

Plantes de haute montagne : état des lieux, évolution et analyse diachronique dans le massif des Écrins (France)

par Cédric DENTANT* et Sébastien LAVERGNE**

*Parc national des Écrins, domaine de Charance, F—05000 GAP (France). Courriel : cedric.dentant@ecrins-parcnational.fr

**Laboratoire d'écologie alpine, CNRS, BP 53, 2233 rue de la Piscine, F—38041 GRENOBLE Cedex 9 (France)

Resumé: *Durant les dernières glaciations, les plantes alpines se sont réfugiées à basse altitude ou dans des massifs montagneux méridionaux. Toutefois, certaines d'entre elles sont restées sur place, occupant des nunataks (sommets émergés des glaces). Des nunataks potentiels ont ainsi été prospectés dans le massif des Écrins, afin d'inventorier et échantillonner des espèces les ayant probablement occupés. Des altitudes records pour la flore vasculaire sur le territoire français ont par là même été relevées. Ce travail est un préalable à l'étude de la structure*

Resumo: *Dum la lastaj glaciepokoj alpaj plantoj sin rifuĝis malalt-altitude aŭ en sudaj montaroj. Tamen iuj el ili restis surloke, okupante nunatakojn (suproj elstarantaj super glaĉeroj). Ni prospektis supozitajn nunatakojn en la masivo Écrins por inventari kaj muestri la speciojn, kiuj verŝajne okupis ilin, kaj sekve notis rekordajn altitudojn pri la vaskulflaŭro en Francio. Ĉi tiu laboraĵo estas antaŭaĵo al la studo de la genara strukturo de la tieaj populacioj cele al la rekonstruo de la his-*

Abstract: *During the past glaciations, alpine plant species migrated towards lower altitude or southwards refugia. Nevertheless, some of them stayed in place, occupying nunataks (summits free of ice). Likely nunataks have been prospected in the Ecrins massif in order to sample and inventory the plants that probably occupied them. The highest altitudes for vascular flora in the French territory have been recorded by the way. The samples will be used to infer the genetic structure and the distribution history of high-alpine plants and hence assess potential*

génétique de ces populations afin d'en reconstruire l'histoire des distributions en haute montagne. Une comparaison historique est faite afin d'estimer si un phénomène de migration alticole ou de recolonisation est en cours à ces altitudes. Cette comparaison permet également d'estimer l'état de conservation d'espèces patrimoniales et le degré de menace que constituent les changements climatiques.

Mots clés : *Flore de haute montagne, nunataks, colonisation, évolution, suivi, coussin.*

torio de ilia disvastiĝo en altaj montaroj. Ni faris historian komparon por taksu, ĉu je tiuj altitudoj okazas fenomeno de alsupra migrado aŭ de rekoloniado. Ĉi tiu komparo ebligas ankaŭ taksu la konservostaton de patrimoniaj specioj kaj la gradon de minaco, kiun konsistigas la klimataj ŝanĝiĝoj.

Ŝlosilvortoj : *Altmonta flaŭro, nunatakoj, koloniado, evoluo, evolu-observado, kuseno.*

source populations that would have survived on nunataks. Besides, an historical comparison has been carried out in order to estimate whether an upward migration or a re-colonisation is currently occurring at these elevations. This comparison will also serve as a guide to assess conservation status for patrimonial species in the face of climate change.

Key-words : *High-mountain flora, nunataks, colonisation, evolution, monitoring, cushion.*

Introduction

La haute montagne est un milieu naturel singulier où la rudesse des conditions climatiques rend la vie particulièrement difficile : températures extrêmes, forte pente, absence de sol profond, périodes de sécheresse fréquentes. Comprendre le fonctionnement biologique

d'un des derniers territoires naturels européens que l'espèce humaine n'occupe pas à demeure apparaît comme une nécessité souvent répétée au cours de l'histoire des sciences naturelles et de l'alpinisme (CHABOISSEAU, 1878; CARRET, 1880; PLACE, 1976). L'étude des écosystèmes de haute montagne reste très limitée, tant la recherche dans ce milieu extrême est contraignante et

engageante physiquement. Dans ce contexte, étudier l'origine et l'histoire de la flore de haute montagne s'avère être un objectif particulièrement riche à bien des égards.

Les glaciations du quaternaire, commencées il y a 2,4 millions d'années (Ma), ont très largement façonné cette zone biogéographique, influençant profondément la répartition des espèces ainsi que leur structuration génétique (HEWITT, 2000). Les températures basses et les importantes surfaces occupées par les glaces ont obligé nombre de taxons montagnards à migrer et trouver refuge à basse altitude ou dans des systèmes orophiles plus méridionaux — comme la Sierra–Nevada espagnole ou les extrémités sud des Alpes ligures et maritimes (GUTIÉRREZ LARENA et al., 2006; MÉDAIL et DIADEMA 2009). Il est néanmoins à présent admis que certaines de ces espèces montagnardes n'ont pas recolonisé leur aire d'occupation actuelle à partir de ces seuls refuges (KROPF et al., 2006; WESTERGAARD et al., 2011), mais sont restées sur des parois rocheuses au sein des glaciers. Cette situation a été vérifiée pour *Eritrichium nanum* (L.) Schrad. ex Gaudin dans les Alpes centrales (STEHLIK et al., 2002). Ces refuges particuliers, formant un système insulaire au sein des glaciers, ont été nommés « nunataks » — mot inuit désignant la montagne. Même dégagées des glaces, il semble logique de considérer que les parties de ces sommets les plus aptes à héberger de la vie furent les parois exposées au sud, car recevant le maximum de radiations solaires journalières. En haute montagne, ces dernières ont la même intensité que les radiations reçues en zone intertropicale (KÖRNER, 2003).

Diversification et adaptation génétique des espèces alpines

L'histoire de l'adaptation de certaines lignées à ces conditions extrêmes peut être mise en évidence grâce à l'utilisation conjointe de reconstructions phylogénétiques et d'inférence de niches bioclimatiques des espèces. Ainsi, l'ancêtre commun des espèces du genre *Androsace* L. était très probablement une espèce annuelle vivant dans les steppes asiatiques froides de la fin du miocène. Le genre *Androsace* aurait ensuite suivi une radiation évolutive suite à l'apparition d'une innovation clé, la forme de vie en « coussin », qui a permis la colonisation de niches particulièrement froides (BOUCHER et al., 2012). La grande diversification qui a suivi cette innovation correspondrait à la période du pliocène, et donc au début de l'aire glaciaire quater-

naire. Pour les taxons du groupe d'*Androsace adfinis* (*A. adfinis* Biroli, *Androsace puberula* Jord. et Fourr., *Androsace brigantiaca* Jord. et Fourr.), il a été montré que, outre l'adaptation au froid, les isolats créés par les glaciers ont généré un phénomène de spéciation allopatrique très récent (200 000 ans bp) par rapport à l'origine du genre (environ –20 ma) (DIXON et al., 2009). Les phénomènes d'isolement géographique ont probablement joué un rôle important dans la radiation du genre *Androsace*. Ceci suggère donc la persistance, durant les glaciations, d'habitats adéquats (zones rocheuses) émergés des glaces où auraient persisté des taxons orophiles.

Ces récents apports de la biologie évolutive ne concernent toutefois que la flore vasculaire (trachéophytes). Il est en effet marquant de voir que l'immense majorité des bryophytes observées en haute montagne ne sont en rien spécialisées à ces milieux froids et semi-désertiques. Le genre *Grimmia* Hedw. échappe toutefois pour partie à la règle, et la compréhension des niches écophysologiques de ce groupe constitue une véritable question de prospective.

