



HAL
open science

La toundra russe

Laurent Touchart

► **To cite this version:**

Laurent Touchart. La toundra russe. Les milieux naturels de la Russie, une biogéographie de l'immensité., L'Harmattan, pp.33-114., 2010, 978-2-296-11992-5. hal-03729640

HAL Id: hal-03729640

<https://hal.science/hal-03729640>

Submitted on 20 Jul 2022

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Touchart L. (2010) « La toundra russe » in *Les milieux naturels de la Russie, une biogéographie de l'immensité*. Paris, L'Harmattan, 460 p. : pp. 33-114.

Pour HAL :

- mise en page différente de celle de l'éditeur
- ajout d'un résumé et de mots-clefs

La toundra russe

*Par Laurent Touchart
Université d'Orléans*

Résumé : A partir d'un mot finno-ougrien désignant les hauteurs dénudées émergeant au-dessus de la forêt de la péninsule de Kola, les Russes ont appelé toundra la formation végétale zonale, basse, sans arbre, qui borde les littoraux des mers arctiques de leur pays. Elle forme le milieu de vie ultime de leur avancée historique vers le nord. Les mousses et les lichens, à croissance très lente, structurent l'écosystème toundrain et la primauté des premières est une originalité de la toundra russe par rapport à son homologue canadienne. Les autres plantes, herbacées ou ligneuses, sont plaquées au sol et l'ensemble compose un paysage bas, pratiquement sans strates distinctes, souvent discontinu, dont l'organisation géographique se fait sous forme d'une mosaïque. Sur plus de trois millions de kilomètres carrés, la toundra est la formation végétale la plus pauvre de Russie. Sa biomasse moyenne est d'une dizaine de tonnes par hectare, dont plus des quatre cinquièmes sont constitués par les organes souterrains. Sa productivité de seulement une tonne par hectare par an environ, est très variable d'une année à l'autre et rend aléatoire une quelconque utilisation humaine. L'élevage traditionnel du renne, s'il respecte un long temps de retour sur les pâturages de la « mousse à renne » (*oléni mokh*), semble l'activité la plus adaptée. Les traits caractéristiques de la toundra sont conditionnés par son appartenance au milieu polaire, mais sa pauvreté spécifique est accentuée par la jeunesse de cette formation à l'échelle des temps biogéographiques. D'ailleurs, la toundra de la Russie d'Europe et de la Sibérie occidentale, qui a subi toutes les glaciations quaternaires, compte moins d'espèces que celle de Sibérie orientale, si sèche qu'elle fut en grande partie épargnée par le rabotage glaciaire. Aujourd'hui, la toundra russe est déterminée par un climat polaire, dont le principal problème est l'absence d'été, beaucoup plus contraignante que le froid de l'hiver. La brièveté de la saison végétative, ainsi que le caractère froid, sec et venté de celle-ci, ont conduit les rares espèces résistantes à développer de multiples adaptations. Outre le climat, l'autre déterminisme de la toundra est celui du sol. Au-dessus d'un sous-sol gelé en permanence (*vetchnaïa merzlota*), le sol proprement dit distille une eau très froide, même en juillet. Beaucoup de plantes ne peuvent l'absorber pleinement et développent des adaptations à la sécheresse, alors même que l'eau ne manque pas. La toundra russe offre une zonation perturbée par le tracé de la ligne de côte, si bien que le ruban haut-arctique concerne presque uniquement les archipels. La toundra d'Europe ne possède quant à elle qu'une bande bas-arctique. Seule la Sibérie centrale offre une ample disposition latitudinale. Cette zonation est compliquée par un gradient de continentalité allant d'ouest en est, qui oppose aujourd'hui la toundra européenne, baignée par l'extrémité du courant mourman, à la toundra sibérienne. Sur le plan paléogéographique, la limite entre la toundra qui fut fortement englacée et le continent sec se place plus à l'est. Il résulte de ce double contraste une originalité de la toundra de Sibérie occidentale, la plus pauvre de toutes les formations végétales russes. L'altitude ajoute quelques compartimentages supplémentaires, surtout en Sibérie orientale et en Extrême-Orient. Quelques toponymes consacrés par l'occupation humaine, qui reflètent plus ou moins les différences biogéographiques et celles de pression anthropique, permettent de distinguer en Russie continentale une quinzaine de régions de toundra : la toundra mourmane, celle de Ter, de Kanin, de la Petite et de la Grande Terre, de Yamal, de Guydan, la toundra taïmyrienne, celle de Byrranga, de la Yana, de l'Indiguirka, de la Kolyma, d'Anadyr, des montagnes tchouktches. Il faut y ajouter plusieurs régions de toundra insulaire, à forte personnalité, en particulier celle de l'île de Vrangel, qui est considérée comme la plus riche formation moyen-arctique de la planète. En tant que formation végétale se trouvant dans un milieu extrême, aux limites de la vie, la toundra russe se présente, à grande échelle cartographique, comme une mosaïque de micro-biocénoses et même, comme disent les Russes, de nano-complexes. La taille de chaque unité a tendance à diminuer du sud au nord et de la plaine vers les reliefs. Marécages et tourbières, creux à neige, lieux très circonscrits enrichis en azote, modelés de polygones forment autant de micro-habitats particuliers, qui diversifient la toundra sur de petites distances.

Mots clefs : zone de toundra, végétation naine, mollisol, pergélisol, merzlota, élevage du renne, Russie arctique, Côte Mourmane, péninsule de Taïmyr.

Introduction

La toundra est la formation végétale basse, sans arbre, qui croît dans la partie de la Russie où le froid permanent est le facteur limitant majeur, grossièrement au nord du cercle polaire. La toundra russe, prise dans son sens le plus restrictif, couvre 3,2 millions de km², soit 19 % du territoire de la Fédération. Si on lui adjoint 1,9 million de km² de toundra boisée, la surface dépasse 500 millions d'hectares et représente 30 % du territoire russe.

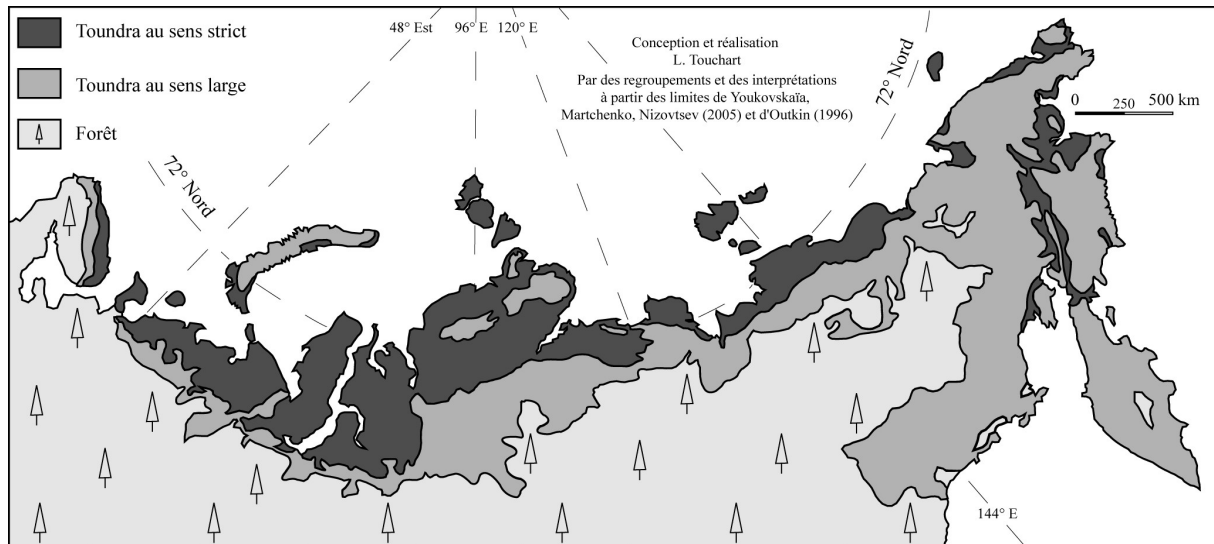


Fig. toundra 1 : Carte de l'extension de la toundra russe

C'est sans doute la toundra qui matérialise le mieux l'effet en trompe-l'œil¹ de l'immensité russe. Sur une superficie qui couvre près de dix fois la France, la toundra russe est une vaste réserve de nature, où certaines aires protégées ont la taille d'un département de notre pays. C'est aussi l'endroit d'activités traditionnelles, comme l'élevage du renne, sur lequel se fondait une véritable civilisation (Leroi-Gourhan, 1936), menacée dans certaines régions par l'avancée du front pionnier, en particulier en Sibirie occidentale, où l'extraction des hydrocarbures n'en finit pas de monter vers le nord. La toundra russe est également un haut lieu de la recherche scientifique en milieu extrême. A la suite des travaux de B.N. Gorodkov pendant l'entre-deux-guerres, les grands spécialistes mondiaux de la toundra s'appelèrent B.A. Tikhomirov, V.D. Aleksandrova, N.V. Matvéeva, A.I. Tolmatchiov, B.A. Yourtsev, ou encore Youri Ivanovitch Tchernov. Très publiée en anglais, Véra Aleksandrova a sans doute eu l'audience planétaire la plus affirmée.

Comme tout paysage peu humanisé, la toundra a l'image d'un milieu assez uniforme, qui ne mériterait qu'une étude de biogéographie générale, sans intérêt régional. La toundra russe est-elle la même que son homologue canadienne et alaskienne ? Si la toundra russe abrite 90 % des espèces arctiques proprement dites de l'hémisphère nord (Abdurahmanov, 2003), celles qui n'existent pas dans autres zones bioclimatiques, est-ce parce qu'elle est plus riche que la toundra américaine ou est-ce parce que l'endémisme régional n'existe pas dans le monde polaire, faisant que les mêmes espèces se retrouvent partout ? N'y a-t-il pas plus de différences entre les toundras mourmane et yakoute qu'entre les toundras tchouktche et alaskienne ? Quelles sont les contraintes que le milieu polaire impose aux plantes et aux animaux ? Le pergélisol a-t-il une forte influence sur la végétation ou bien, situé suffisamment profond, épargne-t-il les organes souterrains de son effet négatif ?

Pour tenter d'apporter quelques éléments de réponse, il conviendra d'abord de se pencher sur les traits paysagers propres à la toundra, puis sur la manière dont le cadre polaire, climatique et pédologique, les déterminent.

¹ Du moins si le territoire d'un Etat ne servait qu'à la surface agricole utile et à la construction de mégapoles.

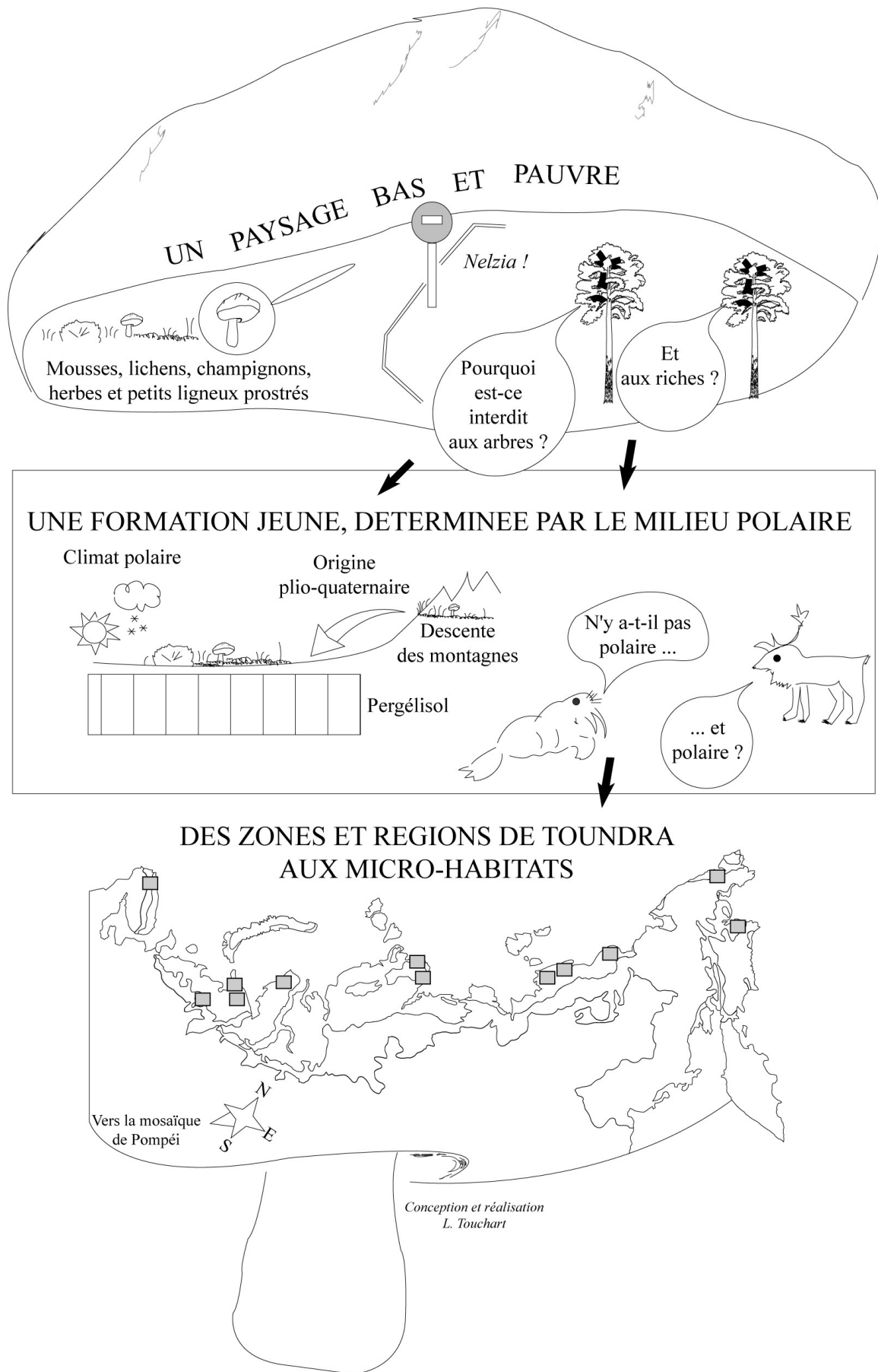


Fig. toundra 2 : La toundra russe, caricature géographique

A cette occasion, nous nous permettrons de parler de milieu toundrain², répondant aux environnements forestier et steppique. Dans un troisième temps, il sera plus important que dans les autres zones bioclimatiques de Russie de souligner les différents types de toundra. Le milieu toundrain, aux extrémités de la vie, consacre en effet l'importance des micro-habitats. Cependant, cette mosaïque de niches à grande échelle cartographique s'insère elle-même dans d'autres découpages plus vastes, zonaux, méridiens, altitudinaux et régionaux. Leurs limites sont parfois mouvantes, ne font pas toujours l'unanimité entre les auteurs. Parmi les choix ici faits, la toundra boisée ne sera pas étudiée dans ce chapitre, mais dans celui de la taïga, affirmant ainsi la grande caractéristique de la vraie toundra : l'absence d'arbre.

1. Un paysage bas, marqueté et pauvre

Le paysage³ de la toundra russe peut être décrit, dans sa dimension verticale, comme une formation basse, et dans ses dimensions horizontales, comme un ensemble morcelé. Dans un troisième temps, il convient de regrouper ces deux approches par l'étude du volume végétal, en particulier de sa biomasse. La faiblesse de ce volume et la lenteur de son renouvellement conduisent à caractériser la toundra par sa pauvreté. Or celle-ci n'est pas seulement quantitative. Elle se manifeste aussi par l'indigence de la composition spécifique.

Le caractère bas de la toundra implique-t-il une absence de stratification ? A quelle échelle la mosaïque végétale se met-elle en place ? La polydominance s'exprime-t-elle par une juxtaposition ou un enchevêtrement ? La faiblesse de la base végétale permet-elle le développement d'une pyramide alimentaire animale complète ou l'ensemble est-il tronqué ? Quelles activités humaines traditionnelles se sont développées dans le milieu de la toundra russe et l'équilibre est-il menacé ?

1.1. Une formation basse

Qu'y a-t-il de plus effrayant pour un sylvain ? Est-ce l'absence d'arbre, le fait qu'un bouleau est aussi petit qu'un champignon, ou bien, comme on le raconte aux enfants russes, la possibilité qu'un champignon soit aussi grand qu'un bouleau ? Et parmi ces trois grands traits paysagers, les deux derniers sont-ils vraiment les mêmes ?

1.1.1. Le pays sans arbre

Pour tous les géographes de la planète, le caractère descriptif majeur de la toundra est l'absence d'arbre⁴ dans un milieu polaire de plaine ou de bas plateau. Cette définition et les mots pour désigner la formation végétale en question suscitent, comme souvent, un certain nombre de problèmes liés au fait que l'emploi traditionnel du nom par les populations et l'usage qui est en fait maintenant par les géographes ne coïncident pas. Il se pose d'une part la question de la différence entre l'absence d'arbre et celle de forêt, d'autre part celle d'une formation zonale climatique ou azonale montagnarde.

Dès le Moyen Age, la Russie novgorodienne a pris contact avec la formation végétale basse des côtes de la mer de Barents. La présence russe à Kola est attestée depuis 1264 et cette fondation se trouve à proximité de la limite végétale majeure ; il suffit de descendre ce même fjord sur quelques kilomètres pour la dépasser. Si, avant Catherine II, les Russes sont restés juste au sud de cette limite, c'est que, au-delà, se trouvait le *bezlessié*, c'est-à-dire le « pays sans forêt » des premiers colons les plus septentrionaux, un endroit traumatisant où l'absence de peuplement arboré déconcerte, angoisse

² Les Russes possèdent évidemment depuis longtemps dans leur langue l'adjectif *toundrovyy*.

³ L'objet de ce développement est d'abord de décrire la physionomie de cette formation végétale. Dans les trois premiers temps, elle se fera sans citer les espèces floristiques ou bien en le faisant de façon commune, sans s'attacher à mettre une majuscule pour les genres et les familles. La taxonomie précise est réservée au quatrième temps de ce développement.

⁴ « Les véritables toundras sont sans arbres » (Berg, 1941, p. 22). « L'absence d'arbres est le seul caractère commun à une végétation naine, mais extrêmement variée » (Biro, 1965, p. 207). « Le terme 'toundra' désigne les formations végétales [...] situées en latitude au-delà de la limite naturelle de l'arbre » (Simon, 2007, p. 349).

et rend la vie traditionnelle pratiquement impossible pour un peuple forestier et défricheur⁵. Aujourd'hui, les biogéographes russes utilisent le terme de *bezlessié* pour désigner un caractère descriptif majeur, l'absence paysagère de forêt. Et c'est bien là la première subtilité du langage géographique par rapport à l'emploi traditionnel du terme slave de *bezlessié*. Pour le géographe, l'absence de la forêt n'est pas synonyme de celle de l'arbre. La frontière de la forêt se trouve plus sud et la formation dite *lessotoundra*, la toundra boisée, occupe l'intervalle entre les deux limites. Cet écotone sera étudié géographiquement dans le développement traitant de la taïga.

Dans leur déplacement ancien vers le nord-ouest, à travers la Carélie et la péninsule de Kola, et vers le nord-est, en direction de la Petchora, les Russes avaient rencontré des populations septentrionales, d'une part les Lapons, d'autre part les Zyrianes⁶. Respectivement appelés aujourd'hui Sâmes et Komi, ces deux peuples de langue finno-ougrienne⁷ pratiquaient bien entendu le contraste entre les parties forestières et dénudées de leur territoire. Peu enclins l'un comme l'autre⁸ à aller jusqu'aux rivages des mers arctiques, ils connaissaient la dégradation forestière due à l'étagement montagnard, qui, dans ces conditions rigoureuses, conduit très vite à une formation végétale basse. Une partie des Sâmes utilisait ces pâturages d'altitude pour l'estivage des rennes. C'est pour désigner ces sommets dénudés que les peuples finno-ougriens employaient le mot à l'origine de la toundra. Les Russes ne manquaient pas non plus d'être frappés par chacune de ces hauteurs sans conifère, qu'ils appelaient *bezlesnaïa vozvychnost* (la hauteur sans forêt) ou *golaïa vozvychnost* (la hauteur dénudée). Ils assimilèrent cependant aussi le nom, ou plutôt les noms⁹, de toundra. Le lexique savant en a changé le sens. Les géographes russes, à l'origine du concept de la zonalité, ont employé la toundra pour désigner la formation végétale basse de la zone bioclimatique polaire. De ce fait, la vraie toundra des géographes est devenue celle des plaines, où il n'y a pas d'interférence entre la latitude et l'altitude. Pour la formation des hauteurs dénudées, les géographes russes parlent de toundra de montagne, l'ajout de l'adjectif montagnard montrant le renversement de situation entre la toundra laponne d'origine et celle de la géographie russe, puis mondiale¹⁰.

1.1.2. Le paysage végétal ras des lichens, mousses et champignons

Les cryptogames que sont les lichens (*lichainiki*) et les mousses (*mkhi*), forment ce que les auteurs russes (Rakovskaïa et Davydova, 2003, p. 167, Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 292) nomment les édificateurs (*édifikatory*) de la toundra. En général, ce sont en effet ces plantes qui organisent l'écosystème¹¹ de la toundra, en déterminent la structure et, dans une certaine mesure, la composition floristique. « Dans la toundra, l'importance phytocénotique des lichens et surtout des mousses est grande ; ils sont souvent les édificateurs de ces associations. Une couverture continue de mousses dans les conditions de la toundra influe essentiellement sur le régime thermique des sols et la profondeur de la fonte saisonnière, donc sur les conditions d'habitat des autres plantes. Les lichens ont une influence

⁵ « Kola fut élevée au rang de ville par Pierre le Grand et fortifiée. Néanmoins, ses habitants n'ont pris qu'une part limitée à l'exploitation des pêcheries de la côte mourmane, et peut-être faut-il voir dans cette abstention et dans le faible succès des essais de colonisation de cette côte l'effet de répugnance qu'éprouve le Russe à s'établir au-delà de la forêt » (Camena d'Almeida, 1932, p. 111).

⁶ Les directions géographiques sont données de manière simplifiée. Il existe aussi historiquement des Zyrianes au nord-ouest, dans la péninsule de Kola, où ils ont d'ailleurs participé au refoulement vers le nord des Lapons.

⁷ L'appartenance du lapon directement à la famille linguistique finno-ougrienne ou bien l'indépendance d'une branche laponne de l'ouralien qui aurait été assimilée plus tard par le finno-ougrien pose des problèmes purement linguistiques qui ne seront pas discutés ici. La proximité du carélien, pendant russe du finnois, et du lapon concernant la dénomination des objets de la nature est de toute façon importante.

⁸ C'est surtout vrai des Komi, peuple forestier qui laissait aux Nentsy (jadis appelés Samoyèdes par les Russes) le soin de nomadiser dans la toundra avec les rennes.

⁹ Le nom finnois de *tunturi*, lui-même issu du sâme, est aujourd'hui le plus facilement cité comme étant à l'origine de la toundra. Cependant, plusieurs variantes se trouvaient chez différents peuples finno-ougriens. Elisée Reclus (1885, p. 607) cite un mot komi « toundras, ou mieux, toundras : en zïrane, 'pays sans arbre' ». Il reprend cette information de l'ouvrage d'O. Finsch, *Reise nach West Sibirien im Jahre 1876*.

¹⁰ Les géographes français parlent plutôt de pelouse alpine pour désigner la formation végétale correspondant à la toundra de montagne des Russes.

¹¹ La définition russe d'un édificateur est d'être une plante « *srédoobrazaiouchché* » (Trěšnikov, 1988, p. 339), c'est-à-dire « organisatrice du milieu naturel ». Cette notion est différente de l'édificatrice des biogéographes français, qui est au contraire une plante plus ou moins décalée par rapport au contexte actuel, mais qui est annonciatrice d'un groupement futur, dans le cadre d'une évolution progressive vers le climax (Lacoste et Salanon, 1969, p. 40 et p. 57).

moindre sur les conditions pédologiques, mais, quand ils sont abondants, le nombre d'espèces d'herbes et de buissons diminue » (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 292, en russe). Ces plantes forment pour le moins un paysage végétal bas, et même, quand ils sont très dominants, voire exclusifs, un paysage ras.

La toundra russe compte bien entendu, en particulier sur ses marges les plus septentrionales, proches du désert polaire, ou les plus récentes, des lichens encroûtants.



Cliché L. Touchart, août 2008

Photo 1 Lichens encroûtants, végétation pionnière en Sibérie orientale

Ces lichens foliacés croissent en plaques sur les rochers surplombant le lac Baïkal. Le recul dû à l'abrasion par les vagues, qui rajeunit en permanence un modelé très décliné, et le microclimat lacustre, qui refroidit fortement les températures estivales, donnent à ces falaises des caractères de milieu extrême. Elles sont colonisées par une végétation d'avant-garde, formés ici de *Xanthoria* orangés.

Ces *korkovyé lichainiki*, qui existent aussi sur les rochers des falaises des grands lacs de la zone de taïga, constituent une végétation pionnière. Ce sont, pour quelques-uns, des lichens incrustés dans la roche, les *nakipnyé lichainiki*, dont la croissance est d'une extrême lenteur¹². Mais ce sont surtout des lichens foliacés, les *listovatyé lichainiki*, qui s'agrandissent en formant des plaques

En dehors de ces avant-gardes, cependant, les lichens caractéristiques de la toundra russe sont buissonnants. Ces *koustistyé lichainiki* ont des dimensions individuelles supérieures, avec un thalle de plusieurs centimètres. Ils forment parfois une couverture constituant à elle seule l'ensemble du paysage toundrain. Il s'agit alors d'une formation végétale monostrate, qui n'a pas beaucoup d'équivalent dans le monde. Mais les lichens buissonnants composent le plus souvent le tapis au-dessus duquel croissent les herbes et les petits ligneux de la toundra. C'est parmi ces lichens buissonnants que se trouve le fameux *oléni mokh*, la « mousse¹³ à renne », qui constitue le pâturage apprécié des troupeaux de cervidés du nord de la Russie. Leur croissance varie dans une fourchette de valeurs comprise entre 1 et 3 mm par an du sud au nord de la toundra russe (Gorodkov, 1935).

¹² « Chez les lichens crustacés [...] certains ne s'accroissent que de quelques millimètres par siècle » (Godard et André, 1999, p. 183).

¹³ Selon l'expression consacrée, en russe comme en français, mais il s'agit bien, au sens biogéographique, d'un lichen.



Cliché L. Touchart, juillet 2009

Photo 2 La mousse à renne, richesse de la toundra russe

Ladite « mousse à renne » (*oléni mokh*) est en fait un Lichen appartenant au genre *Cladonia*. C'est la première richesse de la toundra russe, dont dépendent les pâturages de Cervidés. La lente croissance des lichens buissonnants conditionne le temps de retour des rennes. La photographie a été prise dans le jardin botanique universitaire de Cluj-Napoca.

Les vraies mousses (*mkhi*), c'est-à-dire les Bryophytes, sont encore plus importantes dans la toundra russe. On les trouve un peu partout à l'extrême nord du pays et leur peuplement répond au mieux à ce que les Russes appellent *povsémestno*, c'est-à-dire qu'elles croissent de façon ubiquiste. Elles occupent des habitats proches de ceux des lichens et développent un comportement assez voisin de ces derniers. La principale différence est qu'elles sont « un peu moins pionnières et souvent plus hygrophiles » (Rougerie 1988, p. 12). Bien que quelques-unes colonisent les milieux rocheux secs en association avec les lichens encroûtants, les mousses sont plutôt caractéristiques des habitats humides ; et cette préférence se réalise à toutes les échelles géographiques. A petite échelle cartographique, l'importance des mousses par rapport aux lichens est sans doute la principale originalité de la toundra russe, qui la distingue de son homologue canadienne plus lichénique. A moyenne échelle, la toundra située de part et d'autre de l'embouchure de la Petchora est la plus moussue. A grande échelle cartographique, la toundra muscinale préfère les dépressions mouillées, dont les tourbières forment un cas particulier.

Les champignons (*griby*) sont beaucoup moins importants dans la toundra que les lichens et les mousses. Leur habitat est plus ponctuel et ils quittent peu la toundra buissonnante. Ce sont en fait des champignons de la zone de taïga dont certains parviennent à croître jusque dans la toundra, en particulier là où celle-ci est riche en bouleaux nains. Le gradient d'appauvrissement se lit nettement sur le piémont occidental de l'Oural Polaire. Dans la région de Vorkouta, Nina Stépanovna Kotelina (1990) a ainsi recensé une baisse d'un tiers du nombre d'espèces de champignons entre la toundra boisée, qui est la partie septentrionale de la zone de taïga, et la toundra buissonnante, qui est la partie méridionale de la zone de toundra.

1.1.3. Le paysage végétal bas des petites plantes herbacées et ligneuses

S'ils souhaitent exprimer clairement l'aspect paysager qui domine dans l'essentiel de la toundra, sans pour autant employer de terme biogéographique, ou scientifique, spécialisé, les géographes russes évoquent volontiers les *nizkoroslyé rasténia*, c'est-à-dire les plantes basses, que ce soient des herbes ou des ligneux, des plantes herbacées, des buissons ou des arbres nains. Malgré leur variété biologique, ces plantes basses développent des caractères physiologiques proches, qui

donnent un paysage géographique caractéristique, que ce soit dans la forme d'ensemble ou bien dans le détail de l'aspect des feuilles et des fleurs.

