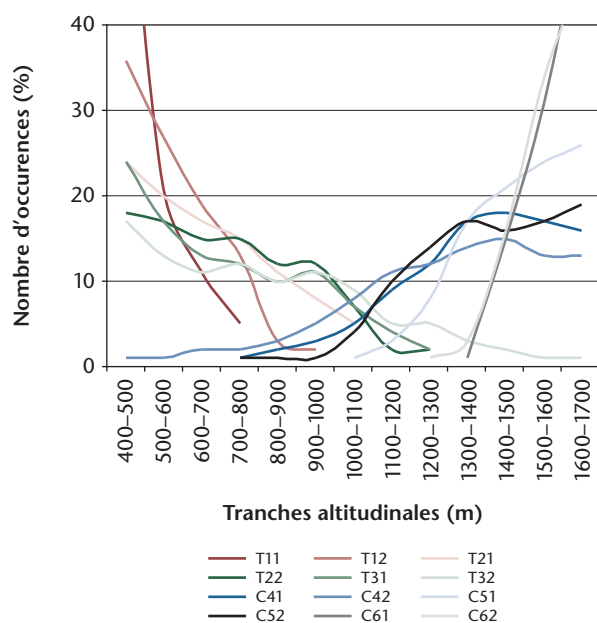


Fig. 9 Répartition altitudinale pondérée, en pourcentage d'occurrences (%), des relevés contenant une ou plusieurs espèces appartenant aux groupes différentiels de l'altitude.

T = groupe d'espèces tolérantes à la chaleur (thermotolérantes)
C = groupe d'espèces tolérantes au froid (cryotolérantes).