Analyse diachronique

D'autres questions concernent spécifiquement la période de l'holocène, avec une emphase particulière liée au changement climatique induit par les activités industrielles. Les grandes fluctuations des glaciations quaternaires ont pris fin il y a environ 10 000 ans. Même au petit âge glaciaire (PAG, c. 13^e–19^e siècle), les glaciers avaient nettement perdu de leur volume en comparaison du dernier maximum glaciaire dans les Alpes (LGM, pour *Last Glacial Maximum*, compris entre 26 000 et 19 000 ans bp). Ce recul des glaciers dans les Alpes a non seulement décroïsonné les isolats, mais également permis le retour de toute une flore ayant persisté dans les refuges les plus méridionaux d'Europe ou de basse altitude. À partir de la fin du 19^e siècle, à ce réchauffement naturel se combine l'impact des activités industrielles humaines. Ce phénomène est assez logiquement considéré comme cause probable de modification des aires d'occupation des espèces végétales, que ce soit selon un gradient latitudinal ou altitudinal (WALTHER, 2003). En haute montagne, plusieurs travaux ont montré l'accroissement de la richesse spécifique, et ont conclu à une migration « vers le haut » d'espèces de plus basse altitude comme une conséquence directe des activités humaines (WALTHER et al., 2005). KAMMER, SCHÖB et CHOLER (2007) ont

posé la question de cet accroissement de richesse spécifique en haute montagne de manière moins univoque : si l'influence des activités humaines sur le réchauffement climatique n'est en rien débattue, il apparaît délicat de généraliser le mécanisme de migration « vers le haut », notamment à l'échelle d'un massif (GOTTFRIED et al., 2012). Un autre mécanisme présente les mêmes conséquences quantitatives : des orophytes déjà présents sur des hauts sommets colonisent les habitats favorables libérés des glaces, par des événements de dispersion à plus ou moins longue distance, d'un sommet à l'autre. Il est possible de tester ces deux hypothèses dès lors que l'on dispose de données botaniques historiques anciennes (fin du 19^e ou début du 20^e siècle) et suffisamment contraintes dans l'espace. Les relevés connus sur les arêtes et les sommets des massifs de haute altitude apparaissent ainsi particulièrement adéquats. Dans leurs travaux de 2007 sur le territoire suisse, KAMMER, SCHÖB et CHOLER ont ainsi mis en évidence non pas une montée d'espèces de plaine en haute altitude (ce qui mécaniquement augmenterait le nombre de taxons présents), mais bien un phénomène de recolonisation par des taxons alpins déjà présents localement. Ceci a été rendu possible grâce à des relevés de végétation datant de la fin du 19^e et du début du 20^e siècle.

Le programme « Écologie verticale »

Pour explorer plus avant les questions des refuges glaciaires et de l'histoire évolutive des espèces végétales de haute montagne, une équipe du Laboratoire d'écologie alpine (LECA) de Grenoble a initié, en 2009, un programme de recherche sur la phylogéographie des populations et les mécanismes d'adaptation d'espèces végétales aux conditions climatiques de haute montagne. Ce programme, intitulé « Écologie verticale », cible 8 espèces de trachéophytes rencontrées dans ce type de milieu, dont le choix a pour partie été guidé par les observations d'ARMAND (2008) : *Androsace vandellii* (Turra) Chiov., *Androsace helvetica* (L.) All., *Androsace pubescens* DC., *Saxifraga oppositifolia* L., *Saxifraga bryoides* L., *Saxifraga moschata* Wulfen, *Eritrichium nanum* (L.) Schrad. ex Gaudin et *Silene acaulis* subsp. *excapa* (All.) Vierh.⁽¹⁾ (photos 1 à 8).

L'objectif de cette recherche est de déterminer si ces espèces ont affronté les conditions extrêmes de l'ère glaciaire en restant dans des zones émergées des glaces, et si certaines d'entre elles s'y sont spéciali-

sées, montrant des signatures génétiques d'adaptation locale. L'idée maîtresse est de mesurer un gradient (potentiel) de diversité génétique : en effet, l'hypothèse principale est que les plantes ayant colonisé les espaces libérés par la fonte glaciaire sont issues des populations « hautes », à savoir celles originaires des nunataks. Ces dernières auraient consécutivement fonctionné comme des « sources » pour les populations basses, lesquelles ne devraient ainsi présenter qu'une portion de la diversité génétique de celles dont elles sont issues (effet dit « fondateur » ou de « goulot d'étranglement »). Pour chaque sommet et paroi prospectés, il est donc attendu de détecter une diversité génétique plus importante au sommet qu'à la base. Par extension, ce travail permettra de définir plus précisément l'emplacement réel de ces anciens nunataks.

Le Parc national des Écrins (PNE) s'est associé au programme dès 2010, en impliquant son personnel scientifique et de terrain, et en participant à son financement. Le PNE combine deux volets au sein de ce projet : réalisation d'un état des lieux botanique de la haute montagne et recherches prospectives sur le suivi de cette flore (analyse diachronique).

Méthode

L'échantillonnage s'est concentré sur les éléments de relief les plus à même d'avoir été des nunataks : sommets proéminents et parois orientées au sud. Il a été mené à la fois sur les parties basses des parois — autrefois assurément immergées sous les glaces — et sur les parties hautes, *a priori* émergées. Le caractère immergé ou émergé des zones prospectées sera par ailleurs confirmé grâce à l'analyse géomorphologique et isotopique, à travers une collaboration avec des géologues spécialistes de cette discipline (collaboration en cours de développement).

L'échantillonnage a intégralement eu lieu, à une exception près, dans le massif des Écrins (fig. 1), situé dans le sud-ouest de l'arc alpin. Les sommets et amplitudes altitudinales échantillonnés sont exposés dans le tableau 1. Les prospections ont été réalisées à partir d'une altitude minimale de 2650 m jusqu'à l'altitude maximale de 4102 m, ce qui inclut intégralement, pour les Alpes du sud, les étages alpin et nival (OZENDA, 1985), autrement dit, la très haute montagne où sont régulièrement enregistrés des extrêmes climatiques

(1) La nomenclature suivie est celle de TAXREF 4.0.

parmi les plus rudes sur l'ensemble de la planète (KÖRNER, 2010).

L'état des lieux botanique s'appuie sur la réalisation de 42 relevés exhaustifs et localisés sur les parois échantillonnées depuis 2010, avec mesures des altitudes à l'aide d'un altimètre régulièrement étalonné. Ce travail a ciblé l'ensemble des groupes végétaux terrestres (embryophytes), à savoir les plantes vasculaires (trachéophytes) et les mousses (bryophytes).

Les relevés réalisés se répartissent comme suit :

- 3 relevés sur l'arête sud-est et le sommet du Râteau;
- 3 relevés à la base de la face sud et au sommet des Rouies;
- 7 relevés sur la face sud et le sommet occidental de la pointe de Burlan;
- 7 relevés dans la face sud de l'aiguille Dibona;
- 3 relevés dans la face sud-est de l'aiguille du Plat de la Selle
- 8 relevés dans la face sud de la Meije (photo 9);
- 5 relevés dans le pilier sud et le sommet de l'épaule est du Sirac;
- 6 relevés dans le pilier sud de la barre des Écrins (photo 10).

Quatre relevés ont été effectués en dehors du territoire des Écrins sur un autre nunatak pressenti : l'aiguille Pierre-André (haute Ubaye), et ce à des fins exploratoires.

Enfin, des données historiques ont été collectées suivant trois modalités :

- les relevés floristiques anciens numérisés par le Conservatoire botanique national alpin (CBNA);
- la littérature ancienne mentionnant des stations floristiques;
- les dates d'ouverture des voies d'alpinisme parcourues pour ces inventaires.

L'analyse génétique utilisée correspond à la technologie des marqueurs AFLP, qui base les mesures de diversité sur un polymorphisme des sites de restriction de l'ADN nucléaire (Vos et al., 1995). Cette technique, qui permet de caractériser une sorte d'« empreinte moléculaire » des individus, est communément utilisée pour mesurer la diversité génétique des populations et leur niveau d'adaptation locale aux conditions environnementales.

L'analyse diachronique a été concentrée sur une recherche de concordance entre localisations de don-

nées historiques et localisations de relevés réalisés pendant l'échantillonnage du programme. Dans leurs travaux de 2007, KAMMER et al. ont pu disposer du minimum de données historiques nécessaire pour mener à bien des tests non paramétriques (Mann-Whitney) sur les occurrences d'espèces entre deux dates. En l'absence de cette quantité minimale de données requise pour ce simple test, nous avons analysé les différences des observations au regard de la biologie et de l'écologie des espèces notées aux deux dates comparées.

Résultats et discussion

État des lieux de la flore de haute montagne

74 trachéophytes ont été notés sur les différents sommets et parois (fig. 2). Chaque parcours vertical a été réalisé suivant une voie définie et identifiable (tableau 2). Toutes les espèces rencontrées ont été notées. Parmi les 8 taxons spécifiquement recherchés pour les analyses de diversité génétique, 7 ont été trouvés, et ce à plusieurs reprises. Un seul d'entre eux n'a jamais été rencontré : *Androsace helvetica*. Contrairement aux autres, ce taxon est très spécialisé sur substrats basiques (souvent calcaires), lesquels se retrouvent très rarement dans la zone nodale du territoire du PNE. Le tableau 2 montre que l'intégralité des nunataks potentiels parcourus sont constitués principalement de roches silicatées acides.