La toundra russe se présente avant tout comme un ensemble de plantes prostrées (*prizémistyé*). Selon diverses modalités, dont les rosettes, les coussinets et le nanisme sont parmi les plus caractéristiques, la plupart des plantes donnent l'impression d'être plaquées au sol. Les plantes qui développent des formes étalées (*stéliouchtchessia formy*) regroupent souvent leurs feuilles dans des rosettes (*rozetki*). Les « rosettes à feuilles étalées » (Rougerie, 1988, p. 10) constituent des groupes circulaires de feuilles dont la totalité des dépôts se fait au même endroit, à la base de la tige, presque au contact avec le sommet du système racinaire, bref, au niveau du collet. Cette disposition fait que la rosette de collet (*prikornaïa rozetka* de Rakovskaïa et Davydova, 2003, p. 165) est en fait plaquée au sol. Sur ce schéma général se greffent évidemment plusieurs variantes, si bien que les biogéographes russes distinguent habituellement, à la suite de V.D. Aleksandrova, les *rozetotchnyé rasténia* (plantes à rosette) et les *polourozetotchnyé rasténia* (plantes à demi-rosette).

Les formes en coussinet (*podouchkoobraznyé formy*) composent d'autres parties très fréquentes de la toundra, où le paysage se résume à une succession bosselée de multiples petites coupoles végétales. De près, les formes hémisphériques de ces plantes, le plus souvent herbacées, parfois ligneuses, sont certes plus ou moins bien réalisées et les auteurs russes n'hésitent pas à différencier *rasténia-podouchki* et *rasténia-poloupodouchki* (plantes à coussinet et à semi-coussinet), mais, de loin, le paysage d'ensemble frappe par « la sphéricité inhabituelle des formes » (Rougerie, 1988, p. 21).

Le nanisme est l'un des caractères les plus populaires¹⁴ de la toundra. Le terme est paradoxalement employé pour les plus grands individus de cette formation végétale ! C'est que les cryptogames, les buissons d'airelles ou les petites herbes sont des plantes basses dans la toundra, mais aussi ailleurs, en particulier sous forêt. Il n'en est pas de même des bouleaux, des saules ou des aulnes, qui sont des arbres atteignant parfois plus de vingt mètres dans la taïga, tandis qu'ils sont réduits à des hauteurs de quelques décimètres dans la toundra, souvent 30 à 60 cm. Le plus nain de tous est le Saule herbacé (*Salix herbacea*, *iva travianistaïa*), qui dépasse rarement cinq centimètres. Comme ce sont des arbres ailleurs, ayant ici la taille de buissons, ils donnent l'impression d'une anomalie¹⁵, qui conduit à l'emploi classique du terme de nanisme. Le représentant emblématique en est le Bouleau nain (*Betula nana*), que les Russes appellent tantôt *béριοza karlikovaïa*, tantôt *béριοzovy stlanets*¹⁶. L'appellation d'arbre nain n'est en fait utilisée que pour les espèces à feuilles caduques¹⁷, bouleaux, saules, aulnes, plus rarement sorbiers, bien que leur taille ne soit souvent pas très différente, certes tout de même un peu plus élevée¹⁸, de celle des individus à feuilles persistantes, qui continuent quant eux d'être nommés buissons.

Ce paysage végétal bas va de pair avec la grande lenteur de la croissance et « chez un saule polaire, les rameaux s'allongent de 1 à 5 mm par an et donnent seulement 2 à 3 feuilles » (Marčenko et Nizovcev, 2005, p. 144). « Cas extrême, un Genévrier de la péninsule de Kola, âgé de 544 ans, avait un diamètre de 83 mm (Elhaï, 1967, p. 278).

Dans le détail, les plantes prostrées, à rosette, à coussinet ou autres, ainsi que les plantes plus redressées, mais souvent naines, développent des feuilles et des fleurs caractéristiques de la toundra. Il existe certes quelques plantes décidues (*listopadnyé*), comme les bouleaux et saules nains, ou encore

¹⁴ Le géographe Mourad Adjiev, dans un livre de vulgarisation pour les enfants, décrit ainsi la toundra yakoute : « il y a en Yakoutie des forêts dans lesquelles, même si on le voulait, on ne se perdrait pas. Ces forêts poussent au nord de la république. Les arbres sont tout petits, tout minces. Le plus haut des bouleaux nains était à peine plus haut que ma botte. Quand on va dans cette forêt, on se prend pour un géant. On peut toucher la cime d'un jeune arbre. C'est merveilleux et inhabituel » (Adjiev, 1989, p. 10, en russe).

¹⁵ Selon le principe que tout est relatif. D'où le jeu de mot de Mourad Adjiev, selon lequel le Bolet rude (*Leccinum scabrum*) devrait, dans la toundra, s'appeler *nadbéριοzovik*. En effet, en russe, ce champignon se dit *podbéριοzovik*, « le champignon d'en dessous le bouleau », tandis que *nadbéριοzovik* signifierait « le champignon d'au-dessus le bouleau ». En français, le rire n'est pas assuré.

¹⁶ En fait *stlanets* est la plante qui se plaque, s'étale au sol. La nuance serait donc que *béριοzovy stlanets* représente le bouleau prostré (sens physiologique) et *béριοza karlikovaïa* le Bouleau nain (sens taxonomique), mais les deux sont employés indifféremment.

¹⁷ Mais la réciproque n'est pas vraie. Par exemple, les buissons d'Airelles bleues sont décidus.

¹⁸ Dans la toundra sibérienne de la presqu'île de Yamal, G. Rougerie (1988, p. 60) décrit une strate de Bouleaux nains qui se trouve à 30 cm, et un étage inférieur à 15 cm, où dominent Airelles, Camarines et Azalées.

l'airelle bleue et le raisin d'ours, mais, le plus souvent, les plantes de la toundra sont sempervirentes (*vetchnozéliionnyé*). Leurs feuilles persistantes sont en général petites (*melkié*) et scléreuses (*kojistyé*). Par exemple, l'enduit cireux (*voskovoï naliot*) de la feuille d'Andromède est si caractéristique, par sa teinte blanchâtre, qu'il a donné son nom russe à ce buisson, *podbel* (« le blanchâtre »). Généralement, cependant, les feuilles des plantes toundraines ont une teinte vert sombre, et la particularité de devenir plutôt rougeâtres à la fin de la belle saison. « Les feuilles, permanentes ou caduques, revêtent pour la plupart une couleur rouge ou brune due à l'apparition d'un pigment, l'Anthocyane » (Biro, 1965, p. 209). Mais le plus étonnant sans doute de ce paysage végétal pourtant figé pendant l'essentiel de l'année, se trouve être, pendant quelques semaines, la chatoyante bigarrure de ses grosses fleurs aux couleurs éclatantes¹⁹. Ces éphémères chamarrures ne contredisent ni la pauvreté de la composition floristique de la toundra russe ni la faiblesse de sa biomasse.

1.2. Une structure en mosaïque

Pour qualifier, en plan, le paysage végétal de la toundra, le terme qui revient le plus souvent dans la littérature internationale est celui de mosaïque. Les Russes préfèrent, quant à eux, insister non pas sur le résultat descriptif, que serait *mozaïka*, mais sur l'importance du principe d'organisation paysagère. Tous les géographes russes emploient le terme de *mozaïchnost*, de « mosaïcité » en quelque sorte, qu'on ne pourrait traduire en bon français que par une périphrase. La toundra offre une marqueterie, une tacheture (*piatnistost*), qui est une structure en mosaïque (*mozaïchnaïa strouktoura* de A.F. Triochnikov, 1988, p. 314, ou bien de V.D. Aleksandrovna dans la *Grande Encyclopédie Soviétique*) correspondant à un principe d'organisation spatiale.

Il s'agit d'une part de l'importance des variations de la couverture végétale sur de petites distances, d'autre part du caractère discontinu de celle-ci. La végétation toundraine offre des contrastes saisissants, non seulement sur quelques centaines de mètres, d'un versant à l'autre, quelques décimètres, d'un creux à l'autre, d'une bosse à l'autre, mais aussi sur quelques décimètres, opposant, dans certains cas, une occupation linéaire polygonale autour d'un centre délaissé. C'est que la mosaïque ne se contente pas de différencier les types de végétation ; elle oppose aussi, dans toutes les toundras, les terrains couverts et les plaques de sol nu (*piatna gologo grouta*). Ce contraste et la proportion des portions végétalisées et découvertes se manifestent aussi à plusieurs échelles.

L'organisation en mosaïque de la toundra est sans doute son caractère le plus géographique, celui qui reflète le mieux la situation de cette formation végétale dans un milieu extrême²⁰. « Selon une loi générale qui s'applique à toutes les zones marginales, les unités de surface où la végétation est homogène sont de très petite taille, d'où des mosaïques très serrées en fonction des moindres variations de la valeur des pentes, de l'exposition et de la lithologie » (Biro, 1965, p. 213). Il conviendra d'insister largement sur cette particularité, tant dans l'étude explicative de cette steppe périglaciaire, notamment en lien avec les micro-variations cryo-pédologiques, que dans la présentation typologique des toundras russes, où chaque carreau de la mosaïque pourra être détaillé.

1.3. Biomasse qui mousse n'amasse pas roul

Le regroupement des dimensions horizontales et verticales en un volume végétal et animal permet d'appréhender au plus près la réalité de la toundra. Il conviendra d'abord de qualifier son caractère désordonné²¹, puis de quantifier sa biomasse.

¹⁹ « Une part relativement démesurée va aux fleurs de très grande taille, qui donnent une beauté éphémère aux tristes paysages de la toundra » (Biro, 1965, p. 211). P. Camena d'Almeida (1932, p. 76) décrit la toundra de Russie d'Europe comme « un tapis de fleurs polaires [...] aux brillantes couleurs ». « Quant aux plantes à fleurs, elles se distinguent par l'abondance, la grande dimension et la couleur vive de leurs fleurs » (Berg, 1941, p. 23).

²⁰ « Seule la notion de mosaïque paysagère rend pleinement compte de la variété des communautés végétales qui se juxtaposent et s'imbriquent en se calquant sur des dispositifs topographiques au maillage d'autant plus fin que le milieu est plus rude » (Godard et André, 1999, p. 196).

²¹ En quelque sorte son absence de cap, de gouvernail (*roul* en russe). Nous admettons que l'assimilation du caractère désordonné de la toundra moussue, appelé scientifiquement « polydominance », à l'absence de cap, dans le but de construire un titre imaginaire, surnaturel ou fantastique puisse être considérée comme abusive par certains. Nous faisons cependant confiance au lecteur passionné par la Russie, qui sait bien que « cela n'a jamais été en ordre. Les Russes ont les idées grandes, Avdotia Romanovna, grandes comme leur pays et ils sont extrêmement enclins au fantastique et au désordonné »

1.3.1. La polydominance

Les biogéographes russes insistent beaucoup sur le concept de *polidominantnost* pour qualifier le volume végétal de la toundra, prenant en compte à la fois l'enchevêtrement horizontal et l'étagement vertical. Dans la plupart des formations végétales, « une ou plusieurs espèces imposent par leur prédominance une physionomie particulière au groupement tout entier. Celle-ci résulte essentiellement de la forme biologique des espèces dominantes » (Salanon et Lacoste, 1969, p. 31). Or ce n'est pas le cas de la toundra. Certes, pour des raisons de simplification pédagogique, on présente souvent les formations du nord de la Russie en distinguant des toundras moussues, des toundras lichéniques, des toundras buissonnantes ou encore des toundras herbacées. Mais, dans la réalité, sauf sur les marges les plus septentrionales, il y a presque toujours mélange²², sans qu'un groupement ne prenne vraiment le pas, sans espèce dominante à proprement parler, ni dans la dimension horizontale, ni dans la dimension verticale. « En règle générale, ces types se caractérisent par la codominance [*sodominirovanié*] de plusieurs groupes de plantes : mousses, lichens, buissons, herbes vivaces, etc. La différenciation verticale des phytocénoses est faiblement exprimée et, souvent, les mousses et les buissons se placent pratiquement à la même hauteur » écrivent les géographes G.M. Abdourakhmanov *et al.* (2003, p. 292, en russe). Les géographes E.M. Rakovskaïa et M.I. Davydova (2003, p. 166, en russe) résument l'ensemble en soulignant le fait que la polydominance de la toundra russe s'exprime par « les combinaisons de proximité » (*blizkié sotchétnia*) des groupes végétaux.

1.3.2. La faiblesse de la biomasse végétale et animale

Une dizaine de tonnes de végétaux par hectare

Du fait de sa grande extension en latitude et de son caractère marqueté, la toundra laisse mal son volume végétal se quantifier par unité de surface de manière moyenne (Webber, 1974). Chaque chiffre a tendance à ne représenter qu'une valeur locale ou, au mieux, comme tentent de le synthétiser les travaux d'A.G. Issatchenko, zonale²³. Ceci dit, bien qu'une généralisation à l'ensemble de la toundra russe soit pratiquement impossible, si l'on osait une synthèse, pour fixer les idées, on dirait qu'une toundra russe moyenne pèse une dizaine de tonnes de poids sec par hectare, dont plus des quatre cinquièmes pour les organes souterrains²⁴. Ce serait vingt fois moins que la biomasse d'une taïga russe moyenne. Ce chiffre, pour être faible, ne l'est malgré tout pas tant qu'on pourrait le craindre, grâce aux réserves des organes souterrains et au fait que les plantes annuelles sont pratiquement inexistantes²⁵. Il y a ainsi une sorte de capitalisation dans le temps, qui permet à la biomasse de faire illusion, tandis que la productivité est dérisoire.

Si l'on introduit le facteur du temps, l'idée de grande faiblesse est donc renforcée, à laquelle il convient d'ajouter la forte irrégularité interannuelle²⁶, qui répond en quelque sorte à la marqueterie spatiale. Les travaux de V.D. Aleksandrova (1970) ont montré que, le plus souvent, la productivité de

(Dostoïevski, 1867, *Crime et châtement*, Sixième partie, V, dans la traduction de Léon Brodovikoff, « *tchrezvytchajno sklony k fantastičeskomou, k besporiadotchnomou* » dans le texte original).

²² « Ces divers types de plantes sont d'ailleurs souvent mélangés » (Biot, 1965, p. 297).

²³ La toundra russe haut-arctique pèserait ainsi moins de 2 t/ha, la toundra septentrionale entre 2 et 10, la toundra typique entre 10 et 20, la toundra méridionale entre 20 et 40 (Issatchenko, 2001, repris par Martchenko et Nizovtsev, 2005).

²⁴ Selon P. Biot (1965, p. 211) « une toundra de type moyen » renferme 7 t/ha de poids sec (donc 1,9 t/ha pour les organes aériens et 5,1 pour les organes souterrains). Synthétisant les chiffres de Rodin, Walter et Wielgolaski, P. Ozenda (1994, p. 89) cite une biomasse totale de 5 t/ha pour une « toundra proprement dite » et 28 pour une « toundra à arbrisseaux nains ». G. Rougerie (1988, p. 61) cite les biomasses suivantes : « en URSS européenne, 45 t/ha dont 37 hypogés ; au Taïmyr sibérien, 8 à 12 t/ha dont 7 à 10 hypogés » en soulignant clairement le fait que c'est « pour le peuplement phanérogamique », donc excluant les mousses et lichens. Selon Abdourakhmanov *et al.* (2003, p. 297, en russe), « dans les différentes variantes de toundra, la biomasse totale varie entre 10 et 50 t/ha ». Selon Rakovskaïa et Davydova (2003, p. 210), la gamme de la toundra russe est de 4 à 28 t/ha.

²⁵ « Les biomasses ne sont pas négligeables, dues surtout aux appareils hypogés » (Rougerie, 1988, p. 61). « Les conditions de croissance défavorables déterminent une faible productivité de la biomasse, mais le règne des plantes vivaces dans la composition floristique provoque des réserves assez importantes » (Rakovskaïa et Davydova, 2003, p. 210, en russe).

²⁶ « Les productivités, en revanche, sont très basses et surtout très variables d'une année à l'autre (dans le rapport de 1 à 20) » (Rougerie, 1988, p. 61).

la toundra était comprise entre une²⁷ et cinq tonnes par hectare par an et c'est cette fourchette qui est reprise par la plupart des auteurs français (Godard et André²⁸, 1999) et russes (Abdurahmanov *et al.*, 2003). Selon A.G. Issatchenko (2001, cité par Martchenko et Nizovtsev, 2005), la toundra russe typique a une productivité d'une tonne par hectare par an²⁹. Ces chiffres, pour faibles qu'ils soient à l'échelle mondiale, ne le sont pas tellement moins que ceux de la taïga russe, dessinant en creux la grande originalité de la vaste forêt russe. Il est vrai qu'une partie proportionnellement assez grande est due aux mousses et lichens, réduisant d'autant le poids des phanérogames. Ainsi G. Rougerie (1988, p. 61), soulignant clairement qu'il retranscrit les cryptogames³⁰, cite « 0,8 t/an/ha en URSS ».

L'exclusion, explicite ou implicite, de la strate cryptogamique dans les chiffres précédents de biomasse et de productivité, impliquerait de les détailler maintenant. « On peut se faire une idée de leur ordre de grandeur d'après des études effectuées sur des toundras buissonnantes, dans lesquelles les biomasses de la strate cryptogamique (Lichens et Mousses) sont évaluées entre 2 et 13 t/ha et les productivités, tout à fait infimes, autour de 1 t/ha/an » (Rougerie, 1988, p. 15). Parmi les lichens, la mousse à renne (*Cladonia, oléni mokh*) se distingue par son importance pour l'ensemble de la chaîne trophique et les activités humaines. Sa biomasse moyenne dans la toundra russe serait de 1 à 1,5 t/ha (Giljarov, 1986, p. 423).

Une chaîne alimentaire animale limitée par la faible productivité végétale

Le lichen, présent toute l'année, à découvert ou sous une couche de neige qu'il faut gratter, forme le principal maillon de l'ensemble de la chaîne alimentaire animale, les autres étant l'importance des plantes aquatiques et celle des insectes pendant une courte saison.

« Dans la pyramide écologique de la toundra, le lichen est l'élément fondamental. En servant de nourriture aux lemmings et aux rennes, ce végétal assure indirectement la survie des prédateurs » (Rodriguez de la Fuente, 1972, p. 151). Or cette base de la pyramide souffre de son très faible renouvellement, de sa productivité très basse. Il en découle deux conséquences. D'une part les grands herbivores doivent avoir de vastes pâturages et effectuer de longs déplacements pour en trouver de nouveaux, qui ont eu le temps de se reconstituer. D'autre part, les petits rongeurs, qui pullulent quand la végétation abonde, voient leur population chuter quelques mois après, puisque les plantes qu'ils ont consommées n'ont pas eu le temps de se renouveler.

A la suite de l'ethnologue et archéologue André Leroi-Gourhan, auteur en 1936 d'une célèbre *Civilisation du renne* et grand connaisseur de la culture russe, les géographes français illustrent en général ce propos par les grands herbivores. D'une manière générale Georges Viers (1970, p. 92) écrit que « la densité des animaux herbivores est à la mesure de la pauvreté végétale et leurs migrations sont incessantes car les 'pâturages' épuisés ne se reconstituent qu'après de longues années. L'étonnant, c'est que des Rennes (1 tête pour 300 ou 400 ha dans les meilleurs cas [...] puissent subsister dans un tel milieu ». Concernant la toundra de Russie d'Europe, Pierre Camena d'Almeida (1932, p. 76) écrit : « le lichen ou 'mousse de rennes' (*Cladonia rangiferina*), de croissance infiniment lente : 3 à 5 millimètres par an, de sorte qu'un pâturage qu'ont épuisé les rennes ne peut se reconstituer qu'après plusieurs années ». Que ce soit à la période soviétique³¹ ou aujourd'hui, l'élevage du renne ne peut donc être que très extensif et cette activité traditionnelle reste la principale de la toundra, sauf dans les points très localisés d'exploitation des ressources du sous-sol.

Le maillon essentiel entre les plantes et les prédateurs est cependant celui formé par les Lemmings. Leur biomasse est la plus considérable de la toundra et aussi la plus variable. Ce sont eux qui représentent le mieux ce que les géographes russes considèrent comme le maître-mot de la zoogéographie toundraïenne : *kolébanie*. Cette fluctuation, cet énorme contraste de population, de masse

²⁷ F. Ramade (2008) évoque une moyenne mondiale de 1,4 tonne par hectare par an.

²⁸ Dans leur tableau de la page 190, ils citent Aleksandrova (1970) pour les sources russes, Webber (*in* Ives et Barry, 1974) et Bliss (1988) pour les comparaisons anglo-saxonnes.

²⁹ C'est aussi le chiffre donné pour la toundra européenne par P. Ozenda (1994) synthétisant les travaux de Rodin, Walter et Wielgolaski.

³⁰ Sans le préciser, P. Birot (1965, p. 207) indique 0,7 t/ha/an « pour un type moyen de toundra de l'Union Soviétique ».

³¹ « L'activité économique la plus répandue dans l'Arctique soviétique était l'élevage traditionnel extensif des rennes, pratiqué par les populations autochtones » (Marchand, 2008, p. 8).

animale, d'une année à l'autre, est avant tout le fait du Lemming. Tous les carnivores subissent ensuite ce *kolébanié*, à l'origine provoqué par ce rongeur. La raison essentielle des fluctuations de population très prononcées est le lien avec la productivité végétale. Quand les conditions végétales sont favorables, la population de Lemmings augmente d'autant plus vite que la gestation est courte, le sevrage précoce et la reproduction possible toute l'année. Une fois que les Lemmings pullulent, ils dépassent la capacité de la toundra, détruisent les plantes. Ils se déplacent alors par colonies gigantesques pour trouver de la nourriture. Ce *péressélié*, cette migration en grand, provoque des hécatombes, par noyade à la traversée des lacs ou des fleuves et par le tribut que prélèvent les prédateurs. La densité de population peut tomber à un individu par unité de cinq hectares³², quand elle était à six cents individus pour cinq hectares l'année d'avant. Il faut ensuite souvent trois à quatre ans pour retrouver un maximum.

Il serait cependant trop simple de regarder ce cycle du *kolébanié* de trois à quatre ans comme régulier. Beaucoup d'autres causes que celle du dépassement de la capacité végétale entrent en compte. Le géographe G.L. Routilevski (1970) les a énumérées pour la toundra de Sibérie centrale : les épizooties, les décalages temporels complexes entre les populations de Lemmings et celles des carnivores, les sautes de température et d'humidité lors des mi-saisons. Cette dernière cause intéresse particulièrement le géographe. Si la fonte des neiges est lente et régulière, tout va bien. Si elle est brusque, la couverture nivale disparaît brutalement, cependant que l'eau inonde les galeries souterraines (*nory*). Le Lemming perd ses deux caches en même temps et se retrouve sans défense à l'air libre la proie des prédateurs. Le problème précédent s'accroît quand il y a des rechutes de températures, le gel intense faisant suite à une période douce de fonte. D'une part, les Lemmings meurent emprisonnés dans les galeries par les successions d'inondation et de prise en glace, d'autre part leur fourrure, trempée en permanence, gèle, et l'individu avec.

Bien que certains d'entre eux modifient leur régime alimentaire en cas de disette, les prédateurs des Lemmings et des autres herbivores sont largement tributaires de la population de ces derniers. Un *kolébanié* important chez les Lemmings provoque, malgré des décalages, des inerties et certaines compensations, une fluctuation forte chez les carnivores. Pour les rapaces, il s'agit avant tout du Harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*, *bélaïa sova*), dont l'alimentation est presque exclusivement fondée sur le Lemming. Le Faucon gerfaut (*Falco rusticolus*) a quant à lui connu au XX^e siècle une forte baisse de sa population, au point que c'est une espèce menacée, qui ne régule plus l'écosystème toundrain. En effet, le *kretchet* ne compterait que quelques centaines de couples dans la toundra russe, où il affectionne les littoraux à falaise. Sa plus grande concentration serait cependant, aujourd'hui, le sud de la toundra de Yamal³³. Sur terre, les prédateurs des Lemmings sont surtout le Renard polaire (*Alopex lagopus*, *pessets*) et les Mustélidés, dont c'est la nourriture essentielle en sus des campagnols. Le loup en consomme une certaine part. L'Ours blanc chasse aussi parfois le Lemming, mais faute de grive.

Les écureuils terrestres (*sousliki*) de la toundra sont surtout attaqués par les Mustélidés, en particulier l'hermine (*Mustela erminea*, *gornostai*). Cette dernière s'attaque aussi au Lièvre variable, que chasse également le *pessets*.

Le grand herbivore de la toundra russe, le renne, n'est quant à lui attaqué que par le loup. Encore s'agit-il des individus malades, fragiles, boiteux, ou bien des veaux, que la tactique de chasse de la meute permet d'isoler du troupeau.

La chaîne qui part du Lichen, passe par le Lemming et le renne, et aboutit aux prédateurs, est donc majeure en ce sens qu'elle est permanente, tout en étant enrichie saisonnièrement, en particulier par la consommation des Cypéracées par les rongeurs aux beaux jours. D'autres fondements de la chaîne alimentaire de la toundra sont importants, mais ils se concentrent sur la saison la moins froide. Il s'agit d'une part de l'offre aquatique, dès que les milliers de plans d'eau sont dégelés, d'autre part de l'abondance de certains insectes pendant quelques semaines. C'est cette importance des insectes dans la toundra, trop souvent négligée, qui a conduit l'entomologiste Youri Ivanovitch Tchernov à étudier par ce biais l'ensemble du milieu animal (Černov, 1978) et finalement l'ensemble du milieu

³² Les biogéographes russes ont l'habitude d'utiliser le groupement de cinq hectares en dénominateur pour éviter d'obtenir une fraction d'individu inférieure à un en numérateur. Le choix même de l'unité témoigne de la faiblesse de la biomasse.

³³ Mise à jour en ligne du Livre Rouge des Animaux de Russie par l'Ecocentre de l'Université d'Etat de Moscou.

naturel (Černov, 1980, Chernov, 1985). Au total, ces deux offres de nourriture, par les eaux et les insectes, expliquent l'abondance saisonnière des oiseaux.

1.4. La pauvreté spécifique de la toundra russe

La pauvreté floristique des associations végétales de la toundra russe est accentuée et ce fait ne surprendra pas³⁴. Sur trois à quatre millions de kilomètres carrés, le nombre total d'espèces de plantes vasculaires ne serait que de quelques centaines. Certes, l'œuvre monumentale et exhaustive en dix volumes du botaniste A.I. Tolmatchiov et de ses collaborateurs de l'Institut Komarov de Leningrad (1964-1987) détaille 1 650 espèces et 220 sous-espèces de la flore arctique soviétique³⁵. Cependant, selon une approche plus géographique, G.M. Abdourakhmanov et ses collaborateurs (2003) cartographient la limite méridionale de la toundra comme correspondant au nombre de 200 espèces de plantes vasculaires par unité de 10 000 km², alors que la limite sud de la taïga, forêt mixte exclue, est à 500. Selon N.A. Martchenko et V.A. Nizovtsev (2005, p. 144, en russe), « on compte [...] 100 à 150 espèces dans les îles arctiques de Sibérie », d'après N.G. Jadrinskaïa (1970, p. 277, en russe) « sur la péninsule de Taïmyr poussent environ 350 espèces de plantes vasculaires ». Selon E.M. Rakovskaja et M.I. Davydova (2003, p. 165, en russe), « le nombre d'espèces de la flore toundraïne de Russie ne dépasse pas 300 à 400 », mais les chiffres varient à la hausse si les espèces cryptogamiques sont prises en compte et si on mord plus ou moins sur la toundra boisée. Si l'on fait la somme totale de toutes les plantes, cryptogamiques et supérieures, celles-ci représentent environ un millier d'espèces sur une unité de 10 000 km² dans les plus riches toundras russes³⁶.

Chaque grand groupe est concerné par cette indigence, y compris, bien qu'ils soient les moins touchés, les Mousses et Lichens. Chez les animaux aussi, la toundra est, de toutes les formations végétales de Russie, celle qui offre la biodiversité la moins élevée. Elle compterait entre 100 et 600 espèces animales terrestres par 100 km², contre 600 à 1 000 dans la taïga et plus de 2 000 dans la forêt de feuillus (Abdurahmanov *et al.*, 2003).