Groupes et sous-groupes altitudinaux VD	Variante régionale		Val. T	Nom d'espèce	Gr. stat.	
	JC	AL				
Esp. T1 thermotol. < 800 m Esp. submontagnardes	T11 Str.		4	Carex acutiformis	H11	
				3	Equisetum hyemale	H23
				4	Humulus lupulus	H21
				5	Ornithogalum pyrenaicum	H33
				4	Scilla bifolia	B21
				4	Alliaria petiolata	M42
	T12 Préfér.			4	Carex pilosa	M12
		T11		5	<i>Castanea sativa</i>	Y4
				3	Euonymus europaeus	M32
		T11		4	Lonicera periclymenum	A21
				3	Luzula luzuloides	A21
				4	Pulmonaria officinalis/obsc.	B21
Espèces T2 thermotolérantes < 1100 m Espèces submontagnardes et montagnardes inférieures	T21 Strictes		3	Ranunculus ficaria	H31	
			5	Sorbus torminalis	Y4	
			4	<i>Alnus glutinosa</i>	Y3	
		T12		4	Arum maculatum	B21
				4	Carex pendula	H22
				4	Carex remota	H22
		T11		4	<i>Carpinus betulus</i>	Y4
				3	Clematis vitalba	B22
				5	Cornus mas	X21
				4	Cornus sanguinea	B22
				4	Daphne laureola	B11
		T12		3	Festuca heterophylla	X33
				4	Frangula alnus	V5
				4	Galium sylvaticum	M12
				4	<i>Hedera helix</i>	F3
				4	Impatiens parviflora	M41
		T12		5	<i>Juglans regia</i>	V1
		T12		3	Lathyrus linifolius	X33
		T12		4	Lathyrus niger	X33
				4	Lysimachia vulgaris	H12
				3	<i>Pinus silvestris</i>	Y7
				4	Primula acaulis	M21
		T12		4	Tamus communis	B22
				4	<i>Tilia cordata</i>	Y4
			4	<i>Vinca minor</i>	M11	
	T21		4	Acer campestre	B22	
	T21		5	Acer opalus	Y5	
	T21		4	<i>Acer platanoides</i>	Y2	
	T22 Préférentielles			4	Anthericum ramosum	X12
				4	Asarum europaeum	B11
				3	Carex alba	X21
			T21	3	Cephalanthera damasonium	X34
				4	Cephalanthera longifolia	X34
				4	Cephalanthera rubra	X34
		T21		4	Circaea lutetiana	H31
				4	<i>Crataegus sp.</i>	V1
				4	<i>Eupatorium cannabinum</i>	H22
				4	Glechoma hederacea	M41
				4	Hippocrepis emerus	X21
		T21		4	<i>Ilex aquifolium</i>	V1
		T21		4	Ligustrum vulgare	B22
				4	Melittis melissophyllum	X34
		T21		3	<i>Polygonatum multiflorum</i>	M11
				4	Prunus spinosa	B22
		T21		3	Pteridium aquilinum	A14
		T21		4	Rosa arvensis	B22
		T21		4	Sambucus nigra	M32
				4	<i>Taxus baccata</i>	Y6
T21			4	Teucrium scorodonia	A22	
T21			4	<i>Tilia platyphyllos</i>	Y2	
Esp. T3 thermotolérantes < 1400 m Espèces submontagnardes et montagnardes		T31 Strictes		3	Berberis vulgaris	X32
				3	<i>Equisetum telmateia</i>	H14
	T22		T22	4	Euphorbia amygdaloides	B21
	T22			3	<i>Luzula pilosa</i>	F1
				4	Molinia arundinacea	W1
				4	<i>Potentilla sterilis</i>	M11
	T11			4	Prunus padus	H21
	T21			4	Rhamnus cathartica	B22
	T21			4	Rubus caesius	H21
	T32 Préférentielles			4	<i>Rubus fruticosus</i>	V3
		T21		4	Viburnum opulus	M32
		T22	T31	3	Allium ursinum	H33
		T31		3	<i>Anemone nemorosa</i>	M11
				3	<i>Coryllus avellana</i>	V1
		T31	T22	3	Euphorbia dulcis	M21
				4	<i>Fraxinus excelsior</i>	Y2
		T22		3	Festuca gigantea	H31
		T12		4	<i>Galium aparine</i>	M41
T33 Préférentielles			3	<i>Lonicera xylosteum</i>	V1	
	T22		3	Melica uniflora	M12	
	T21		4	<i>Prunus avium</i>	Y4	
			4	Ranunculus auricomus	H31	
	T31		4	Stachys sylvatica	H31	
	T22		4	Viburnum lantana	B22	
	T22		4	Viola hirta	X31	
	Espèces cryotolérantes C4 > 800 m Espèces subalpines et montagnardes	C41 Strictes		3	Aconitum altissimum	H41
				3	Aposeria foetida	M13
			C52		3	<i>Asplenium viride</i>
C52				2	Aster bellidiastrum	W2
C52				2	<i>Campanula cochlearifolia</i>	S21
C51				3	<i>Campanula rhomboidalis</i>	H44
C51				2	Centaurea montana	M22
				3	Cystopteris fragilis	S12
				3	Equisetum sylvaticum	H32
				3	Gymnocarpium robertianum	S21
				2	Lonicera caerulea	A31
				2	<i>Lonicera nigra</i>	V2
C52				2	Melampyrum sylvaticum	A11
				3	<i>Moehringia muscosa</i>	S11
				2	<i>Polygonatum verticillatum</i>	M11
				2	<i>Rosa pendulina</i>	V2
C52				2	Valeriana montana	B11
				2	<i>Valeriana trypteris</i>	F2
C52				2	<i>Astrantia major</i>	L1
				3	Calamagrostis varia	W1
C41				3	Cardamine pentaphyllos	B11
C52				2	Carduus defloratus	X22
C52				3	Crepis paludosa	H11
			C41	3	Gymnocarpium dryopteris	A43
			3	<i>Hordeum europaeus</i>	M11	
C41		C41	3	Knautia sylvatica	M33	
			3	Laserpitium latifolium	X35	
C52			2	Lonicera alpigena	B22	
			4	<i>Luzula silvatica</i>	A11	
			3	<i>Petasites albus</i>	H42	
			3	<i>Polystichum acuelatum</i>	M35	
C52			2	Polystichum lonchitis	S21	
C52		C41	2	Ranunculus lanuginosus	M31	
			3	Rhamnus alpina	X11	
		C41	3	Rubus saxatilis	X34	
			3	<i>Senecio ovatus</i>	M11	
		C41	3	Silene dioica	H34	
			3	<i>Sorbus aucuparia</i>	V2	
C41			3	Stellaria nemorus	H41	
C52			2	Thalictrum aquilegifolium	H41	
Espèces cryotolérantes C5 > 1100 m Espèces subalpines et montagnardes supérieures		C51 Strictes		3	<i>Vaccinium myrtillus</i>	A11
				2	Aconitum compactum	H44
				2	<i>Alchemilla conjuncta</i>	X14
				2	<i>Carex ferruginea</i>	L4
				2	Cicerbita alpina	H41
				3	<i>Cirsium erysithales</i>	L3
				2	<i>Gentiana lutea</i>	X36
				2	Hieracium prenanthoides	H41
			2	Homogyne alpina	A11	
			3	Oreopteris limbosperma	A12	
			2	<i>Phyteuma orbiculare</i>	X14	
			2	<i>Pulsatilla alpina</i>	L4	
	C52 Préférentielles		2	<i>Ranunculus montanus</i>	L4	
			2	Rumex alpestris	H41	
			2	<i>Saxifraga cuneifolia</i>	S14	
			2	<i>Soldanella alpina</i>	L4	
			2	Sorbus chamaemespilus	B23	
			3	Streptopus amplexifolius	H41	
			2	<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	A31	
			2	Adenostyles alliariae	H41	
			2	Blechnum spicant	A12	
			3	<i>Gentiana asclepiadea</i>	W2	
			2	Geranium sylvaticum	H41	
			2	<i>Hypericum maculatum</i>	H44	
C52 Préférentielles		2	Luzula luzulina	A11		
		3	Polygonum bistorta	H24		
		2	Ranunculus aconitifolius/plat.	H41		
		2	<i>Saxifraga rotundifolia</i>	H41		
		2	<i>Trollius europaeus</i>	H44		
		2	<i>Veratrum album</i>	H44		
C61 Str.		2	Viola biflora	H41		
		2	Achillea macrophylla	H41		
C62 Préfér.		2	Ligusticum mutellina	L4		
		2	Peucedanum ostruthium	H41		
		2	Alnus viridis	H41		
		2	Calamagrostis villosa	A11		
		3	Campanula barbata	A33		
		3	Deschampsia flexuosa	A11		
		2	Epilobium alpestre	H41		
		2	Globularia nudicaulis	X14		
		2	Polygonum viviparum	L4		
		2	Rhododendron ferrugineum	A31		