Les occurrences des espèces contactées correspondent au nombre de relevés dans lesquels elles ont été notées (fig. 2). Les plantes en coussin apparaissent ainsi significativement plus présentes que les autres dans les parois prospectées (test de Wilcoxon sur les occurrences, avec échantillons non appariés; « p-value » = 8.182e-06)⁽²⁾. Ce résultat corrobore l'hypothèse d'un caractère adaptatif aux milieux de haute montagne (BOUCHER et al., 2012.). En outre 67 % de ces taxons en coussin appartiennent aux genres *Saxifraga* et *Androsace*, qui sont les plus présents en haute montagne : en nombre d'espèces, ils représentent 22 % du total de l'étage nival (espèces du genre *Draba* incluses). Par extension, ces mêmes taxons appartiennent aux deux familles dont le nombre d'espèces augmente le plus avec l'altitude : les *Saxifragaceae* et *Primulaceae* (AESCHIMANN et al., 2011).

(2) *Eritrichium nanum* a été considéré dans la présente étude comme étant une plante en coussin. Son port est toutefois plus ambigu que celui des autres taxons considérés. Néanmoins, même en attribuant à cette espèce un port « non en coussin », le résultat énoncé n'est en rien remis en question au risque α de 5% (« p-value » = 4,465e-05).

Cette présence significative en haute montagne d'espèces en coussin ne doit toutefois pas occulter celle tout autant marquée d'espèces ayant développé d'autres adaptations à cette zone, comme *Leucanthemopsis alpina* (L.) Heywood et *Poa laxa* Haenke. Ces deux taxons font partie des deux familles les plus représentées dans les Alpes, et notamment aux étages alpin et nival : *Asteraceae* et *Poaceae*, dans lesquelles sont inclus 31 % des espèces alticoles (AESCHIMANN et al. 2011).

Toutes les espèces relevées sont des orophytes. 64 % d'entre elles appartiennent aux cinq familles les plus représentées à l'étage nival (*Asteraceae*, *Poaceae*, *Saxifragaceae*, *Brassicaceae* et *Caryophyllaceae*). Certaines d'entre elles présentent une amplitude écologique large (*Carex ornithopoda* Willd., *Viola biflora* L., *Polystichum lonchitis* (L.) Roth), sans pour autant être planitiaires. Ces dernières ont été notées aux plus basses altitudes prospectées, lesquelles constituent *a priori* une limite supérieure de leurs niches altitudinales. Seuls *Huperzia selago* (L.) Bernh et *Juniperus communis* subsp. *alpina* Čelak. ont été notés de manière très singulière : à 3100 m pour le premier (face sud de la pointe occidentale de Burlan), et à 3300 m pour le second (voie normale de la Meije) ⁽³⁾.

Quelques espèces alticoles méritent une mention particulière :

- *Saxifraga moschata* : de manière relativement inattendue, cette espèce est la plus souvent notée, à la fois sur une même paroi et sur l'ensemble des sommets prospectés. Capable de faire de très larges coussins (jusqu'à 70 cm de diamètre), elle présente le plus souvent une forme extrêmement diffuse. Sa plasticité morphologique pourrait traduire un fort potentiel d'adaptation locale, explication possible d'une telle répartition.

- *Saxifraga oppositifolia* : cette plante vasculaire bat les records d'altitude en Europe, à 4507 m, dans les Alpes suisses (KÖRNER, 2010). Pour les Alpes du sud—et plus généralement pour les Alpes françaises ⁽⁴⁾— elle est également l'espèce qui a été rencontrée le plus haut, et ce de manière répétée : un record pour les Alpes françaises à 4070 m dans le pilier sud de la barre des Écrins ; à 3870 m sur la face ouest du grand pic de la Meije ; et, à même altitude, à l'Ailefroide orientale. C'est également l'espèce qui a été trouvée le plus haut sur des sommets plus secondaires comme l'aiguille du

Plat de la Selle (3596 m), les Rouies (3589 m) et le Sirac (3441 m).

- *Ranunculus glacialis* : longtemps considérée comme la plante atteignant les plus hautes altitudes dans les Alpes (KÖRNER, 2003), cette espèce reste un excellent marqueur biologique d'adaptation aux conditions extrêmes. Capable d'endurer des variations thermiques de plus de 50 °C pendant la période de végétation active, des températures négatives allant jusqu'à -8 °C (WAGNER et al., 2010), cette espèce a été rencontrée en situation pionnière à 3700 m d'altitude, en pleine floraison. C'est en effet à l'extrême sud-ouest du Glacier carré (Meije), sur une zone de retrait glaciaire en bordure de falaise, qu'une petite population de cette plante a été notée en 2012 (photo 12). Des informations historiques sur cette zone nous permettent de plus d'estimer l'âge de cette population et d'en tirer ainsi de premières informations quant à la dynamique végétale liées à ces singulières conditions mésologiques (voir *Données historiques et état de conservation de la flore de haute montagne*).

Concernant les bryophytes, le travail de prospection n'a pas été exhaustif, contrairement au traitement des trachéophytes. Nous avons toutefois maximisé les récoltes.

Sept espèces ont été relevées (tableau 3) et dûment identifiées ⁽⁵⁾. Malgré cette faible diversité, deux d'entre elles présentent un intérêt marqué pour le territoire du Parc national des Écrins : *Grimmia funalis* (Schwägr.) Bruch et Schimp. et *Ditrichum gracile* (Mitt.) Kuntze.

- *Grimmia funalis* (Schwägr.) Bruch et Schimp. : Ce taxon a été trouvé au sommet de la pointe occidentale de Burlan, à 3290 m, légèrement en face nord. Il est considéré par HÉBRARD (1978) comme une espèce rare dans les Alpes méridionales françaises. L'espèce était déjà connue en trois localités des Écrins, à des altitudes allant de 2450 m à 3200 m : col de Freissinières, pic de la Saume et Sirac. Ces trois stations sont toutes sur substrat acide (conglomérat du Chaillol, migmatite du Sirac et grès du Champsaur) et majoritairement orientées au nord (HÉBRARD, *loc. cit.*). Côté isérois, ce *Grimmia* a déjà été mentionné dans le massif de Belledonne et dans les Grandes Rousses (GOURGUES, Association Gentiana, *comm. pers.*). Il apparaît donc que ce taxon, même rare, est représentatif du milieu montagnard. Il en va de même pour *G. sessinata* De Not. (groupe *G.*

(3) CHAS (1994) donne un maximum altitudinal dans les Hautes-Alpes à 2600 m pour *Huperzia selago*, en pelouses ou landes, et à 2900 m pour *Juniperus communis* subsp. *alpina* (sub. *J. nana*). Pour ce dernier, une observation à 3250 m, dans le même massif, a été faite par ARMAND (*loc. cit.*).

(4) À notre connaissance, aucune donnée de flore vasculaire supérieure à 4000 m n'était jusqu'à présent répertoriée en France.

(5) Grâce à l'appui de M. Jean-Pierre HÉBRARD, chercheur associé volontaire à Aix-Marseille Université.

alpestris), pour la première fois trouvé aussi haut dans le massif (3580 m), mais dont les données connues (sub. *G. alpestris* (F. Weber et D. Mohr) Schleich., in HÉBRARD, *loc. cit.*) sont en moyenne à 2060 m. Une première étude écophysiological, menée par l'Institut méditerranéen de biodiversité et d'écologie marine et continentale (IMBE) et le PNE, a permis de mettre en évidence une différenciation des espèces de ce genre à travers un gradient altitudinal (DELFORGE, 2012). Les niches bioclimatiques des espèces étudiées sont particulièrement différenciées le long des gradients de température.