1.4.1. Les espèces cryptogamiques : une richesse toute relative

Les Cryptogames sont, en nombre, les principaux constituants de la toundra (Longton, 2009). « Des mousses et lichens, des champignons, au premier rang : plus de la moitié des espèces, mais plus encore du nombre total des plantes » (Tricart, 1967, p. 160). Cette abondance n'est pourtant que relative et ce n'est que par défaut des autres plantes que les Cryptogames semblent si importants. En effet, le nombre absolu d'espèces de Lichens n'est pas élevé dans la toundra mondiale en général, et encore moins dans la toundra russe. Il est même moins élevé que dans toutes les autres zones bioclimatiques. Ils font impression parce que c'est la seule formation végétale du monde où ils peuvent être prédominants, voire exclusifs. « L'on remarque davantage les Lichens en régions polaires, mais il en existe deux fois plus en zones intertropicale et tempérée » (Rougerie, 1988, p. 12). Pour donner un ordre d'idée, la Tchoukotka, dont les 740 000 km² sont surtout couverts de toundra, compte environ 700 espèces de Lichens (Belikovič *et al.*, 2006). Mais ce chiffre n'est pas loin d'être doublé par le fait qu'une toundra boisée, plus riche, elle-même poursuivie par des forêts claires de montagne, frange la zone de toundra au sens strict. Dans l'ensemble de la toundra russe, les Lichens encroûtants sont notamment représentés par le genre *Parmelia*. Une espèce, *Parmelia borisorum*, est endémique à la Yakoutie (Giljarov, 1986). Chez les Lichens buissonnants, les trois principaux genres de la toundra russe sont *Cladonia*, *Cetraria* et *Alectoria* (Rakovskaïa et Davydova, 2003). C'est bien entendu la Cladonie qui a la plus grande importance pour la mise en valeur humaine, puisque c'est à ce genre qu'appartiennent plusieurs espèces regroupées par les éleveurs russifiés sous l'appellation d'*oléni mokh*, la mousse à renne.

³⁴ D'ailleurs, comme le souligne habilement Pierre George (1962, p. 219), c'est presque le fait que ce ne soit pas pire qui est étonnant. « Le nombre d'espèces recensées surprend, dans un pays de vie si difficile ».

³⁵ « L'ensemble des toundras [du monde] ne compte guère plus qu'un millier de Phanérogames » (Simon, 2007, pp. 349-350).

³⁶ Dans l'île de Vrangel, où pousse la plus riche toundra moyen-arctique du monde, il y a 417 espèces et sous-espèces de plantes vasculaires, 331 espèces de Mousses et 310 espèces de Lichens, soit un total de 1 058 espèces (UICN, 2004).

Les Mousses (*mkhi*) de la toundra russe comptent tout au plus quelques centaines d'espèces. Pour donner un ordre d'idée, A.V. Bélikovitch et ses collaborateurs (2006) ont dénombré exactement 469 espèces de Mousses en Tchoukotka, en cumulant celles de la toundra et de la toundra boisée. Au nord de la Sibérie occidentale, la toundra typique de Yamal compterait 78 espèces de Mousses (Dryachenko *et al.*, 1999), mais, à l'extrême sud de cette péninsule, dans la toundra proche du lac Younto, Irina Csernyadjeva (1999) a recensé 206 espèces, réparties en 87 genres et 30 familles. Dans l'ensemble de la toundra russe, les Mousses hépatiques (*petchionotchnyé mkhi*), ou, plus simplement, les Hépatiques (*petchionotchniki*) forment une classe qui prend d'autant plus d'importance relative qu'on s'avance vers le nord. Mais, dans la toundra russe typique, c'est bien entendu la classe des Bryopsidées qui joue le plus grand rôle paysager, pouvant former d'épais tapis. Ce sont les Mousses vraies (*nastoïachtchié mkhi*), que les biogéographes russes appellent plutôt *listostébelnyé mkhi* (Abramova *et al.*, 1961). Parmi les genres importants, il est impossible de ne pas citer *Bryum*, *Racomitrium* et *Polytrichum*. Pour prendre un exemple, les espèces les plus répandues de la toundra de Yamal sont *Bryum arcticum*, *B. creberrimum*, *B. labradorensis*, *B. purpurascens*, *Racomitrium canescens*, *Funaria arctica*, *Polytrichum alpinum* (Dryachenko *et al.*, 1999). Dans l'ensemble de la toundra russe, les marécages tourbeux et les tourbières forment un cas particulier, où les Mousses vraies sont particulièrement bien représentées dans la composition floristique, notamment par le genre *Sphagnum*.

Les Champignons (*griby*) de la toundra russe regroupent, au total, quelques dizaines d'espèces. Dans son décompte exhaustif des champignons de la République de Komi, Nina Kotelina (1990) a recensé, dans la toundra petchorienne des régions de Vorkouta et Khalmer-You, 29 espèces (tableau). Ce nombre monte à 35 si l'on ajoute les sous-espèces. Les Bolets, les Lactaires et les Russules sont les trois genres les plus fournis, cependant que la Vesse-de-loup (*Lycoperdon*) n'est pas absente. L'Amanite, représentée par deux espèces, est le seul genre vénéneux.

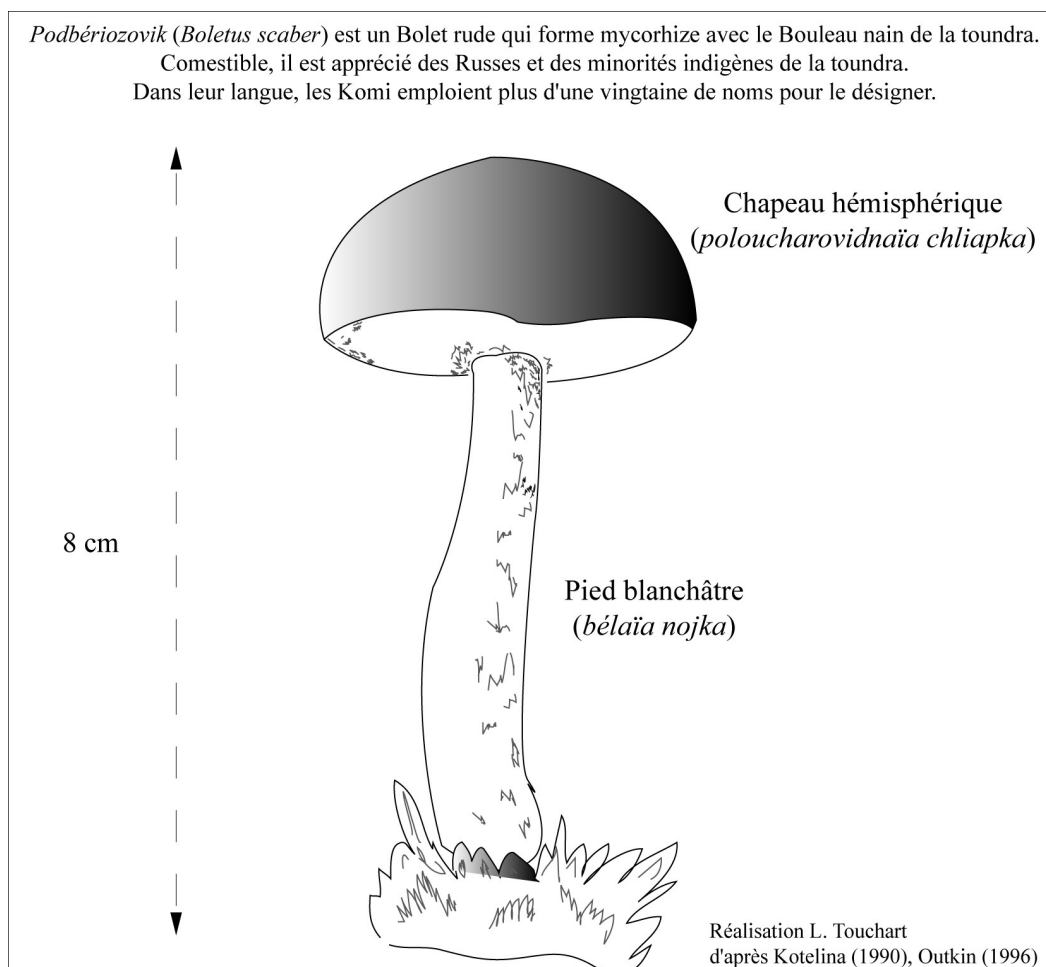


Fig. toundra 3 : Podbériošovik, le champignon de la toundra russe ami du Bouleau nain

Latin	Russe	Français
<i>Amanita muscaria</i>	<i>Moukhomor krasny</i>	Amanite tue-mouches
<i>Amanita porphyria</i>	<i>Moukhomor porfirovy</i>	Amanite porphyre
<i>Amanitopsis vaginata</i>	<i>poplavok</i>	Amanite vaginée
<i>Boletinus cavipes</i>	<i>Bolétin polonojkovy</i>	Bolet à pied creux
<i>Boletinus paluster</i>	<i>Bolétin bolotny</i>	Bolet des marais
<i>Boletus bovinus</i>	<i>kozliak</i>	Bolet des bouviers
<i>Boletus edulis var. betulicola</i>	<i>bériozovy bély grib</i>	Cèpe des bouleaux
<i>Bovista plumbea</i>	<i>porkhovka</i>	Boviste plombée
<i>Lactarius flexuosus</i>	<i>sérouchka</i>	Lactaire flexueux
<i>Lactarius musteus</i>	<i>Mletchnik bély</i>	Lactaire pâle des tourbières
<i>Lactarius pubescens</i>	<i>Volnouchka bélaïa</i>	Lactaire pubescent
<i>Lactarius repraesentaneus</i>	<i>Grouzd sinëïouchtchi</i>	Lactaire remarquable
<i>Lactarius rufus</i>	<i>gorkouchka</i>	Lactaire roux
<i>Lactarius torminosus</i>	<i>Volnouchka rozovaïa</i>	Lactaire à toison
<i>Leccinum scabrum</i>	<i>podbériozovik</i>	Bolet rude
<i>Leccinum versipellis</i>	<i>podossinovik</i>	Bolet changeant
<i>Lycoperdon gemmatui</i>	<i>Dojdévik chipovaty</i>	Vesse-de-loup
<i>Russula delica</i>	<i>Podgrouzok bely</i>	Russule faux-lactaire
<i>Russula decolorans</i>	<i>Syroejka sérëïouchchaïa</i>	Russule orangée grisonnante
<i>Russula emetica</i>	<i>Syroejka jgoutchéedkaïa</i>	Russule émétique
<i>Russula flava claroflava</i>	<i>Syroejka joltaïa</i>	Russule jaune
<i>Russula grisea</i>	<i>Syroejka séraïa</i>	Russule grise
<i>Russula ochroleuca</i>	<i>Syroejka okhristaïa</i>	Russule ocre et blanche
<i>Russula paludosa</i>	<i>Syroejka bledno-zélionaïa</i>	Russule des marais
<i>Suillus elegans</i>	<i>Maslénok listvennitchny</i>	Bolet élégant
<i>Suillus flavidus</i>	<i>Maslénok bolotny</i>	Bolet jaunâtre
<i>Suillus granulatus</i>	<i>Maslénok zernisty</i>	Bolet granuleux (nonette pleureuse)
<i>Suillus luteus</i>	<i>Maslénok pozdny</i>	Bolet jaune (nonette voilée)
<i>Suillus viscidus</i>	<i>Maslénok séry</i>	Bolet visqueux

Tableau *Les principales espèces de champignons de la toundra russe*

D'après un recensement exhaustif des espèces de la toundra petchorienne de la région de Vorkouta par N.S. Kotelina (1990) et diverses encyclopédies russes et françaises pour les équivalents taxonomiques. Note : *Boletus scaber* et *B. versipellis* ont été placés au genre *Leccinum* ; *Boletus elegans*, *B. flavidus*, *B. granulatus*, *B. luteus*, *B. viscidus* ont été placés au genre *Suillus*.

1.4.2. Les espèces herbacées et buissonnantes : l'importance des Cypéracées et des Ericacées

Au-dessus de la strate cryptogamique, les plantes herbacées (*travianistyé rasténia*) de la toundra se regroupent dans quelques dizaines de familles, dont chacune compte en général un nombre restreint de genres et d'espèces. Ceci est surtout le cas du *raznotravié*, un regroupement pratique³⁷ de toutes les familles à l'exclusion des Graminées, Légumineuses et Cypéracées.

Les familles qui composent le *raznotravié* sont celles qui donnent les plantes à fleurs bariolant la toundra russe. Chacune compte un nombre réduit d'espèces, sauf les Crucifères. En effet, les Brassicacées sont celles qui fournissent le plus d'espèces à la toundra russe, bien que cette famille soit connue, à l'échelle mondiale, pour ne pas donner, en proportion, beaucoup de vivaces. La primauté des *krestotsvetnyé* vient presque du genre *Draba* à lui seul, puisque la Drave, la *kroupka* des Russes, développe plus d'une vingtaine d'espèces, cependant que le genre *Braya* est une autre Crucifère répandue, en particulier dans la toundra yakoute et extrême-orientale, grâce à *Braya purpurescens* (*braïa krasnéïouchchaïa*) et *B. siliquosa* (*B. stroutchkovaïa*). Le genre *Cochlearia*, « l'herbe à cuiller » (*lojetchenaïa trava*), est aussi une Crucifère qui relaie des espèces du sud au nord de la toundra russe, dont la Cochléaire arctique et celle du Groenland. Les Renonculacées (*lioutikovyé*) sont importantes (Tolmachev *et al.*, 2000), en particulier pour trois genres, la Renoncule (*Ranunculus*, *lioutik*), le Trolle (*Trollius*, *koupalnitsa*), dont les fleurs jaunes sont très reconnaissables, et le Pigamon (*Thalictrum*, *vassilistnik*). Les Scrophulariacées (*noritchnikovyé*) forment une famille très importante, avant tout pour la Pédiculaire (*Pedicularis*, *mytnik*), qui est l'un des genres de la toundra russe comptant le plus grand nombre d'espèces. Cette famille comporte aussi le *Lagotis*, que l'on retrouve jusque très au nord. Les Papavéracées (*makovyé*) doivent être citées pour le Pavot (*Papaver*, *mak*), les Boraginacées (*bouratchnikovyé*) pour le Myosotis (*nézaboudka*), les Géraniacées (*guéraniévyé*) pour le Géranium (*guéran*). La famille des Crassulacées (*tolstiankovyé*) comprend le genre *Rhodiola* (*rodiola* en russe), dont on sait qu'une espèce, la *rodiola rozovaïa*, est particulièrement recherchée par les Russes comme aphrodisiaque.

En dehors des familles qui composent le *raznotravié*, la toundra russe compte, en particulier dans ses multiples cuvettes marécageuses, voire tourbeuses, mais aussi en milieu plus sec, beaucoup de Cypéracées (Tolmachev *et al.*, 1996), les *ossokovyé* des Russes. La Laïche (*Carex*, *ossoka*) est d'ailleurs, de tous les genres de la toundra russe, celui qui compte le plus grand nombre d'espèces. La Linaigrette (*Eriophorum*, *pouchitsa*), ou Porte-coton, en constitue l'autre genre majeur. Il est moins connu que ces dépressions humides offrent aussi un habitat apprécié de certaines Graminées. Les *zlaki* forment d'ailleurs la famille la plus prolifique de la toundra russe (Tolmachev *et al.*, 1995) en nombre d'espèces³⁸. Le Pâturin (*Poa*, *miatlik*) et la Canche (*Deschampsia*, *lougovik*) en sont les genres les plus communs. C'est ainsi que la toundra russe offre un habitat fréquent à la Canche alpine (*Deschampsia alpina*, *lougovik alpisiki*) et au Pâturin arctique (*Poa arctica*, *miatlik arktitcheski*). Le *lissokhvo* est un genre (*Alopecurus*) qui se complaît dans des conditions humides, avant tout l'espèce que les Russes appellent *lissokhvo alpisiki*, qui correspond à notre Vulpin de Gérard (*Alopecurus alpinus*). La dernière famille des plantes herbacées de la toundra russe se trouve être celle des Légumineuses, les *bobovyé* des Russes. L'Astragale (*Astragalus*, *astragal*) et le Sainfoin (*Hedysarum*, *kopéetchnik*) en forment les deux genres principaux, à travers des espèces comme l'*astragal zontitchny* et le *kopéetchnik néïasny* des Russes.

³⁷ Nous détaillerons cette notion dans la partie traitant de la steppe.

³⁸ La toundra de la péninsule de Taïmyr compte par exemple 60 espèces de Graminées, tandis que les 45 autres familles de plantes vasculaires réunies n'en totalisent que 310 (Žadrinskaja, 1970). Les Cypéracées viennent en troisième position pour 33 espèces. En deuxième place se situe une famille du *raznotravié*, les Crucifères (34 espèces).

Enfin, les associations buissonnantes voient le règne, presque exclusif, de la famille des *véreskovyé*. Cela veut dire que, « au plan floristique, les Ericacées ont ici la première place » (Rougerie, 1988, p. 60). Les deux genres *Vaccinium*, la *tchernika* des Russes, et *Empetrum*, que les Russes nomment *voronika* ou bien *vodianika*, sont essentiels dans la toundra russe, surtout dans sa frange méridionale et sur les sols qui ne sont pas trop détremés. Le genre *Vaccinium* donne plusieurs espèces de buissons à baies, dont la principale se trouve être l'Airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea*, *brousnika*), beaucoup plus répandue que la myrtille (*Vaccinium myrtillus*, *tchernika obyknovennaïa*). L'Airelle bleue (*Vaccinium uliginosum*, *goloubika*) est, avec le Raisin d'ours (*Arctous*, *arktoous*) l'une des seules Ericacées à posséder des feuilles caduques. La Canneberge (*Oxycoccus*³⁹, *klioukva*) forme un genre proche de *Vaccinium*, avec lequel il est parfois confondu ; c'est une Ericacée qui apprécie des sols plus marécageux que les précédents. Le genre *Empetrum* est bien entendu représenté par la Camarine noire (*Empetrum nigrum*, *voronika tchiornaïa*). Outre l'Airelle, le Raisin d'ours, la Canneberge et la Camarine, la toundra russe est riche d'autres genres d'Ericacées, parmi lesquels le Lédon (*Ledum*, *bagoul'nik*) est le principal ; mais il serait aussi possible de citer par exemple le genre *Cassiope*, dont une espèce (*Cassiope tetragona*) monte très au nord, si l'habitat est suffisamment sec. Les Ericacées, très prédominantes, laissent une place secondaire aux autres familles. Il est cependant impossible de passer sous silence celle des Rosacées (*rozovyé*), à laquelle appartient la Dryade (*Dryas*) que les géographes russes nomment *driada*, mais que la population appelle plus volontiers l'herbe aux perdrix (*kouropatotch'ia trava*). Ce genre n'est pas seulement représentée dans la toundra russe par la stricte Dryade à huit pétales (*Dryas octopetala*, *driada vosmilépestnaïa*), « plante naine emblématique des milieux froids » (Godard et André, 1999, p. 185), mais aussi par d'autres espèces ou sous-espèces, comme la Dryade rose (*Dryas punctata*, *driada totchetchnaïa*) et, sur les calcaires de la toundra de l'île de Vrangel, *Dryas integrifolia* var. *canescens* (Belikovič *et al.*, 2006).

Nous nous contenterons de rappeler ici que les arbres nains, de la taille de buissons à feuilles caduques, appartiennent aux familles des Bétulacées (*béριοzovyé*), pour le Bouleau (*Betula*, *béριοza*) et l'Aulne (*Alnus*, *olkha*), et des Salicacées (*ivovyé*) pour le Saule (*Salix*, *iva*). C'est la famille des Salicacées qui fournit le plus grand nombre d'espèces à la toundra russe (Tolmachev *et al.*, 2000).

1.4.3. La part des oiseaux dans un petit nombre total d'espèces animales

A l'instar de la flore, la faune de la toundra compte un petit nombre d'espèces, en outre très variable en fonction des saisons du fait de l'importance des migrations. Les invertébrés et, parmi eux, les insectes, forment évidemment l'essentiel. Chez les vertébrés, la prédominance des oiseaux est le fait marquant des recensements d'espèces de la toundra, en lien avec leur facilité de migration pour quitter le froid saisonnier. Il est d'ailleurs manifeste que l'insularité des toundras accentue la proportion des oiseaux. Dans les archipels russes de l'Arctique, leur prépondérance est écrasante. Par exemple, A.V. Bélikovitch *et al.* (2006) ont compté 169 espèces d'oiseaux dans l'île de Vrangel, contre 7 espèces de mammifères. Dans l'archipel de la Terre du Nord, G.L. Routilevski (1970) a recensé 27 espèces d'oiseaux, contre 7 espèces de mammifères. La comparaison avec le continent situé juste en face du détroit, la péninsule de Taïmyr et la Plaine de Sibérie Septentrionale, montre que la proportion d'oiseaux y est moindre, puisque dans l'ensemble de cette région, on a 91 espèces d'oiseaux contre 20 mammifères. A l'intérieur de la classe des Oiseaux, l'ordre des Passériformes (*vorobinyé*), qui, à l'échelle mondiale, constitue plus de la moitié des espèces d'oiseaux, représente dans la toundra russe moins du quart des espèces, par exemple 23 des 91 espèces de la toundra de Sibérie centrale (Rutilevskij, 1970). Et leur proportion diminue du sud vers le nord. Dans les îles russes de l'Arctique, ils ne forment plus que 7 % des espèces d'oiseaux.

Un fait géographique important, à travers l'étude taxonomique de l'ensemble des espèces de la toundra russe, réside dans le fait qu'un grand nombre est directement aquatique. C'est remarquable chez les invertébrés dans l'ensemble de la toundra russe, mais c'est aussi significatif chez les vertébrés, au moins dans certaines régions. Ainsi, dans la toundra de Sibérie centrale, le nombre d'espèces de poissons d'eau douce est très élevé eu égard à l'ensemble de la faune (Rutilevskij, 1970). Il est vrai que le plus grand lac de la toundra russe, le Taïmyr, y est pour beaucoup. Cependant, dans toute la Russie polaire, la multitude des petits plans d'eau de thermokarst, mais aussi des marais

³⁹ Ou *Oxycoccus*

et marécages, a pour résultat la grande part des animaux aquatiques dans le décompte total. L'influence indirecte est évidemment considérable, renforçant le nombre des oiseaux se nourrissant des mollusques, crustacés et poissons d'eau douce. L'importance de l'ordre des Charadriiformes (*rjankooobraznyé*), et parmi eux du sous-ordre des Charadrii (*kouliki*), qui regroupe des oiseaux d'eau, est liée à ce fait.

En dehors des oiseaux, le nombre d'espèces est très réduit et n'atteint que rarement cinq cents par carreau de cent kilomètres carrés. La pauvreté spécifique animale répond ainsi à celle des végétaux, ajoutant une faible diversité qualitative à l'indigence quantitative de ce milieu. Il convient de se demander quelles sont les causes de cette pauvreté généralisée et, pour le petit nombre d'espèces supportant de telles conditions, les modalités de leur endurance.

2. La toundra, une formation jeune, déterminée par le milieu polaire

La pauvreté de la toundra, en particulier en nombre d'espèces, est expliquée par le cumul de sa jeunesse à l'échelle des temps géomorphologiques et de la rudesse des conditions actuelles du milieu⁴⁰. C'est sans doute le climat qui pose aujourd'hui les contraintes les plus sévères. Mais les difficultés de la vie dans la toundra sont aussi dues aux caractéristiques du sol, qui ne se réduisent pas au seul problème du gel. Face à ces conditions climatiques et pédologiques rigoureuses, le maître mot concernant l'écologie de la toundra russe reste, bien qu'il soit critiqué, celui de *prispossoblénie*, l'adaptation.

2.1. La toundra et les paléoclimats quaternaires

La jeunesse de la toundra, la *molodost* des Russes, est une caractéristique importante expliquant la pauvreté spécifique de cette formation végétale, à laquelle le temps n'a pas été donné de se diversifier. Sa paléogéographie, bien qu'elle soit courte, n'en est pas moins complexe. Malgré une vicissitude d'avancées et de retraits parfois contraires, il conviendra de présenter d'abord la période de conquête de la toundra, puis celle de son recul.

2.1.1. La toundra, une formation végétale du Quaternaire descendue des monts de Sibérie orientale

Selon la thèse russe classique⁴¹, celle que défendit A.I. Tolmatchiov dès les années 1920, ainsi que Litvinov, le lieu d'origine (*rodina*, la patrie) de la flore et de la faune de la toundra se trouve être l'ensemble montagneux du nord-est de l'Asie, celui des Monts de Sibérie Orientale et des chaînes de l'Extrême-Orient Russe, ainsi que de l'Amérique du Nord-Ouest, où ce type de végétation herbacée froide existait à l'ère tertiaire.

Le refroidissement plioquaternaire a conduit à la colonisation herbacée du bas pays au détriment des arbres, grâce à une possibilité de cycle végétatif plus court et au besoin moins élevé de la somme calorifique nécessaire au développement. Dès le début des périodes glaciaires, il y a sans doute eu d'étroits contacts entre la flore et la faune du bas pays périglaciaire et celles d'altitude. La Dryade ou la Camarine sont des plantes qui en témoignent, de même que le Lagopède chez les animaux. Les échanges d'organismes entre les deux milieux avaient déjà été supposés au XIX^e siècle par Stephen Forbes et Charles Darwin et la théorie reste en cours. « On ne peut manquer d'être frappé, dans la recherche des déterminismes, par toutes les analogies entre végétations suffrutescentes des

⁴⁰ « Les traits physiologiques et la pauvreté floristique des régions polaires découlent bien entendu des sévères contraintes imposées par le milieu, qui entraînent une sélection rigoureuse des espèces ; mais ils s'expliquent également par la jeunesse des biocénoses » (Godard et André, 1999, p. 182). « La pauvreté de la composition spécifique du type toundrain de végétation est liée tant à sa jeunesse qu'à la rudesse des conditions dans lesquelles il se forme » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 165, en russe).

⁴¹ Le géographe B.N. Gorodkov (1935) émit une autre hypothèse, celle d'un ancien ensemble boisé, qui aurait perdu ses arbres à cause de l'emmarécagement et de la formation du pergélisol. Seule la strate au sol aurait subsisté, tout en se transformant. « Les petits buissons toujours verts de la toundra, tels que le lède ou l'empêtre, représentent, d'après Gorodkov, les descendants des plantes forestières de l'époque tertiaire, qui se sont d'abord adaptés à la vie dans les tourbières des forêts nordiques du pliocène, puis qui, au début de l'époque glaciaire, ont émigré dans les toundras » (Berg, 1941, p. 32).

toundras et des montagnes. Cela est vrai des physionomies, des structures, des recouvrements, des morphologies, des anatomies, en grande partie des spectres biologiques et des biomasses, et surtout – fait remarquable – cela est vrai aussi d’une bonne part des populations floristiques. [Cela] amène à penser que ces territoires polaires et altimontains ont participé d’une histoire commune » (Rougerie, 1988, p. 64).

Puis, à chaque maximum froid, la poussée de l’inlandsis vers le sud provoquait l’englacement des régions de Russie d’Europe et de Sibérie Occidentale où la toundra est actuellement présente. Cependant, d’une part ces formations basses avançaient alors vers le sud à la place de régions aujourd’hui forestières, d’autre part la toundra se conservait dans des situations très septentrionales, proches de la localisation actuelle, en Sibérie orientale. Là, en effet, le continent, très sec, était dépourvu de glacier. La toundra de Sibérie centrale et orientale présente ainsi une histoire ininterrompue plus longue que celle d’Europe⁴² et de Sibérie occidentale, puisque, à l’ouest, chaque glaciation faisait recommencer l’évolution bio-pédologique à partir du néant raboté par l’inlandsis⁴³. Toutes conditions égales par ailleurs, les sols de la toundra sibérienne à l’est de l’embouchure de l’Iénisséï sont plus évolués. C’est aussi, à plus petite échelle cartographique, l’une des explications de la différence entre la toundra russe, en moyenne plus moussue⁴⁴, et la toundra canadienne, plus lichénique, car les sols y sont plus jeunes, sinon absents.

Plus une région a échappé aux glaciations, plus sa biodiversité est grande et cela culmine dans la toundra de l’île de Vrangel. Celle-ci compte en effet, sur quelques milliers de kilomètres carrés, plus d’espèces que tout l’archipel canadien réuni (UICN, 2004). Et elle le doit à son héritage paléogéographique. L’île est en effet le dernier vestige de l’ancien continent déglacé de la Béringie (Jurcev, 1970), qui faisait le pont entre l’Amérique et l’Asie, où se sont réfugiées les espèces détruites ailleurs par l’inlandsis (Belikovič *et al.*, 2006). A chaque interglaciaire, la toundra occidentale était repoussée vers le nord par la montée de la taïga en latitude, mais, sur les bordures de l’Océan Glacial, l’absence d’été ne permettait pas l’arrivée des arbres. Les rivages des mers arctiques devinrent le creuset du brassage floristique des différentes formes toundrines et toundro-steppiques. « Les régions littorales cumulaient des températures assez basses de l’air avec une plus grande humidité, ce qui a déterminé le mélange des associations herbacées avec les toundras muscino-lichéniques et buissonnantes » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p.149, en russe). Mais le plus grand échange entre la steppe et la toundra a sans doute eu lieu plus récemment, à l’Holocène.

2.1.2. Les vicissitudes de la toundra depuis la fin de la dernière glaciation

Depuis la fin de la dernière glaciation, la toundra s’est globalement retirée vers le nord, surtout en Europe et en Sibérie occidentale, mais, à l’intérieur de ce grand mouvement d’ensemble, elle a connu au cours de ces dix derniers millénaires une succession d’avancées et de reculs d’une ampleur maximale d’environ deux degrés de latitude.