VD Canton de Vaud
 JC Régions Le Jura et La Côte du canton de Vaud
 AL Région Les Alpes du canton de Vaud
 Val. T Valeur de température de Landolt (1977) étalonnées de 1 (régions élevées) à 5 (régions basses)
 Gr. stat. Groupes stationnels VD

Tab. 1 Groupes des espèces différentielles de l'altitude. En italique: espèces peu appropriées pour des analyses comparatives de répartition de la végétation forestière.

tématique de référence. La liste complète des espèces étudiées est accessible sur le site internet du Service des forêts, de la faune et de la nature¹.

Les figures 8 et 9 illustrent l'influence de l'altitude sur la répartition des différents groupes d'espèces différentielles, exprimée respectivement en nombres absolus d'occurrences et en pourcentages d'occurrence. La présence d'une espèce différentielle dans un relevé suffit à le retenir, de sorte qu'un même relevé peut être décompté dans plusieurs groupes types.

Influence de l'exposition

L'influence de l'exposition sur le comportement de la végétation fait partie des paramètres de référence utilisés dans la gestion forestière. Le climat des versants nord se signale par des extrêmes climatiques moins prononcés, des sols plus régulièrement humides et une vitalité plus élevée des essences forestières majeures, ce qui laisse de plus grandes marges de manœuvre dans les choix sylviculturaux que sur les versants sud.

L'exemple suivant d'influence de l'exposition sur le comportement de la végétation est ciblé sur des pentes supérieures à 20%, limite depuis laquelle cette influence devient véritablement perceptible. Il illustre le comportement moyen des espèces tolérant la chaleur (thermotolérantes) et le froid (cryotolérantes) dont les courbes de répartition altitudinale se recoupent à l'étage montagnard (figure 10). A ce niveau (900–1300 m), les thermotolérantes ont un étalement altitudinal plus large entre versants sud et nord (écartement horizontal moyen des courbes su-

périeur à 150 m) que les cryotolérantes (env. 90 m). Cet exemple est typique d'un phénomène qui influence sur le terrain le diagnostic stationnel, en l'occurrence la détection d'une limite d'étage ou d'association végétale.

Différences entre la chaîne du Jura et le massif des Alpes

Plusieurs particularités de la végétation mettent en évidence des différences non anecdotiques entre les forêts de la chaîne du Jura et du massif des Alpes. C'est ainsi qu'à altitude et station égales, la forme des arbres serait plus trapue dans le Jura que dans les Alpes (Badoux, comm. orale), constat confirmé par une productivité ligneuse inférieure (Horisberger & Meylan 2009b, ce numéro). D'autre part, les rythmes phénologiques (effet de la température sur le développement des plantes) sont légèrement différents (Schreiber 1968) de même que les températures moyennes (Bouët 1985). Pour les groupes d'espèces différentielles de l'altitude, un décalage moyen vers le haut d'environ 40 à 50 m semble prévaloir dans les Alpes par rapport au Jura, un ordre de grandeur confirmant l'analyse des situations phénologiques du canton de Vaud (Schreiber 1968). Loin d'être négligeable, ce décalage signifie une différence de température moyenne supérieure à 0.3 degrés en période de végétation, expliquant une partie des différences de productivité ligneuse, ainsi que la limite plus élevée de l'aire viticole dans les Alpes que dans le Jura.