• *Ditrichum gracile* (Mitt.) Kuntze : Cette espèce était inconnue des Hautes-Alpes et du territoire des Écrins jusqu'à sa découverte en 2008, au sud du massif (Châteauroux-les-Alpes), à une altitude de 1100 m. Cette localité, en pleine zone de climat continental sous-abri, correspond à une lisière de pinède thermophile, dont le substrat est un dépôt glaciaire. Elle a ensuite été trouvée au sommet des Rouies (3589 m), en exposition sud-est. Cette seconde station est donc dans un contexte drastiquement différent de la première, tant par l'altitude que le substrat. Cet exemple illustre parfaitement l'amplitude écologique de nombreuses bryophytes, en opposition marquée avec les spécialisations communément observées chez les plantes vasculaires (SOTIAUX et al., 2009). La dispersion des spores ou propagules de mousses, essentiellement anémochore, peut atteindre des distances assez conséquentes : plusieurs dizaines à plusieurs centaines de kilomètres (RYDIN, 2009 ; VANDERPOORTEN et al., 2010). Cette dispersion a pour effet de tamponner fortement l'isolement génétique, et donc de limiter la probabilité de spéciation allopatrique (DÉSAMORÉ et al., 2010). De plus, les sols abritent, comme pour les graines des spermatophytes, des banques de diaspores qui jouent un rôle de stockage, en attendant des conditions favorables pour germer (RYDIN, 2009).

Des cas similaires à celui de *Ditrichum gracile* observé dans les Écrins ont été récemment cités dans la littérature, avec notamment *Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber et D. Mohr, espèce banale de plaine, observée à 4507 m d'altitude dans les Alpes (KÖRNER, 2010).

Évolution et diversité génétique

L'analyse génétique des échantillons est actuellement en cours.

Une première étude exploratoire a été initiée sur les échantillons d'*Eritrichium nanum* issus de la face sud

du Râteau (CARLSON et MASSON, 2011). Les résultats tendent à confirmer que cette espèce — via la population étudiée — aurait traversé la période glaciaire *in situ*. De plus, les individus présentant la diversité génétique maximale se situent à une altitude avoisinant les 3400 m, donc inférieure à celle du sommet. Au vu de la morphologie du Râteau, la présence d'une calotte glaciaire sommitale ne paraît pas exclue, ce qui expliquerait une situation de refuge à la fois éloignée du glacier basal (glacier de la Selle, toujours présent) et d'un sommet impropre à la vie (sur lequel aucune espèce vasculaire n'a d'ailleurs été rencontrée lors des prospections de 2009 et 2010).

Analyse diachronique et éléments de suivi

En considérant l'ensemble des sommets prospectés depuis 2009, il est marquant de voir qu'il n'existe quasiment pas de donnée floristique historique les concernant (fig. 3). Les rares observations relevées dans la littérature en sont d'autant plus précieuses.

D'autres sources historiques peuvent apporter des informations pertinentes : celles liées à la pratique de l'alpinisme. Elles permettent en l'occurrence d'évaluer les incidences du passage humain en haute montagne.

Sur ce volet de l'analyse diachronique, et en absence totale d'état initial, nous avons réalisé un focus sur des espèces patrimoniales pour lesquelles la mise en place d'un suivi aurait du sens.

Meije

Un seul relevé a pu être trouvé concernant cette prestigieuse face sud. Il revêt toutefois une valeur inestimable : il s'agit en effet d'une observation faite par Paul GUILLEMIN lors de son ascension de la Meije (12 août 1878), qui fut la troisième de l'histoire de ce sommet. Il la fit en compagnie de Pierre GASPARD lui-même, premier homme à l'avoir atteint (16 août 1877). À la descente, les alpinistes firent un bivouac au bord sud-ouest du Glacier carré (photo 11), là où le cheminement prend une remarquable vire horizontale (l'endroit est devenu depuis un célèbre bivouac!). Au réveil, GUILLEMIN fit la découverte de 3 espèces : *Linaria alpina*, *Eritrichium nanum* et *Saxifraga oppositifolia*. Il précise que pour les récolter, il se « hissa sur les épaules de Gaspard, et avec un couteau, détacha soigneusement plusieurs touffes de cette végétation aérienne [...] » (GUILLEMIN et QUATREFAGES, 1878). Preuve que ces plantes n'étaient pas à hauteur d'homme. Si en empruntant ce passage en 2012, nous n'avons pas noté ces espèces⁽⁶⁾, nous avons toutefois

observé à la marge du glacier une remarquable station de *Ranunculus glacialis* (photo 12). Cette population occupe une zone de retrait glaciaire. Or, au vu des qualités évidentes d'observation de GUILLEMIN, il aurait noté cette station si elle avait été présente lors de son passage. Et ce d'autant plus que la station mentionnée est attenante au bivouac et que cette plante est bien plus facile à détecter visuellement que les trois précitées. Il apparaît donc que cette station n'existait pas lors de son passage en 1878. Ce constat et cette découverte font de cette population un excellent marqueur de la dynamique végétale, à la fois au regard de l'altitude et du retrait glaciaire en cours à l'échelle alpine. Si on postule que cette population s'est formée juste après le passage de GUILLEMIN, elle aurait au plus 135 ans. Une étude démographique devrait être mise en place pour étudier plus avant la dynamique de cette espèce le long de gradients altitudinaux.

Aiguille Dibona

Un seul relevé, datant de 1975, concerne l'aiguille Dibona, les aiguilles du Soreiller et les pointes de Burlan (PLACE, 1976). Il y est mentionné la présence d'*Androsace vandellii*, *Saxifraga bryoides*, *Saxifraga moschata* (sub. *S. exarata* Vill.) et *Eritrichium nanum* (« Nous en avons parcourus quelques-unes [arêtes] en escalade (Burlan, Soreiller, Dibona) »). Pour approcher une localisation comparable, nous avons regroupé les relevés des parties hautes de la pointe de Burlan et de l'aiguille Dibona (tableau 4). Il en résulte que toutes les espèces observées en 1975 l'ont également été en 2011. *A contrario*, 5 espèces ont seulement été notées en 2011, et sont toutes alticoles. Elles font intégralement partie, de par le genre et la famille, des taxons les plus présents en haute altitude sur l'arc alpin (AESCHIMANN et al., 2011). Néanmoins, aucune analyse statistique fiable ne peut être conduite avec si peu d'observations. La localisation du relevé de J. PLACE est de plus très imprécise, car elle inclut trois sommets non jointifs; son caractère exhaustif est inconnu, et 1975 reste une date bien trop récente pour s'essayer à une quelconque comparaison. L'exercice reste néanmoins instructif par rapport aux hypothèses de KAMMER et al. (2007), car aucune des espèces mentionnées ne montre de profil du type « migration vers le haut », car restreintes à des habitats de très haute altitude.

Enfin, jusqu'aux prospections de 2011, ce relevé était la seule citation connue dans cette zone pour *Androsace vandellii*, espèce rare et protégée au niveau national sur le territoire français. En considérant ce sommet prestigieux pour les pratiquants de l'escalade, un célèbre passage d'une des voies classiques de la paroi sud, les « cannelures Stöfer », s'est révélé abriter une des plus importantes stations d'*Androsace vandellii* du cirque du Soreiller, et plus largement du PNE. Ce passage a été ouvert⁽⁷⁾ en 1937 (LABANDE 1995). Les coussins, très compacts, y sont naturellement protégés par un ancrage profond dans les cannelures, où ils poussent hors de portée de la main (ou du pied) des alpinistes. Même si l'espèce n'y est pas mentionnée à la date d'ouverture du passage, il y a peu de doute sur le fait qu'elle était déjà présente à cette période, car les espèces en coussins ont une longévité individuelle importante, dépassant souvent et largement la centaine d'années (HALLOY, 2002). Malgré la forte fréquentation de la paroi, cette espèce s'y est plus que bien maintenue au vu de la taille et de la vigueur reproductive des individus de cette station (par ailleurs les seuls fleuris de la voie).

Pointe occidentale de Burlan

Concernant la paroi sud de ce sommet, la voie empruntée (« Muriabelle ») a été ouverte très récemment (2000) et laissait donc peu d'opportunités de trouver des données anciennes. J. PLACE ne mentionne *Androsace vandellii* que sur l'arête, la face n'ayant pas encore été parcourue en 1975 (contrairement à la traversée de l'arête, ouverte en 1932). Il s'ensuit donc que la population de cette face est une découverte, et ce à la fois « grâce et malgré » l'ouverture de la voie. Au vu de l'importance de la population observée, il est tout à fait concevable que celle-ci soit très ancienne. La pratique de l'alpinisme n'a localement pas eu d'impact sur les coussins (ou négligeable car non détectable), ces derniers étant nombreux et facilement observables dans la partie inférieure de la paroi.

