

## Biogéographie et écologie comparées du Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans les Alpes françaises du sud

Luc Garraud \*, Philippe Lebreton \*\* et Jean-Michel Genis \*

\* Conservatoire Botanique National Alpin. Domaine de Charance, (F) 05000 Gap - l.garraud@cbn-alpin.org ; jm.genis@cbn-alpin.org

\*\* Membre de la Commission régionale de la Forêt et des Produits forestiers (Rhône-Alpes)

Résumé.— Longtemps méconnu dans notre pays, le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) a récemment fait l'objet d'inventaires de terrain ayant enrichi nos connaissances. A partir de plusieurs milliers de relevés documentés dans la base de données du CNBA (Conservatoire national botanique alpin de Gap-Charance), une analyse biogéographique et écologique de ce Genévrier et de trois essences *pro parte* syntopiques (Genévrier de Phénicie, Chêne vert, Chêne pubescent) a été conduite dans tout le massif alpestre concerné. Les 590 citations disponibles pour le Thurifère ont amené à la définition de 49 «secteurs» dont la somme des surfaces couvre 8 600 ha. Une autre représentation semi-quantitative est fournie par division de l'aire globale en 479 carrés élémentaires de 10 x 10 km. Pour les mêmes essences, la prise en compte des deux paramètres physiques «cote» et «versant» a permis d'estimer deux constituants majeurs des niches phyto-écologiques, température et lumière. Le Genévrier thurifère est la plus alticole et la plus cryophile des essences considérées ; plus continental, il s'oppose en cela au Chêne vert, plus méditerranéen. Plus «centrés», le Genévrier de Phénicie et le Chêne pubescent sont à cet égard assez proches l'un de l'autre. Les relations du Thurifère avec les autres essences s'inscrivent également dans le concept d'étages (bioclimatiques) de végétation, Ozenda *sensu*. Pour l'essentiel, le Chêne vert et le Genévrier de Phénicie s'inscrivent dans l'étage supra-méditerranéen, avec des moyennes thermiques annuelles corrigées allant de 10 à 12°C. Plus amples, le Chêne pubescent, plus encore le Buis sempervirent et le Genévrier thurifère, débordent sur l'étage mont-méditerranéen ; les moyennes thermiques annuelles sont plus faibles, couvrant de 8 à 10°C. Contrairement au Maroc, où le Genévrier thurifère, soumis à une pression anthropique soutenue, est en forte régression, l'espèce est en voie de reconquête dans une France méditerranéenne montagnaise où la déprise rurale est forte et générale ; les enjeux sont donc ici plutôt d'ordre patrimonial. La vigoureuse régénération naturelle de cette essence en fait un candidat de premier rang pour répondre aux défis du réchauffement climatique.

Mots-clés.— Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.), biogéographie, écologie, Alpes du sud.

### Comparative biogeography and ecology of the Incense Juniper in the French southern Alps

Keywords.— Incense Juniper (*Juniperus thurifera* L.), biogeography, ecology, Southern Alps.

### PRÉSENTATION ET PROBLÉMATIQUE

Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) – l'un des six représentants du genre dans notre flore – est longtemps resté méconnu des botanistes et des forestiers français. Ainsi la *Flore de France* de COSTE, au tout début du siècle dernier, le présente-elle comme un « arbuste dressé de 2-5 m (peuplant) les rochers calcaires des montagnes du Dauphiné : Isère, Hautes-Alpes ». La station de Saint-Crépin (réserve de l'École nationale du génie rural, des eaux et des forêts) a été longtemps considérée comme abritant le seul peuplement arboré de cette espèce digne de ce nom dans notre pays (GUINIER, 1931).

---

Conférence présentée le samedi 10 novembre 2007 devant la section de botanique.

Manuscrit soumis le 15 octobre 2008 ; accepté pour publication, après révision, le 25 février 2009.

En fait, le Thurifère est un (petit) arbre de 5 à 12 mètres de hauteur, localement présent dans la plupart des montagnes de Méditerranée occidentale : Alpes du sud et du centre, Corse, Pyrénées, est et centre de l'Espagne, Maroc et Algérie. Depuis peu, l'intérêt que lui portent les naturalistes et les scientifiques a fait de lui un arbre de mieux en mieux connu (voir entre autres ARCHILOQUE et BOREL, 1965 ; OZENDA, 1966 ; BARBÉRO et QUÉZEL, 1986 ; CHOLER, 1993). Dans les Alpes du sud, c'est une espèce relictive, témoin d'une période climatique plus froide et plus sèche, de type continental. Le Thurifère s'est maintenu sur le front glaciaire avant de recoloniser les espaces accessibles à partir des vallées. C'est un arbre de montagne, aimant la lumière tout en supportant les basses températures et la sécheresse. Le nom latin de l'espèce (littéralement, « porte-encens ») provient de son odeur caractéristique.

Considéré d'un double point de vue biométrique (dimension des galbules et nombre de graines) et biochimique (proanthocyanidines du feuillage), le Genévrier thurifère, *Juniperus thurifera* L., connaît deux sous-espèces, *thurifera* (en Europe) et *africana* (au Maghreb). La première est constituée de deux (voire trois) sous-ensembles populationnels, corse et continental, distinguables par l'importance d'un polyphénol foliaire, la prodelphinidine (GAUQUELIN *et al.*, 1988). Contrairement à ce que pourraient a priori laisser entendre l'importance et la situation éco-géographique des populations marocaines du Thurifère, elles ne représentent sans doute pas la souche de l'espèce (dont l'aire initiale était moins disjointe qu'aujourd'hui), en raison du nombre plus faible des graines de leurs galbules et d'une moindre teneur en prodelphinidine, caractères évolutifs considérés comme régressifs dans le contexte. A l'autre extrémité du bassin méditerranéen (Grèce, Turquie, etc.), une analyse biosystématique approfondie (biométrique, biochimique, phytoécologique) du Genévrier élevé (*Juniperus excelsa* Bieb.) a conduit à considérer cette autre espèce comme un taxon pour le moins vicariant du Genévrier thurifère (BARBÉRO *et al.*, 1994).

Décrit dès 1753 d'Espagne par Linné, le Genévrier thurifère a été déterminé tardivement par les botanistes français. Dominique Villars (1745-1814) est le premier à l'observer dans les Alpes, le nommant « *Sabina arborescens* » après une herborisation à Mont-Dauphin (Hautes-Alpes). Le Thurifère reste cependant quasi méconnu de la science pendant plus d'un siècle et ce n'est qu'en 1897 que le forestier-botaniste DE COINCY rattache les plantes de France à celles d'Espagne. Depuis une cinquantaine d'années sa répartition géographique est mieux connue et les données récoltées ont permis de mieux cerner les menaces qui pèsent sur cet arbre. La problématique de son maintien et de sa préservation est différente du nord au sud de son aire. Au nord, c'est son intérêt écologique et biogéographique qui est mis en avant ; il y est peu menacé et dynamique, en pleine reconquête de l'espace du fait de la déprise agricole, accompagnant des essences médio-européennes plus communes, aux usages multiples, comme le hêtre, le sapin, le mélèze ou le pin sylvestre. Rare dans les Alpes du sud, le Genévrier thurifère n'y est plus exploité actuellement, où il fut longtemps un arbre apprécié, son bois réputé imputrescible ayant été utilisé à divers usages agricoles ou domestiques (piquets de vigne, petit mobilier, charpentes, ...). Bien que son usage par les montagnards ait été plutôt confidentiel, de multiples traces en témoignent aujourd'hui encore dans le paysage et l'habitat (toponymes, usages traditionnels divers).