Etages climatiques de végétation

Décrits depuis longtemps par les phytogéographes (pour l'aspect historique, voir Landolt 1983), les étages de végétation reflètent l'influence de la température sur la répartition des plantes. A chaque étage de végétation correspond théoriquement un climax climatique et plusieurs climax stationnels (Duchaufour 1966). La notion de climax climatique est réservée aux situations en équilibre avec les seules conditions macroclimatiques ou, exprimé de manière plus réaliste, nettement dominées par celles-ci, alors qu'un climax est dit stationnel lorsqu'un facteur limitant (sécheresse ou humidité excessives, manque de terre fine, etc.) bloque cette évolution à un stade d'équilibre différent.

La structuration en étages de végétation a longtemps fait une unanimité de principe, mais leur délimitation et leur nomenclature varient selon le critère prioritaire adopté: essence dominante (Landolt 1983), complexe de groupements végétaux (Theu-

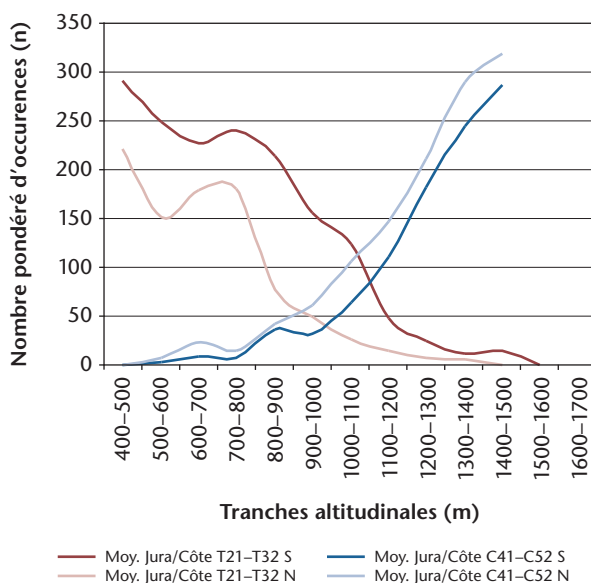


Fig. 10 Répartition altitudinale pondérée, en nombre d'occurrences (n), des groupes d'espèces différentielles de l'altitude entre versants sud et nord dans la région du Jura et de La Côte. T = groupe d'espèces tolérantes à la chaleur (thermotolérantes) C = groupe d'espèces tolérantes au froid (cryotolérantes).

¹ www.vd.ch/observatoire-des-forets (1.9.2009)

rillat 1991) ou encore structure et conditions de régénération (Frey 1995). Aujourd'hui, dans le contexte du bouleversement climatique en cours, se pose la question de la pertinence de ce système de référence ou, tout au moins, de sa relativité. Toutefois, par souci de continuité avec les travaux antérieurs, le présent dossier a maintenu autant que possible la nomenclature usuelle des étages de végétation.

Si le choix de niveaux altitudinaux de référence permet de définir des groupes d'espèces différentielles de l'altitude, la notion d'étage de végétation recouvre la réponse de ces groupes non seulement à l'altitude mais aussi à d'autres facteurs liés au climat. Les quatre étages de végétation du canton de Vaud ont donc chacun une aire de répartition principale qui est flanquée de franges dans lesquelles les conditions microclimatiques et stationnelles particulières sont décisives (figure 11).