Aiguille du Plat de la Selle et Râteau

Les voies normales de l'aiguille du Plat de la Selle et de l'arête sud-est du Râteau sont encore bien plus anciennes. Pour la première, la voie d'accès par le refuge du Soreiller remonte à 1889 (LABANDE, 1995), et les

(6) *Eritrichium nanum* a abondamment été trouvé plus bas, sous le passage dit de la dalle des Autrichiens. *Saxifraga oppositifolia* a quant à lui été trouvé au-dessus de la brèche du Glacier carré, à 3870 m. Enfin, signalons que nous n'avons pas observé *Linaria alpina* de toute la voie. Il a néanmoins été observé au pilier sud de la barre des Écrins, à 3800 m.

(7) Une voie est dit « ouverte » en escalade lorsqu'elle est gravie pour la première fois..

guides avaient même l'habitude de mettre des cairns pour indiquer le cheminement. Ce parcours a une certaine logique, mais de nombreux passages sont possibles. *Androsace pubescens* y a été observée en de nombreux points, constituant parfois d'imposants coussins, certains montrant même des parties nécrosées. Ces deux caractéristiques combinées indiquent un grand âge (certainement séculaire) du coussin. Une de ces observations a été faite au col de Burlan (3207 m), une zone facile d'accès. L'espèce n'y avait jamais été citée, mais PLACE, en 1976, l'avait relevée de l'autre côté du cirque du Soreiller, au pied du Plaret. Sans atteindre la taille de ces coussins, ceux observés à la brèche du Râteau et sur la base de son arête sud-est étaient également assez nombreux, et non dégradés. L'ouverture de ce passage date de 1874, par le fameux alpiniste William August COOLIDGE (LABANDE, 1995). Cette espèce, également protégée sur le plan national, est ainsi en parfait état de conservation dans ces milieux extrêmes, et ce malgré les passages répétés d'alpinistes. De plus, selon ARMAND (2008), ce taxon est de loin le plus présent dans les zones qu'il a prospectées à plus de 3500 m d'altitude dans l'Oisans.

Rouies

La voie normale des Rouies a été ouverte en 1873 (LABANDE, 1998). L'accès à l'arête sommitale s'effectue par son versant nord-est. L'importante population d'*Androsace pubescens* découverte au sommet occupe un escarpement de quelques mètres-carrés, situé à l'apic de l'impressionnante face sud-est. Cette zone peu engageante semble pour partie expliquer la bonne conservation de cette population, notamment au vu du passage important et de la roche extrêmement friable de ce sommet. Toutefois, l'absence marquée de plante sur les autres expositions accrédite l'hypothèse d'une niche d'insolation assez restreinte pour la viabilité des plantes sur ce site.

Conclusion

La flore alticole du massif des Écrins ne présente pas une remarquable diversité spécifique, mais elle est parfaitement représentative des taxons dominant l'étage nival sur l'arc alpin, avec un record d'altitude pour le territoire français pour une plante vasculaire : 4070 m. S'il est trop tôt pour connaître encore sa structure génétique et certains aspects de son histoire évolutive, il est malgré tout possible de mettre en évidence un cor-tège alticole bien défini pour ce territoire. Ce dernier

ne présente pas, en l'état, d'infiltration de taxons de basses altitudes (sauf pour les bryophytes). Si certaines trachéophytes se caractérisent par des amplitudes altitudinales relativement larges, elles n'en demeurent pas moins des orophytes. Ces données vont donc dans le sens, pour les zones libérées des glaces, d'une recolonisation d'habitats favorables par des espèces déjà présentes à des altitudes voisines, comme c'est le cas illustratif de *Ranunculus glacialis* au Glacier carré de la Meije. L'étude des stations d'espèces végétales de haute altitude permet également de dresser un état des lieux relativement précis, et ce à des fins de comparaisons historiques. En effet, au vu des évolutions climatiques, cet état initial permettra sur du long terme de mesurer les impacts sur les composantes biologiques des milieux de haute montagne. Les études à venir permettront également d'aller plus en avant sur les questions de structuration génétique d'espèces en coussins présentes sur d'anciens nunataks. Au-delà de la connaissance des espèces restées au cœur des Alpes durant les glaciations, ces données permettront d'appréhender la conservation de la biodiversité non plus sous le seul angle des espèces ou des milieux, mais d'intégrer des territoires « à forte diversité génétique ». Des réservoirs de biodiversité intraspécifique en somme.

REMERCIEMENTS

Nos plus sincères remerciements sont adressés à l'ensemble des personnels du LECA et du PNE ayant participé de près ou de loin à l'aventure « écologie verticale », et plus particulièrement à Sébastien IBANEZ, Cécile ALBERT et Patrick SACCONI, sans qui le volet « nunataks » du projet n'aurait jamais été initié. Le CNRS et le PNE ont cofinancé l'ensemble des actions relatives à ce projet. Nous remercions également chaleureusement les gardiennes et gardiens des refuges du Sellé, du Pelvoux, de l'Olan, de la Selle, du Soreiller, du Pigeonnier, du Promontoire, de Vallonpierre et de Chabournéou sans qui ces travaux de haute montagne n'auraient pas eu la même saveur.

BIBLIOGRAPHIE

- AESCHIMANN D., LAUBER K., MOSER D. M. et THEURILLAT J.-P., 2004.— *Flora alpina*. Belin édit., Paris.
- AESCHIMANN D., RASOLOFO N. et THEURILLAT J.-P., 2011.— Analysis of the flora of the Alps. 2 : biodiversity and chorology. *Candollea*, **66** : 225–253.
- ARMAND M., 2008.— Quelques données sur l'observation des plantes vasculaires en haute altitude en Isère. *Le Monde des plantes*, **497** : 12–14.
- BOUCHER F., THUILLER W., ROQUET C., DOUZET R., AUBERT S., ALVAREZ N. et LAVERGNE S., 2010.— Reconstructing the origins of high-alpine niches and cushion life form in the genus *Androsace* s.l. (*Primulaceae*). *Evolution*, **66** : 1255–1268.