Le recul le plus prononcé s’est produit il y a environ 6 000 ans, quand, lors de ce réchauffement climatique, la toundra a été repoussée par la forêt boréale de 100 à 200 km au nord de sa position actuelle. Il y a un siècle déjà, le géographe G.I. Tanfiliev avait étudié, dans la toundra de Timan, les souches et les troncs de conifères et de bouleaux découverts dans la tourbe très au nord de la limite de l’arbre d’aujourd’hui⁴⁵. Puis le géographe B.N. Gorodkov (1935) avait émis l’hypothèse,

⁴² De toute façon, dans l’hypothèse aujourd’hui admise, la toundra, originaire de la Béringie, a migré vers l’ouest en traversant toute l’Asie, si bien que l’Europe a la plus jeune des toundras, nonobstant les oscillations du nord au sud.

⁴³ « La situation est particulièrement grave là où, par suite du raclage des inlandsis, la décomposition de la roche a dû repartir à 0, il y a quelques milliers d’années seulement » (Biro, 1965, p. 212).

⁴⁴ « Les plaines côtières de l’Arctique russe, qui ont largement échappé à l’englacement, ont conservé un manteau d’altération relativement uniforme qui sert de substrat à des toundras majoritairement moussues » (Godard et André, 1999, p. 196).

⁴⁵ Cette recherche de Gavriil Ivanovitch Tanfiliev (Tanfil’ev, 1911) et de ses successeurs, au nom souvent omis, a beaucoup marqué les géographes français. « La limite septentrionale de la forêt a reculé depuis l’époque xéothermique quaternaire. On trouve jusqu’à 200 km au nord de la limite actuelle de la forêt, dans des tourbières de la toundra typique, des souches et des troncs de sapin, de bouleau et de mélèze » (George, 1962, p. 220). « Le réchauffement postglaciaire est passé par un maximum lors de la période dite xéothermique (vers 4000 à 5000 av. J.-C.). [...] Grâce à un été plus chaud, la taïga avait refoulé la toundra à 100-150 km de sa limite actuelle ; on trouve ses troncs fossilisés dans la tourbe » (Biro, 1970, pp. 115-118). « Les études menées par les savants soviétiques ont montré l’ampleur et le nombre des oscillations climatiques et

s'appuyant sur l'analyse de la composition floristique, que la toundra actuelle était en grande partie l'héritage d'une taïga amputée de ses étages arbustifs et arborés. Ces auteurs avaient frayé la voie aux recherches russes ultérieures, qui s'attachèrent plutôt à dater précisément le recul de la toundra et à le corrélérer au réchauffement et à l'assèchement de la période en question. Réduite à un liseré littoral bordant les mers arctiques, la toundra a même, à cette époque, pratiquement disparu là où la côte de l'Océan Glacial était suffisamment méridionale.

Pendant cette même période chaude et sèche d'il y a environ 6 000 ans, la steppe boisée, située aujourd'hui au sud du 55° parallèle, était montée, très au nord. Le long de certains couloirs⁴⁶ traversant la taïga, elle avait même atteint des régions assez proches de la toundra. « C'est à cette époque que les toundras ont pu s'enrichir d'éléments en provenance des steppes » (Berg, 1941, p. 31). C'est ce rapprochement que les savants russes ont étudié en détail dès Gorodkov (1935). Il est manifeste que les écureuils terrestres et autres *sousliki*, qui peuplent aujourd'hui la toundra, sont venus de la steppe à ce moment. Chez les plantes, l'Astragale vraie et l'*Oxytropis (ostrolodotchnik* des Russes) sont des Légumineuses qui ont sans doute suivi le même chemin.

Puis le refroidissement qui eut lieu entre 3 000 et 2 000 avant aujourd'hui permit une nouvelle avancée de la toundra vers le sud, avant qu'un radoucissement ne la fit se replier. Le Petit Age Glaciaire a correspondu avec sa réavancée. Certes, le réchauffement récent provoque de nouveau son recul général, mais, d'une part elle a une certaine capacité d'auto-entretien qui lui permet de résister à l'arbre⁴⁷, d'autre part les conditions anthropiques locales jouent désormais un grand rôle. Ce repli a été accompagné à l'époque soviétique de boisements, notamment dans les vallées, qui accentuaient, la progression de la taïga, cependant qu'à d'autres endroits les défrichements provoquaient le mouvement inverse. Depuis une vingtaine d'années, l'importance des incendies dans l'extrême nord de la zone de taïga permet à la toundra de garder localement certaines de ses positions (Abdurahmanov *et al.*, p. 293).

2.2. L'écosystème de la Russie polaire

Le mariage de la toundra et du climat polaire ne s'est-il fait que pour le pire ? Avant de tomber dans la facilité de juger la rigueur du climat froid et d'évoquer les réponses à cette contrainte, il est honnête de présenter le caractère fusionnel de leur relation.

2.2.1. L'existence même de la toundra à toutes les échelles, une question de climat polaire

Le domaine de la toundra, en tant que formation végétale zonale, doit son existence à son appartenance à la zone polaire. La vénérable ligne de Köppen, celle de l'isotherme de 10 °C pour la moyenne du mois le plus chaud, malgré l'ancienneté et la simplicité de sa détermination, ou plutôt grâce à elles, reste celle qui matérialise le mieux la limite méridionale de la toundra. Elle correspond bien, en Russie comme en Amérique, avec la limite de l'arbre. C'est l'absence d'été qui empêche la croissance de l'arbre. C'est donc au nord de cette limite que se trouve le *bezlessié*, le pays sans arbre, et au sud la première frange pré-forestière de la zone tempérée. La toundra est ainsi la végétation de la Russie polaire et d'elle seulement. Ladite formation de la toundra boisée (*lessotoundra*) ne peut donc être rangée dans la zone de toundra : elle forme le ruban le plus septentrional de la zone de la taïga.

végétales. La taïga a avancé vers le nord à plusieurs reprises (on a exhumé des souches à 250 km au nord de la limite actuelle) » (Blanc et Carrière, 1992, p. 221). « L'optimum atlantique (vers 6 000 – 5 000 B.P.) a été marqué par la progression de la forêt boréale qui s'est alors avancée [...] cependant que les paysages nord-sibériens voyaient pratiquement disparaître la toundra nue » (Godard et André, 1999, pp. 317-318).

⁴⁶ Parmi ces couloirs figurait la Léna, où il subsiste aujourd'hui une exceptionnelle enclave de steppe dans la taïga sous le 62° parallèle. « Autour d'Iakoutsk, sur des sables d'alluvion que recouvre un peu de terre noire, avec des plantes parentes de celles de la Mongolie, s'étend une steppe dont le sol est remué par les mêmes rongeurs que dans celle de Sibérie Occidentale. C'est la steppe la plus septentrionale du monde » (Camena d'Almeida, 1932, p. 215).

⁴⁷ M.C. Nilsson *et al.* (1993) ont par exemple montré que les communautés à *Empetrum hermaphroditum* gênaient fortement la régénération forestière en Pins sylvestres en Suède. Or la Camarine hermaphrodite est une plante importante de la toundra de Russie d'Europe.

Ce sont donc les caractères du climat polaire qui expliquent, à petite échelle, ceux de la toundra. « Le déterminisme est, de très loin, pour l'essentiel climatique d'ordre zonal : il est celui des pays du 'soleil de minuit', pour le régime thermique et, secondairement, pour le photopériodisme. Cela règle même des faits d'ordre floristique : la présence d'espèces comme *Dryas octopetala*, *Cassiope tetragona* ou *Betula nana* est limitée à la toundra » (Rougerie, 1988, p. 62). Avant de suivre la coutume d'étudier les traits polaires comme un ensemble de contraintes auxquelles les organismes vivants doivent s'adapter, il nous semble opportun de présenter certaines données climatiques qui peuvent être considérées comme des atouts eu égard aux conditions que subit la toundra boisée, voire la taïga de mélèzes. Pendant la saison qui tient lieu d'été, la toundra profite de longues durées d'éclairement, qui seraient, pour certains, l'une des explications de l'épanouissement de grosses fleurs de couleur vive typiques de cette formation végétale. « La longueur du jour pendant la saison végétative, l'importance de l'éclairement, expliquent peut-être le grand nombre de fleurs, ainsi que leurs couleurs éclatantes » (Elhaï, 1967, p. 279). En outre, cette saison bénéficie d'une humidité relative de l'air assez élevée, à laquelle contribue d'ailleurs mécaniquement sa fraîcheur concomitante, qui n'est pas contradictoire avec la grande faiblesse, sauf dans la toundra mourmane, des précipitations. Quant à l'hiver, il est globalement moins froid que dans la toundra boisée et même certaines portions de la taïga, de façon très nette à l'ouest et à l'est du pays, la Sibérie occidentale étant à cet égard la seule exception.

A grande échelle cartographique, la structure en mosaïque de la toundra est aussi expliquée en partie par les particularités polaires de la juxtaposition de microclimats (Barry et Van Wie, 1974). La multiplication des phénomènes d'abri, l'importance des différences d'expositions face à un soleil rasant contribuent à ce que les géographes russes se plaisent à appeler *pestrota*, le bariolage des microclimats toundrains. « L'aspect de mosaïque de la couverture végétale, caractéristique des toundras, est [en partie] déterminée [...] par la bigarrure des conditions micro-climatiques » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 167, en russe). Cela ne doit cependant pas occulter le fait que la marqueterie végétale est surtout en lien, à cette échelle, avec celle des sols.

2.2.2. L'adaptation des plantes au climat polaire

Les contraintes du climat polaire sont nombreuses et prononcées. Outre la jeunesse de cette formation végétale, elles sont un élément d'explication important de la faible biodiversité de la toundra. Peu d'espèces sont en effet capables d'y résister. Ces contraintes peuvent être regroupées en trois grandes familles : d'abord la brièveté de la saison végétative, ensuite le fait que, même pendant celle-ci, les conditions, fraîches, sèches et ventées ne sont pas très propices, enfin la rigueur de l'hiver. Il convient de souligner que cette dernière contrainte n'est pas propre à la toundra, mais commune avec la taïga. La rudesse hivernale est même, excepté la nuit polaire, plutôt pire dans la forêt boréale. La grande originalité bioclimatique de la toundra est donc le caractère doublement peu favorable de la saison végétative, d'une part sa courte durée, d'autre part ses mauvaises conditions atmosphériques.

Des vivaces, sempervirentes et à multiplication végétative face à la brièveté de la bonne saison

C'est bien entendu le caractère trop court de la saison végétative qui détermine d'une part l'absence de l'arbre, sur laquelle nous ne reviendrons pas, d'autre part la grande rareté des herbes annuelles. Les *odnoletnyé travy* doivent en effet réaliser un cycle complet en seulement quelques semaines. L'implication de rythmes de développement d'une telle rapidité réduit à un très petit nombre les espèces qui en sont capables. C'est pourquoi la toundra russe est le règne des *mnogoletniki*. Les vivaces peuvent en effet entrer en action dès le tout début de l'arrivée des conditions favorables, sans perdre quelques précieuses journées ou semaines. En outre ces vivaces ont développé un certain nombre de caractères ou de comportements supplémentaires leur permettant de faire face à la trop courte durée de la saison pendant laquelle les contraintes climatiques sont modérées.

C'est d'abord la sempervirence de la plupart des plantes toundraines qui autorise la reprise immédiate de l'assimilation chlorophyllienne. En effet les plantes toujours vertes (*vetchnozélionné rasténia*), comme la Camarine noire, l'Airelle rouge, la Cassandre, la Canneberge, le Lédon, la Saxifrage (du moins la plupart des espèces), peuvent utiliser au plus tôt l'énergie lumineuse pour la

photosynthèse dès l'arrivée des premiers beaux jours, sans attendre de fabriquer de nouvelles feuilles. « Il existe en outre de nombreux cas intermédiaires avec celui des végétaux à feuilles caduques ; les bourgeons sont déjà ouverts en automne, et les feuilles à demi-déployées passent l'hiver dans cette position » (Biro, 1965, p. 209). Plusieurs Rosacées de la toundra russe en fournissent de bons exemples, notamment la *laptchatka* (*Potentilla*). En complément de la sempervirence, les feuilles de la toundra ont souvent une « forte teneur en chlorophylle » (Rougerie, 1988, p. 60), qui explique leur couleur d'un vert sombre.

Le second grand problème dû à la brièveté de la bonne saison concerne la reproduction des plantes de la toundra. Pour éviter que les éventuelles graines n'aient pas le temps de mûrir, les plantes de la toundra donnent comme nulle part ailleurs une telle importance à la multiplication⁴⁸ végétative (*véguétativnoié razmnojénié*). Chez les Mousses vraies et les Hépatiques de la toundra russe, il est habituel que des amas pluricellulaires, les propagules, se spécialisent dans la multiplication végétative. Ces petits massifs de cellules arrondis sont produits par des organes, les corbeilles (*kourtiny*), qui atteignent ici, selon les géographes G.M. Abdourakhmanov *et alii* (2003), une grande fréquence. Chez les plantes supérieures de la toundra, la multiplication asexuée (*bezpolnoié razmnojénié*) prend des formes variées (Korovkin, 2007). L'une des principales est la production de *loukovitchi*. Ces bulbilles sont de petits bourgeons adventifs qui, à maturité, se détachent de la plante-mère, tombent au sol et s'enracinent, donnant ainsi naissance à une nouvelle pousse (*pobeg*). Outre les bulbilles, un autre organe spécialisé permet la multiplication végétative de certaines plantes de la toundra. Il s'agit des stolons (*stolony*), ces rameaux rampants, à croissance horizontale, dont le bourgeon terminal, souvent une rosette de petites feuilles, peut s'enraciner pour donner une nouvelle plante. Bien que le terme soit quelque peu tombé en désuétude chez les biologistes, les géographes⁴⁹ russes continuent pour certains, comme E.M. Rakovskaïa et M.I. Davydova (2003, p. 166) d'employer l'expression de plantes vivipares (*jivorodiachtchié rasténia*) pour désigner ces espèces à multiplication végétative. Quoiqu'il en soit, un bel exemple est celui de la Renouée vivipare (*Polygonum viviparum*, *gorets jivorodiachtchi*), dans les inflorescences (*sotsvetki*) de laquelle se développent de tels bulbilles, qui, une fois tombés au sol, produisent de nouvelles plantes. C'est aussi le cas de certaines *kamnélomki*, cependant que d'autres espèces de ce même genre Saxifrage émettent des stolons. La Laïche de Bigelow (*Carex bigelowii*) est un exemple de Cypéracée de la toundra mourmane où la multiplication végétative est importante (Jónsdóttir et Callaghan, 1988). Partout où la toundra russe méridionale est marécageuse, la Ronce de l'Arctique, la *morochka*, se développe aussi par *véguétativnoié razmnojénié*.

En dehors de la multiplication végétative, un certain nombre⁵⁰ de vivaces se reproduisent tout de même par l'émission de graines, mais le cycle s'opère dans sa totalité en fractionnant le développement sur plusieurs années. Ainsi « la maturation des graines ne s'opère souvent qu'au terme de deux ou trois 'étés' » (Godard et André, 1999, p. 182). « Leur préparation est alors étalée sur une longue durée. Le bourgeon à fleur est individualisé dès le début de la saison végétative précédant l'année de floraison ; en automne, la différenciation des pièces florales, en particulier des étamines, est déjà bien avancée ; si bien qu'au printemps suivant les fleurs peuvent sortir directement de la neige. Dans certains cas (*Braya humilis*), l'inflorescence se développe pendant 3 années avant d'arriver à maturité » (Biro, 1965, p. 210).

Des cryophytes face à la fraîcheur et à la sécheresse ventée de la saison végétative

Non contente d'être brève, la saison végétative ne donne aucune garantie de chaleur et n'offre pas de conditions atmosphériques très satisfaisantes. Du fait de l'influence des vents du nord venus des mers arctiques, même pendant les mois de juillet et août, de brutales sautes de température sont

⁴⁸ Du fait que les descendants sont génétiquement identiques à la plante-mère, c'est-à-dire que ce sont des clones, certains estiment que le terme de reproduction (*vosproïzvodstvo*) ne peut pas être employé, pour être systématiquement remplacé par celui de multiplication (*razmnojénié*). Cependant, chez les géographes russes ou français, certains parlent indifféremment de l'une ou de l'autre.

⁴⁹ Pierre Biro (1965, p. 210) met l'adjectif entre guillemets : « plantes à bulbes 'vivipares' ».

⁵⁰ Majoritaires pour certains, minoritaires pour d'autres. « Une courte durée de la période végétative constitue un obstacle non moins grave [...]. Cependant la reproduction par graines est la plus fréquente » (Biro, 1965, p. 210). « La courte durée de la saison végétative rend très aléatoire la production de graines et explique la prédominance de la multiplication végétative » (Godard et André, 1999, p. 184).

fréquentes et le passage sous le zéro degré n'est jamais à exclure⁵¹. C'est au moins autant contre cette absence de véritable été que contre la rigueur de l'hiver que les plantes de la toundra sont ce que les géographes russes se plaisent à appeler des *kriofity*. En tant que plantes d'habitat froid et sec, ces cryophytes ont des formes qui leur permettent d'utiliser au mieux la chaleur d'une couche-limite atmosphérique très fine au contact avec le sol (Černov, 1989). C'est avant tout pour ne pas dépasser cette strate, le *prizemny sloi vozdoukha*, où les conditions calorifiques sont les moins difficiles, que les formes sont aplaties, étalées, plaquées au sol en coussinets et en rosettes.

Le nanisme et le plaquage au sol constituent aussi une protection des vents desséchants, donc, en réduisant l'évapo-transpiration, ils participent à la lutte contre la déshydratation mécanique, alors même que l'air de la Russie polaire n'est pas sec, au sens climatique de l'humidité relative, surtout sur les littoraux de la mer de Barents. Enfin, les coussinets permettent de résister aux forces de déchaussement des plantes par le vent, grâce à leur forme hémisphérique, sur laquelle les flux d'air ont peu de prise.

L'utilisation de la neige pour passer au mieux le froid de l'hiver

Les formes basses et ramassées des plantes de la toundra, utiles pendant la saison végétative, le sont aussi pour passer l'hiver, grâce à l'aide de la neige. Seul le fait d'être recouvert par cette couche isolante et isotherme assure d'être protégé des gels intenses. Cette couverture nivale (*snějny pokrov*) défend aussi contre les vents forts. En fait, pendant la mauvaise saison⁵², la survie des plantes dépend presque uniquement de ce tapis neigeux, dont le mieux est de ne pas dépasser. Cette importance est telle que « la hauteur des plantes est souvent déterminée par l'épaisseur de la couverture neigeuse » (Abdurahmarov *et al.*, 2003, p. 292, en russe). Les quelques arbres nains qui dépassent ce tapis sont ceux qui subissent le plus de lésions et, plus généralement, de dommages causés par les vents armés des cristaux de neige (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 210).

En fait, le plus important dans la hauteur des plantes concernées se trouve être celle à laquelle les bourgeons passent la saison la plus contraignante. C'est dans ce lien entre l'épaisseur de la neige et la position des *potchki vozobnovlénia*⁵³ que s'exprime au mieux la gamme de réponses des plantes au froid hivernal, qui, si elle est exprimée dans les types définis par C. Raunkiaer (1905), représente le spectre biologique. Si l'on ne compte pas les Mousses et les Lichens, les hémicryptophytes (*guémikriptofity*) composent environ 60 % des plantes de la toundra russe. Ce sont des individus dont les bourgeons passent l'hiver à demi-cachés (*polouskrytyé*). Ils sont protégés dans les rosettes ou d'autres formes plaquées au sol, sous des feuilles atrophiées (*otmerchié listia*), l'ensemble étant bien entendu isolé des grands froids atmosphériques par la couverture neigeuse. Les chaméphytes (*khaméfity*) représentent quant à elles environ 20 % des plantes de la toundra russe⁵⁴. Ce sont des végétaux dont les bourgeons ne sont pas cachés par la plante elle-même pendant l'hiver, mais qui sont situés suffisamment bas pour que la couche de neige les isole. Par convention, on classe dans les chaméphytes les plantes dont les *potchki* ne dépassent pas une hauteur de 25 cm, mais ils sont souvent situés plus bas, pratiquement au sol (*na zemlié*), bien qu'ils ne soient pas protégés par des parties de la plante. Les concernant, l'épaisseur de neige est cruciale. Les cryptophytes (*kriptofity*) constituent sans doute 10 à 15 % de la toundra russe. Ils passent les mois les plus froids cachés dans le sol et ne sont pas plus nombreux, car le sol lui-même, entièrement gelé à cette saison, n'offre pas non plus de conditions favorables. L'ensemble des phanérophytes et des théophytes forme les quelques 5 à 10 % restant. Les premiers ne sont que des nanophanérophytes (*nanofanérofity*), c'est-à-dire que leurs

⁵¹ « Les associations de toundra se développent dans des conditions de période végétative courte et fraîche [...]. Les fluctuations de température ont une importance essentielle pour les organismes vivants. Pendant tous les mois de la période végétative, les températures minimales peuvent être inférieures à zéro degré » (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 291, en russe).

⁵² En revanche, quand arrive la bonne saison, il vaut mieux que la neige fonde vite, pour ne pas empêcher le développement végétatif. L'épaisseur de la neige est donc à double tranchant à l'échelle de l'année. Nous réservons l'étude du caractère négatif d'une trop grande épaisseur de neige pour notre typologie à grande échelle cartographique.

⁵³ Les bourgeons se disent *potchki*, mais les biogéographes russes précisent, dans le cas du repos de ces méristèmes pendant la mauvaise saison et de la reprise de la croissance à l'arrivée des beaux jours, « *potchki vozobnovlénia* », montrant le renouvellement attendu après la pause.

⁵⁴ Cette proportion monte évidemment énormément si on ajoute les Lichens et les Mousses, qui, bien que « difficiles à classer dans le système des types biologiques de Raunkiaer [...], se rapprocheraient le plus des chaméphytes » (Rougerie, 1988, p. 15).

bourgeons se trouvent, par convention, à moins de 2 m au-dessus du sol. Dans la pratique, ces arbres nains ne dépassent en général pas 50 à 60 cm de haut, sauf à sortir de la toundra au sens strict et entrer dans la toundra boisée. Enfin, la quasi-inexistence des thérophytes confirme à la fois la prédominance exclusive des vivaces et la quasi-impossibilité pour une graine ayant passé la mauvaise saison dans le sol d'effectuer l'ensemble du cycle végétatif pendant le trop bref temps imparti.

La très grande faiblesse des phanérophytes, même nains, est la principale originalité du spectre biologique de la toundra par rapport à celui de la taïga. Cette seule différence joue un rôle paysager essentiel, puisque la toundra est le pays sans arbre, tandis que la taïga russe est la plus grande forêt du monde. Pour le reste, la grande prédominance des hémicryptophytes et des chaméphytes leur est commune. Elle est due à une même réponse au passage très difficile de la saison la plus froide. Mais, dans la toundra, les plantes ont aussi à subir l'absence d'été. Certaines adaptations morphologiques permettent d'ailleurs de lutter contre la totalité des contraintes, que ce soit la brièveté et à la fraîcheur de la saison végétative, l'importance des vents qui augmentent la transpiration et le risque déchaussement, la rigueur du long froid hivernal⁵⁵. L'autre spécificité bioclimatique de la toundra est la nuit polaire. Cette absence d'éclairement pendant plusieurs semaines n'existe pas dans la taïga, située à des latitudes moins élevés. Pourtant, la vie végétale toundraine est déjà tellement figée par le froid que le manque de lumière se contente d'ajouter une contrainte dont les conséquences n'ont pas la possibilité de vraiment s'exprimer. Il n'en est pas de même pour les animaux restant dans la toundra pendant la mauvaise saison.

2.2.3. L'adaptation des animaux au climat polaire

La toundra, un milieu de vie éphémère, qui nécessite la fuite

La toundra russe est un milieu vivant pendant quelques semaines⁵⁶, qui se dépeuple très largement dès le mois d'août pour certaines espèces, septembre pour d'autres. La plupart des vertébrés quittent alors la zone elle-même de la toundra par de longues migrations en latitude, d'autres quittent leur habitat de surface par un court déplacement vertical.

Les migrations sur de longues distances sont le propre des oiseaux, qui forment l'essentiel des espèces de vertébrés de la toundra russe de juin à septembre⁵⁷. Tous viennent ici se nourrir, certains y nichent⁵⁸. La nourriture est en effet abondante eu égard au régime alimentaire aviaire. D'une part, les insectes pullulent, d'autre part les eaux fournissent des crustacés, des mollusques, des batraciens, des poissons. C'est le cas des milliers de plans d'eau des plaines de la toundra et c'est le cas de la mer, dégelée de sa banquise saisonnière, qui n'est jamais loin de tout point de la toundra russe. On trouve donc dans la toundra quantité d'oiseaux migrateurs des eaux douces, canards, oies, cygnes, échassiers divers, ainsi que des oiseaux marins. Parmi ces derniers, les différentes mouettes (*tchaïki*) sont les plus nombreuses.

Une partie des oiseaux passant la belle saison dans la toundra s'y reproduit. Les nicheurs (*gnezdiachtchiéssia*) constituent ainsi 62 des 169 espèces d'oiseaux de l'île de Vrangel (Belikovič *et al.*, 2006) et 73 des 91 espèces de la toundra de Sibérie centrale (Rutilevskij, 1970). Comme la saison est courte, les parades nuptiales sont généralement plus réduites que dans les autres zones bioclimatiques ; chez certaines espèces, les oiseaux arrivent déjà accouplés. La construction du nid elle-même est souvent écourtée.

Qu'ils soient nicheurs ou non, les oiseaux de la toundra russe méritent en général mal leur nom, puisque leur présence dans ce milieu dure beaucoup moins longtemps que leur absence. Par

⁵⁵ « Ces coussinets présentent à la fois une grande résistance au vent, au froid et à la sécheresse. Au vent, grâce à leur forme prostrée, aérodynamique et à leur compacité. Au froid, car tapies contre le sol et éventuellement protégées par la neige. A la sécheresse, grâce au micro-milieu qu'elles réalisent, riche en tissus et en débris végétaux piégeant poussières et humidité et limitant l'évapo-transpiration » (Rougerie, 1988, p. 22).

⁵⁶ Les invertébrés eux aussi se contentent d'une saison très courte. Parmi les insectes, les moustiques, dont le cycle est très rapide, sont avantagés et c'est une raison de leur importance dans la toundra.

⁵⁷ L.S. Berg (1941, p. 29), reprenant la description de Biroulia, indique que les oiseaux quittent la péninsule de Taïmyr très tôt : « à la mi-juillet, ils commencent à partir et, vers la mi-août, la toundra se vide ; mais l'ortolan reste cependant jusqu'en septembre ».

⁵⁸ Nous parlons ici des oiseaux migrateurs qui nichent dans la toundra et non pas de l'infime minorité des oiseaux sédentaires passant l'ensemble de l'année dans la toundra.

l'ampleur de leur migration, ils forment un maillon de la mondialisation. Ainsi, les atteintes à l'environnement réalisées dans les autres zones bioclimatiques par les sociétés humaines influent grandement sur leur nombre. C'est la toundra qui le subit, dans le sens où ce milieu naturel est beaucoup moins anthropisé que la zone tempérée ou tropicale. La baisse de population des *kouliki*, ces petits limicoles⁵⁹ très importants dans la toundra russe pendant la saison où les eaux douces et marines sont libres de glace, a ainsi été mise en relation avec la destruction de leurs habitats et de leurs milieux d'étape au sud. Un exemple récent est celui de l'endiguement et de l'assèchement d'estuaires de Corée du Sud, qui ont porté un coup dur aux *pessotchniki*⁶⁰, et plus encore aux *kouliki-lopatni* et aux *ouility* de la toundra sibérienne et extrême-orientale russe. « La destruction de 40 100 ha de vasières à Saemangeum, engagée dès 1991 » a eu comme conséquence que « les effectifs mondiaux du bécasseau de l'Anadyr ont chuté récemment de 20 %, et il est peut-être déjà trop tard pour le bécasseau spatule et le chevalier tacheté – populations mondiales inférieures à 1 000 individus – pour qui les vasières aujourd'hui disparues représentaient une étape cruciale dans leur migration entre la Sibérie et l'Asie du Sud-Est » (Barnaud et Galewski, 2008, p. 21-22).

En dehors des oiseaux, les herbivores, suivis par leurs prédateurs, quittent la zone de la toundra à la mauvaise saison, mais l'ampleur et la régularité des migrations sont moindres. D'une part l'arrivée se trouve dans la toundra boisée ou la taïga septentrionale, d'autre part, le déplacement est d'autant plus prononcé que la rigueur hivernale est grande ; il dépend donc des années. L'irrégularité est ainsi typique du Lièvre variable. Cependant, malgré quelques variantes, il est des mammifères qui suivent des trajectoires habituelles, parfois fixes. Le rôle de l'homme peut aussi accentuer l'emprunt de routes définies, *a fortiori* quand il y a domestication. Le cas du renne (*Rangifer tarandus, séverny olén*) est exemplaire à cet égard, qui méritera ultérieurement une étude régionale.