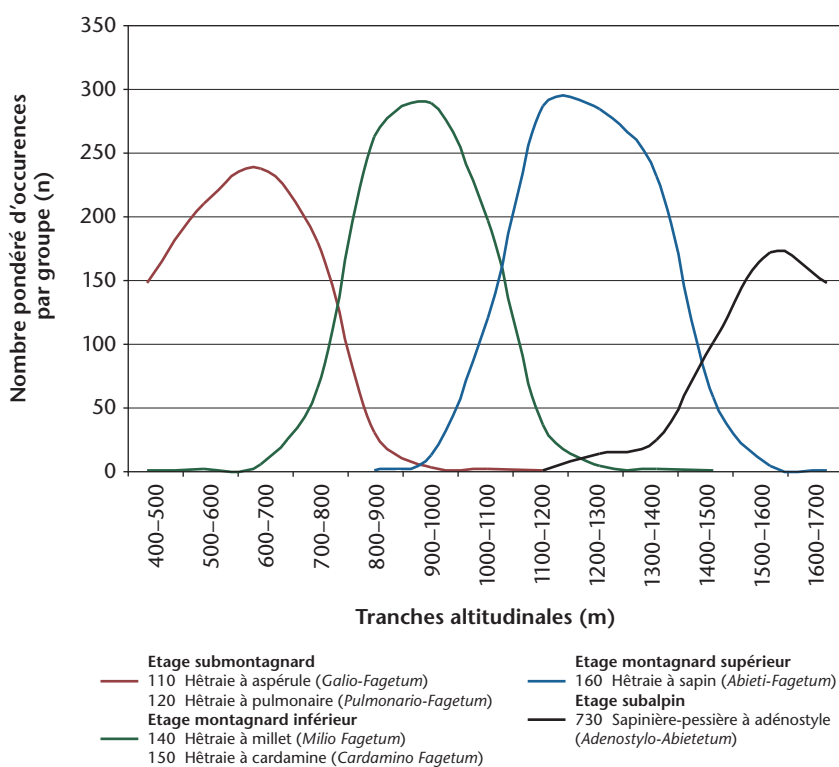


Fig. 11 Répartition altitudinale pondérée, en nombre d'occurrences (n), des associations végétales assimilées à des climax ou des complexes de climax climatiques dans le canton de Vaud.

Absence d'un étage collinéen

Selon Kissling (1983), la limite supérieure d'un étage collinéen macroclimatique se situe au-dessous des plus basses altitudes du canton, ce que confirme la présence de hêtraies submontagnardes jusqu'au bord du lac Léman, y compris dans la région de Nyon, à l'extrémité sud-ouest du canton. Par contre, il existerait des auréoles de végétation collinéenne au-dessus de la limite moyenne de l'étage dans quelques régions dont le climat est particulièrement chaud. Traditionnellement, le principal critère d'identification des enclaves d'étage collinéen par rapport à

l'étage submontagnard est la prédominance du chêne associé à une sous-strate riche en charme et contenant régulièrement le sorbier torminal (*Sorbus torminalis*), une essence qu'on ne trouve pas dans les hêtraies mésophiles. Ces critères sont encore renforcés par la richesse de la strate arborescente en tilleul à petites feuilles (*Tilia cordata*) et en merisier (*Prunus avium*). En terre vaudoise, le cœur de telles stations se situe dans la région de Ferreyres, entre 550 et 750 m d'altitude, mais dans d'évidentes conditions stationnelles liées à la superficialité des sols. Les lentilles de sols plus profonds y sont en effet occupées par des groupements submontagnards. La distinction d'un étage collinéen ne se justifie donc pas dans le canton de Vaud.

L'étage submontagnard

L'étage submontagnard, distingué pour la première fois des étages qui l'entourent par Ellenberg & Klötzli (1972), a pour climax climatique le complexe hêtraie à aspérule (*Galio-Fagetum*) et hêtraie à pulmonaire (*Pulmonario-Fagetum*). Caractérisé par la dominance du hêtre, il s'inscrit dans les altitudes comprises entre 372 m (altitude du lac Léman) et 700-900 m.

Par rapport à l'étage montagnard inférieur, la distinction de l'étage submontagnard repose sur la présence d'espèces T1 et l'absence d'espèces C4 et C52 (tableau 1), groupes dont les courbes de répartition altitudinale se croisent précisément vers 700-900 m d'altitude (figures 8 et 9). Entre 600 et 700 m, à la faveur de conditions particulières (situations d'ubac ou de ravin, sols morainiques profonds), on peut déjà trouver des enclaves d'étage montagnard inférieur, dépourvues d'espèces T1 et avec une présence significative d'espèces C4 et C52. Au-dessus de 800 m, sur des stations particulièrement ensoleillées et abritées, on peut aussi trouver des enclaves d'étage submontagnard abritant au moins une espèce du groupe T12 et dépourvues d'espèces du groupe C.