- CARLSON B. et MASSON S., 2011.— *Résistance face à la glaciation ou recolonisation : Une étude génétique sur l'histoire biogéographique de la plante alpine Eritrichium nanum dans le massif des Écrins, France*. Rapport M1 BEE, université de Grenoble.
- CARRET M., 1880.— Note sur quelques plantes trouvées au pic de la Meije. *Annales de la Société botanique de Lyon*, 7 : 171–176.
- CHABOISSEAU T., 1878.— Recherches botaniques autour du massif du Pelvoux. *Ann. Club Alp. franç.*, 5 : 530–556.
- CHAS E., 1994.— *Atlas de la flore des Hautes-Alpes*. Conservatoire botanique national alpin, Conservatoire des espaces naturels de Provence et des Alpes du sud, Parc national des Écrins. 816 p.
- DA LAGE, A. et MÉTAILLIÉ G. (coord.), 2005.— *Dictionnaire de biogéographie végétale*. CNRS édit., Paris, 579 p.
- DELFORGE Q., 2012.— *Variabilité climatique et individuelle de la niche dans le genre Grimmia (Bryophyta) et évolution des processus éco-physiologiques*. Rapport master SET, Aix-Marseille Université., 26 p.
- DÉSAMORÉ A., VANDERPOORTEN A., LAENEN B., GRADSTEIN R. et KOK P. J. R., 2010.— Biogeography of the Lost World (Pantepui region, northeastern South America) : Insights from bryophytes. *Phytotaxa*, 9 : 254–265.
- DIXON C. J., SCHÖNSWETTER P., SUDA J., WIEDERMANN M. M. et SCHNEEWEISS G. M., 2009.— Reciprocal Pleistocene origin and postglacial range formation of an allopolyploid and its sympatric ancestors (*Androsace adfinis* group, *Primulaceae*). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 50 : 74–83.
- GOTTFRIED M., PAULI H., FUTSCHIK A., AKHALKATSI M., BARANCOK P., BENITO ALONSO J. L., COLDEA G., DICK J., ERSCHBAMER B., FERNÁNDEZ CALZADO M. R., KAZAKIS G., KRAJČI J., LARSSON P., MALLAUN M., MICHELSEN O., MOISEEV D., MOISEEV P., MOLAU U., MERZOUKI A., NAGY L., NAKHUTSRISHVILI G., PEDERSEN B., PELINO G., PUSCAS M., ROSSI G., STANISCI A., THEURILLAT J.-P., THOMASELLI M., VILLAR L., VITTOZ P., VOGIATZAKIS I., GRABHERR G., 2012.— Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. *Nature climate change*, 2 : 111–115.
- GUILLEMIN P. et QUATREFAGES (DE) A.S., 1878.— Bivouacs dans les Alpes françaises. *Annuaire du Club alpin français*, 5^e année : 3–70.
- HALLOY S.R.P., 2002.— Variation in community structure and growth rates of high-andean plants with climatic fluctuations. In : KORNER C. et SPEHN E. M. (coord.), *Mountain Biodiversity : a global assessment*. Parthenon édit., London, p. 225–237.
- HÉBRARD J.-P., 1978.— *Contribution à l'étude des muscinées du Parc national des Écrins. Observations floristiques et écologiques*. Parc national des Écrins.
- HEWITT G., 2000.— The genetic legacy of the Quaternary ice ages. *Nature*, 405 : 907–913
- KAMMER P.M., SCHÖB C. et CHOLER P., 2007.— Increasing species richness on mountain summits : Upward migration due to anthropogenic climate change or re-colonisation? *Journal of Vegetation Science*, 18 : 301–306.
- KÖRNER C., 2003.— *Alpine plant Life — Functional plant ecology of high mountain ecosystems*. 2^e édition. Springer édit., 344 p.
- KÖRNER C., 2010.— Coldest places on earth with angiosperm plant life. *Alp Botany*, 121 : 11–22.
- KOVAR-EDER J., KVAČEK Z., MARTINETTO E. et ROIRON P., 2006.— Late Miocene to Early Pliocene vegetation of southern Europe (7–4 Ma) as reflected in the megafossil plant record. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 238 : 321–339
- KROPF M., COMES H.P. et KADEREIT J.W., 2006.— Long distance dispersal vs vicariance : the origin and genetic diversity of alpine plants in the Spanish Sierra Nevada. *New Phytologist*, 172 : 169–184.
- LABANDE F., 1995.— *Guide du Haut-Dauphiné. Massif des Écrins, tome 1*. L'Envol édit. Belledone.
- LABANDE F., 1998.— *Guide du Haut-Dauphiné. Massif des Écrins, tome 3*. L'Envol édit. Belledone
- LARENA B. G., AGUILAR J. F. et FELINER G. N., 2006.— Glacial-induced altitudinal migrations in *Armeria* (*Plumbaginaceae*) inferred from patterns of chloroplast DNA haplotype sharing. *Molecular Ecology*, 11 : 1965–1974.
- MÉDAIL F. et DIADEMA K., 2009.— Glacial refugia influence plant diversity patterns in the Mediterranean Basin. *J. Biogeogr.*, 36 : 1333–1345.
- MORARD, S., SCAPOZZA C., DUHEM V., REYNARD E. et DELALOYE R., 2009.— *Géomorphologie de la montagne — fiches pour l'enseignant*. Société Suisse de Géomorphologie (SSGm), site internet : <http://www.unifr.ch/geoscience/geographie/montagne>.
- OZENDA P., 1985.— *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Masson édit., Paris, 330 p.
- OZENDA P., 2009.— On the genesis of plant population in the Alps : New or critical aspects. *Comp. Rend. Biol.*, 332 : 1092–1103.
- PLACE J., 1976.— *Observations floristiques sur quelques milieux de la zone périphérique et de la zone centrale du Parc national des Écrins*. Parc national des Écrins.
- POSTIGO MIJARRA J. M., BARRON E., GOMEZ MANZANEQUE F. et MORLA C., 2009.— Floristic changes in the Iberian Peninsula and Balearic Islands (south-west Europe) during the Cenozoic. *Journal of Biogeography*, 36 : 2025–2043.
- RYDIN H., 2009.— Population and community ecology of bryophytes. In : GOFFINET B. et SHAW A. J. (coord.), *Bryophyte biology*. Cambridge University Press édit, p. 393–444.
- SCHÖNSWETTER P., TRIBSCH A., SCHNEEWEISS M. et NIKLFELD H., 2003.— Disjunctions in relict alpine plants : phylogeography of *Androsace brevis* and *A. wulfeniana* (*Primulaceae*). *Bot. J. Linn. Soc.*, 141 : 437–446.
- SOTIAUX A., ENROTH J., OLSSON S., QUANDT D. et VANDERPOORTEN A., 2009.— When morphology and molecules tell us different stories : a case-in-point with *Leptodon corsicus*, a new and unique endemic moss species from Corsica. *Journal of Bryology*, 31 : 186–196.
- STEHLIK I., BLATTNER F.R., HOLDEREGGER R. et BACHMANN K., 2002.— Nunatak survival of the high Alpine plant *Eritrichium nanum* (L.) Gaudin in the central Alps during the ice ages. *Molecular Ecology*, 11 : 2027–2036.
- VANDERPOORTEN A., LAENEN B., RUMSEY F., GONZALEZ-MANCEBO J. M., GABRIEL R. et CARINE M. A., 2011.— Dispersal, diversity and evolution of the Macaronesian cryptogamic floras. In : Bramwell, D. (coord.), *The Biology of Island Floras*. Cambridge University Press édit., p. 338–364.
- VOS P., HOGERS R., BLEEKER M., REIJANS M., VAN DE LEE T., HORNES M., FRIJTERS A., POT J., PELEMAN J., KUIPER M. et ZABEAU M., 1995.— AFLP : a new technique for DNA fingerprinting. *Nucleic Acids Res.*, 23 : 4407–4414.

WAGNER J., STEINACHER G. et LADINIG U., 2010.— *Ranunculus glacialis* L. : successful reproduction at the altitudinal limits of higher plant life. *Protoplasma*, 243 : 117–128.
WALTHER G.-R., 2003.— Plants in a warmer world. *Perspect. Plant Ecol.*, 6 : 169–185.
WALTHER G.-R., BEISSNER S. et POTT R., 2005.— Climate change and high mountain vegetation shifts. In : BROLL, G. et

B. KEPLIN (coord.) *Mountain ecosystems — Studies in treeline ecology*. Springer édit., p. 77–96.
WESTERGAARD K. B., ALSOS I. G., POPP M., ENGELSKJON T., FLATGERG K. I. et BROCHMANN C., 2011.— Glacial survival may matter after all : nunatak signatures in the rare European populations of two west-artic species. *Molecular Ecology*, 20 : 376–393.