Face à ces migrations zonales, souvent sur des milliers de kilomètres, les déplacements verticaux constituent évidemment une fuite très modérée. Ils procèdent cependant eux aussi de la constatation selon laquelle la toundra est invivable pendant de longs mois. Parmi les rongeurs, qui forment plus du tiers des espèces de mammifères de la toundra russe, et beaucoup plus en nombre d'individus, les Lemmings forment un exemple du changement d'habitat saisonnier. Ceux-ci accentuent leur vie en souterrain pendant la mauvaise saison, autant que possible. Tous les sites favorables, où des poches dégelées subsistent, sont creusés de galeries. Le Lemming brun⁶¹, commun à la toundra et à la taïga, passe le plus sombre de son temps dans ces tunnels, à partir desquels il ronger les racines des plantes. Ayant tapissé la cavité d'herbes et logeant en colonies, il peut profiter d'un abri dont température approche la dizaine de degrés. Malheureusement, le sol gelé empêche cependant que cela puisse se faire dans la plupart des endroits. Le Lemming à collier (*Dicrostonyx torquatus, kopytny lemming*), propre à la toundra, l'a bien compris. D'une part il sort plus à l'air libre ; il est d'ailleurs à ce moment la proie des prédateurs. D'autre part, il fabrique des nids de plantes sèches et isolantes sous la couverture nivale. La vie sous neige est une variante plus fréquente de la vie sous terre. Elle est aussi pratiquée par le Gallinacé que les Russes appellent « la perdrix blanche » (*bélaïa kouropatka*) et les Français le Lagopède des saules (*Lagopus lagopus*)⁶².

Pour les animaux qui ne fuient pas, ni loin de la zone de toundra, ni, de manière plus proche, dans les profondeurs, il ne reste qu'à développer un certain nombre d'adaptations permettant la survie en dehors des quelques semaines de la bonne saison.

⁵⁹ En systématique, les *kouliki* des Russes correspondent précisément au sous-ordre des *Charadrii*. Dans le langage géographique courant, ce sont les limicoles.

⁶⁰ Les *pessotchniki* des Russes regroupent tous les oiseaux du genre *Calibris*. Parmi eux, le *bolchoï pessotchnik* est le bécasseau de l'Anadyr (*Calidris tenuirostris*). Le *koulik-lopatén* des Russes correspond au bécasseau spatule de la langue française (*Eurynorhynchus pygmeus*). Les *ouility* des Russes regroupent tous les oiseaux de la sous-famille des *Tringinae*. Parmi eux, l'*okhotski oulit* est le chevalier tacheté (*Tringa guttiger*). Ce sont tous des limicoles de la famille des *békassovyé*, c'est-à-dire les Bécassines et alliés, coïncidant avec les *Scolopacidae*.

⁶¹ Les Russes distinguent le Lemming brun d'Europe (*Lemmus lemmus*), qu'ils appellent le Lemming de Norvège (*Norvejski lemming*), du Lemming brun de Sibérie (*Lemmus sibirica, sibirski lemming*).

⁶² « A l'embouchure de la Kolyma (68°N), le lagopède des saules [...] passe en moyenne 21 h par jour sous la neige » (Godard et André, 1999, p. 188).

L'éloge de la rondeur et de la graisse

Les animaux polaires développent autour de leur corps une barrière d'isolation thermique qui peut prendre différentes formes. La plus connue, puisqu'elle donne lieu à une lucrative exploitation par les hommes, se trouve être la fourrure. Mais le plumage de certains oiseaux de la toundra forme aussi une isolation remarquable, par exemple celui du Harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*). En effet, même le dessous des pattes de « la chouette blanche » (*bélaïa sova*) est recouvert de ces phanères très protecteurs. Enfin, la couche de graisse est la seule à pouvoir tenir ce rôle pour les animaux qui ont besoin d'être mouillés, comme le Phoque et le Morse. L'Ours blanc, également très maritime (*Thalarctos maritimus*), double quant à lui son épaisse fourrure d'une couche de graisse très importante elle aussi.

Les fourrures ont des épaisseurs et des textures variables selon les animaux. La plus épaisse serait celle de l'Ours blanc. Malgré l'intérêt de cette fourrure, le *bély medvéd* est interdit de chasse en Russie depuis 1956. Cependant, la fourrure la plus isolante, quoique moins épaisse, serait celle du Renard polaire, un peu plus que celle d'un renne⁶³ et quatre fois plus que celle d'un Lemming (Matthews *et al.*, 1972). « L'épaisseur de sa fourrure augmente de 200 % en hiver » (Godard et André, 1999, p. 186). C'est pourquoi le Renard polaire (*Alopex lagopus*) est considéré par les Russes, qui l'appellent *pessets*, comme l'un des animaux de la toundra ayant le plus de valeur. Selon la couleur de la fourrure hiémale, les Russes distinguent le Renard polaire blanc (*bély pessets*) et bleu (*golouboï*). C'est le *golouboï pessets* qui est le plus prisé. Se trouvant naturellement plus sur les îles de l'Arctique russe que sur le continent, il a été développé artificiellement en élevage par le gouvernement soviétique à partir des années 1930. En dehors du Renard polaire, d'autres mammifères ont une fourrure très appréciée, les Mustélidés. Cependant, les *kouni*, comme l'hermine, sont certes des animaux en partie toundrains, mais leur habitat, et leur exploitation humaine, étant plutôt la taïga, nous réservons leur étude à celle de la forêt de conifères. Dans le cas des Cervidés, on parle plus de pelage que de fourrure. L'efficacité dans la lutte contre le froid peut pourtant être élevée. C'est ainsi que les poils du renne, qui sont creux, protègent remarquablement.

L'isolation thermique, par la fourrure, le pelage, le plumage ou la graisse, ne fait pas tout. Il s'agit aussi de ne pas perdre la chaleur interne à cause d'une forme générale qui serait inadaptée. Globalement, la meilleure réponse est la sphère. En effet, c'est cette forme qui offre la surface de contact avec l'encadrement extérieur la plus réduite en proportion du volume de l'animal. De fait, on constate que les animaux de la toundra ont un corps plus trapu que leurs cousins des autres milieux bioclimatiques. Le prolongement de cette adaptation générale se trouve aux endroits les plus risqués, les extrémités. Les pattes et les oreilles constituent en effet les lieux où la chaleur du corps irradie, se disperse. Par rapport à leurs congénères vivant plus au sud, les animaux de la toundra russe ont ainsi des oreilles plus petites et plus arrondies. La différence est saisissante chez l'Ours blanc, le Renard polaire et, surtout, le Lièvre variable. En outre, certains mammifères développent une circulation sanguine différenciée, qui permet aux extrémités, en particulier les pattes, de garder sans souffrir une température assez froide, la chaleur se concentrant sur les organes vitaux. De ce point de vue, le cas du renne est remarquable.

Un fonctionnement des organes ralenti ou différé dans le temps

Le passage de la longue mauvaise saison peut se faire sous différentes formes de *spiatchka*, soit une hibernation au sens strict, soit un endormissement. Mais, en fait, le nombre d'espèces concernées est faible. En effet, la véritable hibernation, qui implique une forte chute de température, est risquée devant la rigueur de l'hiver. Et elle est difficile à mettre en œuvre à cause du sol gelé et de la rareté des sites souterrains où rester. Ce sont des rongeurs de la toundra qui adoptent cette vie au ralenti. Les Marmottes (*sourki*) et les écureuils terrestres que les Russes regroupent sous l'appellation de *sousliki* hibernent ainsi pendant plusieurs mois. Si l'on quitte les conditions moins défavorables de la toundra boisée et de la toundra méridionale, il ne reste plus que la Marmotte bobak (*Marmota bobac*), le *baïbak* des Russes, qui peut hiberner pendant six mois.

⁶³ Le cuir lui-même est remarquable. « Un vêtement en peau de renne est irremplaçable dans les pays très froids, car il conserve sa souplesse par les plus grandes gelées » (Berg, 1941, p. 28).

Une autre adaptation physiologique se trouve dans les possibilités, pour certains prédateurs de la toundra, d'une gestation de durée variable, qui se réalise par une implantation retardée de l'œuf, pourtant déjà fécondé, sur la paroi utérine. Ce décalage permettra de mettre bas au moment où la nourriture sera plus abondante. Cette adaptation est fréquente chez les Mustélidés ; elle existe aussi chez l'Ours blanc.

Le changement de régime alimentaire

En fait, tous les animaux de la toundra changent peu ou prou de régime alimentaire selon la saison, mais le contraste est plus fort chez les prédateurs. En général, ceux-ci, comme le Renard polaire ou les Mustélidés, sont carnivores quand tout va bien, de mai à septembre, et cherchent à le rester toute l'année, traquant les Lemmings sans relâche. Cependant, à la mauvaise saison, lors des années maigres, toute sorte de nourriture peut convenir. Le Renard polaire se transforme alors en charognard, suivant l'Ours blanc pour terminer ses carcasses, voire se contente de ses excréments. Pour éviter cela, il fait des réserves de nourriture, cache des oiseaux et les Lemmings. L'hermine elle aussi met des proies en réserve.

L'Ours blanc est atypique, qui est plus carnivore en hiver que pendant la saison végétative. En effet, pendant cette dernière, il consomme beaucoup de baies et d'herbes, tout en chassant le Lemming. En hiver, le Phoque est sa proie majeure, voire exclusive, grâce à des techniques de chasse très élaborées.

Y a-t-il une adaptation à la nuit polaire ?

Autant les adaptations des animaux au froid ont été très étudiées et sont largement documentées, autant la résistance à la nuit polaire est beaucoup moins connue. Il est vrai que, une fois écartés les animaux qui ont fui la toundra, ceux qui hibernent et ceux qui sont cachés sous la neige, les candidats à l'activité nocturne complète sont rares. Ils posent pourtant quelques problèmes passionnants, qui dépassent de beaucoup la seule géographie de la toundra, pour atteindre à des questions universelles. Il en est ainsi du fonctionnement du cerveau et de la périodicité du sommeil en l'absence de rythme diurne. De ce point de vue, l'Ours blanc est un cas d'école, qui dort apparemment d'une manière assez bien périodique sans pour autant être sollicité par l'alternance du jour et de la nuit (Kolb et Whishaw, 2007). Parmi les oiseaux connus pour être des chasseurs nocturnes dans les autres zones climatiques, la Chouette polaire (*bélaïa sova*) chasse toute la journée en saison chaude et pose ainsi la question de l'adaptation inverse au jour polaire.

2.3. La toundra et les sols polaires

A quelques décimètres de profondeur, et même souvent moins, le pergélisol est partout sous la toundra. Dans la couche active qui dégèle pendant quelques mois ou semaines au-dessus de la *vetchnaïa merzlota*, le sol est fortement influencé par cette dalle imperméable. Il possède une eau de fonte froide ; il est très peu épais et évolué ; il est instable.

2.3.1. La froideur de l'eau de capillarité et la sécheresse physiologique

Les auteurs russes insistent tant sur la froideur du sol et de son eau estivale que ce facteur fait en général partie de la définition de la toundra et constitue invariablement la première phrase introductive⁶⁴ à une étude de cette formation végétale. Il y a là une différence substantielle avec

⁶⁴ « Les associations de toundra se développent dans des conditions de période végétative courte et fraîche et de basse température des sols » (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 291). « Le type toundrain de végétation se forme dans des conditions d'été court et frais, de forte humidité de l'air et de basse température des sols » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 165). « Les toundras sont liées au climat froid et aux sols froids » (Aleksandrova, article « toundra » de la *Grande encyclopédie soviétique*, consultable en ligne). Nous ne présenterons ici que la question de la sécheresse physiologique, réservant pour la partie typologique l'influence du sol froid sur la mauvaise assimilation de l'azote et du phosphore par les plantes, car elle est à l'origine de micro-habitats dont l'intérêt, pour les géographes, est leur échelle très fine.

l'approche française, qui ne considère pas ce phénomène de la sorte⁶⁵. Seul Pierre Birot (1965) détaille cette question... pour en plutôt prendre le contre-pied.

Il se trouve que la plupart des plantes de la toundra russe donnent l'impression de lutter contre une insuffisance d'eau dans le sol, alors même que, sauf exception édaphique locale, le milieu n'en manque pas vraiment. Il se trouve aussi que, pendant la saison qui tient lieu d'été, l'eau, abondante dans le sol, est très froide, puisqu'elle provient avant tout de la fonte. Si tout le monde s'accorde sur les deux premiers points, la question de savoir si cette eau est trop froide reste controversée.

Pour les géographes E.M. Rakovskaïa et M.I. Davydova (2003, p. 166), la réponse est oui. Il serait dommageable pour les plantes de l'absorber et il y aurait risque de choc thermique. Elles limitent donc leur absorption d'eau et, par conséquent, aussi leurs pertes d'eau par transpiration. Les plantes développent ainsi des adaptations à la sécheresse sans qu'il y ait manque d'eau dans le milieu. C'est un xéromorphisme de sécheresse physiologique. Cette *fiziologuitcheskaïa soukhost* conduit à un fonctionnement des organes et des tissus de la plante semblable à celui qu'elles auraient si le milieu manquait d'eau. Il n'est pas exclu que s'ajoute à cela l'influence du long éclaircissement, qui favoriserait la production de glucides, augmentant ainsi la pression osmotique dans de telles proportions que l'absorption d'eau se ferait mal. La sécheresse physiologique en serait donc renforcée.

Ce serait pour répondre à cette *fiziologuitcheskaïa soukhost* que beaucoup de plantes de la toundra, comme l'Airelle rouge, la Canneberge, la Dryade, l'Andromède, développeraient de petites feuilles scléreuses, limitant ainsi la perte d'eau par transpiration. Certaines Ericacées, comme la Camarine noire, enroulent leurs feuilles vers l'extérieur, afin que les stomates, les *oustitsa*, situés sur la face inférieure, se retrouvent à l'intérieur d'une sorte de tube ainsi formé et, de ce fait, transpirent moins. D'autres plantes de la toundra développent un système pileux abondant, qui forme une sorte de duvet (*opouchénié*) destiné à masquer les stomates. Les feuilles du Saule argenté (*Salix glauca*), velues sur leurs deux faces, lui donnent cette couleur grisâtre à l'origine de son nom en français, encore que les Russes le trouvent plutôt bleuâtre, l'appelant *iva sizy*.

La seconde conséquence de l'évitement de l'eau de fonte, trop froide, serait le développement d'un enracinement très superficiel. En courant horizontalement, la plupart des racines des plantes de la toundra russe mettraient à profit une très fine couche superficielle du sol, de quelques centimètres (Rakovskaïa et Davydova, 2003), où l'eau du sol est moins froide que plus bas au contact du pergélisol.

D'autres auteurs réfutent en partie la notion de sécheresse physiologique des plantes de la toundra. Pierre Birot (1965, p. 208) écrit ainsi que « sans doute cette eau est voisine de 0°, mais les plantes arctiques qui ont été testées à cet égard montrent, pour la plupart, une remarquable aptitude à prélever de l'eau aux basses températures. *Salix glauca*, *Salix lapnorum* absorbent davantage d'eau à 0° qu'à 20° ». Cependant, d'une part cette conclusion s'appuie sur les travaux de B. Döring, qui a prélevé l'essentiel de ses échantillons en Allemagne, d'autre part, même dans cette étude, d'autres espèces présentes dans la toundra, et non des moindres, montrent le contraire. « *Empetrum nigrum* et *Betula nana*⁶⁶ pourraient éventuellement souffrir d'une dessiccation due aux basses températures de l'horizon humide » (id. pp. 208-209).

L'adoption de la sécheresse physiologique n'empêche cependant pas d'insister aussi sur la xéromorphie des plantes qui croissent sur un sol pierreuse, squelettique, qui ne peut retenir l'eau.

2.3.2. Le caractère squelettique ou gleyifié des sols de toundra

L'ensemble de la toundra russe pousse sur des sols gelés pendant l'essentiel de l'année et qui ne se libèrent que pendant la saison la moins froide sur quelques centimètres ou décimètres, au-dessus de plusieurs décimètres ou hectomètres de pergélisol. Il n'est pas lieu ici d'étudier cette couche active au sens géomorphologique, mais de la présenter dans ses caractères pédologiques.

Jeunes, minces, plus minéraux qu'organiques, les sols de la toundra russe ont un certain nombre de points communs fondés sur une pédogenèse très lente et une mise en retrait des processus

⁶⁵ Le pergélisol est toujours cité, mais pour souligner les contraintes cryogéniques du sol et non la froideur de l'eau disponible pour les plantes.

⁶⁶ C'est le Bouleau nain qui serait le plus sujet à la baisse de la transpiration relative en eau à 0 °C, selon les expériences de B. Döring (1935) rapportées par P. Birot (1965, tableau p. 178).

biochimiques. La toundra est une formation végétale à faibles biomasse et productivité, qui fournit très peu de matière organique, laquelle se décompose mal sous ce climat froid. Cependant, il est difficile d'aller plus loin dans la caractérisation d'un ensemble qui mérite surtout l'analyse à grande échelle cartographique et qui est une cause essentielle de la marqueterie végétale.

Sans dépasser les généralités, il convient de souligner que les lithosols sont très répandus, partout où la toundra russe est trouée⁶⁷. Ils deviennent majoritaires en allant vers le nord-ouest et les archipels, surtout là où de jeunes affleurements rocheux sont hérités du rabotage glaciaire. Ce sont les sols arctiques (*arktitcheskié potchvy*), ou bien les sols squelettiques (*skéletnyé potchvy*) des Russes, où la désagrégation mécanique est très dominante, la granulométrie grossière⁶⁸ presque exclusive, l'argile quasi-absente et l'humus pratiquement inexistant⁶⁹. La transition se fait de manière complexe⁷⁰ et à plusieurs échelles emboîtées avec les « sols bruns arctiques » des auteurs français (Godard et André, 1999, p. 319). Ce sont les *toundrovnyé podboury* des Russes, ou *toundrovnyé illiouvialno-goumoussovyé potchvy* (sols toundrains illuviaux humifères). Les cas de granulométrie grossière, de roche-mère sableuse ou graveleuse et, surtout, de conditions locales assurant un drainage efficace sont, au total, minoritaires dans la toundra russe, si bien que, finalement, les sols toundrains typiques, les plus étendus, ne sont pas les *toundrovnyé podboury*.

Souvent plus au sud, mais avant tout dans des conditions de roche-mère plus meuble, de granulométrie fine, de toundra plus fournie et, surtout, de conditions locales de mauvais drainage, les sols toundrains hydromorphes apparaissent. Passant outre les nombreuses subdivisions des géographes russes, qui seront en partie citées à plus grande échelle cartographique, les sols dominants, si jamais il était possible de moyenniser une telle mosaïque, sont les *toundrovnyé gléévyé potchvy*, dits aussi *toundrovnyé glééziomy* (Nizovcev, 2005, p. 133), les sols toundrains à gley. Gorgés d'eau en saison chaude à cause de la fonte et reposant sur une couche imperméable de pergélisol, ils sont très mal aérés. Dans ces sols hydromorphes asphyxiants, ce sont les phénomènes de réduction (*vosstanovlénié*) qui se mettent en place. La réduction des oxydes de fer dans le sol est à proprement parler le processus de gleyification⁷¹. Les sols toundrains les plus répandus sont ainsi de type AG. Un horizon A, formé d'un humus acide, où l'azote organique n'est pas correctement minéralisé à cause du froid et des conditions anaérobies qui bloquent la nitrification, repose sur un horizon G argileux de couleur verdâtre, le gley. Cet horizon, très reconnaissable à sa teinte due à l'accumulation de fer sous sa forme réduite (*zakisnaïa forma*), forme une couche reposant sur le toit du pergélisol. De multiples variantes existent bien entendu, y compris à gleyification superficielle, confirmant le caractère presque vain de l'étude pédologique de la toundra à petite échelle cartographique.

2.3.3. La marqueterie mobile des sols de toundra

Si l'un des traits descriptifs majeurs de la toundra est son aspect de mosaïque, elle le doit avant tout à des facteurs pédologiques eux-mêmes déterminés par des processus géomorphologiques périglaciaires. Ce sont eux qui provoquent la rapide évolution du micro-modélé⁷², voire, comme disent certains géographes russes, du nano-modélé⁷³. Cette mobilité superficielle ajoute, à une échelle de

⁶⁷ Un ensemble d'affleurements rocheux jeunes empêche la mise en place d'une végétation supérieure continue et, réciproquement, une végétation discontinue ne permet pas une pédogenèse efficace.

⁶⁸ Cette fraction minérale grossière est la *skéletnost*, le squelette du sol.

⁶⁹ « La faible production de matière organique par une végétation indigente, le fait que les vents violents dispersent les petites feuilles mortes à l'automne, expliquent qu'il n'y ait pas de véritables sols. On parle de lithosol pour marquer qu'il s'agit surtout d'un support minéral sans humus » (Viers, 1970, pp. 91-92)

⁷⁰ « Dans les archipels du Haut-Arctique russe, sur les plateaux ventés, la déflation joue à plein, donnant naissance à des pavages grossiers qui tiennent souvent lieu d'horizons de surface et entretiennent l'idée réductrice que le désert polaire est le royaume des lithosols. C'est oublier un peu vite que sous le pavage peut se développer un horizon B caractéristique des sols bruns arctiques » (Godard et André, 1999, p. 319).

⁷¹ C'est sous cette forme francisée que le terme russe *ogléénié* est entré dans le vocabulaire pédologique. Quant au mot russe de *gleï*, il a été repris dans toutes les langues scientifiques du monde sous le forme de gley.

⁷² « L'aspect de mosaïque de la couverture végétale, caractéristique des toundras, est déterminée par les rapides changements dans l'espace des conditions pédologiques, par la variété de la position en profondeur de la merzlot, par le micro-modélé, [...] par l'épaisseur de la couverture neigeuse, ainsi que par les processus cryogéniques pénétrant profondément dans le sol, qui conduisent à une différenciation horizontale de la surface des sols » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 167, en russe).

⁷³ « Le caractère en mosaïque des associations toundraïnes n'est pas seulement déterminé par l'activité des plantes, mais aussi par l'intensité des processus cryogéniques pénétrant dans le sol, qui conduisent à une structuration horizontale de leur partie

temps beaucoup plus courte et une échelle spatiale beaucoup plus fine, à la jeunesse générale des sols de toundra évoquée précédemment. Il ne s'agit ici ni de tomber dans l'étude géomorphologique, ni de détailler chaque carreau de la mosaïque, mais d'évoquer seulement le principe même expliquant la marquerie végétale. C'est donc le fil-directeur temporel de la mobilité qui sera ici suivi, laissant à un ultérieur développement typologique le soin de s'appuyer sur le critère spatial des dimensions du maillage pédologique. A cet égard, il s'agit d'abord d'opposer les affleurements de roches cohérentes aux sols toundrains où une phase fine existe. Parmi ceux-ci, une échelle simplifiée de mobilité décroissante peut être suivie : la toundra des langues de gélifluction s'adapte ainsi à des mouvements plus rapides que ceux des buttes de gonflement, cependant que l'instabilité des sols polygonaux n'est pas toujours moindre.

La toundra des fissures rocheuses

Dans les étendues pierreuses, où les lithosols occupent une grande place, où la cryoclastie est un processus mécanique essentiel, où la déflation éolienne est forte, la pédogenèse se réfugie souvent dans les fissures des rochers. Ce sont d'abord des microorganismes, dits « chasmoendolithiques » (Godard et André, 1999, p. 190), qui prennent position dans les fissures, puis des lichens et des mousses de plus grande taille. Grâce à l'action de préparation de ces dernières, certaines plantes vasculaires de la toundra peuvent ensuite s'y abriter, marquant alors un contraste paysager caractéristique avec les étendues pétrées. La *kamnélomka* est l'une de ses plantes, dont le nom lui-même est significatif, la fendeuse (*lomka*) de rocher (*kamné*)⁷⁴. Au cours de cette évolution, certaines diaclases rocheuses se sont ainsi élargies, une pédogenèse, fût-elle embryonnaire, s'est installée dans les fissures.

La toundra gélifluée

Selon le critère de mobilité décroissante dans les sols fins, ce sont les langues de gélifluction qui, sur les pentes, gênent le plus les formations végétales. En effet, les vitesses de descente de plusieurs décimètres, et même de plusieurs mètres, par an ne sont pas rares et ce sont des mouvements déchirant les racines de la plupart des plantes toundraines. Cependant, certaines espèces, entravant d'ailleurs réciproquement le phénomène morphodynamique, colonisent les langues et, surtout, les lobes qui les terminent en aval. C'est le cas de la *grouchanka krouglistnaïa*, dont les feuilles arrondies⁷⁵, plaquées au sol sous la couverture nivale pendant de nombreux mois, apparaissent à la disparition des neiges à la surface du sol, devenu mouvant par imbibition de l'eau de fonte. Ses fleurs blanches éclaircissent ensuite le front des coulées. Ce développement est rendu possible par le fait que cette Pyrole à feuilles rondes (*Pyrola rotundifolia* var. *grandifolia*) voit son système souterrain croître en suivant le déplacement. « Sur les pentes, la surface des langues de solifluction est également dépouillée, la végétation s'accrochant au bourrelet frontal; spécialement il s'agit de plantes à longues tiges souterraines s'allongeant vers le bas du versant au fur et à mesure que la langue glisse (par exemple *Pyrola grandifolia* qui s'allonge vers l'aval de 25 cm par an) » (Biro, 1965, p. 212).

La toundra mamelonnée

Là où la granulométrie s'y prête, la toundra peut se couvrir de toutes sortes de buttes de grossissement de la glace, que les Russes, au-dessus de multiples termes géomorphologiques plus spécialisés, regroupent sous l'appellation de *bougyr poutchénia* (buttes de gonflement). Ces monticules, de dimensions diverses et dans des formations variées, certaines sableuses ou limono-sableuses, d'autres tourbeuses, provoquent à plusieurs échelles une distinction des sols et des associations végétales de toundra.

superficielle. C'est du caractère des formes de nano-modèle que dépend la composition horizontale des associations toundraines » (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 292, en russe).

⁷⁴ Certes, la Saxifrage signifie la même chose en latin, mais le sens de cette formation savante pour un Français est moins évident que, pour un Russe, celui de ce mot vernaculaire.

⁷⁵ Le nom de *grouchanka* (pyrole) lui vient d'ailleurs de la ressemblance de ses feuilles avec celles d'une *goucha* (poirier).

Les *boulgounniakhi*, ou *merzlotnyé bougry*, dus à l'injection de la glace au-dessus du pergélisol dans des terrains de granulométrie assez sableuse, sont des buttes de grande taille, parfois plusieurs décamètres de hauteur, dont « l'éventail des vitesses annuelles de croissance verticale est très large puisqu'il va de quelques millimètres à plus d'un mètre » (Godard et André, 1999, p. 152). L'influence sur la végétation toundraïne dépasse la mobilité de gonflement, pour ajouter un effet de pente et une augmentation de la reptation qui gêne les ligneux, alors même que les arbres nains se plaisent particulièrement en exposition sud de ces collines. D'autre part, l'eau de fusion ravine les pentes et déchausse les plantes qui avaient pris pied sur les flancs du *boulgounniakh*. Les toundras de la Yana, de l'Indiguirka et de la Kolyma en donnent de multiples illustrations.

Les *torfiannyé bougry*, dus à la ségrégation de la glace dans les terrains tourbeux, sont des buttes de petite taille, de quelques mètres tout au plus, mais leur croissance peut être rapide. Le boursoufflement s'effectue là où la neige et la tourbe sont moins épaisses, diminuant doublement l'isolation. De multiples buttes de dimensions encore moindres, en général décimétriques, enflent les terrains souvent marécageux. Selon la domination, on met l'accent sur les *dernovyé bougry* (buttes gazonnées) ou sur le *kotchkarnik* (marais mamelonné). Que ce soit pour les buttes de tourbe ou pour les plus petits monticules, l'influence sur la toundra est double. D'une part ce sont des paysages où s'affirme le contraste entre une végétation de sols égouttés et marécageux⁷⁶, d'autre part les plantes subissent peu ou prou des mouvements pouvant aller jusqu'au déchirement. Selon la taille des buttes et leur vitesse de gonflement, selon la prédominance des plantes marécageuses ou buissonnantes, les Russes distinguent au moins la *bougorkovaïa*, la *melkobougorkovaïa* et la *kotchkarnikovaïa tundra* (tundra à buttes, à petites buttes, à marais mamelonné). Sur les parties égouttées, certains Saules ont une grande importance, dans les fonds marécageux, les Laïches sont abondantes. La toundra mamelonnée la plus fréquente est ainsi dite *ivkovo-ossokovaïa bourgovataïa tundra* (la tundra à saulaie-cariçaie de buttes). Dans l'île de Vrangel, cette formation se caractérise par *Salix pulchra*, *Carex lugens*, *Arctagrostis latifolia*, *Deschampsia cespitosa*, *Oxytropis maydelliana* (Belikovič et al., 2006).

La tundra des petits polygones

Dans les étendues planes dominées par les sols toundrains fins, la marqueterie végétale est avant tout structurée par les processus de cryoturbation, qui déplacent les particules sous l'effet de l'alternance du gel et du dégel de l'eau du sol, créant des figurations et des petits polygones. La vitesse du mouvement peut atteindre quelques centimètres par an⁷⁷, largement susceptible de grandement gêner l'installation des plantes toundraïnes⁷⁸. La végétation est surtout présente sur les périphéries des formes polygonales, car ce sont toujours les parties les plus stables⁷⁹ et souvent celles où la granulométrie est la plus fine. Les Mousses et quelques rares plantes vasculaires, comme certains *maki* (Pavots), renforcent ensuite cette stabilité par rétroaction, en laissant le gel agir plus profondément et intensément au centre non inoccupé des polygones. La question de la toundra polygonale sera reprise plus loin, non pas dans le cadre de la mobilité temporelle, mais dans un but typologique d'emboîtement géographique des micro-habitats.