En l'état actuel des choses, l'intérêt de l'espèce est donc partout en France celui de sa préservation. Ses peuplements ont été désignés par Natura 2000 comme « communautaires », ce qui engage donc notre pays au niveau international, d'autant que le protocole « Forêt de montagne » de la Convention alpine a été définitivement adopté par la France en janvier 2006. L'intérêt porté plus au sud de son aire – notamment au Maroc – est bien différent, où ses usages multiples et persistants rendent ses conditions de maintien très aléatoires ; son aire de répartition potentielle et historique y témoigne d'une très grande régression. C'est l'unique essence arborée utilisable par les populations de montagne, pour qui tout tourne autour de cet arbre (bois de chauffage, usages médicinaux, fourrage) : c'est une ressource vitale. En Espagne en revanche, où les populations sont importantes, une sylviculture du Thurifère est à l'honneur. Ainsi, d'un pays à l'autre, l'intérêt porté à cette essence ne relève pas des mêmes enjeux et ne rencontre pas les mêmes défis.

## MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Inventaires biogéographiques

Le domaine d'étude du Conservatoire botanique national alpin (CBNA) de Gap-Charance porte sur 7 départements, dont 5 concernés par le Thurifère qui sont du sud au nord : Alpes-de-Haute-Provence, Hautes-Alpes, Drôme, Isère, Savoie. Pour l'essentiel, la zone ici étudiée s'inscrit dans un rectangle de 210 km en latitude et de 180 km en longitude, centré sur Saint-Etienne-en-Dévoluy (44° 41' N / 05° 56' E), aux confins des trois départements des Hautes-Alpes, de la Drôme et de l'Isère. La division en mailles de 10 x 10 km fournit 479 carrés élémentaires, soit une surface totale de l'ordre de 45 000 km<sup>2</sup>. Avec près de 1 400 points d'observation sur les Alpes obtenus depuis 220 ans, la répartition du Genévrier thurifère est de mieux en mieux connue ; l'espèce est présente dans 187 communes de 6 départements : Isère, Drôme et Savoie, en région Rhône-Alpes ; Hautes-Alpes, Alpes-de-Haute-Provence et Alpes-Maritimes, en région Provence-Alpes-Côte d'Azur. Tous départements confondus, la base de données du CBNA est riche de 28 000 citations relatives aux quatre taxons ici étudiés ; après élimination des cas incomplètement renseignés (localisation imprécise, cote ou versant mal documentés) subsistent 12 794 citations réparties comme suit : Genévrier thurifère, 590 (4,6 %), Genévrier de Phénicie (ou Genévrier rouge, *Juniperus phoenicea* L.), 640 (5,0 %), Chêne vert (*Quercus ilex* L.), 2 050 (16,0 %), Chêne pubescent (ou Chêne blanc, *Quercus pubescens* Willd.), 9 514 (74,4 %) ; le Buis sempervirent (*Buxus sempervirens* L.), avec 7 063 citations, pourra être considéré. Les deux Genévriers sont donc faiblement présents, le Chêne vert moyennement, le Chêne pubescent et le Buis fortement. Hors Rhône-Alpes, un seul autre département alpestre abrite le Thurifère : les Alpes-Maritimes (moins de 20 citations à l'heure actuelle), qui relèvent du Conservatoire botanique national méditerranéen de Porquerolles ; les données de ce département proviennent de BOREL et POLIDORI (1983 ; 1986). L'espèce a été également signalée de l'autre côté de la frontière, dans les Alpes maritimes italiennes (BARBÉRO *et al.*, 1988). Pour les autres espèces étudiées, les données relatives aux trois départements côtiers (Alpes-Maritimes, Var, Bouches-du-Rhône) et au Vaucluse font ici défaut.

En toute rigueur, les nombres de citations ne devraient pas être utilisés tels quels, car susceptibles de deux biais d'échantillonnage : une inégale pression des relevés botaniques, une inégale représentation sur le terrain des paramètres mésologiques « cote » et « versants ». En pratique, la carte des richesses spécifiques (nombre d'espèces végétales recensées par carré, par exemple, qui reflète la pression d'observation) ne présente pas d'écarts bien marqués, du moins pour les départements considérés ; de plus, les profils des histogrammes altimétriques ont une régularité préjugant favorablement d'une bonne représentativité des mêmes relevés, cas particuliers discutés à la suite (Genévrier thurifère ou Chêne vert). En fin de compte, la présente approche ne paraît pouvoir être entachée que d'erreurs de second ordre, dans l'attente d'inventaires plus fournis et dont la transcription se ferait par valeurs fréquentielles et non absolues, rapportées à la propre distribution des facteurs de milieux (tranches altitudinales, versants) ou des relevés botaniques (rapport du nombre de relevés de chaque espèce au nombre total de relevés, toutes espèces confondues). En outre, la comparaison des espèces entre elles relevant ici d'un même protocole, même éventuellement biaisé, elle échappe plus encore aux risques de distorsion évoqués.

L'aire de répartition du Thurifère englobe un ensemble de 49 « secteurs » géographiques distincts, circonscrits par massifs ou bassins versants (tabl. I). Notre méthode de représentation consiste à agréger les points d'observations entre eux afin de définir ces secteurs et d'évaluer leur surface. Chaque secteur correspond ainsi à un ensemble de points connectés dans le paysage. Toutefois, ces ensembles peuvent être hétérogènes tant par le nombre d'arbres que par la densité ou la structure des peuplements, leur physionomie dépendant de multiples facteurs structurants, naturels ou anthropiques. Ainsi représentée (fig. 1), l'aire du Genévrier thurifère dans les Alpes du sud s'étend sur 8 600 ha environ (COUSSY, 2008). Une représentation cartographique par carrés de 10 x 10 km (100 km<sup>2</sup>) est également fournie pour les espèces étudiées (fig. 2abcd), avec 4 niveaux de fréquence : pas d'observation (en blanc), de 1 à 10 citations (en gris clair), de 11 à 49 (en gris moyen), 50 et plus (en gris foncé). Une enveloppe générale est proposée pour le Genévrier thurifère, utilisable à plus petite échelle (atlas régionaux, nationaux ou internationaux).

## 2. Caractères écologiques

Au premier ordre, la niche écologique d'une espèce végétale peut être définie par quatre facteurs physiques, le premier relatif au sol, les autres au climat (température, lumière, précipitations). Sauf pour quelques stations, la base de données floristiques du CBNA ignore précisément ces facteurs, mais elle dispose de deux paramètres permettant leur estimation indirecte : l'altitude, le versant. Le premier régit la **température** moyenne (conformément au gradient thermique linéaire universel, 0,54°C / hectomètre) et les **précipitations** (croissantes, du moins jusqu'à 1 500 mètres environ, et selon les conditions géomorphologiques locales) ; le second concerne l'**insolation**, dont le niveau intervient également sur la température. Quant au substrat, il est ici majoritairement calcaire (importance des Préalpes), caractère auquel seul le Chêne pubescent semble vraiment sensible parmi les quatre espèces étudiées (il s'agit d'ailleurs souvent là de calciphilie thermique plus que vraiment édaphique).

En ce qui concerne la répartition altitudinale des espèces, il convient de distinguer valeurs moyenne et modale de la distribution, assimilée dans un premier temps à une courbe en cloche, plus ou moins déformable par asymétrie. Dans une représentation où les cotes figurent en abscisses et les fréquences en ordonnées, les notations sont alors également réparties de part et d'autre de l'abscisse moyenne, ce qui permet d'apprécier la sensibilité de l'espèce au paramètre, assortie d'un écart-type rendant compte de son amplitude. Pour le mode, il s'agit de la cote à laquelle la présence de l'espèce est la plus importante (maximum de la courbe) ; ici, il s'agit de la tranche hectométrique présentant l'occurrence maximale de l'espèce. Dans une distribution symétrique, les deux valeurs moyenne et modale sont évidemment confondues ; la première présente un intérêt écophysiological tandis que la seconde traduit mieux l'image paysagère des peuplements considérés au long d'un gradient altitudinal.