L'étage montagnard inférieur

Défini par Moor (1952), l'étage montagnard inférieur est reconnu par toutes les typologies forestières de Suisse. Son climax climatique correspond au complexe de la hêtraie à millet (*Milium-Fagetum*) et de la hêtraie à cardamine (*Cardamino-Fagetum*), deux associations caractérisées par la vitalité du trio hêtre, sapin blanc, épicéa (ce dernier surtout dans la hêtraie à millet), mais encore avec un avantage au hêtre. Dans le canton de Vaud, cet étage est cadré par les altitudes 700 m et 1200 m, une tranche d'altitude déjà moins soumise aux périodes de sécheresse que l'étage submontagnard.

C'est principalement la rencontre des espèces T2, T3 et C4 (tableau 1) qui marque l'identité de l'étage montagnard inférieur (figures 8 et 9). Par rapport à l'étage submontagnard, l'identification de



Fig. 12 Bois sur pâturage en limite supérieure des forêts au-dessus du village des Diablerets: une réalité imprégnée d'influence humaine, même dans les zones de combat où des pelouses étaient encore fauchées jusqu'au milieu du XX^e siècle.

l'étage montagnard inférieur repose également sur l'absence des espèces T1 et par rapport à l'étage montagnard supérieur, sur l'abondance des espèces T22, l'absence des espèces C51 et la rareté des espèces C52.

L'étage montagnard supérieur

L'aire principale de l'étage montagnard supérieur, dont le climax climatique est la hêtraie-sapinière (*Abieti-Fagetum*), correspond aux altitudes comprises entre 1000 m et 1500 m au maximum. Le hêtre partage ici la strate arborescente avec le sapin et l'épicéa et manifeste encore un potentiel élevé de rejeunissement. L'étage de la hêtraie-sapinière a été d'abord baptisé de diverses manières: étage montagnard moyen (Moor 1952), étage montagnard supérieur (Kuoch 1954) et étage haut-montagnard (Ellenberg & Klötzli 1972), la dénomination de Kuoch s'imposant finalement dans les typologies récentes.

C'est principalement la rencontre des espèces T32, C4 et C5 (tableau 1) qui détermine l'identité de l'étage montagnard supérieur (figures 8 et 9). Par rapport à l'étage montagnard inférieur, l'identification de l'étage supérieur repose également sur l'absence des espèces T1 et T21 et sur la rareté des espèces T22 et T31. Par rapport à l'étage subalpin, il se distingue par l'absence des espèces C61 et la rareté des espèces C62.

L'étage subalpin

Dans les Alpes où son existence est incontestée, l'étage subalpin, dont le climax climatique est la pessière-sapinière (*Adenostylo-Abietetum*), occupe une tranche altitudinale comprise entre 1350 m et la limite de la forêt (figures 12 et 13). La diminution de

la vitalité du hêtre laisse le champ libre à l'épicéa et au sapin blanc, ce dernier étant encore régulièrement présent jusqu'aux plus hautes altitudes (figures 1 et 2). L'aire naturelle du mélèze, typique de l'étage subalpin des Alpes internes, ne touche pour sa part que l'extrémité sud du canton de Vaud.

Les principaux critères d'identification de l'étage subalpin par rapport à l'étage montagnard supérieur sont l'absence des espèces du groupe T2 (tableau 1), la rareté des espèces T3 et principalement la rencontre des espèces des groupes C4, C5 et C6 (figures 7 et 8).

Cette conception de l'étage subalpin, inspirée de Landolt (1983), diverge de celle de Frey (1995) qui est adoptée par les typologies suisses récentes incluant la région alpine (Burger et al. 1996, Ott et al. 1997, Frehner et al. 2005). Pour ces auteurs, l'étage subalpin ne commence qu'à partir de 1500 m environ et il est surtout caractérisé par une structure irrégulière des peuplements, par petits groupes d'arbres («Rottenstruktur»), conséquence des conditions difficiles de régénération. Au-dessous de 1500 m, les forêts climatiques de résineux ne présentent pas cette structure discontinue; elles caractérisent un étage intermédiaire entre montagnard supérieur et subalpin, appelé haut-montagnard («hochmontan»). A cette différence de structure s'ajoute une différence d'essences dominantes: le sapin et l'épicéa sont co-dominants dans l'étage haut-montagnard alors que l'épicéa est nettement dominant dans l'étage subalpin.