2.3.4. Les animaux et le sol

La vie animale à l'intérieur du sol est réduite aux quelques mois ou semaines de dégel de la couche active au-dessus du pergélisol. L'humidité de ce mollisol est en général très élevée. Dans ce

⁷⁶ Décivant la toundra de la Russie d'Europe, P. Birot (1970, p. 121) écrit : « les surfaces plates, mal drainées, sont accidentées de 'buttes gazonnées' [...]. La tourbe y est soulevée par le gel jusqu'à 2 à 3 m. Ces surfaces sont revêtues d'une végétation variée (Bouleaux nains, Saules, Ronces aux fleurs et aux baies éclatantes). L'intervalle est occupé par des marécages avec *Carex*, Sphaignes, et aussi *Hypnum* ».

⁷⁷ Pour l'école française, les géographes pionniers à ce sujet furent A. Cailleux et A. Pissart. Leur démarche était géomorphologique et non biogéographique.

⁷⁸ « Si la granulométrie est trop fine, un autre danger menace la végétation, celle de la cryoturbation qui gonfle les noyaux les plus argileux et déchire les racines » (Birot, 1965, p. 212).

⁷⁹ « Sur les surfaces planes, la roche affleure alors en taches, aux contours polygonaux plus stables, où les plantes se réfugient » (Birot, 1965, p. 212). « Les bords des polygones sont occupés par la végétation parce qu'ils sont moins mobiles » (Tricart, 1967, p. 262).

milieu asphyxiant, les vers de terre (*dojdevyé tchervi*) susceptibles de l'aérer sont peu nombreux. Le genre *Eisennia* ne compte qu'une seule espèce dans la toundra russe, qui soit d'une taille importante (Abdurahmanov *et al.*, 2003). Tout le reste de la faune du sol est formé de très petits organismes, que ce soit chez les Vers, représentés par des Nématodes, ou les Arachnides, dont les Acariens (*klechtchi*) forment l'essentiel. De toute façon, la litière et la matière en putréfaction issues de la toundra sont limitées, donc les saprophages le sont aussi. Ainsi, la vie animale souffre, comme la vie végétale, de sols asphyxiants, gorgés d'eau très froide pendant quelques semaines et gelés l'essentiel de l'année. La faune des sols toundrains n'est en revanche pas autant dérangée que les plantes par la mobilité de la couche active. Ces mouvements, qui modifient le micro-modèle, donc les habitats, de la toundra, à des rythmes que nous venons d'étudier, n'ont pas tous la même ampleur spatiale et s'emboîtent dans de plus vastes ensembles.

3. Des zones et régions de toundra aux micro-habitats

Une toundra peut-elle changer plus radicalement par trente mètres de côté que par trente kilomètres de latitude ? Un renversement des échelles est-il possible et la toundra peut-elle être sens dessus dessous ? A quel niveau la mise en valeur humaine se fait-elle sentir ? La toundra de Russie est-elle une toundra russe ?

Pour tenter une réponse ordonnée, il conviendra d'abord de présenter les ceintures latitudinales classiques des biogéographes de la toundra, compliquées du gradient continental, lui-même dérangé par le rôle des mers arctiques et des montagnes.

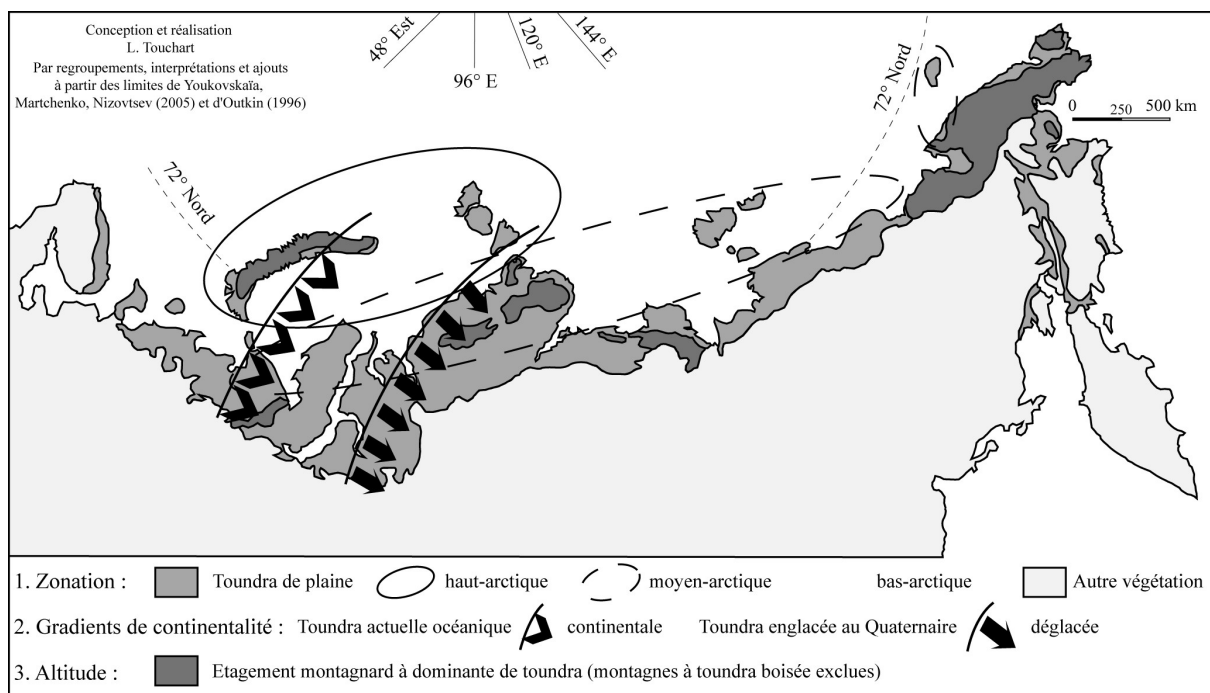


Fig. toundra 4 : Le découpage de la toundra russe à petite échelle cartographique

Il faudra ensuite introduire les toponymes de l'occupation humaine, fût-elle lâche, des différentes régions de toundra et discuter la pertinence de certains regroupements. Il s'agira enfin, non pas d'étudier, à grande échelle cartographique, les micro-habitats pour eux-mêmes, mais de comprendre comment ils s'insèrent et se distribuent à l'intérieur d'espaces plus vastes, sans contredire la zonation et les autres découpages supérieurs.

3.1. Le découpage de la toundra russe à petite échelle : le rôle zonal et méridien des mers arctiques

L'école russe de biogéographie et de pédologie, à l'origine du concept même de la zonalité planétaire, continue d'étudier sans relâche les subdivisions latitudinales à l'intérieur de la toundra. C'est une préoccupation majeure, qui tourne parfois à l'exclusivité quant aux réflexions de découpage spatial de la toundra russe (Polunin, 1951, Aleksandrova, 1971, 1977, Jurcev, 1973, Jurcev et Tolmačev, 1978, Yurtzev, 1994, Černov et Matveeva, 1979, Chernov et Matveyeva, 1997, Matveeva, 1998, Koroleva, 2006). Les auteurs français, en revanche, ont toujours largement fait appel à l'opposition entre la toundra océanique et continentale (Biro, 1965, Lageat, 2004), en s'appuyant souvent sur le contraste climatique classique, spitzbergien contre angarien, adulé des géographes de notre pays. Russes⁸⁰ comme Français maîtrisent bien entendu parfaitement les deux et N. Polunin a influencé les géographes de notre pays depuis longtemps (Elhaï, 1967, Godard et André, 1999), mais la prédilection ou la façon de présenter est tout de même différente. Une complication supplémentaire vient de la troisième dimension altitudinale, qui était au cœur de la démarche du géographe russe pionnier de l'étude de la toundra (Gorodkov, 1938) et qui reste au centre des préoccupations scientifiques pour la toundra mondiale (Ives et Barry, 1974, Wielgolaski, 1997).

3.1.1. Un gradient de zonation des déserts polaires à la toundra bas-arctique

Si tout le monde s'accorde à souligner l'importance de la subdivision zonale de la toundra, il existe néanmoins de nombreuses différences, fondamentales quand il s'agit des limites entre les types de toundra, moins importantes quand il s'agit seulement de diversité de vocabulaire pour désigner les mêmes formations. Certaines différences sont caractéristiques d'une approche qui n'est pas la même entre les auteurs russes et français, d'autres, moins claires, brouillent les pistes, ou les poudrent de neige, à l'intérieur même de la communauté géographique de chaque pays.

Sur chacune des franges latitudinales, la question de l'appartenance ou non des marges à la toundra se pose. La frange méridionale, nommée *lessotoundra* par les Russes et toundra boisée par les Français, ne fait assurément pas partie de la toundra pour l'ensemble des géographes russes actuels. La raison en est climatique, puisqu'il s'agit d'une formation de la zone tempérée, qui doit être exclue de la zone polaire du fait de températures moyennes mensuelles supérieures à 10 °C en été. Cette appartenance de la toundra boisée à la zone de taïga n'est pourtant pas évidente. Comme tout écotone, son appartenance à l'une ou l'autre zone pourrait se concevoir. Sur le plan paysager, la toundra boisée n'est déjà plus forestière, mais elle reste située en deçà de la limite de l'arbre. Dans son ouvrage majeur, publié en 1935, le premier géographe russe spécialiste de la toundra, B.N. Gorodkov, classait la *lessotoundra* dans la zone de la toundra. Ce choix était repris par le géographe L.S. Berg (1941). En dehors de la Russie, le sujet reste controversé. Elle est ainsi discutée à l'échelle internationale (Löve, 1970). Chez les Français, le biogéographe Gabriel Rougerie (1988, p. 59) étudie « la toundra arbustive subarctique, aux ligneux dressés » avec les autres toundras⁸¹.

La question de la frange septentrionale est encore plus épineuse. Il s'agit de la transition entre la toundra haut-arctique et le désert polaire (*poliarnaïa poustynia*). Celle-ci est tellement progressive que certains auteurs, tant chez les Russes que chez les Français, intègrent la toundra très septentrionale et le désert polaire dans un même ensemble (Aleksandrova, 1977, 1988), tandis que d'autres les différencient nettement (Gorodkov, 1935, Berg, 1941, Žadrinskaja, 1970).

Nous excluons ici la toundra boisée, qui sera étudiée avec la taïga, mais nous ne fixerons pas de limite septentrionale à la toundra haut-arctique. Ce dernier problème concerne beaucoup moins de surfaces en Russie qu'au Canada et ne se pose que pour de petites portions des îles russes de l'Arctique. Ces précisions ou réserves étant apportées, la grande majorité des auteurs, russes et français, subdivisent la toundra en trois rubans parallèles, dont les appellations varient parfois, mais se

⁸⁰ C'est l'opposition entre la province de Barents et la province sibérienne de V.D. Aleksandrova (1977).

⁸¹ La citation complète est : « au-delà de la limite des arbres, règnent, dans l'hémisphère boréal, deux et parfois trois types de toundras différenciées de manière zonale, dans leurs grandes lignes : d'abord la toundra arbustive subarctique, aux ligneux dressés ; puis la toundra buissonnante, aux ligneux prostrés ; enfin, plus avant dans l'Arctique, la toundra rase polaire, formée d'herbacées phanérogames et cryptogames, sans ligneux dignes de ce nom » (Rougerie, 1988, p. 59).

resserrent plus souvent autour du triptyque des toundras haut-, moyen- et bas-arctique. Chez les auteurs français classiques, Henri Elhaï (1967, p. 277) dit reprendre ces trois termes à N. Polunin (1960). Ils forment aussi⁸² la typologie d'A. Godard et M.-F. André (1999, p. 192). Chez les Russes, les trois termes qui reviennent souvent sont *vyssokoarktitcheskié*, *arktitcheskié*, *soubarktitcheskié toundry*, littéralement les toundras haut-arctiques, arctiques et subarctiques⁸³. La toundra subarctique au sens russe n'est en aucun cas synonyme du domaine subpolaire au sens français, lequel recouvre la toundra boisée.

La toundra haut-arctique, *vyssokoarktitcheskaïa toundra*⁸⁴ ou bien, simplement *arktitcheskaïa toundra*⁸⁵, soit la toundra arctique au sens strict, est une formation végétale de transition avec le désert polaire. Les plaques de sol nu (*piatna gologo grouta*) y sont souvent prédominantes. C'est le règne des lichens encroûtants qui, par endroit, forment « des peuplements lichéniques purs, assurant à eux seuls, la totalité du paysage végétal » (Rougerie, 1988, p. 11). Les lithosols sont majoritaires, mais des mousses, des saxifrages et diverses herbes s'insinuent dans les fentes des rochers, les abris, cependant que, localement, de petites prairies colonisent les dépressions humides. Selon les travaux d'A.G. Issatchenko, la biomasse est inférieure à deux tonnes par hectare. Seuls les archipels de la Russie arctique, François-Joseph, Nouvelle Terre, Terre du Nord, éventuellement l'extrême nord des îles de Nouvelle Sibérie, connaissent cette toundra haut-arctique, encore que l'altitude provoque son apparition sur le continent sibérien dans la chaîne de Byrranga, traversée par le 75° parallèle au cœur de la péninsule de Taïmyr.

La toundra moyen-arctique, souvent dite typique (*tipitchnaïa*) par les Russes, parfois dite moyenne (*sredniaïa*)⁸⁶, est une formation végétale où dominent les mousses et, secondairement, les lichens buissonnants⁸⁷, cependant que le *raznotravié* est important, composé de multiples plantes herbacées à fleurs. « Le recouvrement moyen atteignant ici 70 % » (Godard et André, 1999, p. 192), différentes espèces de mousses se relaient pour former presque partout un tapis assez épais, parfois sec, plus souvent spongieux, au-dessus duquel les *ossokovyé* sont essentiels. Selon les genres dominants parmi ces Cypéracées, on a plutôt une toundra à Laïche, plutôt à Linaigrette, mais le paysage mélangé des deux est si fréquent que la toundra moyenne, dans ce faciès, est en général dit *pouchitsévo-ossokovaïa toundra* par les Russes. Les endroits assez bien drainés sont suffisamment étendus pour que la toundra moyenne pousse assez largement sur des sols bruns arctiques. Ces *podboury* sont, pour des sols toundrains, relativement aérés, mais leur humus est tout de même acide. Selon les travaux d'A.G. Issatchenko, la biomasse est comprise entre deux et vingt tonnes par hectare. La toundra moyen-arctique forme la moitié septentrionale de la toundra du continent sibérien, s'épanouissant tout particulièrement dans la Plaine de Sibérie Septentrionale, la Plaine de la Yana et de l'Indighirka, ainsi que la Plaine de la Kolyma. Sa limite méridionale suit assez bien l'isotherme de 6 °C de juillet (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 293). Si ce mois est plus chaud, on passe à la toundra bas-arctique.

La toundra bas-arctique, dite subarctique (*soubartitcheskaïa*) par certains auteurs russes (Abdurahmanov *et al.*, 2003, p. 293), méridionale (*youjnaïa*) par d'autres (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 211)⁸⁸, est une formation végétale couvrante, continue, stratifiée, où les buissons et les arbres nains forment un étage au-dessus de cryptogames. D'après les travaux d'A.G. Issatchenko, la biomasse serait généralement comprise entre vingt et quarante tonnes par hectare. Cette toundra buissonnante (*koustarnitchkovaïa toundra*) est le royaume des Ericacées. Ce sont elles qui donnent l'aspect ligneux⁸⁹ dominant de cette toundra et son caractère principalement sempervirent. Parmi les Ericacées, le genre *Empetrum* est avant tout représentée par la *voronika tchiornaïa* (*Empetrum nigrum*), le genre *Vaccinium* par la *brousника* (*Vaccinium vitis-idaea*). Cette Airelle rouge marque fortement le paysage de la toundra russe méridionale, étalant toute l'année ses petites feuilles sempervirentes luisantes, scléreuses, modérant les couleurs vives d'autres plantes par ses fleurs d'un humble rose pâle, mais rattrapant son éclat en donnant ses baies d'un rouge vif tranchant. Les sols hydromorphes à gley sont très répandus dans la toundra bas-arctique. C'est aussi celle où les tourbières (*torfianiki*) prennent le plus de place, impliquant l'abondance des Sphaignes et des

⁸² A la différence près que les adjectifs deviennent des compléments de nom : toundra du Haut-Arctique, etc.

⁸³ La toundra subarctique est parfois dite hypo-arctique (*guipoarktitcheskaïa*) par certains auteurs russes. N.A. Martchenko et Nizovtsev l'emploient dans un sens zonal, V.D. Aleksandrova dans un sens floristique.

⁸⁴ Par exemple chez Abdourakhmanov *et al.* (2003) et chez Martchenko et Nizovtsev (2005).

⁸⁵ Par exemple chez Jadrinskaïa (1970) et chez Rakovskaïa et Davydova (2003).

Cypéracées poussant sur différents sols tourbeux, *torfianistyé potchvy* mais aussi *torfianyé potchvy*. La toundra bas-arctique est celle qui occupe le plus de place en Russie. Presque exclusive en Europe, elle forme les quatre cinquièmes de celle de Sibérie occidentale. En Sibérie centrale, où le continent monte très haut en latitude dans le Taïmyr, et en Sibérie orientale, elle n'en constitue plus que la moitié méridionale, mais elle redevient prépondérante en Tchoukotka, à l'approche du Pacifique.

En conclusion, ces trois sous-zones (*podzony*) de toundra sont en théorie traversées si l'on fait un trajet du nord au sud. Dans la réalité, la côte de l'Océan Glacial Arctique descend à des latitudes variées d'ouest en est, s'avancant très au sud en Europe, restant au contraire très au nord en Sibérie centrale, et choisissant un parallèle intermédiaire en Sibérie orientale. La place prise par les mers polaires peut ainsi tronquer, selon les endroits, une ou deux sous-zones. Il en résulte trois conséquences géographiques majeures. *Primo*, le fait est que seule la Sibérie centrale possède sur le continent les trois bandes de toundra, grâce à la montée du cap Tchéliousskine jusqu'à 77°43' Nord. Cependant, pratiquement partout en Sibérie, même à l'ouest et à l'est, l'ampleur latitudinale de la toundra est telle que les sous-zones moyen-arctique et bas-arctique ont la place de se succéder du nord au sud, depuis le littoral vers l'intérieur du continent. *Secundo*, la toundra haut-arctique est presque uniquement insulaire. *Tertio*, la Russie d'Europe, du fait des littoraux très méridionaux de la mer de Barents, n'offre, à cette échelle, qu'une toundra bas-arctique.

3.1.2. Les complications de longitude et d'altitude

Ce fond zonal distinguant les toundras du nord au sud n'est pas seulement tronqué par le fait que le littoral arctique dessine d'amples variations latitudinales. Il est aussi compliqué, en restant à petite échelle cartographique, par des effets de longitude et d'altitude. L'influence de la longitude, ou de la continentalité est elle-même double, composée d'une part d'un héritage morphoclimatique, d'autre part d'un effet océanique actuel.

Dans ce milieu froid où la pédogenèse est très lente, la durée pendant laquelle les actions biochimiques ont pu se produire prend un caractère majeur. Or les glaciers, qui ne sont jamais loin, font repartir à zéro cette évolution à chaque nouvelle invasion. Ils sont aujourd'hui rétractés sur quelques îles russes de l'Arctique. Mais l'inlandsis couvrait d'immenses surfaces il n'y a qu'un peu plus de 10 000 ans. De cette dernière glaciation, dite, par les Russes, de Valdaï, à peu près concomitante du Würm alpin, les effets sont considérables, si bien qu'un contraste majeur oppose les régions qui se sont libérées récemment de cette couverture glaciaire et les autres. *Lichonnaïa lda soucha*, la terre épargnée par les glaces, le continent dépourvu de glacier au Valdaï est un autre monde. C'est, grâce à sa sécheresse, une partie de la Sibérie centrale et orientale, celle de la pédogenèse possible sur une certaine durée, celle de l'évolution qui n'est pas un éternel recommencement. Il en résulte une toundra plus moussue, plus riche et plus variée que les difficiles conditions climatiques actuelles ne le laisseraient supposer. Elle s'oppose à la toundra européenne et sibérienne de l'ouest, très jeune, qui a récemment pris pied sur un terrain raboté par l'inlandsis, moins variée que son climat assez doux pourrait laisser accroire et plus souvent lichénique qu'on ne le penserait.

Cet héritage contrecarre, sauf en Tchoukotka où il l'accentue, la situation due aux conditions climatiques actuelles dans lesquelles baigne la toundra russe. La Nouvelle Terre (*Novaïa Zemlia*) forme la barrière marine séparant les courants chauds à l'ouest des courants froids à l'est. L'Oural Polaire, qui est au continent ce que la Nouvelle Terre est à l'océan, forme la barrière climatique limitant la toundra du climat polaire océanique (ou spitzbergien) à l'ouest de la toundra du climat

⁸⁶ Elle est cependant appelée « arctique » par Martchenko et Nizovtsev (2005)

⁸⁷ C'est pourquoi E.M. Rakovskaïa et M.I. Davydova (2003, p. 211, en russe) proposent de l'appeler *tipitchnaïa lichainiko-mokhovaïa toundra*, « la toundra typique lichéno-muscinale ».

⁸⁸ Le géographe B.N. Gorodkov (1935) l'appelait la toundra boisée septentrionale, mais ce terme n'est plus employé. Certains chercheurs la nomment toundra hypo-arctique. Les géographes Martchenko et Nizovtsev (2005) la subdivisent en toundra buissonnante méridionale et toundra buissonnante septentrionale, mais cette dernière prend aussi une partie de la toundra moyen-arctique d'autres auteurs russes.

⁸⁹ « Ce mode buissonnant des toundras se distingue aisément de celui des plus hautes latitudes [...] par le fait qu'il comporte un pourcentage d'espèces ligneuses toujours supérieur à 50 % » (Rougerie, 1988, p. 59).

polaire continental⁹⁰ (ou angarien) à l'est. La toundra européenne est ainsi plus humide, souffre d'étés frais, mais profite d'hivers peu rigoureux. Elle le doit au dernier avatar du Gulf Stream et de la Dérive Nord-Atlantique, ce courant de Norvège qui, après avoir dépassé le cap Nord, prend le nom de courant mourman en longeant la péninsule de Kola. C'est lui qui, s'épanouissant dans toutes les directions de la mer de Barents pour mieux en adoucir tous les littoraux, vient mourir contre la Nouvelle Terre, non sans avoir donné ses dernières calories aux contreforts occidentaux des monts Paï-Khoï qui forment la terminaison de l'Oural Polaire. Au-delà, la toundra sibérienne est plus sèche, aux saisons plus contrastées. Seule la toundra tchouktche et celle de l'île de Vrangel, à l'approche du Pacifique, retrouve, par quelques retours d'est, marins et climatiques, peut-être un peu de douceur, assurément beaucoup d'humidité. On aura noté que, par une translation malvenue de la frontière entre l'ouest et l'est, la toundra de Sibérie occidentale est la seule à subir les deux inconvénients de l'héritage glaciaire prononcé et du climat rude actuel.

La taïga russe, ainsi triplement rubanée du nord au sud et doublement contrastée d'ouest en est, ne s'étend pas seulement dans les plaines littorales ou deltaïques de l'Arctique. Elle subit aussi de multiples complications par l'intervention de reliefs plus ou moins élevés, qui la coupent et la décalent, lui permettant notamment de s'avancer dans la zone de taïga. Ce cas est manifeste dans la péninsule de Kola au-dessus de 600 à 700 m. A l'autre extrémité de l'Europe, le surgissement de l'Oural Polaire permet à une Laïche des plaines de Sibérie centrale, en l'occurrence *Carex arctisibirica*, de se retrouver plusieurs centaines de kilomètres à l'ouest, au-dessus du *Carex globularis* européen. En Sibérie centrale, l'intervention montagneuse de la chaîne de Byrranga aide la toundra haut-arctique, ailleurs insulaire, à mettre pied sur le continent. En Sibérie orientale et en Tchoukotka, tout est affaire de damier entre toundra plus ou moins montagnarde et toundra boisée ou taïga souffreteuse de vallée (Jurcev, 1973).

Peu ou prou, la toundra russe est finalement partout influencée par l'étagement altitudinal (Gorodkov, 1938), si bien que cette perturbation de la zonalité peut être considérée comme un dérangement à moyenne échelle, qui conduit à l'étude régionale de la toundra russe.

3.2. Les régions de toundra à moyenne échelle

3.2.1. Les formations d'Europe : les toundras mourmane et kanino-petchorienne

Malgré sa séparation en deux parties par la mer Blanche, la toundra de la Russie d'Europe présente une certaine unité. C'est une toundra méridionale, bas-arctique, buissonnante, qui pousse sur des sols issus de roches-mères qui étaient englacées au Valdaï. Les toundras de la Russie d'Europe ont aussi en commun leur hiver peu rigoureux et leur forte humidité estivale. Les précipitations sont partout supérieures à 500 mm par an. Ces deux traits climatiques se dégradent cependant sensiblement d'ouest en est (Jakovlev, 1961), si bien qu'il est justifié de séparer la toundra mourmane de la toundra kanino-petchorienne, lesquelles se distinguent aussi par une partie de leur composition floristique et la texture de leurs sols.

La toundra mourmane et la toundra de Ter

La toundra mourmane, au sens large, forme un ruban d'une trentaine de kilomètres de largeur (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 280), qui borde la péninsule de Kola au nord et à l'est, depuis la frontière finlandaise jusqu'à l'embouchure de la Strelna dans la mer Blanche. La latitude atteint presque 70 ° Nord dans la presqu'île Rybatchi proche de la frontière finlandaise, mais elle descend en deçà du cercle polaire à l'autre extrémité⁹¹. Ce n'est donc pas tant la latitude⁹² que l'influence de la

⁹⁰ Il est entendu que nous reprenons ici les termes classiques selon laquelle l'influence est dite océanique quand les mers arctiques apportent une certaine douceur hivernale et continentale dans le cas contraire. Cependant, comme le rappelle T.A. Tourskova (2002), la totalité de la toundra russe est influencée par l'océan et c'est cette action des vents marins du nord qui provoque l'absence d'été.

⁹¹ Elle ne descend pas aussi sud d'après la délimitation classique de L.S. Berg (1941), s'arrêtant sur le Ponoï donc restant au nord du cercle polaire.

⁹² D'où l'importance des débats russes depuis des décennies sur la zonalité de la toundra mourmane et le titre provocateur d'un article récent de N.E. Koroleva (2006, en russe) : « la toundra zonale de la péninsule de Kola : réalité ou erreur ? ».

mer qui construit l'absence d'été et l'impossibilité pour l'arbre de croître. En fait la toundra mourmane au sens strict ne comprend que celle bordée par la mer de Barents ; elle est poursuivie à l'est par la toundra de Ter, baignée par l'extrémité septentrionale de la mer Blanche.

Cette toundra, partout littorale, est caractéristique d'une formation bas-arctique⁹³, tout en s'en distinguant par la grande faiblesse des herbes. Assez peu lichénique et moussue, cette toundra buissonnante voit le règne des Bouleaux nains et des Ericacées. La Camarine (*Empetrum, voronika*) est représentée par deux espèces⁹⁴, l'Airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea, brousnika*) est bien entendu répandue, la *toloknianka* (*Arctostaphylos*) ajoute à ces Ericacées sempervirentes. En s'éloignant de la côte de la mer de Barents, cette toundra buissonnante voit sa strate inférieure augmenter son taux de recouvrement et s'enrichir, surtout en Lichens, dont la Mousse à renne⁹⁵. Malgré son caractère de toundra méridionale, la formation végétale mourmane a en effet l'originalité d'être assez peu couvrante ; elle offre des étendues rocheuses dénudées, balayées par les vents marins, où la végétation se réfugie dans les fentes. Les plantes herbacées sont réduites, mais, parmi elles, la toundra mourmane est la seule de Russie⁹⁶ à posséder la Laïche de Bigelow (*Carex bigelowii*), répandue en Scandinavie, dans des contrées où les précipitations sont abondantes.

La toundra de Ter (Koroleva, 1999) se distingue de sa voisine mourmane par des sols qui, tout en étant jeunes, sont moins caillouteux et graveleux. C'est une toundra plus marécageuse (Cinzerling, 1935), où s'épanouissent les Saules nains, prenant la place des Bouleaux nains de la toundra mourmane. La toundra de Ter devient largement tourbeuse en allant vers le sud. Une Rosacée devient majeure, la *morochka*. Cette Ronce des tourbières (*Rubus chamaemorus*), qui était déjà présente dans tous les faciès marécageux de la toundra mourmane (Koroleva, 2006), atteint son maximum dans celle de Ter. En arrière de la toundra mourmane et de celle de Ter, l'intérieur de la péninsule de Kola est couvert d'une toundra boisée et d'une taïga claire septentrionale, à l'intérieur desquels quelques îlots de toundra de montagne peuvent surgir grâce à l'altitude. Ce sont ces croupes dénudées qui sont traditionnellement appelées toundra par les Lapons, formant ainsi la toundra éponyme (Černov, 1980).