L'amplitude altitudinale – donc thermique – de chaque espèce peut être appréciée de différentes façons. On peut tout d'abord, à partir de la cote moyenne, considérer l'écart-type de la distribution, assimilée à une courbe de Gauss. La valeur en est relativement faible chez le Chêne vert : 207 mètres, plus élevée chez le Buis : 346 mètres, valeurs auxquelles il conviendrait d'ajouter une cinquantaine de mètres, compte tenu du déficit des basses cotes dans notre périmètre d'étude. Cette remarque ne concerne cependant pas le Genévrier thurifère, absent en dessous de 200 mètres dans notre échantillonnage, qui rassemble l'essentiel de sa présence alpestre. On pourrait prendre en considération les valeurs individuelles extrêmes, vers le bas et vers le haut, et calculer leur différence, par exemple 1 215 mètres pour le Genévrier de Phénicie (extrêmes 85 m et 1 300 m), 1 730 mètres pour le Genévrier thurifère (extrêmes 220 et 1 950 m). Mais ces cotes individuelles extrêmes de la distribution, soumises aux aléas de relevés, ne constituent au mieux que des records plus ou moins anecdotiques. Il est donc préférable de délimiter la zone englobant 90 % des observations, en excluant 5 % de celles-ci aux deux extrémités de la distribution ; l'amplitude vaut alors 700 mètres (extrêmes 100 et 800 m) pour le Genévrier de Phénicie contre 1 000 mètres (extrêmes 400 et 1 400 m) pour le Thurifère. On pourrait enfin estimer l'amplitude altitudinale d'une espèce à partir de son histogramme en mesurant la largeur de la courbe enveloppe à mi-hauteur modale : égale à 400 mètres pour le Chêne vert, elle atteint pas moins de 850 mètres chez le Chêne pubescent. Ces valeurs altimétriques peuvent être converties en « fourchettes thermiques », comme ci-dessus évoqué, à partir de l'amplitude altimétrique à 90 % ; égale à 4,0°C pour le Genévrier de Phénicie, elle vaut 5,5°C chez le Thurifère. Dans la mesure où « l'épaisseur » d'un étage de végétation (voir ci-dessous) est estimée à 700 mètres dans le contexte, soit 3,8°C, on voit que la première espèce couvre un étage, alors que la seconde s'inscrit dans un étage et demi, dont la nature reste à préciser.

En ce qui concerne l'orientation des stations, on utilise un **indice d'adret** (complémentairement, d'ubac), rapport exprimé en % de la somme des observations faites en adret, A (versants S, SE et SW) à la somme des observations faites en adret et en ubac, U (versants N, NE et SW) ; les versants E et W, ainsi que les situations « à plat » sont exclues du calcul, conduit selon la formule :  $I \text{ (adret) } \% = A / (A + U)$ . Ainsi, lorsqu'aucune observation n'a été faite en adret, l'indice est nul ; il vaut 100 % lorsqu'aucune citation d'ubac n'est disponible. Cet indice permet le cas échéant de corriger la température moyenne d'une station, calculée à partir de l'altitude à une

latitude considérée, puisqu'un écart de +/- 2°C est reconnu entre les faces nord et sud d'un même massif. Pour la latitude, la dérive thermique est comparable à celle relevée en altitude ; un déplacement de 100 km vers le nord correspond sensiblement au même refroidissement (un demi-degré Celsius) qu'une dénivellation de 100 mètres vers le haut. De telles considérations seront utiles pour préciser l'étagement des espèces étudiées ainsi que leurs réactivités potentielles dans un contexte de réchauffement climatique.

## RÉSULTATS BIOGÉOGRAPHIQUES ET ÉCOLOGIQUES

### 1. Résultats d'ordre biogéographique

Dans les Alpes françaises du sud-est, le Genévrier thurifère occupe un espace morcelé et discontinu ; les 590 citations ici utilisées ont amené à la définition de 49 secteurs (cf. fig. 1 et tabl. I), dont la somme des surfaces couvre 8 600 ha, soit environ 2 pour mille du périmètre étudié. L'enveloppe plus générale fournie à partir des carrés de 100 km<sup>2</sup> où l'espèce a été notée au moins une fois (cf. fig. 2a) occupe une surface totale – ou « aire potentielle » – de l'ordre de 12 000 km<sup>2</sup>, le quart environ de l'aire globale étudiée. Deux remarques sont à faire : d'une part, on notera que la limite nord-ouest / sud-est de cette enveloppe correspond sensiblement au front des dernières glaciations ; d'autre part, contrairement au cortège des autres espèces méridionales, le Thurifère ne franchit pas vers l'ouest le couloir rhodanien, dont il est même loin de s'approcher (secteur 12 : Barry, Diois, Drôme). De l'autre côté du fleuve sont au contraire présents, jusqu'en moyenne Ardèche, non seulement le Genévrier de Phénicie ou le Chêne vert, mais le Genévrier oxycèdre et le Pin d'Alep, tous plus « méditerranéens » que lui.

Là où il est présent, le Thurifère est en contact constant avec le Chêne pubescent avec lequel il partage de nombreuses affinités écologiques, mais sans véritable concurrence spatiale. Au sein des chênaies blanches, ce Genévrier se faufile dans les lieux les plus secs et arides des peuplements ; en revanche, lorsque les chênaies sont converties en plantations de Pin noir d'Autriche, la concurrence (photique) est réelle, au détriment du Thurifère. Inversement, les deux espèces congénériques ici étudiées – Genévrier thurifère et Genévrier de Phénicie – sont plutôt exclusives l'une de l'autre, avec des aires bien différentes ne présentant que quelques points de contact, la première plus continentale.

### 2. Résultats d'ordre écologique

Les divers paramètres obtenus sont fournis pour les quatre espèces auxquelles est adjoint le Buis sempervirent (cf. tabl. II) ; les profils altimétriques sont fournis par les figures 3abcd.

2.1. Le **Genévrier thurifère** présente une distribution altitudinale quelque peu décentrée vers les basses cotes, avec une cote moyenne élevée, égale à 963 mètres (écart-type 298 m), inférieure de 90 mètres à la cote modale (1 050 m). Le profil de la courbe est très régulier vers le haut, mais marque un creux significatif dans la tranche hectométrique 500-600 mètres, attribuée au déficit physiographique du bassin de Grenoble. L'amplitude altitudinale à 90 % est forte (de 400 à 1 400 m), tout comme la largeur à mi-hauteur

modale (600 m). Avec 387 citations en adret contre 58 seulement en ubac, d'où un indice d'adret de 87 %, le Thurifère est une essence éminemment photophile. Appréciée à partir de la température moyenne annuelle de 8,3°C à 900 mètres dans la zone géographique considérée (période 1950-1990), la valeur moyenne attachée au Génévrier thurifère est estimée à + **8-9°C** (8,7°C après correction de -0,34°C pour l'altitude et de +0,74°C pour l'orientation).

2.2. Le **Génévrier de Phénicie** est moins alticole que son congénère, avec une distribution très décentrée vers le haut : cote moyenne 624 (247) mètres, cote modale 450 mètres ; il y a déficit aux basses cotes, faiblement représentées sur le territoire considéré, mais le profil de décroissance au-delà de 500 mètres est bien documenté. L'amplitude est relativement faible (730 m à 90 % ; largeur à mi-hauteur modale 270 m seulement), avec 27 % des relevés dans la tranche 400-500 mètres. Avec 370 citations en adret contre 88 en ubac, le Génévrier rouge est un peu moins photophile que le Thurifère, son indice d'adret valant 81 %. Calculée comme ci-dessus, la moyenne annuelle thermique vaut + **10-11°C** (10,4°C après correction altitudinale + 1,5°C et correction de versants + 0,6°C).