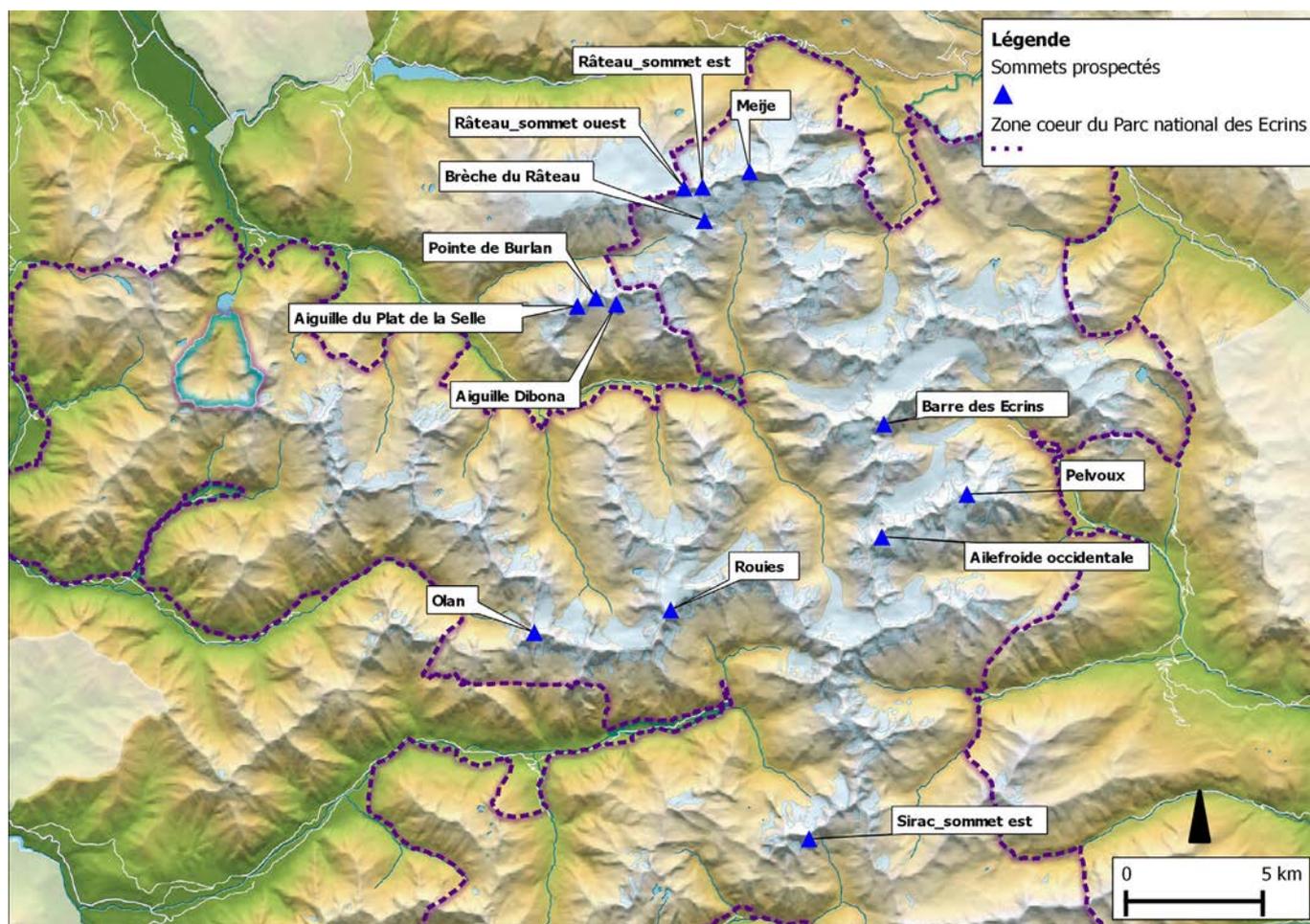


Fig. 1. Sommets et parois sud prospectés dans le cadre du programme Écologie verticale.

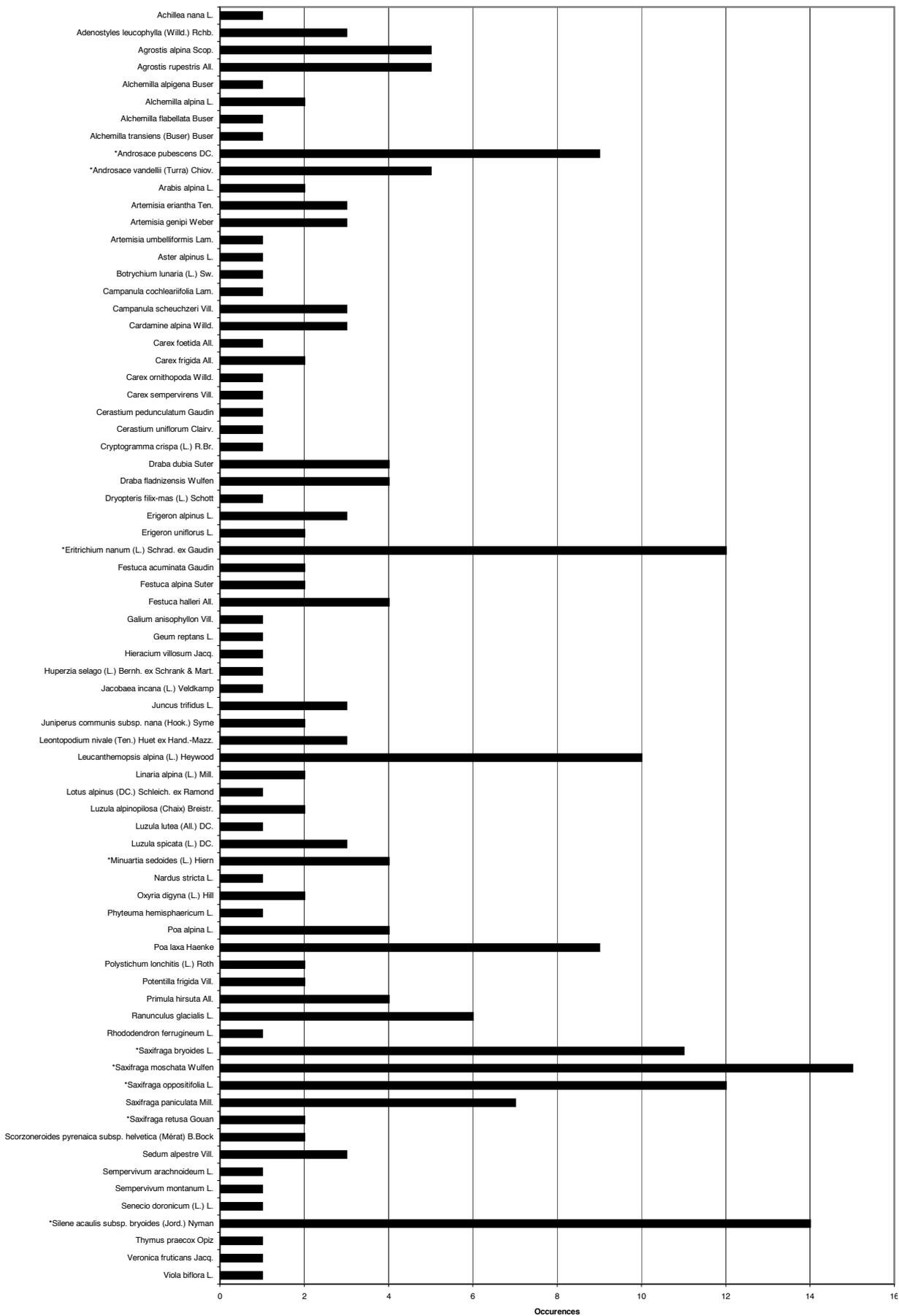


Fig. 2. Trachéophytes observées (* taxons ayant un port en coussin).

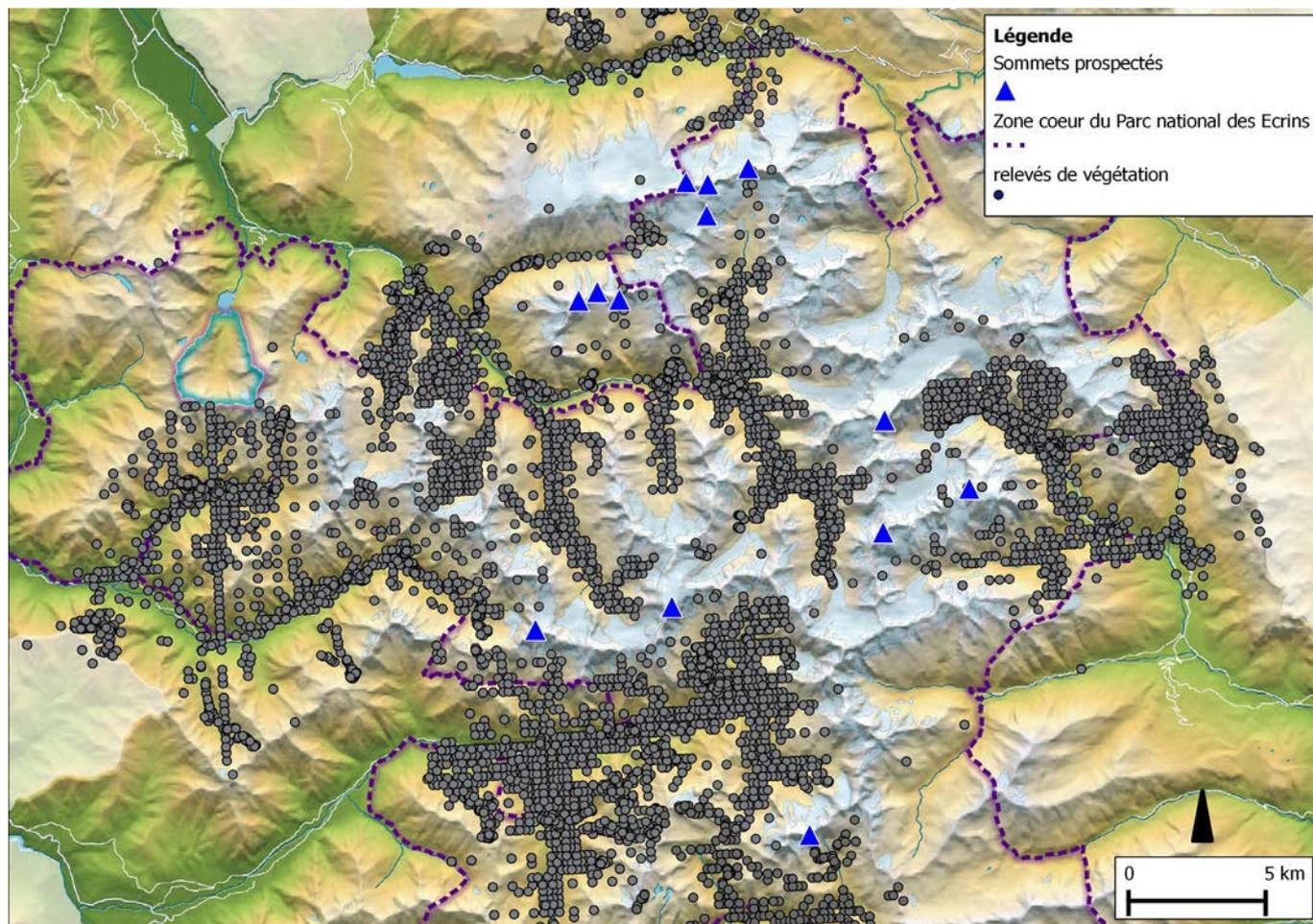


Fig. 3. Relevés botaniques effectués sur les communes contenant les sommets prospectés. Sources : Parc national des Écrins et Conservatoire botanique national alpin.