Les toundras mourmane et de Ter forment un ruban extrêmement peu peuplé, à la seule exception de l'agglomération de Mourmansk. Bien que celle-ci constitue le plus grand ensemble urbain de toute la toundra mondiale, elle reste très localisée⁹⁷. Depuis 1939, la toundra mourmane est en partie protégée par la réserve naturelle de Kandalakch (*Kandalakchski zapovednik*), dont les 70 500 ha couvrent pour part la formation végétale polaire, pour part la taïga. Pour ce qui est de la toundra, la protection s'étend sur le littoral de la mer de Barents de part et d'autre du village de Kharlovka (37° Est) et sur les petites îles situées entre la péninsule Rybatchi et la frontière finlandaise. En arrière de la vraie toundra mourmane, l'intérieur de la péninsule de Kola compte une aire protégée plus étendue, la réserve naturelle de Laponie (*Laplandski zapovednik*). Depuis 1930, ses 278 400 hectares couvrent la taïga et la toundra de montagne du massif ancien situé à l'ouest de Montchégorisk.

Les toundras kanino-petchoriennes de Kanin, de la Petite et de la Grande Terre

La « toundra kanino-petchorienne » (Rakovskaja et Davydova, 2003, p. 249, en russe) regroupe les trois toundras situées à l'est de la mer Blanche, entre celle-ci et l'Oural Polaire. Elle forme une bande limitée par la mer de Barents au nord et, grossièrement, le 67° parallèle au sud. A l'ouest, la toundra de Kanin est celle qui descend le plus au sud, s'avançant dans la plaine de Mézén en-deçà du cercle polaire. Entre la chaîne de Timan et la Petchora, la toundra de la Petite Terre

⁹³ C'est la conception actuelle (*soubarktitcheskaïa youjnaïa toundra* de Aleksandrova, 1977, et de Koroleva, 2006). En revanche, dans sa thèse de 3^e cycle aujourd'hui dépassée, E.G. Tchernov (1956, cité par Koroleva) classait un liseré littoral de la formation mourmane en toundra moyen-arctique (*arktitcheskaïa*).

⁹⁴ Pour V.D. Aleksandrova (1977), le fait que la Camarine hermaphrodite, qu'elle présente comme la plante hypo-arctique par excellence, arrive jusqu'à la mer prouve que la formation mourmane dans son ensemble est bas-arctique.

⁹⁵ E.M. Rakovskaïa et M.I. Davydova (2003, pp. 282-283) écrivent que le taux de recouvrement muscino-lichénique est inférieur à 25 % en moyenne sur la côte mourmane, mais monte à 50 % en allant vers l'intérieur.

⁹⁶ Selon N.A. Martchenko et V.A. Nizovstev (2005). Cependant, les travaux de T.V. Egorova dans les années 1970 ont montré qu'une sous-espèce (*Carex bigelowii subsp. lugens*) réapparaissait à l'autre extrémité de la Russie, à l'approche du Pacifique.

⁹⁷ Les extensions portuaires et les villes-satellites débordent certes maintenant du fjord lui-même ; en outre, des projets d'agrandissement sont en cours (comm. or. P. Marchand, janvier 2010). Cependant, à l'échelle de la toundra mourmane et de Ter, cela reste un point unique.

(*Malozémelskaïa toundra*) passe à une toundra boisée sur le 67° parallèle. Le grand fleuve, dont la large vallée est occupée de prairies marécageuses, coupe cette végétation par un ruban méridien⁹⁸. A l'est de la Petchora, la toundra de la Grande Terre (*Bolchézémelskaïa toundra*) reprend possession de presque tout l'espace situé au nord du 67° parallèle. C'est ici que la zone stricte de toundra, excluant la toundra boisée, atteint sa plus grande largeur en Europe, environ 250 km du nord au sud.

La toundra kanino-petchorienne est une toundra bas-arctique, au climat polaire océanique adoucissant les hivers, humidifiant l'ensemble de l'année, permettant une couche protectrice de neige plus épaisse qu'en Sibérie et favorisant le pullulement du Bouleau nain. L'épaisseur de mollisol qui dégèle est assez conséquente et sur une période plus longue qu'au-delà de l'Oural.

La totalité de la toundra de Kanin et de la Petite Terre, ainsi que les deux tiers sud de celle de la Grande Terre développent un faciès méridional très buissonnant. Les arbres nains, Bouleaux et Saules, et les buissons d'Ericacées forment un paysage végétal plutôt élevé pour une toundra, mais, devant l'importance des tourbières, ils se réfugient sur les buttes de gonflement de la tourbe, les *torfianyé bougry*, notamment en exposition méridionale⁹⁹. Parmi les *véreskovyé*, la Camarine hermaphrodite (*Empetrum hermaphroditum*) se retrouve jusque sur le piémont de l'Oural Polaire, attestant le caractère occidental de la composition floristique. Chez les Cypéracées, *Carex globularis* a pris la place qu'occupait la Laïche de Bigelow à l'ouest de la mer Blanche (Marčenko et Nizovcev, 2005).

La toundra de Kanin se distingue des autres par son caractère particulièrement marécageux et tourbeux, la douceur de son hiver, pour une moyenne mensuelle de janvier d'environ moins dix degrés, l'importance de ses précipitations, dont le total annuel atteint 600 mm, ses roches-mères meubles. Les tourbières à Sphaignes y occupent le plus de place parmi toutes les toundras russes, encore qu'elles restent assez fréquentes dans la Petite Terre. En revanche, le faciès méridional de la toundra de la Grande Terre est beaucoup mieux égoutté. En dessous des buissons d'Ericacées, la strate cryptogamique des lichens, mousses et champignon est fournie. Une trentaine de champignons comestibles existant dans la toundra de la Grande Terre (Kotelina, 1990), le peuple Komi a développé une grande connaissance traditionnelle, empirique, du *tchak*¹⁰⁰. C'est ainsi que, pour désigner le Bolet rude et ses sous-espèces, les Komi possèdent vingt-deux noms dans leur langue, dont *kõtch gob* pour le Bolet rude commun (*Boletus scaber scaber*).

Seule, à l'est de la Petchora, la toundra de la Grande terre développe, au-delà du 68° parallèle, un faciès septentrional de la toundra européenne, moins buissonnant, très moussu, qui se poursuit de façon appauvrie par une toundra moyen-arctique dans les monts Paï-Khoï et sur l'île Vaïgatch, puis par une toundra insulaire haut-arctique en Nouvelle Terre (*Novaïa Zemlia*). Sur le continent, parmi les plantes buissonnantes, la Dryade est déjà présente, montrant ainsi le caractère septentrional de cette toundra bas-arctique. Les Ericacées sont évidemment toujours importantes, mais l'Airelle bleue (*Vaccinium uliginosum, goloubika*), aux petites feuilles caduques, d'une teinte vert-clair sur le dessus et bleuâtre sur le dessous, tend à prendre la place de la sempervirente *brouznika*. Dans cette même famille dominante des *véreskovyé*, le Lédon (*Ledum, bagoulnik*) est important. Le Bouleau nain reste largement présent, profitant d'une neige encore abondante. Une particularité de la toundra de la Grande Terre, dans son faciès septentrional, est la relative importance des plantes herbacées. Les Graminées y développent deux espèces de Pâturin, non seulement l'inévitable *miatlik arktitcheski* (Pâturin arctique, *Poa arctica*), mais aussi *miatlik vyssokogorny*. Parmi les autres herbes, les Laïches sont évidemment très présentes, d'autant que la partie septentrionale de la toundra de la Grande terre est plus marécageuse que plus au sud. Cette toundra est traditionnellement un territoire d'élevage du renne par les Nentsy. Néanmoins, repoussés depuis longtemps au-delà de l'Oural par les peuples sédentaires, Komi et Russes, les anciens Samoyèdes forment désormais le peuple de la toundra sibérienne de l'ouest.

⁹⁸ « Telles sont les prairies de la basse Petchora, où la fenaison commence en août, au jour de la Saint-Élie, occupation que rendent pénible la chaleur et les moustiques, mais qui permet aux Russes d'entretenir leurs vaches jusque sous ces hautes latitudes, et de mener au cœur de la toundra leur existence de sédentaires » (Camena d'Almeida, 1932, p. 76).

⁹⁹ « De la presque île de Kanin à la Petchora [dominant] les habituelles buttes de tourbe séparées par des *erséï*, ou flaques d'eau. [...] Sur la face sud des buttes, plus chaude et plus abritée du vent, croissent en abondance, avec le lichen, les plantes à baies, myrtille, airelle, raison d'ours, et ainsi est assurée l'existence, non seulement du renne et du renard blanc, mais celle de millions d'oiseaux de passage qui se gorgent de fruits avant leur vol d'automne » (Camena d'Almeida, 1932, p. 114).

¹⁰⁰ Champignon se dit *grib* en russe, mais *tchak* en komi.

3.2.2. Les formations de Sibérie occidentale : les toundras de Yamal et de Guydan

La toundra de Sibérie occidentale couvre 325 000 km² (Rakovskaja et Davydova, 2003b, p. 92), au nord du 67^e parallèle¹⁰¹. Comme en Europe, l'influence négative de la mer pour l'arbre, en rafraîchissant la saison chaude et en supprimant de fait l'été, est essentielle dans la localisation de cette toundra. C'est la profonde échancrure de la baie de l'Ob, ce bras marin remontant de 800 km à l'intérieur des terres, qui provoque le recul de l'arbre aussi sud. Surnommée « la poche de glace » (*méchok so ldom*) par les Russes, cette annexe de la mer de Kara fond très tard et recule d'autant l'arrivée de la chaleur. Par son appendice oriental de la baie du Taz, elle répand son influence jusqu'au 80^e méridien. A l'est du Taz, en s'éloignant de ces bras marins, la limite méridionale de la toundra remonte brusquement en latitude, l'arbre s'avançant, à la longitude de l'Iénisséï, jusqu'au-delà du 69^e parallèle.

La toundra de Sibérie occidentale connaît des hivers nettement plus rigoureux que ceux de la toundra européenne. Les moyennes mensuelles de janvier à mars sont aux alentours de moins vingt-cinq degrés. C'est une toundra extrêmement ventée en hiver, par des flux puissants, du nord, venus de la mer de Kara, très dommageables aux plantes. Les tempêtes de neige (*météli*), soufflent pendant une centaine de jours par an et rendent le tapis neigeux fantasque, déplaçant continuellement la poudreuse, ne permettant pas aux buissons d'être durablement protégés par cette couche isolante.

La saison qui tient lieu d'été est marquée très négativement par l'influence de la mer de Kara. Le mois le plus chaud est décalé sur août et, au nord du 70^e parallèle, sa moyenne mensuelle est inférieure à 6 °C. Là, sur de grandes distances dans la toundra de Yamal, un peu moins dans celle de Guydan, se développe une toundra moyen-arctique, caractérisée par la Dryade octopétale (*Dryas octopetala*, *driada vosmilépestaïa*) et *Salix nummularia* (*iva monétovidnaïa*). La couche active dégèle sur une épaisseur ne dépassant pas vingt à vingt-cinq centimètres, les précipitations sont longues, sous forme de bruine froide et les chutes de neige restent possibles à tout moment. Les roches-mères forment un paysage jeune, déglacé depuis peu, où l'accumulation marine a déposé ses sédiments avant que la remontée isostatique ne fasse émerger l'ensemble, à partir desquels les sols n'ont subi qu'une pédogenèse très faible. Les sédiments marins sableux provoquent le développement d'une toundra lichénique sur des sols bruns arctiques, tandis que les argiles de Kara donnent naissance à des sols à gley et une toundra plus moussue, l'ensemble étant compliqué par les formes de micro-modélé périglaciaire. Cette toundra moyen-arctique n'est pas couvrante, mais déchirée de multiples plaques de sol nu.

Au sud du 70^e parallèle, la toundra bas-arctique profite d'un mois d'août un peu moins frais, d'un dégel d'une couche active plus épaisse. Une formation buissonnante colonise ces espaces, ressemblant assez largement à la toundra européenne de la Grande Terre. Entre le 70^e et le 69^e parallèle, la formation végétale développe un faciès septentrional (Marčenko et Nizovcev, 2005) de toundra bas-arctique. Les plantes herbacées sont répandues, en particulier le Pâturin arctique. Les Linaïches, mais aussi les Linaïchettes, sont très présentes.

Au sud de la confluence entre la baie de l'Ob et la baie du Taz, vers 69° Nord, la toundra de Sibérie occidentale passe à un faciès méridional de la sous-zone bas-arctique, assez proche de la toundra européenne¹⁰². La composition floristique possède d'ailleurs certains marqueurs, qui montrent que la toundra sibérienne de l'ouest est la plus orientale des toundras occidentales. C'est le cas de la Camarine hermaphrodite (*Empetrum hermaphroditum*), qu'on retrouve de la Scandinavie (Nilsson *et al.*, 1993) à l'Iénisséï, mais qui ne franchit pas ce fleuve (Marčenko et Nizovcev, 2005). Les autres Ericacées sont répandues. Chez les arbres nains, les Bouleaux et les Saules laissent une place plus grande que dans la plupart des toundras russes à l'*olkhovnik* (*Alnaster*). Il est vrai que le dégel au-dessus du pergélisol peut ici dépasser 80 cm, laissant une certaine liberté aux arbustes.

La toundra de Sibérie occidentale ne montre pas seulement un gradient de zonalité. En effet l'éloignement de la mer de Kara ne s'effectue pas uniquement en allant vers le sud, mais aussi en se déplaçant vers l'est, quittant ainsi l'influence de la baie de l'Ob. La toponymie régionale ne s'y trompe

¹⁰¹ La toundra boisée, qui la borde au sud sur plus de 150 000 km², est évidemment exclue de ce décompte, puisqu'elle appartient, pour les Russes, à la zone de la taïga.

¹⁰² Bien que la frontière floristique soit plus l'Iénisséï que l'Oural, certaines espèces de la toundra sont cependant uniquement asiatiques et ne se retrouvent pas en Europe. « Ainsi la graminée *Hierochloa pauciflora* ne se trouve pas à l'ouest de la Nouvelle-Zemble » (Berg, 1941, p. 23).

pas, qui distingue la toundra de Yamal à l'ouest de cette vaste échancrure de la toundra de Guydan à l'est.

La toundra de Yamal possède un hiver modérément rigoureux par ses températures, les moyennes mensuelles de janvier à mars tournant autour de moins vingt-deux à moins vingt-trois degrés, mais très contraignant par l'importance des vents, qui culminent en décembre et continuent de sévir ensuite. Les *météli* et autres *pourgui*, qui soulèvent les neiges pendant plus de 120 jours par an, sont très préjudiciables aux plantes qui aiment à être protégées par un épais tapis nival, comme les Saules nains et, dans les parties graminéennes de la toundra de Yamal, la Canche (*Deschampsia, lougovik*). Même dans sa partie méridionale, l'été est très frais pour une toundra bas-arctique. Les Laïches et les Linaïgrettes colonisent de vastes surfaces de la toundra de Yamal, surtout dans la partie orientale, très marécageuse, à l'approche de la baie de l'Ob.

De l'autre côté de ce golfe marin, la toundra de Guydan connaît un hiver plus rude par son froid, les moyennes mensuelles de janvier à mars tournant autour de moins vingt-huit à moins vingt-neuf degrés, avec des minimales possibles de moins cinquante-cinq degrés Celsius, mais moins venté que plus à l'ouest. Les tempêtes de neige ne soufflent en général pas plus de 80 à 90 jours par an et la couche nivale protégeant la végétation est plus régulière. A latitude égale, la saison tenant lieu d'été est plus chaude, qui permet à la toundra bas-arctique de monter plus haut en latitude. Dans la toundra de Guydan, les formations moyen-arctiques sont repoussées au-delà du 71° parallèle, le long de la mer de Kara, là où elle est échancrée des baies de Guydan et de l'Iénisséï.

En conclusion physique, la toundra de Sibérie occidentale, par le caractère récent de son déglacement et de son émergence, par la rigueur de son climat venté et de ses étés gâtés par la mer de Kara, est la seule de Russie à cumuler les héritages glaciaires défavorables sans profiter du courant mourman. De fait, elle est pauvre et peu diversifiée en espèces¹⁰³. « Les particularités climatiques et la jeunesse de cette zone sont la cause de la pauvreté de la composition floristique. On rencontre ici seulement 300 espèces de plantes supérieures » (Rakovskaja et Davydova, 2003b, p. 97, en russe). La relative richesse de la strate cryptogamique ne compense pas cette indigence. Une certaine biodiversité des mousses est cependant à préserver ici (Dryachenko *et al.*, 1999). A l'extrémité sud-ouest de la toundra de Yamal, sur le piémont oriental de l'Oural Polaire, Irina Czernyadjeva (1998) a par exemple découvert dans la région du lac Younto (67°40'N – 68°00'E) certaines espèces très rares à l'échelle mondiale, comme *Encalypta mutica* et *Molendoa tenuinervis*.

La biodiversité de cette strate muscino-lichénique n'est pas tant recherchée par les rennes que l'abondance de sa biomasse. Or le lichen dit « mousse à renne » est ici largement répandu et forme de grands pâturages aux éleveurs nentsy, qui y tiennent « la deuxième région d'élevage du renne de Russie derrière la Tchoukotka et l'une des plus importantes du monde » (Rakovskaja et Davydova, 2003b, p. 98, en russe). Cependant, la montée toujours plus loin vers le nord de l'exploitation des hydrocarbures de la Plaine de l'Ob, qui déborde maintenant largement sur la toundra pour l'extraction du gaz naturel, réduit fortement les pâturages traditionnels.

3.2.3. Les formations de Sibérie centrale : les toundras taïmyrienne et de Byrranga

La toundra de Sibérie centrale forme une zone d'environ 650 km de large aux alentours du 100° méridien, sans compter la toundra boisée. La limite méridionale de la toundra au sens strict monte en latitude quand on la parcourt d'ouest en est. Elle passe progressivement de 70° Nord sur l'Iénisséï à 72° Nord sur la Khatanga¹⁰⁴, puis se stabilise vers 72° entre ce fleuve et la Léna. C'est ici que la toundra descend le moins au sud de toute la Russie, car la continentalité du climat est telle qu'un véritable été, rendant possible la croissance de l'arbre, monte jusqu'au-delà de 72° N par endroit, bien

¹⁰³ Sa biodiversité est très inférieure à celle de la toundra de Sibérie centrale, pourtant située plus au nord dans la péninsule de Taïmyr. « La flore des toundras de Sibérie occidentale est considérablement plus pauvre que la flore du Taïmyr occidental » (Žandrinskaja, 1970, p. 278, en russe).

¹⁰⁴ La limite précise entre la toundra et la toundra boisée est donnée par des points de repère de N.G. Jadrinskaïa (1970), auxquels nous avons ajouté des indications de latitude. A l'ouest, elle part de l'Iénisséï aux portes de Doudinka un peu en deçà du 70° parallèle, passe juste au nord du lac Piassino un peu au-delà de 70° N, puis reste à une vingtaine ou une trentaine de kilomètres au sud de la rivière Doudypta à proximité du 71° parallèle, puis passe au sud du lac Labaz pratiquement sur le 72° parallèle, atteint ensuite le fleuve Khatanga qu'elle longe sur une vingtaine de kilomètres au nord au village du même nom et atteint le fleuve Popigaï au-delà de 72° N.

que les hivers soient terriblement froids. Cette toundra très septentrionale profite de jours extrêmement longs en juillet et d'apports radiatifs importants, qui renforcent la continentalité. L'hiver est en revanche très rigoureux, la moyenne mensuelle de janvier tournant autour de moins trente-cinq degrés sur la majeure partie des surfaces occupées par cette formation végétale.

Peu marécageuse, la toundra de Sibérie centrale laisse une assez grande place à des sols de granulométrie grossière portant une formation basse le plus souvent lichénique et buissonnante. De toutes les toundras russes, c'est celle où le contraste est le plus grand entre d'une part les sols détremés et très froids de la couche active juste au-dessus du pergélisol, d'ailleurs partout épais de plusieurs centaines de mètres, et d'autre part la couche-limite atmosphérique plus chaude que dans les autres formations polaires, grâce à la continentalité (Rakovskaja et Davydova, 2003). Cette opposition favorise les associations végétales étalées, en coussinets, plaquées au sol. Les plantes à coussinet sont particulièrement bien représentées dans la toundra de Sibérie centrale par les genres *Draba*, *Minuartia* et *Silene*. Vingt espèces de *Draba*, la *kroupka* des Russes, ont ainsi été recensées (Žadrinskaja, 1970).

La toundra de Sibérie centrale, comprise entre l'Iénisséï et la Léna, a une composition floristique spécifique. Pour elle, comme d'ailleurs pour la taïga, la vraie frontière entre l'Europe et l'Asie se trouve plus sur l'Iénisséï que sur l'Oural. Selon N.A. Martchenko et V.A. Nizovtsev (2005), les changements floristiques marquants se manifestent par le fait que, au sud, *Carex arctisibirica* remplace *Carex globulis* et *Betula exilis*¹⁰⁵ surpasse *Betula nana*. Au centre apparaissent *Cassiope tetragona* et *Empetrum subholarcticum*. Au nord, les caractères déjà orientaux font que *Dryas punctata*¹⁰⁶ se mêle à *Dryas octopetala* et la surpasse même.

La subdivision de la toundra de Sibérie centrale par les géographes régionalistes russes recouvre celle des biogéographes. En effet, la moitié sud, qui forme la région de la toundra taïmyrienne (*predtaïmyrskaja toundra* de Rakovskaja et Davydova, 2003b, p. 152), est une toundra bas-arctique et moyen-arctique¹⁰⁷, tandis que la moitié nord, dite toundra de Byrranga, est un enchevêtrement de toundras haut-arctiques de plaine littorale et de montagne.

La toundra taïmyrienne occupe presque toute la grande Plaine de Sibérie Septentrionale (*Sévéro-sibirskaja nizmennost*) de l'Iénisséï à l'Oléniok, sauf l'extrême sud-ouest qui forme une toundra boisée. La toundra taïmyrienne s'étend à elle seule sur plus de 400 000 km². C'est une formation lichénique et buissonnante, assez peu moussue. Les Ericacées sont avant tout la Camarine et la Cassiope, qui croissent sur des sols bruns arctiques bien développés, ainsi que sur des sols à gley. La toundra taïmyrienne est la plus continentale des toundras russes. Certaines stations descendent à moins trente-sept degrés de température mensuelle de janvier, marquée par des minima atteignant moins soixante degrés. Mais la courte saison chaude arrive très brutalement et la moyenne mensuelle juillet est d'environ 8°C sur de grandes superficies, de manière assez homogène, au cœur la toundra taïmyrienne.

S'étirant sur 300 km en moyenne du nord au sud, la toundra taïmyrienne fait cependant apparaître un gradient latitudinal. Ainsi, au sud-ouest, dans la boucle de la Piassina et au sud de la rivière Doudypta, cette formation végétale passe à un faciès bas-arctique méridional, plus stratifié et plus dense. L'étage supérieur est caractérisé par l'importance du Bouleau nain de l'Arctique, la *bérioza tochtchaïa* (*Betula exilis*) pouvant former, si l'exposition estivale est au sud et la couche de neige protectrice suffisante pendant de nombreux mois de l'année, de véritables fourrés. On y trouve aussi l'*olkhovnik koustarnikovy* (*Alnaster fruticosus*), ainsi que des Saules. En dessous, les buissons d'Airelles, qui avaient perdu de leur superbe au nord, redeviennent denses par la *brousnika* et la *goloubika*, et se mêlent à des nombreuses plantes herbacées où dominent le Sénéçon (*Senecio*,

¹⁰⁵ L'apparition de *Betula exilis* à l'est de l'Iénisséï avait déjà été signalée comme un changement majeur par Gorodkov (1935) et Berg (1941).

¹⁰⁶ Qui est une sous-espèce de *D. octopetala* pour beaucoup d'auteurs.

¹⁰⁷ Selon les travaux classiques de B.A. Tikhomirov, publiés dans les années 1940 à 1960, la toundra taïmyrienne est bas-arctique (*subarkticheskaïa*) au sud et moyen-arctique (*tipitchnaïa*) au nord. Selon N.G. Jadrinskaïa (1970), la toundra taïmyrienne est bas-arctique dans sa moitié sud (*koustarnikovaïa toundra*) et moyen-arctique dans sa moitié nord (*tipitchnaïa mokhovo-lichainikovaïa toundra*). Selon Martchenko et Nizovtsev (2005), l'ensemble de la toundra taïmyrienne est bas-arctique, subdivisée en un faciès méridional (*younaïa koustarnikovaïa toundra*) et un faciès septentrional (*sévernaïa koustarnikovaïa toundra*). Une discussion complète des problèmes de zonation posés par la toundra de Taïmyr et de Byrranga a été faite par Youri Tchernov et N. Matvéeva (Černov et Matveeva, 1979).

krestovnik). Encore en dessous, l'étage cryptogamique est très moussu, avec *Hylocomium*, *Aulacomnium*, *Polytrichum*, *Ptilidium*, *Drepanocladus*, *Dicranum* (Žadrinskaja, 1970).

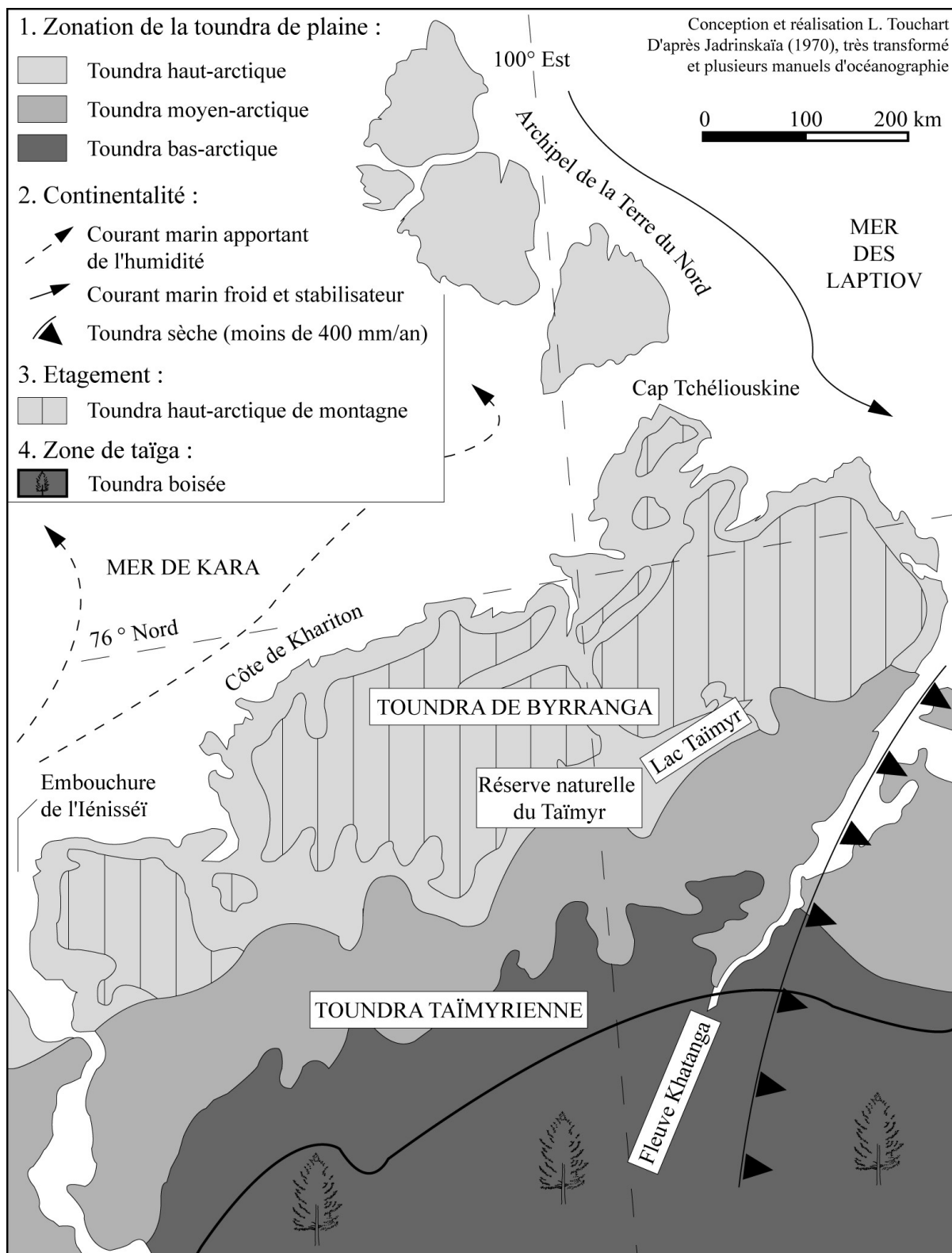


Fig. toundra 5 : La péninsule de Taïmyr : la zonation complète de la toundra la plus continentale de Russie

S'allongeant sur 1 400 km d'ouest en est, la toundra taïmyrienne fait apparaître un gradient de continentalité, qui distingue au moins les formations végétales de part et d'autre de la Khatanga, à peu

près au niveau du 105° méridien. Les précipitations deviennent de plus en plus faibles vers l'est ; le total annuel passe en dessous de 400 mm au franchissement de la Khatanga, pour atteindre à peine 300 mm à l'approche de l'Oléniok. Alors que l'hiver, encore influencé par la mer de Kara, reste venté et souffre de multiples tempêtes de neige à l'ouest, il devient très sec à l'est, plus stable, anticyclonique, sans apport océanique de la mer des Laptiov (Rakovskaja et Davydova, 2003).