A l'échelle restreinte des Alpes externes du Nord auxquelles appartiennent les Alpes vaudoises, il n'est pas pertinent de distinguer un étage haut-montagnard de l'étage subalpin, et cela pour les raisons suivantes:

- sur les portions de versants homogènes (sans affleurements rocheux ou couloirs à avalanche) et dans des conditions édaphiques «moyennes», la différence de structure censée apparaître vers 1500 m n'est pas visible: les peuplements ne perdent leur homogénéité qu'à l'approche de la limite des forêts,
- même si la part du sapin dans les peuplements diminue avec l'altitude, elle ne chute pas significativement vers 1500 m; le sapin est encore présent dans 10% des relevés entre 1600 et 1700 m, et il n'est pas rare de l'observer jusqu'en limite de forêt,
- exceptionnellement signalée au-dessous de 1300 m, la flore typiquement subalpine du groupe C6 (tableau 1) est régulièrement associée aux pessières-sapinières climatiques; même si certaines espèces de ce groupe n'apparaissent qu'au-dessus de 1500 m, cette altitude ne correspond pas à un véritable hiatus floristique.

Dans le Jura, la question de la présence d'un étage subalpin est controversée car, selon la définition ci-dessus, il est entièrement situé dans un contexte perturbé par l'influence de la gestion pas-

torale, avec une flore dominée par les espèces de pâturages et de pelouses. Les derniers lambeaux de forêt atteignent presque l'altitude maximale de la chaîne jurassienne vaudoise (La Dôle, 1677 m). Les vents du nord-est et d'ouest ne rencontrent pas d'obstacles perpendiculaires à leur direction principale, ce qui accentue la rudesse du climat estival par rapport aux altitudes comparables du massif alpin et péjore probablement le bilan hydrique nécessaire au développement de différentielles subalpines. La tranche altitudinale jurassienne supérieure à 1350 m est en effet dépourvue d'espèces différentielles de l'étage subalpin dans 94% des 103 relevés concernés de la banque de données. Cette tranche correspond à l'étage montagnard supérieur de Moor (1952), assimilé par Theurillat (1991) à un étage subalpin, de sorte que la question reste ouverte.

Perspectives

Avec la banque de données forestières systématiques gérée par un système d'information géographique entièrement informatisé, le canton de Vaud



Fig. 13 Forêts pionnières au pied du Sex Rouge (massif des Diablerets).

dispose d'une base de référence objective sur l'état de la végétation vers l'an 2000 et d'un outil de travail performant pour soutenir la réflexion sylvicole dans une période de profonds changements climatiques.

Dans un avenir proche, à part des modifications superficielles de l'humus forestier, les sols n'évolueront probablement pas de manière significative sous l'effet du réchauffement global du climat. Par contre, tous les scénarios climatiques prévoient une augmentation générale des températures maximales et un changement du régime des précipitations, avec une aggravation des stress hydriques printanier et estival.

Les impacts écologiques généraux, l'évolution de la productivité ligneuse, la modification des aires de répartition potentielle de la végétation, et son adaptation génétique sont autant de facteurs qui se manifesteront sous forme de décalages altitudinaux, d'où l'importance d'approfondir nos connaissances sur le sujet dans un pays topographiquement contrasté. En ligne de mire se profile une réorientation de la gestion forestière axée sur la détection des situations à risque pour la vitalité des peuplements forestiers, le choix des essences, des provenances et des modes de rajeunissement, ou encore l'adaptation des interventions d'éclaircie dans les peuplements, sujets repris dans le guide des stations forestières du canton de Vaud (Horisberger & Meylan 2009c, ce numéro).

La nécessité d'anticiper et d'accompagner le changement climatique, en observant notamment le déplacement altitudinal des espèces, ouvrira probablement une nouvelle réflexion en matière de gestion forestière. ■

Soumis: 11 juin 2009, accepté (avec comité de lecture): 3 août 2009

Références

- BOUËT M (1985) Climat et météorologie de la Suisse romande. Lausanne: Payot. 171 p.
- BRAUN-BLANQUET J (1964) Pflanzensoziologie. Wien: Springer. 865 p.
- BURGER T, STOCKER R, DANNER E, KAUFMANN G, LÜSCHER P (1996) Clé de cartographie des stations forestières des cantons de Berne et Fribourg: Clé de l'utilisateur, Annexe de la clé de l'utilisateur et Commentaires sur les associations forestières. Soleure, Lenzburg: COTRA Kaufmann + Partner, Burger + Stocker. 395 p.
- CLOT F, DELARZE R (2009) Typologie des groupements végétaux forestiers du canton de Vaud: rupture nécessaire d'une tradition. *J for suisse* 160: s13–s17. doi: 10.3188/szf.2009.s0013
- DUCHAUFOR P (1966) Le problème du climax et l'évolution des sols. *Oekol Plant* 1: 165–174.
- ELLENBERG H, KLÖTZLI F (1972) Waldgesellschaften und Waldstandorte der Schweiz. *Mitt Eidgenöss Anst Forstl Vers*. wes 48: 590–930.
- FREHNER M, WASSER B, SCHWITTER R (2005) Gestion durable des forêts de protection. Soins sylvicoles et contrôle des