Toutes les photos qui suivent sont de Cédric DENTANT, sauf mention de l'auteur.



Photo 1. *Androsace vandellii* (Primulaceae) - androsace de Vandelli.

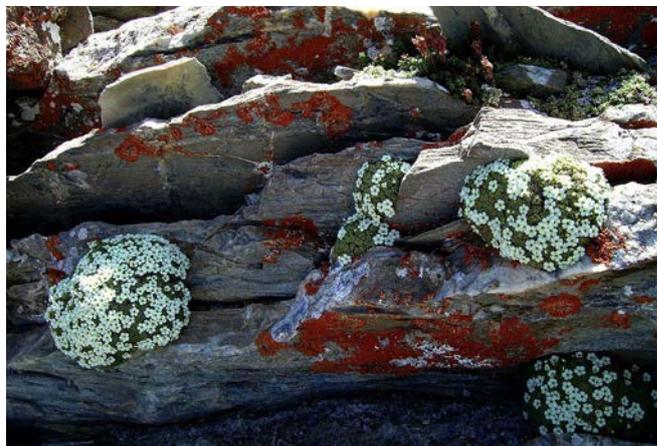


Photo 2. *Androsace helvetica* (Primulaceae) - androsace helvétique (photo : Bernard NICOLLET).



Photo 3. *Androsace pubescens* (Primulaceae) – androsace pubescente.
Photo 4. *Saxifraga oppositifolia* (Saxifragaceae) – saxifrage à feuilles opposées. Ce coussin a été découvert à 4070 m d'altitude.
Photo 5. *Saxifraga bryoides* (Saxifragaceae) – saxifrage fausse-mousse.
Photo 6. *Saxifraga moschata* (Saxifragaceae) – saxifrage musqué.
Photo 7. *Eritrichium nanum* (Boraginaceae) – éritriche nain (photo : SÉBASTIEN IBANEZ).
Photo 8. *Silene acaulis* subsp. *excapa* (Caryophyllaceae) – silène acaule.



Photo 9. Récolte d'échantillons sur la Tour grise, dans le pilier sud de la barre des Écrins; second plan : le Fifre; 3e plan : les Rouies, sommet prospecté par ailleurs (photo : Sébastien IBANEZ).



Photo 10. Récolte d'échantillons sur l'arête de la Convention, en face sud de la Meije; second plan : vallon des Étançons.



Photo 11. Prise de vue du bivouac, en marge sud-ouest du Glacier blanc (photo : Paul GUILLEMIN, 1878; source : Archives départementales des Hautes-Alpes).



Photo 12. Population de *Ranunculus glacialis* (périmètre jaune) en bordure sud-ouest du Glacier carré (vallon des Étançons en arrière-plan).

Sommet		Amplitude altitudinale	Altitude sommitale	Année de prospection				Commune	Département
				2009	2010	2011	2012		
Aiguille Dibona	face S et sommet	381 m [2750 m - 3131 m]	3131 m			×		Saint-Christophe-en-Oisans	Isère
Aiguille du Plat de la Selle	face SE	273 m [3207 m - 3480 m]	3596 m			×			
Ailefroide occidentale	face S et sommet	304 m [3650 m - 3954 m]	3954 m	×				Pelvoux	Hautes-Alpes
Barre des Écrins	face S et sommet	1202 m [2900 m - 4102 m]	4102 m				×	Pelvoux	
Meije	face S et sommet	983 m [3000 m - 3983 m]	3983 m				×	Saint-Christophe-en-Oisans	Isère
Olan	face S et sommet	504 m [3060 m - 3564 m]	3564 m	×				Chapelle-en-Valgaudemar	Hautes-Alpes
Pelvoux	face S	580 m [3250 m - 3830 m]	3943 m	×				Pelvoux	
Pointe occidentale de Burlan	face S et sommet	190 m [3100 m - 3290 m]	3299 m			×		Saint-Christophe-en-Oisans	Isère
Râteau	face S et pic O	369 m [3400 m - 3769 m]	3769 m	×					
Râteau	arête SE et pic E	609 m [3200 m - 3809 m]	3809 m		×				
Rouies	piet face S et sommet	849 m [2740 m - 3589 m]	3589 m			×		Chapelle-en-Valgaudemar	Hautes-Alpes
Sirac	face S et sommet E	750 m [2650 m - 3400 m]	3400 m				×	Champoléon	
Aiguille Pierre-André	face sud et sommet	122 m [2690 m - 2812 m]	2812 m				×	Saint-Paul-sur-Ubaye	Alpes-de-Haute-Provence

Tableau 1. Sommets et faces sud échantillonnés.

Sommet	Roches	Voie parcourue
Aiguille Dibona	Granite monzonitique	Berthet/Boell/Stöfer
Aiguille du Plat de la Selle	Gneiss clair	Voie normale
Barre des Ecrins	Migmatite et amphibolites	Pilier S
Meije	Granite basal de la Meije et gneiss rubané	Voie normale et traversée des arêtes
Olan	Granite et amphibolites	Voie normale
Pointe occidentale de Burlan	Gneiss clair et granite	« Muriabelle »
Pelvoux	Granite et amphibolites	Voie des rochers rouges
Râteau	Granite albitique	Arête SE
Rouies	Gneiss migmatisé et gneiss amphibolique	Voie normale
Sirac	Migmatite du Sirac	Pilier sud du sommet E
Aiguille Pierre-André	Quartzites triasiques et conglomérat quartzeux à liparite	« Marmottes givrées »

Tableau 2. Caractérisation des sommets et parois prospectés.

Espèces relevées	Famille	Sommet	Altitude de la station
<i>Bartramia ithyphylla</i> Brid.	Bartramiaceae	Aiguille Dibona	2900 m
<i>Ditrichum gracile</i> (Mitt.) Kuntze	Ditrichaceae	Les Rouies	3580 m
<i>Grimmia funalis</i> (Schwägr.) Bruch et Schimp.	Grimmiaceae	Pointe Burlan	3290 m
<i>Grimmia sessitana</i> De Not.	Grimmiaceae	Les Rouies	3580 m
<i>Polytrichastrum alpinum</i> (Hedw.) G.L. Sm.	Polytrichaceae	Aiguille du Plat de la Selle	3300 m
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.	Polytrichaceae	Sirac	2660 m
<i>Tortella tortuosa</i> (Hedw.) Limpr.	Pottiaceae	Aiguille Dibona	2900 m

Tableau 3. Bryophytes relevées sur les sommets et parois prospectés.

Taxon	Dibona-Burlan		Meije	
	1975	2011	1878	2012
<i>Agrostis rupestris</i>		×		
<i>Androsace vandellii</i>	×	×		
<i>Artemisia eriantha</i>		×		
<i>Eritrichium nanum</i>	×	×	×	
<i>Festuca halleri</i>		×		
<i>Linaria alpina</i>			×	
<i>Poa laxa</i>		×		
<i>Ranunculus glacialis</i>				×
<i>Saxifraga bryooides</i>	×	×		
<i>Saxifraga moschata</i>	×	×		
<i>Saxifraga oppositifolia</i>			×	
<i>Silene exscapa</i>		×		

Tableau 4. Liste des espèces observées dans les parties hautes du massif du Soreiller.