2.3. Le **Chêne pubescent**, à l'égal du Génévrier thurifère et du Buis, présente une grande amplitude altitudinale, avec 90 % des citations comprises entre 200 et 1 200 mètres (amplitude à mi-hauteur modale 850 m) et 12 % seulement des mentions au maximum modal hectométrique (500-600 m ; cote moyenne 681 +/- 310 m). Tirée vers le haut, la courbe enveloppe est quasi superposable à celle du Buis (non représentée ici). Un indice d'adret égal à 83 % (3 628 et 1 571 citations) fait du Chêne blanc une essence presque aussi photophile que le Thurifère. La moyenne annuelle thermique est égale à + **9,5-10,5°C** (10,2°C ; + 1,2°C ; + 0,7°C).

2.4. Le **Chêne vert** est aussi différent du Chêne pubescent que le Génévrier de Phénicie l'est du Génévrier thurifère, comme en témoignent ses cotes moyenne (442 +/- 207 m), modale (450 m) et maximale (800 m), les plus faibles des espèces étudiées, et son amplitude altitudinale (700 m à 90 %, 400 m à mi-hauteur modale). La courbe moyenne est relativement symétrique, avec néanmoins un léger supplément aux basses cotes, pourtant sous-représentées dans l'échantillon. L'indice d'adret (711 et 386 citations) est faible : 65 %, même s'il reste supérieur à 50 % ; seul celui du Buis (60 %) lui est inférieur. La moyenne thermique annuelle est la plus forte de celles ici relevées : + **10,5-11,5°C** (11,1°C ; + 2,5°C ; + 0,3°C). Pour le Buis : + **9-10°C** (9,3°C ; + 0,8°C ; + 0,2°C).

## DISCUSSION DES RÉSULTATS

### 1. Comparaisons interspécifiques

Les quatre espèces peuvent être comparées deux à deux, par affinités systématiques ou écologiques. Dans le genre *Juniperus*, les deux espèces sont distinctes pour l'altitude (différence de cote moyenne 340 m), moins pour les versants (différence d'indices d'adret 6 %). Les courbes altitudinales se recoupent entre 400 et 1 000 mètres pour l'essentiel, avec un indice de recouvrement égal à 54 % (calculé selon la formule

$J\% = 2a / (b + c)$ , où a représente les effectifs en commun, b et c ceux propres à chaque espèce). La différence entre les températures moyennes annuelles, soit 2°C, est importante et significative, équivalant – toutes choses égales par ailleurs – à une dénivellation de quelque 400 mètres.

En ce qui concerne les deux Chênes, la plus forte distinction concerne l'orientation, avec des indices d'adrets distants de 18 points, mais les cotes diffèrent également, avec 240 mètres (cote moyenne) et 300 mètres (à mi-hauteur modale) de plus pour le Chêne pubescent. Du coup, la différence thermique annuelle est un peu plus faible (+ 1,5°C) que pour le couple *Juniperus*. Entre les deux espèces, la courbe du Chêne vert, plus « alti-sténoque », est presque entièrement comprise dans la partie aval du Chêne pubescent, dont près de la moitié des citations sont exemptes de Chêne vert, surtout à partir de 800 mètres.

D'un point de vue méso-écologique, deux couples *Quercus / Juniperus* peuvent être reconnus : Chêne vert et Genévrier de Phénicie, Chêne pubescent et Genévrier thurifère ; le Buis se rattache plutôt à la seconde. Les deux premières espèces ont en commun des cotes et des amplitudes altitudinales faibles : 442 et 624 mètres pour la moyenne, 700 et 730 mètres pour l'amplitude à 90 % des citations ; en revanche, bien que d'adret, Chêne vert et Genévrier rouge sont relativement bien séparés par l'orientation, avec des indices respectifs de 65 et 81 %, mais leurs températures moyennes annuelles (10,5-11,5 et 10-11°C) sont proches. En ce qui concerne la seconde paire – Chêne blanc et Genévrier thurifère –, les deux espèces ont en commun des cotes et des amplitudes altitudinales plus élevées – et séparées – que précédemment : 681 et 963 mètres pour la moyenne (mais 700 et 730 mètres pour l'amplitude à 90 %). Quant aux indices d'adret, élevés (83 et 87 %), ils ne diffèrent pas significativement. Néanmoins, les températures moyennes annuelles sont plus distinctes (9,5-10,5 et 8-9°C respectivement) que dans la paire précédente.

Un diagramme portant en ordonnées la cote moyenne et en abscisses l'indice d'adret laisse apparaître une organisation bi-polaire des 5 espèces, avec un pôle « froid », lié à l'altitude, et un pôle « lumineux », lié aux versants sud (fig. 4). En fin de compte, le Thurifère est la plus alticole, la plus photophile et la plus cryophile de l'ensemble des espèces ici analysées, l'inverse pour le Chêne vert, moins alticole et photophile, et plus thermophile ; la première espèce symbolise donc bien la végétation ligneuse des montagnes du Maghreb, conformément à l'adage attribué à Lyautey : « Le Maroc est un pays ensoleillé, où il fait froid » ...

## 2. Etagement bioclimatique

Ainsi, les espèces étudiées s'étagent-elles, altimétriquement et thermiquement parlant, avec des amplitudes allant de 700 mètres (Chêne vert, etc.) à 1 000 mètres (Genévrier thurifère), et de 3,8°C (Chêne vert) à 6,0°C (Buis sempervirent). Mais, au-delà des constats autécologiques, l'observation des communautés ligneuses selon un gradient altitudinal a classiquement permis de dégager la notion d'étagement de la végétation (et non plus seulement des espèces) et, consécutivement, celle d'étage (altitudinal et / ou bioclimatique) de végétation, tranches altitudinales physionomiquement et floristiquement homogènes, d'épaisseur égale à 600-700 mètres sous nos latitudes (3,5 à 4 °C en équivalence thermique). Les contributions françaises au thème de l'étagement

végétal ont été nombreuses et fournies mais une interrogation résulte de la notion même d'étage, fondamentalement altitudinal pour des auteurs comme Gaussen ou Ozenda, de nature « bio-climatique » pour Emberger, voire pour Quézel. Une homologation des deux notions semble d'ailleurs exclue par principe, compte tenu des concepts mêmes ayant présidé à leur élaboration : strictement altitudinal, donc thermique dans le premier cas, pluvio-thermique (avec prise en compte des amplitudes thermiques) dans le second (dans le contexte, voir Taleb, *in* GAUQUELIN *et al.*, 2000 : 62-66 ; Ouhammou *et al.*, *ibidem* : 67-73 ; Alifriqui, *ibidem* : 74-81). On se référera ici au traité publié par OZENDA en 2002 (plus précisément les pages 135 à 142, avec le tableau p. 136 et la figure p. 137), ainsi qu'à l'article synthétique de ACHHAL *et al.* (1980).