- résultats: instructions pratiques. Berne : Office fédéral de l'environnement, L'environnement pratique. 564 p.
- FREY HU (1995)** Waldgesellschaften und Waldstandorte im St. Galler Berggebiet. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Heft 126a: 287 p.
- HORISBERGER D, MEYLAN M (2009a)** Aire et gestion des ressources en chêne du canton de Vaud: dossier d'un avenir immédiat. *J for suisse* 160: s65–s74. doi: 10.3188/szf.2009.s0065
- HORISBERGER D, MEYLAN M (2009b)** Productivité et exploitabilité des forêts du canton de Vaud: vers plus de réalisme. *J for suisse* 160: s54–s64. doi: 10.3188/szf.2009.s0054
- HORISBERGER D, MEYLAN M (2009c)** Le guide des stations forestières du canton de Vaud: synthèse pour les praticiens. *J for suisse* 160: s43–s53. doi: 10.3188/szf.2009.s0043
- KISSLING P (1983)** Les chênaies du Jura central suisse. *Mémoires de l'institut fédéral de recherches forestières* 59: 215–436.
- KUOCH R (1954)** Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. *Mitt Eidgenöss Anst Forstl Vers.wesen* 30: 133–260.
- LANDOLT E (1977)** Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Zürich: Veröffentlichungen des Geobotanischen Institutes der ETH, Stiftung Rübel, Heft 64. 208 p.
- LANDOLT E (1983)** Probleme der Höhenstufen in den Alpen. *Bot Helv* 93: 255–268.
- MOOR M (1952)** Die Fagion-Gesellschaften im Schweizer Jura. *Beitr geobot Landesaufn Schweiz*, Heft 31. 201 p.
- OTTE, FREHNER M, FREY H, LÜSCHER P (1997)** Gebirgsnadelwälder. Ein praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung. Bern: Haupt. 287 p.
- SCHREIBER KF (1968)** Les conditions thermiques du canton de Vaud et leur graduation. *Cahiers de l'aménagement régional* 5, Lausanne: Office cantonal vaudois de l'urbanisme. 31 p.
- THEURILLAT JP (1991)** Les étages de végétation dans les Alpes centrales occidentales. *Saussurea* 22: 103–147.

Répartition altitudinale de la végétation forestière du canton de Vaud: affinage des connaissances

La notion d'étage de végétation est étudiée à l'aide d'espèces différentielles de l'altitude, afin notamment de mieux connaître la réponse des végétaux aux différences climatiques entre versants sud et nord, ou entre le Jura et les Alpes, et de fournir des pistes d'explication aux variations de productivité ligneuse, le tout sur fond de réchauffement climatique dont les forêts commencent à subir les impacts. Testée par répétitions d'analyses, la structuration altitudinale proposée exprime souvent ce que l'observation a appris, mais elle remet aussi en question des acquis basés sur des observations insuffisamment validées par des inventaires systématiques. Cette démarche vise à fournir aux gestionnaires forestiers des références de terrain statistiquement étayées tout en répondant également aux attentes des spécialistes actifs dans la recherche appliquée.

Höhenverteilung der Waldvegetation im Kanton Waadt: Vervollständigung der Kenntnisse

Die Einteilung der Vegetationsstufen wird anhand von Höhen-differenzialarten untersucht, um insbesondere die Antwort der Vegetation auf die klimatischen Unterschiede zwischen Nord- und Südhang oder Jura und Alpen besser zu kennen und um – unter Berücksichtigung der Klimaerwärmung, deren Auswirkungen die Wälder zu spüren beginnen – Erklärungen hinsichtlich Produktivitätsänderungen zu finden. Die durch wiederholte Analysen vorgeschlagene Strukturierung der Vegetationshöhenstufen entspricht häufig den Erfahrungen; sie stellt aber auch Erkenntnisse infrage, die aufgrund von ungenügend durch systematische Inventuren validierte Beobachtungen gemacht wurden. Diese Vorgehensweise zielt darauf, den Waldbewirtschaftern Referenzobjekte im Gelände zu geben, die statistisch abgestützt sind und welche den Bedürfnissen der in der angewandten Forschung tätigen Spezialisten genügen.