En ce qui concerne les domaines méditerranéen et circum- (ou péri-) méditerranéen, on distingue de bas en haut (fig. 5), au nord de la Méditerranée : l'étage per-méditerranéen (synonyme : thermo-méditerranéen), réduit en France à une frange littorale plus ou moins discontinue, l'étage méso-méditerranéen (synonyme : médio-méditerranéen), limité vers le haut par la cote 300 mètres à la latitude des Alpes-de-Haute-Provence, l'étage supra-méditerranéen, de 300 à 900 mètres (équivalent de l'étage collinéen du domaine médio-européen), l'étage monti-méditerranéen, de 900 à 1 700 mètres (ou méditerranéen montagnard), à son tour surmonté par l'étage alti-méditerranéen inférieur, homologue de l'étage subalpin des Alpes centrales et septentrionales. C'est à ce niveau, dans les Alpes méridionales françaises qui nous concernent, que se fait la transition entre les deux grands domaines bioclimatiques méditerranéen et médio-européen.

De ce point de vue, nous pouvons donc partager les 4 (5) espèces étudiées en deux sous-ensembles (fig. 6) : Genévrier de Phénicie (cote moyenne 620 m) et Chêne vert (440 m) d'une part, Genévrier thurifère (960 m), Chêne pubescent (680 m) et Buis sempervirent (750 m) d'autre part, les premiers couvrant 700 mètres, soit un étage, les seconds 1 000 mètres, soit 1,5 étage de végétation. Le Chêne vert (100-800 m), espèce de plus faible cote – la plus méditerranéenne au sens écologique du terme – se partage entre les étages médio- et supra-méditerranéen, surtout dans le second ; décalé vers le haut, le Genévrier rouge (320-1 050 m) est presque entièrement inclus dans le supra-méditerranéen. Dans le second groupe, le Chêne pubescent (200-1 200 m), comme le Buis (250-1 350 m), occupe la totalité du supra-méditerranéen (mais plus largement que le Genévrier de Phénicie) et pénètre significativement dans le monti-méditerranéen. Quant au Thurifère, c'est donc bien la plus « haute » des espèces, démarrant plus haut (400 m) que le Genévrier de Phénicie dans le supra-méditerranéen et dépassant le Buis dans le monti-méditerranéen (1 400 m) ; quelques individus atteignent 1 800 mètres, cote à partir de laquelle s'amorce ici non pas l'étage alti-méditerranéen, comme au Maroc, mais le subalpin inférieur, comme dans la partie médio-européenne du massif alpestre.

## CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Les résultats ici obtenus confirment bien l'image générale du Genévrier thurifère : espèce alticole photophile, image définie à partir du Maghreb dès le milieu du siècle dernier (EMBERGER, 1939), tout en la précisant d'un point de vue quantitatif mésologique, notamment pour les préférendums thermique et photique. Ils confirment également, s'il en était besoin, que cette essence subvestigiale au Maghreb n'est en rien marquée de « dégénérescence », manifestant au contraire un sympathique dynamisme lorsque l'homme relâche sa pression destructrice. En ce qui concerne son statut altitudinal, il est normal de constater dans les Alpes une cote moyenne moindre qu'au Maroc, compte tenu des latitudes respectives, 45° et 33° N, équivalant à quelque 1 300 mètres de dénivellation, valeur effectivement constatée sur le terrain, au moins pour la limite supérieure moyenne des peuplements : 1 800 mètres en France, 3 000 mètres au Maroc dans le Haut-Atlas ; il en est de même de l'amplitude, égale à 1 000 mètres en France, 1 100 mètres dans le Haut-Atlas pour l'essentiel des peuplements (EMBERGER, 1939 ; Ouhammou *et al.*, in GAUQUELIN *et al.*, 2000, fig. 2, p. 69). Enfin, la température moyenne à l'Oukaïmeden, soit + 8,3°C, (GAUQUELIN *et al.*, 2000, tabl. I, p. 17) tombe bien dans la fourchette 8-9°C estimée en France par nos soins. Dans l'Atlas comme dans les Alpes, le Genévrier thurifère surmonte bien le Genévrier rouge et le Chêne vert. La situation est plus complexe, voire plus confuse, en ce qui concerne les étages de végétation, assimilables au nord de la Méditerranée au méso-méditerranéen et au supra-méditerranéen, le Thurifère pénétrant dans le monti-méditerranéen, voire le subalpin inférieur (médio-européen) dans le nord de son aire alpestre.

En outre, à partir de cette première vision synécologique de l'espèce sur le territoire français, on ne saurait manquer de s'interroger sur son devenir dans un contexte actuellement marqué par la désertification rurale et le réchauffement climatique. Contrairement au Maroc – où la chèvre et la cognée ont amplifié leurs impacts sous la pression démographique – les perspectives semblent plus favorables pour le Thurifère dans le massif alpestre. Certes, quelques adrets de basses cote et latitude vont devenir plus favorables à ses concurrents, Genévrier de Phénicie et Chêne vert, mais la marge en ubac et en altitude reste importante, sans oublier les possibilités de déplacement vers le nord, dans les Hautes-Alpes et en Isère. Une menace pèse néanmoins sur le Thurifère – nous l'avons évoquée – celle de la concurrence avec le Pin noir (considéré comme bois-énergie ?), qui pourrait se doubler d'une interférence avec le Cèdre de l'Atlas si celui-ci était retenu comme essence-miracle en réponse au réchauffement climatique, comme préconisé par certains forestiers. Dans cette double éventualité, on nous permettra de privilégier la candidature du Thurifère, essence indigène frugale et robuste, donc à régénération naturelle gratuite, ayant fait la preuve de ses capacités colonisatrices dans les deux régions administrativement concernées. La nature précieuse de son bois pourrait être en outre invoquée du point de vue de l'économie, puisque celle-ci est désormais envisagée dans une optique officielle et consensuelle de « développement durable »...

**Remerciements** à Benjamin Coussy, Candice Winter et Paul Segura, pour leur aide à la rédaction et à la mise en forme du manuscrit et des illustrations.

Les figures ont été réalisées par le CBNA.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ACHHAL A., AKABLI O., BARBÉRO M., BENABID A., M'HIRIT A., PEYRÉ C., QUÉZEL P. et RIVAS-MARTINEZ S., 1980 – A propos de la valeur bioclimatique et dynamique de quelques essences forestières au Maroc. *Ecologia mediterranea*, N°5 : 211-249.
- ARCHILOQUE A. et BOREL L., 1965 – Série résiduelle du genévrier thurifère dans les Alpes du Sud. *Documents pour la Carte de Végétation des Alpes*, 3 : 119-132.
- BARBÉRO M., HAMMOUD A. et QUÉZEL P., 1988 – Sur la découverte dans les Alpes maritimes italiennes du genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.). *Webbia*, 42 : 49-55.
- BARBÉRO M., LEBRETON Ph. et QUÉZEL P., 1994 – Sur les affinités biosystématiques et phytoécologiques de *Juniperus thurifera* L. et *Juniperus excelsa* Bieb. *Ecologia mediterranea*, XX : 21-37.
- BARBÉRO M. et QUÉZEL P., 1986 – Place et rôle de *Juniperus thurifera* dans les structures de végétation des Alpes du Sud. *Lazaroa*, 9 : 255-275.
- BOREL A. et POLIDORI J.L., 1983 – Le genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le Parc National du Mercantour (Alpes-Maritimes). *Bulletin de la Société Botanique de France (Lettres Botaniques)*, 130 (3) : 227-242.
- BOREL A. et POLIDORI J.L., 1986 – Le Genévrier thurifère, espèce nouvelle pour les Alpes-Maritimes. *Le Monde des Plantes*, 80ème année, 423-424 : 3-6, 425-426 : 1-3.
- CHAS E., 1994 – *Atlas de la flore des Hautes-Alpes*. Conservatoire botanique national alpin, Conservatoire des espaces naturels de Provence, Parc national des Ecrins, Gap, 816 p.
- CHOLER P., 1993 – Le Genévrier thurifère dans les Alpes. De l'histoire d'une reconnaissance à l'Histoire d'une présence dans les Alpes. *Bulletin de la Société Botanique du Dauphiné, Gentiana*, 3 : 2-5.
- COINCY A. DE, 1897 – Sur le *Juniperus sabina* var. *arborea* des environs de Grenoble. *Bulletin de la Société Botanique de France (C. R. Séances)*, 44 : 231-232.
- COINCY A. DE, 1898 – Remarques sur le *Juniperus thurifera* L. et les espèces voisines du bassin de la Méditerranée. *Bulletin de la Société Botanique de France (C. R. Séances)*, 45 : 429-433.
- COSTE H., 1902 – *Flore de France*, Librairie des sciences et des arts, Paris. Seconde édition, 1937, tome III, p. 283.
- COUSSY B., 2008 – Contribution à l'étude du Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) sur six sites des Alpes du Sud. Diplôme universitaire « Certificat d'expérience professionnelle niveau 3 », Université Paul Cézanne, Faculté des sciences et techniques Saint-Jérôme / Conservatoire botanique national alpin, 88 p. + annexes.
- EMBERGER L., 1939 – Aperçu général sur la végétation du Maroc. In «*Travaux de Botanique et d'Ecologie*», Masson Editeur, 1971 : 102-157, notamment 144 et 150-151.
- GAUQUELIN T., IDRISSE-HASSANI M. et LEBRETON Ph., 1988 – Le genévrier thurifère, *Juniperus thurifera* L. (Cupressacées) : analyse biométrique et biochimique ; propositions systématiques. *Ecologia mediterranea*, 14 : 31-42.
- GAUQUELIN T., ASMODÉ J.F. et LARGIER G., 2000 – Le Genévrier thurifère (*Juniperus thurifera* L.) dans le bassin occidental de la Méditerranée : systématique, écologie, dynamique et gestion. *Actes du Colloque international, Marignac*, 26-27 septembre 1997, 291 p.
- GUINIER P., 1931 – Le peuplement de Genévrier thurifère de Saint-Crépin (Hautes-Alpes), 2ème Congrès international de protection de la nature : 235-238.
- OZENDA P., 1966 – Série du genévrier thurifère, *Documents pour la Carte de végétation des Alpes*, 4 : 25, 99-101. In Perspectives nouvelles pour une étude phytogéographique des Alpes du Sud.
- OZENDA P., 2002 – *Perspectives pour une géobiologie des montagnes*. Presses Universitaires de Lausanne, 195 p.

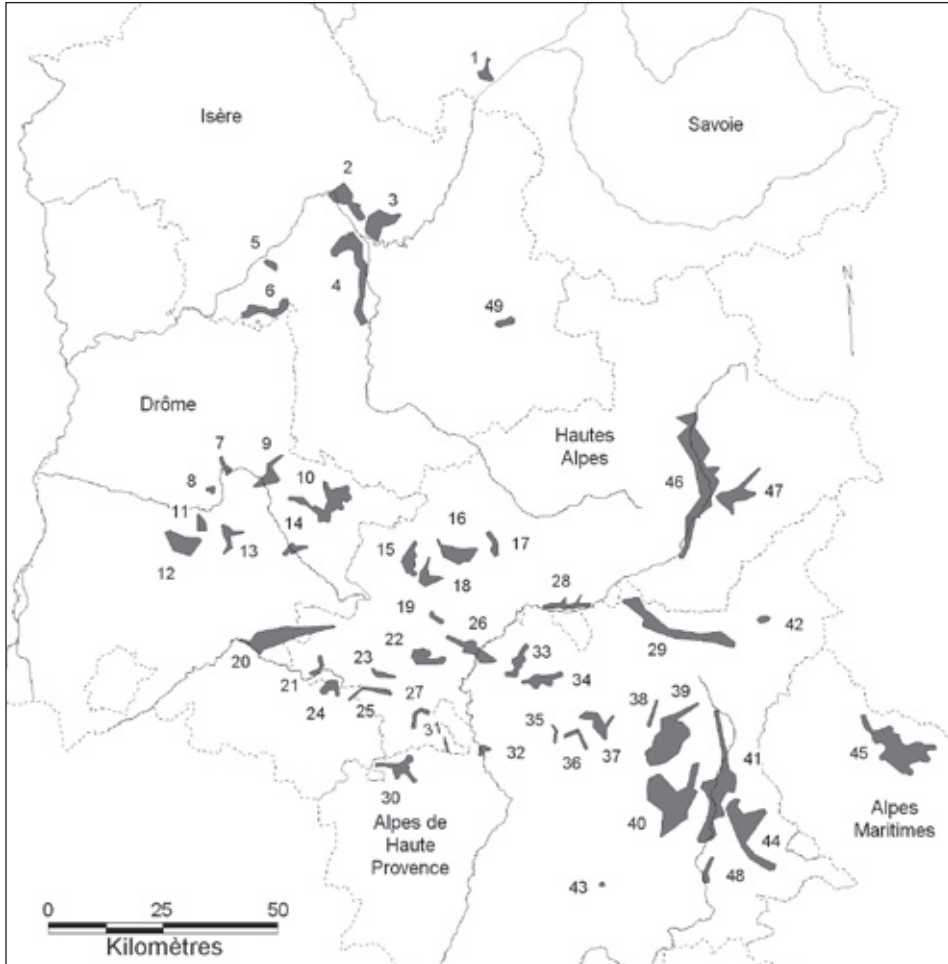


Figure 1 – Localisation des 49 secteurs reconnus pour le *Genévrier thurifère* dans les Alpes françaises du sud (cf. tabl. I).

L'aire du Genévrier thurifère répartie en 49 secteurs (cf. carte, fig.1)

1	Bauges S : Montmélian (Savoie)
2	Chartreuse SW : bassin de Grenoble (Isère)
3	Chartreuse S : bassin de Grenoble (Isère)
4	Vercors NE : bassin de Grenoble (Isère)
5	Vercors W : Gorges de Cognin (Isère)
6	Vercors : Royans ((Isère)
7	Diois NW : Sainte-Croix (Drôme)
8	Diois NW : Barry (Drôme)
9	Diois N : bassin de Die (Drôme)
10	Diois E : gorges des Gâts (Drôme)
11	Diois SW : Chastel-Arnaux (Drôme)
12	Diois W : Massif de Saou (Drôme)
13	Diois S : vallée de la Roanne (Drôme)
14	Diois SE : le Claps de Luc en Diois (Drôme)
15	Dévoluy W : Gorges d'Agnielles (Hautes-Alpes)
16	Dévoluy S : Côteaux de Montmaur (Hautes-Alpes)
17	Dévoluy E : Rabou (Hautes-Alpes)
18	Dévoluy S : Veynes (Hautes-Alpes)
19	Buëch : Montagne d'Aujourd (Hautes-Alpes)
20	Baronnies N : Gorges de Pommerol (Hautes-Alpes)
21	Baronnies : Saint-André de Rosans (Hautes-Alpes)
22	Buëch : Montagne de Saint-Genis (Hautes-Alpes)
23	Baronnies : Vallée de la Blaisance (Hautes-Alpes)
24	Baronnies : Crête de Rascuègne (Hautes-Alpes)
25	Baronnies : Villebois-les-Pins (Hautes-Alpes)
26	Buëch : Aujourd (Hautes-Alpes)
27	Baronnies : Gorges de la Méouge (Hautes-Alpes)
28	Moyenne Durance : Theus-Espinasses (Hautes-Alpes)
29	Ubaye : Lauzet-Barcelonnette (Alpes-de-Haute-Provence)
30	Baronnies : vallée du Jabron (Alpes-de-Haute-Provence)
31	Baronnies E : Ribiers (Alpes-de-Haute-Provence)
32	Préalpes de Provence : Sisteron (Alpes-de-Haute-Provence)
33	Préalpes de Provence : Pays de la Motte du Caire (Alpes-de-Haute-Provence)
34	Préalpes de Provence : Clues de Bayons (Alpes-de-Haute-Provence)
35	Préalpes de Provence : Hautes-Duyes (Alpes-de-Haute-Provence)
36	Préalpes de Provence : Clues de Barles (Alpes-de-Haute-Provence)
37	Préalpes de Provence : Clues de Verdache (Alpes-de-Haute-Provence)
38	Haute-Bléone : Bléone (Alpes-de-Haute-Provence)
39	Haute-Bléone : Prads (Alpes-de-Haute-Provence)
40	Haut-Verdon : Thorame (Alpes-de-Haute-Provence)
41	Verdon : Haut-Verdon (Alpes-de-Haute-Provence)
42	Ubaye : Jausiers (Alpes-de-Haute-Provence)
43	Verdon : gorges de Trévans (Alpes-de-Haute-Provence)
44	Verdon : Pays d'Annot (Alpes-de-Haute-Provence)
45	Tinée : vallon de Mollières (Alpes-Maritimes)
46	Haute-Durance : Embrunais-Argentérois (Hautes-Alpes)
47	Haute-Durance : Queyras (Hautes-Alpes)
48	Verdon : Saint-Julien du Verdon (Alpes-de-Haute-Provence)
49	Oisans : vallée de la Romanche (Isère)

Tableau I – Désignation des 49 secteurs reconnus pour le Genévrier thurifère dans les Alpes françaises du sud (cf. fig. 1).

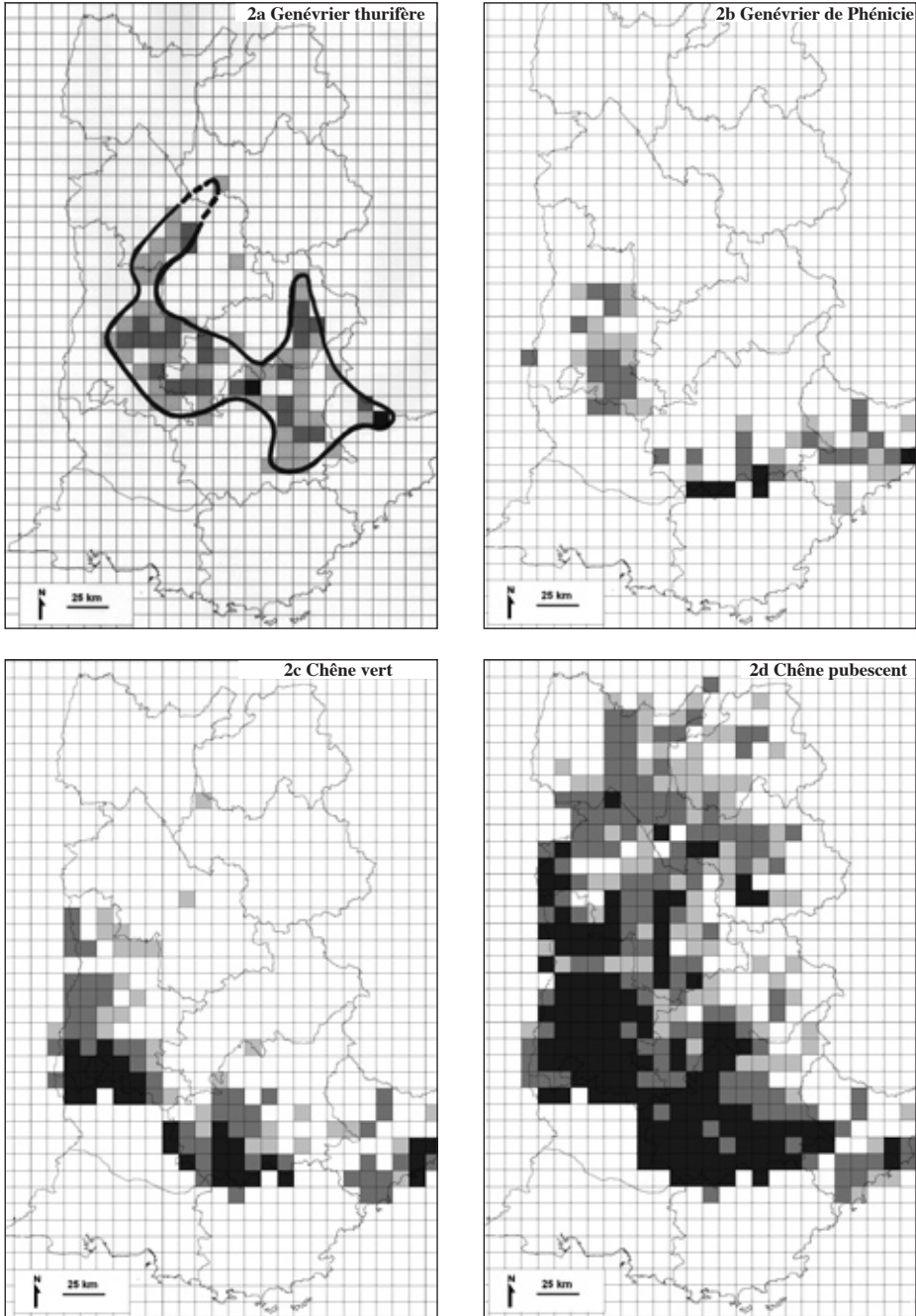


Figure 2abcd – Répartition du Genévrier thurifère, du Genévrier de Phénicie, du Chêne vert et du Chêne pubescent dans les Alpes françaises du sud, selon une grille de 10 x 10 km (en blanc, pas de citation ; en gris clair, de 1 à 10 citations ; en gris moyen, de 11 à 50 citations ; en gris foncé, plus de 50 citations).

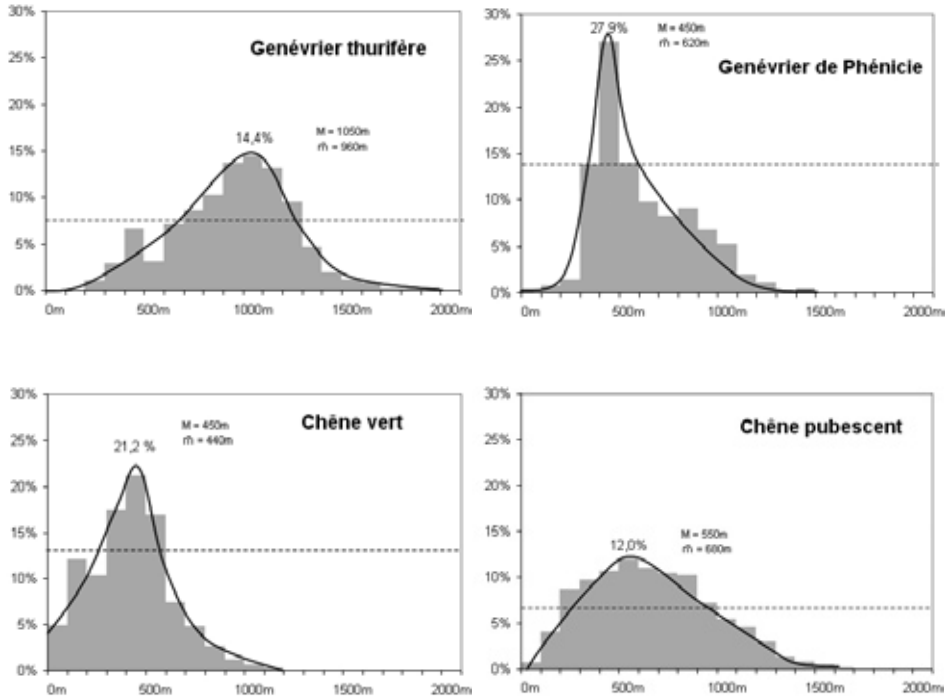


Figure 3abcd – Profils altimétriques (en % de l'échantillon) du Genévrier thurifère, du Genévrier de Phénicie, du Chêne vert et du Chêne pubescent dans les Alpes françaises du sud (le pointillé horizontal définit l'amplitude altitudinale à mi-hauteur du profil).

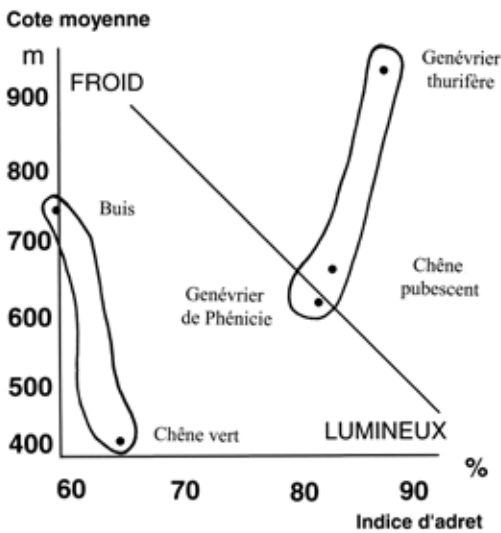


Figure 4 – Localisation moyenne dans un plan « température / lumière » du Genévrier thurifère, du Genévrier de Phénicie, du Chêne vert, du Chêne pubescent et du Buis sempervirent dans les Alpes françaises du sud (en ordonnées : cote moyenne, en mètres ; en abscisses : indice d'adret, en %).

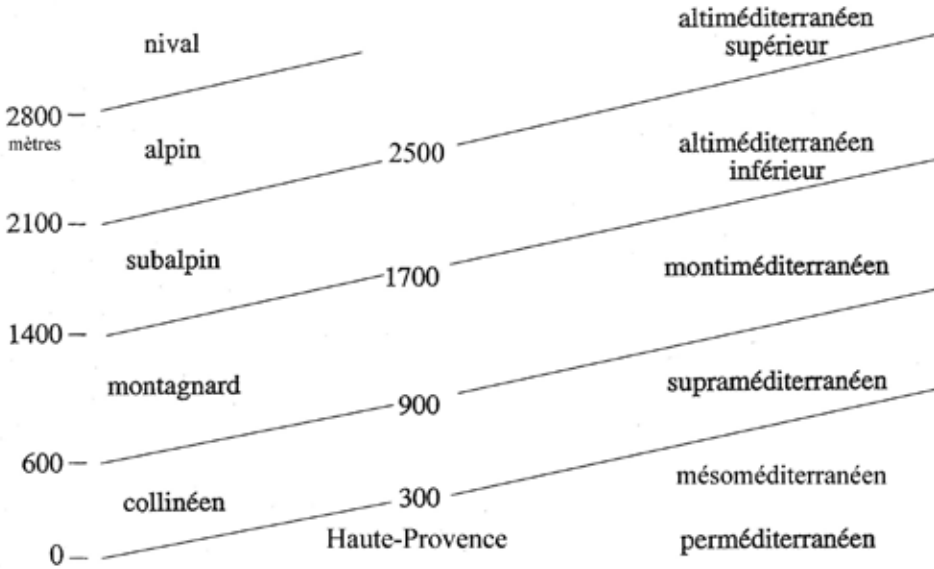


Figure 5 – Délimitation altitudinale des étages bioclimatiques de végétation dans les Alpes françaises du sud, à la limite des biomes méditerranéen et médio-européen (adapté de OZENDA, 2002 : 137).

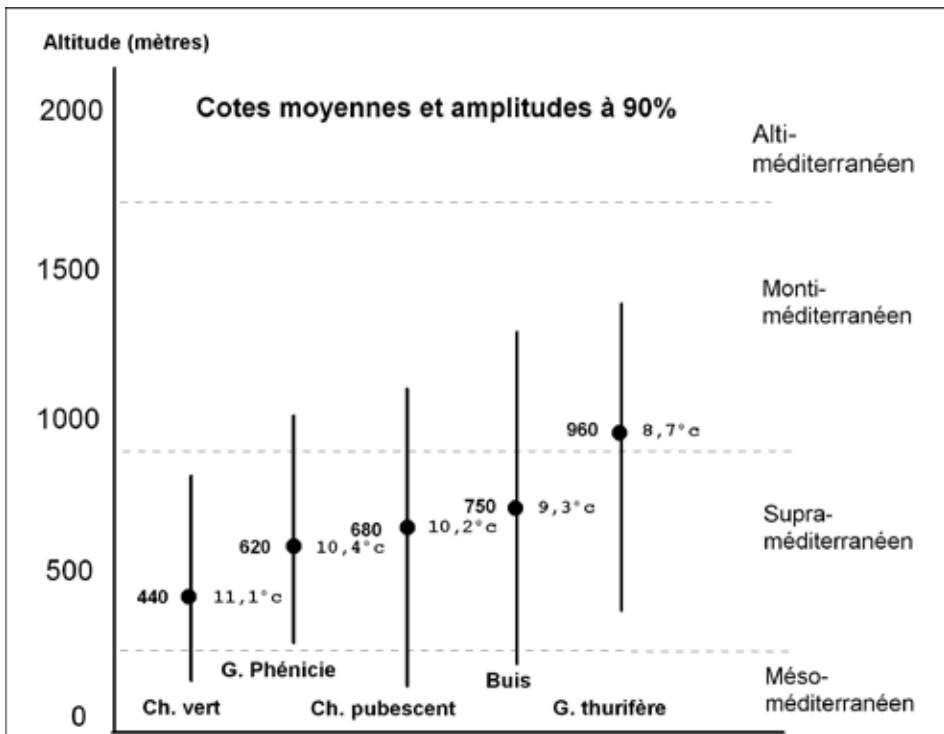


Figure 6 – Etagement du Genévrier thurifère, du Genévrier de Phénicie, du Chêne vert, du Chêne pubescent et du Buis sempervirent dans les Alpes françaises du sud (cote et température moyennes annuelles, amplitude altitudinale pour 90 % des observations).

Espèce botanique	Genévrier thurifère	Genévrier de Phénicie	Chêne pubescent	Chêne vert	Buis sempervirent
Nombre d'observations	590	640	9514	2050	7063
Cote moyenne (écart-type)	963 (298) m	624 (247) m	681 (310) m	442 (207) m	749 (346) m
Pourcentage au mode	14 %	27 %	12 %	21 %	12 %
Amplitude altitudinale totale	1800 m	1500 m	1800 m	1200 m	1600 m
Amplitude à 90%					
- valeurs extrêmes	400/1400 m	320/1050 m	200/1200 m	100/800 m	250/1350 m
- amplitude altitudinale	1000 m	730 m	1000 m	700 m	1100 m
Amplitude thermique	5,5°C	4,0°C	5,5°C	3,8°C	6,0°C
Indice d'adret	87 %	81 %	83 %	65 %	60 %

Tableau II – Paramètres physiques (cotes moyenne et modale, amplitudes altitudinale et thermique, indice d'adret) relatifs au Genévrier thurifère, au Genévrier de Phénicie, au Chêne vert, au Chêne pubescent et au Buis sempervirent dans les Alpes françaises du sud.