Au nord d'une ligne oblique allant de 74° Nord à l'ouest à 75° à l'est, la toundra buissonnante taïmyrienne laisse la place à une formation végétale différente, la toundra de Byrranga, essentiellement haut-arctique. Cette dernière occupe la péninsule de Taïmyr. Dans ses parties basses, la toundra de Byrranga a un faciès littoral, le long de la mer de Kara sur la Côte de Khariton Laptiov, qui s'élargit dans la presque île de Tchéliousskine et se rétrécit de nouveau à l'est, le long de la mer des Laptiov sur la Côte de Prontchichtchev. Au-delà des détroits, elle s'appauvrit encore plus au nord dans l'archipel de la Terre du Nord (*Sévernaïa Zemlia*), où elle confine au désert polaire. En arrière de cette toundra littorale, la chaîne de Byrranga construit un faciès haut-arctique montagnard.

Grâce à l'influence marine, la toundra littorale de Byrranga bénéficie d'un hiver moins froid que celui de la toundra taïmyrienne. La moyenne mensuelle la plus froide est décalée sur février et tourne autour de moins trente à moins trente et un degrés. En revanche, l'action des mers de Kara et des Laptiov installe une saison extrêmement fraîche en juillet et août, qui est responsable de la pauvreté de cette toundra. La moyenne mensuelle la plus élevée de l'année ne dépasse nulle part 3°C et l'isotherme de 2° suit à peu près le trait de côte. La toundra littorale de Byrranga est au mieux tachetée (*piatnistaïa*). Les plaques de sol nu forment une bonne part du paysage, jusqu'à 70 % dans la presque île de Tchéliousskine. La végétation est repoussée dans les fentes ou sur les périphéries des polygones et la Dryade en est une plante marquante, surtout la Dryade rose (*Dryas punctata*, *driada totchetchnaïa*), secondairement la Dryade à huit pétales (*Dryas octopetala*, *driada vosmilépestkovaïa*). Dans ces mêmes conditions de micro-modélé, la Dryade est accompagnée par *Minuartia arctica* (*minouartia arktitcheskaïa*) et *Sieversia glacialis* (*siversia lédianaïa*) (Žadrinskaja, 1970).

En arrière de la côte, la chaîne de Byrranga offre une toundra montagnarde haut-arctique, dont la végétation se résume à des lichens incrustés dans la roche, les *nakipnyé lichainiki*.

L'ensemble de la toundra de Sibérie centrale est très peu modifiée par des activités humaines presque inexistantes. Elle est en outre protégée par plusieurs réserves naturelles de très grande taille. La plus étendue, qui est aussi la plus récente, couvre quatre millions cent soixante mille hectares de toundra littorale et insulaire, scindés en sept portions. Il s'agit de la Grande Réserve Naturelle de l'Arctique (*Bolchoï Arktitcheski zapovednik*), fondée en 1993. Plus particulièrement créée pour protéger les oiseaux marins nicheurs, elle permet aussi de soustraire de manière stricte l'ensemble de l'écosystème de la toundra de Byrranga, essentiellement sur les côtes, secondairement sur le piémont septentrional de la chaîne montagneuse.

Plus loin à l'intérieur des terres, au sud de la chaîne de Byrranga, la toundra taïmyrienne est protégée sur un million sept cent quatre vingt douze mille hectares par la réserve naturelle de Taïmyr (*Taïmyrski zapovednik*), située à l'ouest du lac du même nom. Fondée en 1979, cette réserve est surtout connue pour abriter la plus grande population mondiale de rennes sauvages (Gorkin, 1998). Parmi les oiseaux, le Harfang des neiges (*Nyctea scandiaca*, *bélaïa sova*) y est particulièrement bien représenté.

Encore plus au sud, le plateau de Poutorana est protégé depuis 1988 par la réserve du même nom (*Poutoranski zapovednik*). Sur un million huit cent quatre-vingt sept mille hectares, les vallées abritent certes une taïga-galerie, mais une grande part du massif est couverte de toundra de montagne. Parmi les oiseaux rares de cette réserve naturelle et l'une des raisons de son ouverture, on peut citer le Faucon gerfaut (*Falco rusticolus*). Le *kretchet* apprécie en effet ici les grands escarpements.

Outre ces trois réserves naturelles, toutes situées à proximité du centième méridien, une quatrième, localisée beaucoup plus à l'est, le long du 125° méridien, fait la limite entre les toundras de Sibérie centrale et les toundras orientales. C'est la réserve de l'Embouchure de la Léna (*Oust-Lenski zapovednik*). Créée en 1985 sur un million quatre cent trente trois mille hectares, elle comprend exclusivement des paysages de toundra. L'Androsace de Gorodkov (*Androsace gorodkovii*, *prolomnik Gorodkova*) fait partie des plantes rares qui y sont protégées.

3.2.4. Les toundras orientales

A l'est de la Léna et de la baie de Bouor-Khaïa, la toundra change une dernière fois de façon assez nette à l'échelle régionale, tant par la physionomie paysagère que par la composition floristique. Le paysage géographique devient très marqué par la montagne, qui augmente les superficie de toundra d'altitude en réduisant d'autant les terrains bas de la vraie toundra. Même dans les plaines, la toundra laisse souvent la place à la toundra boisée, qui atteint ici, en particulier dans les bassins intra-montagnards, sa plus grande extension de toute la Russie. Finalement, la toundra au sens strict est repoussée dans les plaines littorales, souvent deltaïques, trouées de milliers de petits plans d'eau thermokarstiques.

Le plus grand allongement des vraies toundras orientales de bas pays est celui de l'est de la Yakoutie, depuis la baie de Bouor-Khaïa, sur le 130^e méridien, jusqu'à l'embouchure de la Kolyma, sur le 160^e. Ces toundras des plaines de la Yana, de l'Indiguirka et de la Kolyma ne dépassent pas une centaine de kilomètres de large au bord de la mer des Laptiov, mais atteignent 250 km au bord de la mer de Sibérie Orientale, sans compter plusieurs centaines de kilomètres de toundra boisée les bordant au sud. Plus à l'est, les montagnes sont beaucoup plus proches de la côte, si bien que les vraies toundras se réduisent à un liseré littoral au bord de la mer des Tchouktches. Seule, en Extrême-Orient, la toundra de la plaine d'Anadyr, ouverte sur la mer de Béring, occupe de nouveau une vaste superficie.

Les vastes toundras de la Yana, de l'Indiguirka et de la Kolyma sont bas-arctiques de faciès uniquement septentrional. De nombreux *boulgounniakhi* émergent des terrains sableux, qui créent des contrastes d'exposition pour les plantes. D'autres sols, majoritaires, sont très marécageux et tourbeux. Ce sont des toundras muscinales buissonnantes, où l'une des grandes spécialistes russes des mousses toundrines, N.A. Stepanova, commença ses travaux scientifiques au début des années 1970. Chez les arbres nains, *béριοza tochtchaïa* (*Betula exilis*) s'impose bien plus que dans la toundra taïmyrienne, mais le changement de composition floristique le plus notable est l'apparition de *Salix fuscescens* dès la toundra de la Yana, qui sera désormais présent jusqu'au Pacifique. Au nord, sur une mince frange littorale de la mer de Sibérie Orientale, les toundras de l'Indiguirka et de la Kolyma deviennent moyen-arctiques à Dryade et c'est sous cette forme que la toundra insulaire colonise l'archipel de la Nouvelle Sibérie (*Novossibirskié ostrova*). C'est la Dryade rose (*Dryas punctata*, *driada totchetchnaïa*) qui forme les peuplements.

Plus à l'est, le littoral de la mer des Tchouktches se distingue par une petite toundra moyen-arctique à *Dryas integrifolia* (Marčenko et Nizovcev, 2005). Mais c'est au-delà du trait de côte continental que celle-ci s'épanouit vraiment. En effet, l'île de Vrangél, par 180° de longitude, compte une remarquable toundra moyen-arctique sur 7 300 km², tout entière¹⁰⁸ protégée par une réserve naturelle d'Etat, créée en 1976. La toundra de Vrangél est très bien connue scientifiquement depuis les travaux du géographe B.N. Gorodkov¹⁰⁹, des années 1930 aux années 1950, poursuivis par ceux de l'Académie des Sciences de l'Extrême-Orient Russe des dernières décennies¹¹⁰ et diffusés à l'échelle internationale par la demande de classement en patrimoine mondial de l'UNESCO en 2004 (UICN, 2004). Il est vrai que, avec 417 espèces et sous-espèces de plantes vasculaires recensées, c'est sans doute la plus riche toundra moyen-arctique du monde, comptant environ le double d'espèces d'une toundra de même type et de même dimension située ailleurs. Vingt-trois espèces, dont cinq de Pavot, sont d'ailleurs endémiques. Cette richesse serait due au brassage entre les flores eurasiatiques et américaines, qui entrent ici en contact, et à l'ancienneté de ce contact, puisque l'île est le dernier vestige émergé de l'ancien continent de la Béringie, épargné par les glaciations, qui a servi de refuge aux espèces pléistocènes.

Après avoir franchi les monts de la Kolyma et d'Anadyr, on retrouve une vraie toundra de bas pays à l'approche de la mer de Béring. Cette toundra d'Anadyr est la seule des formations orientales à développer un faciès bas-arctique méridional. De fait, c'est la toundra située la plus au sud de toute la

¹⁰⁸ L'aire protégée s'étend en fait sur 7 956 km² de terre ferme (île Vrangél et île Gérald) et sur 14 300 km² d'eaux marines.

¹⁰⁹ Sur la toundra de Vrangél, son article fondamental est celui du *Geografitcheski Journal* (Gorodkov, 1943) ; sur les toundras russes en général, c'est son ouvrage *la végétation de la zone de toundra de l'URSS* (Gorodkov, 1935, en russe).

¹¹⁰ Résumés dans l'ouvrage collectif de A.V. Bélikovitch *et alii* (2006).

Russie, descendant assurément jusqu'au 63° parallèle en remontant les vallées. Cette toundra buissonnante, où le Bouleau nain de l'Arctique (*Betula exilis*) forme d'importants peuplements, compte de vastes surfaces herbacées, dont *Carex lugens* est caractéristique.

Cependant, dans toute la Tchoukotka, c'est la toundra de montagne qui prend le plus de place. Il s'agit d'une vraie toundra de montagne sur la façade nord des chaînes, tournée vers les mers de Sibérie Orientale et des Tchouktches, où la Dryade rose (*Dryas punctata*) cohabite avec *Dryas ajanensis*. Mais c'est une toundra boisée de montagne sur la façade sud des chaînes, tournée vers la mer de Béring, où le Cèdre nain (*Pinus pumila*, *kedrovy stlanik*) fait son apparition, qui colonise d'immenses surfaces d'altitude faisant la transition très floue entre la zone de toundra et la zone de taïga dans tout le nord de l'Extrême-Orient.

3.3. Les tesselles toundraines à grande échelle

En tant que formation se trouvant aux limites possibles de la vie, la toundra, à l'instar de pelouses écorchées de haute altitude ou de steppes lâches de semi-déserts, développe une couverture qui n'est ni continue ni uniforme. Comme celles de la haute montagne ou de certains milieux arides, les plantes toundraines se réfugient, s'abritent, se plaquent, se blottissent, s'isolent, si bien que les plus minimes changements de pente, les moindres épaissements de la couche-limite atmosphérique, les plus petites variations de granulométrie et d'humidité dans le sol, ont une portée disproportionnée. « Dans les conditions extrêmes qui règnent aux hautes latitudes, les micro-habitats prennent, en effet, une importance considérable » (Godard et André, 1999, p. 196). Nous tenons à distinguer l'étude empirique des types de toundra de l'étude des biocénoses en fonction de leur échelle géographique.

3.3.1. Les types de toundra en fonction de l'abri, de l'humidité du sol et du micro-modélé

Il existe dans les différences de physionomie et de composition des toundras un certain nombre de gradients, dont celui de l'humidité plus ou moins grande des sols et celui de la couverture neigeuse sont caractéristiques. Ce dernier point met en avant le rôle primordial du vent, donc de l'abri. Tout le monde s'accorde ainsi à souligner que, globalement, les toundras sont plus lichéniques dans les milieux secs, rocheux, sur les interfluves, sur les buttes en exposition sud, tandis que les toundras sont plus moussues dans les milieux humides, les creux, les dépressions. De même, chacun note une « différenciation dans la répartition spatiale de ces ligneux ou semi-ligneux [...] suivant les conditions hydriques : Ericacées, plutôt en milieux égouttés ; Bouleaux et surtout Saules et Aulnes nains, en sites plus humides » (Rougerie, 1988, p. 60). Chez les herbes, les Cypéracées colonisent globalement les fonds humides. Pour ce qui est de la neige, le Saule avant tout, mais aussi la plupart des Airelles et le Lédon ont besoin d'une couche protectrice importante, tandis que la Camarine peut se satisfaire de terrains plus dégagés. Mais il est manifeste que toutes les combinaisons sont possibles, qui se cumulent ou se contrecarrent l'une l'autre.

Dans ce contexte, l'opération de discrimination conduisant à une typologie est le plus souvent empirique¹¹¹. La segmentation des gradients est un choix tel que le nombre de classes de toundra est décliné en fonction de la volonté de détail du chercheur ; la subdivision n'a de limite que celle de l'approfondissement scientifique souhaité. Nous pourrions dire qu'une différence assez nette se manifeste entre les auteurs généraux, qui présentent la toundra mondiale ou celle de toute la Russie, et les auteurs d'une étude locale spécialisée.

Chez les premiers, la toundra de l'ensemble de l'hémisphère nord et de la totalité de la Russie donne habituellement lieu à cinq ou six classes. Par exemple, dans son étude générale de la toundra mondiale, le biogéographe Henri Elhaï (1967, p. 279) distingue six types : « toundra humide », « sèche », « des domaines abrités », « des terres nues », « des taches de neige » et « des tourbières ».

¹¹¹ Quand il ne s'agit pas d'une analyse quantitative de phytosociologie.

Dans sa présentation de « la toundra buissonnante », c'est-à-dire de la toundra mondiale bas-arctique, Gabriel Rougerie (1988, pp. 59-60) classe quatre « faciès : la 'lande buissonnante', très riche en Lichens, avec plus de 80 % des Phanérogames, ligneuses ; la 'toundra buissonnante marécageuse', plutôt riche en Mousses et herbacées monocotylédones, mais avec encore plus de la moitié des Phanérogames, ligneuses ; la 'pelouse buissonnante', moins moussue et bien pourvue en Dicotylédones herbacées plus de 15 % ». P. Camena d'Almeida (1932, p. 76) caractérise l'ensemble de la toundra russe européenne en six « aspects particuliers » : la toundra des « sols rocheux et pierreux », des « sols humides et peu consistants », « du sol argileux [...] où le vent enlève la neige », des endroits où « la neige séjourne », des « parties basses et au bord des lacs » et, enfin, « la toundra tourbeuse ». Chez les Russes qui veulent différencier les toundras en fonction des sols et du micro-modèle, les types classiques tournent autour des taches, des buttes et des terrains marécageux, selon des déclinaisons légèrement distinctes en fonction des auteurs. La plus ancienne proposition fut celle de G.I. Tanfiliev (1897), qui distinguait, en quatre types pédologiques, la toundra *torfianistobougristaïa* (tourbeuse à buttes), *pestchanaïa* (sableuse), *glinistaïa* (argileuse) et *kaménistaïa* (pierreuse). Aujourd'hui, G.M. Abdourakhmanov *et al.* (2003, p. 292) citent les types *bougorkovyé* (à buttes), *piatnistyé* (tachetés), *piatnistomelkobougorkovyé* (tachetés à petites buttes), *kotchkarnyé* (de marais mamelonné).

Chez les scientifiques qui ont étudié une toundra délimitée localement, le nombre de types est en général plus élevé que chez les auteurs présentant la toundra mondiale ou russe dans son ensemble. Par exemple, V.N. Vassiliev avait proposé dix types pour la toundra de montagne de l'Anadyr, rapportés par le géographe français Pierre George (1962). Plus récemment, Irina Czernyadjeva (1998) a subdivisé la toundra bas-arctique de l'extrême sud-ouest de Yamal, près du lac Younto, en dix-sept types.

3.3.2. Les types de toundra en fonction de la taille des écosystèmes

Si l'on fait passer au second plan les facteurs de différenciation, pour s'attacher aux dimensions géographiques, les niches ont objectivement tendance à concerner des unités dont la taille est de plus en plus petite en allant de la toundra bas-arctique aux formations haut-arctiques et aux déserts polaires. Il est ainsi logique d'analyser des méso- ou des micro-cénoses dans les milieux moins rigoureux et d'approfondir jusqu'aux nano-cénoses dans les conditions les plus contraignantes. Pour simplifier, les quelques exemples suivants, d'échelle cartographique croissante, peuvent se lire à la fois du sud au nord, des plaines vers les pentes fortes, des formations meubles vers les affleurements rocheux.

La toundra marécageuse et tourbeuse

Certains auteurs français classiques soulignent la grande importance prise par le milieu écologique de la tourbière (*torfianik*) dans la toundra. « Les tourbières occupent une grande superficie du fait de la médiocrité du drainage, de la multitude des creux d'origine diverse (contre-pente glaciaire, dolines, culot de glace morte...) et de la permanence à faible profondeur de l'horizon imperméable du permafrost. Dès lors l'humidité de surface est grande et la végétation ne se décompose que lentement » (Elhaï, 1967, pp. 280-281). Pourtant, d'une part la toundra russe est plus marécageuse que tourbeuse à proprement parler, d'autre part elle compte quatre fois moins de tourbières que la taïga¹¹². Il est cependant indubitable que les marécages plus ou moins tourbeux composent un tableau majeur de la toundra russe, du moins méridionale. En effet, un net gradient zonal se fait jour, qui donne d'autant plus de place aux tourbières qu'on se déplace vers le sud¹¹³ de la toundra. Alors que les marécages sont moins nombreux, et moins tourbeux, au nord, les vrais *torfianiki* et leur importance dans le paysage russe se réalisent plutôt au contact de la toundra bas-

¹¹² « 80 % des réserves russes de tourbe se trouvent en zone forestière, 20 % en zone toundraïne » (Marčenko et Nizovcev, 2005, p. 120, en russe).

¹¹³ « Les tourbières à sphaignes, très répandues dans le nord de la zone des forêts, perdent peu à peu de leur importance à mesure qu'on s'avance dans la toundra » (Berg, 1941, pp. 22-23).

arctique méridionale et de la toundra boisée¹¹⁴. C'est ainsi que les tourbières plates (*nizinnyé torfianiki*) occupent une grande place, en Russie d'Europe, au sud de la toundra de Kanin, et, en Sibérie orientale, au sud des toundras de la Yana, de l'Indiguirka et de la Kolyma. En Sibérie occidentale, les tourbières sont plutôt décalées en dehors de la toundra proprement dite. Ces tourbières bombées (*verkhovyé torfianiki* ou bien *vypouklyé torfianiki*) se trouvent de préférence au contact de la toundra boisée et de la forêt boréale, voire de la taïga septentrionale et centrale.

Une vraie tourbière bas-arctique, ou un marécage tourbeux moyen-arctique, est un écosystème de la toundra qui forme une unité couvrant souvent quelques dizaines ou centaines d'hectares. Les Mousses sont dominantes, parmi lesquelles les Sphaignes forment le groupe distinctif, mais une zonation en auréole marque un paysage où les Cypéracées jouent toujours un grand rôle.

Les genres de Mousses les plus communs des terrains marécageux de la toundra russe sont *Calliergon*, *Drepanocladus* et *Aulacomnium*, notamment là où la conquête de petits plans d'eau est récente. Dans les bas marais (*nizinnyé bolota*) de la toundra taïmyrienne, ces Mousses sont rejointes par les Lichens hygrophiles que sont *Cetraria hiascens* et *C. crispa* (Žadrinskaja, 1970). Là où les eaux sont plus acides et l'évolution plus avancée, les Sphaignes (*sfagnovyé mkhi*) prennent une position dominante parmi les Mousses et construisent leur épaisseur spongieuse ponctuée de *motchajiny*, ces multiples trous d'eau qui constellent l'ensemble.

Outre les Mousses, la grande famille de la toundra marécageuse et tourbeuse est celle des *ossokovyé*. Parmi ces Cypéracées, les espèces les plus répandues dans ce milieu de la toundra russe sont les Laïches aquatique (*Carex aquatilis*, *ossoka vodianaïa*) et verticale (*Carex stans*, *ossoka priamostoïatchaïa*), ainsi que les Linaigrettes à feuilles étroites (*Eriophorum angustifolium*, *pouchitsa ouzkolistnaïa*), de Scheuchzer (*Eriophorum scheuchzeri*, *pouchitsa Cheïtsera*) et vaginée (*Eriophorum vaginatum*, *pouchitsa vlagalichtchnaïa*). On peut y ajouter, par exemple dans les bas marais de la toundra taïmyrienne, la Laïche hyperboréale (*Carex hyperborea*, *ossoka guïperboreïskaïa*).

Le reste du cortège est généralement dominé par certaines Ericacées et Rosacées. Parmi les premières, l'Andromède¹¹⁵, que les Russes appellent *podbel*, est la plus caractéristique. Ce buisson sempervirent produit des fleurs tôt dans la saison, qui, pour les romantiques, colorent en rose les bords des marais tourbeux. Pour les gourmets, l'intérêt vient en revanche de la *morochka*. Après avoir donné de grandes fleurs blanches, la Ronce de l'Arctique (*Rubus chamaemorus*) fournit en effet de délicieuses baies ressemblant à de petites framboises orangées¹¹⁶.

La toundra de creux à neige

Il a été vu précédemment combien l'épaisseur de la neige déterminait les caractéristiques de la toundra, en particulier pour ses effets bienfaisants d'isolation thermique contre le gel et de protection face aux vents. La couverture nivale a pourtant aussi des effets négatifs, si elle ne fond pas assez tôt et empêche ainsi le démarrage végétatif, alors même que la saison est si courte qu'il conviendrait de ne point perdre la moindre journée. Une épaisseur trop faible ne permet pas la protection, une épaisseur trop grande n'autorise pas la fonte à temps. C'est sur ce dilemme qu'est fondé chaque carreau de la mosaïque toundraïenne et, en terme de composition floristique, la réaction de chaque espèce. Dans les régions qui souffrent d'une certaine sécheresse édaphique, un troisième élément vient brouiller la première contradiction, l'intérêt d'une fonte lente et différée qui distille de l'eau jusqu'à la fin de la saison végétative s'opposant à l'intérêt d'une fonte précoce et rapide qui permet l'assimilation immédiate. Pierre Birot (1965, p. 213) résume la complexité du problème en écrivant que « pour chaque espèce et chaque type de climat, il existe une épaisseur optima réglée par les besoins de la plante dans cette triple perspective ».

Toutes précipitations égales par ailleurs, les facteurs géographiques qui jouent pour donner le meilleur micro-biotope sont le creux et l'abri du vent, plus ou moins secondés par l'exposition. Certes,

¹¹⁴ Il s'agit d'ailleurs d'un fait général. « Ce n'est qu'aux confins de la forêt boréale eurasiatique et canadienne que s'imposent dans les paysages d'authentiques tourbières à sphaignes où mûrissent en septembre les fruits orangés de la ronce arctique » (Godard et André, 1999, p. 202).

¹¹⁵ Il existe une seule espèce, *Andromeda polifolia* (*podbel mnogolistny*).

¹¹⁶ D'ailleurs le traducteur français de L.S. Berg (1941, p. 24) emploie le terme de « mûres jaunes » pour désigner la *morochka*.

il existe de rares endroits, qui tendent à cumuler les trois avantages. « Des fonds de vallée en pente assez rapide et inclinés vers le sud parviennent à concilier les exigences contradictoires qui donnent ses meilleures chances à la végétation, c'est-à-dire une couverture épaisse en hiver, rapidement fondue au printemps en raison de l'exposition au sud [tout en étant alimentés ensuite par le haut du bassin versant, où] il existe généralement quelques taches de neige plus durables » (Biro, 1965, pp. 213-215). Mais, sans atteindre à ce paroxysme, tout creux à neige est mis à profit et, le plus souvent, de manière différenciée en fonction des espèces.

Chaque petite dépression forme un méso- ou un micro-habitat se comportant différemment de celui de la cuvette voisine, notamment en terme de pente et d'exposition, et, à l'intérieur même de chaque creux, une succession de plantes aux exigences distinctes se succèdent pour former une chaîne de nano-habitats.

Dans un même creux, les plantes qui ont besoin d'une longue saison végétative, si elles supportent les gels plus intenses, tendent à croître là où l'épaisseur de neige est plus faible, donc fond précocement. Les plantes qui ont absolument besoin d'une protection thermique pendant la saison froide, si elles arrivent à développer un cycle végétatif court, ont tendance à se blottir là où la couverture nivale est la plus haute. Pourtant, au-delà d'un certain seuil, dans les deux sens, la densité de la végétation diminue : si la neige manque presque complètement, l'avantage de la saison végétative un peu plus longue s'efface devant l'absence de protection thermique ; si la neige est trop épaisse, l'avantage de l'isolation s'incline devant la disparition de l'insolation.

Les plantes qui ne peuvent se satisfaire d'une saison végétative écourtée se trouvent plutôt sur le haut du creux à neige ou en exposition sud, mais elles colonisent d'autant mieux ces habitats qu'elles supportent des gels rigoureux. De ce dernier point de vue, la *voronika* est le buisson le plus caractéristique, qui arrive d'ailleurs à assimiler de façon précoce sans pour autant craindre la trop grande rudesse hivernale. On trouve cette Camarine de manière très fréquente au sommet des creux à neige de la toundra russe, où elle est aussi appelée *vodianika*, (« l'aqueuse »). En effet, les baies noires d'*Empetrum* renferment un suc aqueux. La *tchernika*, la *brousnika*, la *goloubika* et, plus généralement, toutes les Airelles du genre *Vaccinium* ont absolument besoin d'une longue saison végétative. Cependant, leur cas est plus compliqué que celui de la Camarine, dans la mesure où elles ne peuvent souffrir un gel trop intense. On les trouve en général en position mieux abritée, souvent plus bas que la *voronika*, parfois sur des replats, privilégiant elles aussi les versants tournés au sud.

Les plantes qui supportent encore beaucoup moins les gels rigoureux, où qui ne souffrent aucune déshydratation, même en fin de saison végétative, croissent dans les parties du creux à neige où l'accumulation est la plus épaisse. Si elles arrivent à développer un cycle végétatif court, elles peuvent se trouver au fond de la dépression, couverte de beaucoup de neige en saison froide tout en étant assurément humide pendant toute la bonne saison. C'est là que se développent, surtout dans la toundra bas-arctique méridionale, des fourrés d'arbres nains, dans lesquels *iva* domine presque toujours. C'est que certaines espèces de Saules de la toundra russe s'accommodent d'une saison végétative courte et réussissent à reprendre très tôt l'assimilation chlorophyllienne, alors même que leurs feuilles sont pourtant caduques. Leur exigence est la protection hivernale sous plusieurs décimètres de neige, dont ils ne dépassent pas. Le plus petit de tous, *iva travianistaïa* (*Salix herbacea*, Saule herbacé), semble ne rien risquer du haut de ses quelques centimètres, mais cela ne l'empêche pas de s'emmitoufler sous la couverture la plus épaisse et régulière possible, au fond des creux à neige. Moins petits, *iva sizaiïa* (*Salix glauca*, Saule argenté) et *iva settchataïa* (*S. reticularis*, S. réticulé) ont d'autant plus de raison de se situer là où l'accumulation de neige par le vent est élevée. Chez les herbes, la Canche (*Deschampsia*) est sans doute la Graminée qui recherche le plus une épaisse protection nivale et une longue humidité, mais la *chtchoutchka* des Russes (dite aussi *lougovik*) n'est pas capable de développer un cycle végétatif très court. Assez exigeante, on la trouve dans de bonnes conditions de mi-versant ou sur des replats, voire de petites contre-pentes, où elle ne craint pas l'engorgement.

Cependant, au-delà d'un certain seuil, l'humidité est trop grande ou, surtout, la neige est tellement épaisse et s'est tant accumulée au fond du creux que sa fusion arrive trop tard, voire ne conduit pas à sa disparition complète.

Pour la plupart des plantes de la toundra, cette niche du creux à neige se transforme en un inconvénient. Les plantes vasculaires sont remplacées par des Mousses, qu'on trouve ainsi en exposition nord ou au plus profond des dépressions.

A l'inverse, quand on sort complètement du creux, le vent balaie souvent la neige et cet enlèvement réduit en général fortement la végétation, surtout dans la toundra moyen- et haut-arctique et au bord des mers de Kara et des Laptiov. Bien que la Camarine puisse parfois résister, la Dryade et les Lichens prennent plutôt le relais.

La toundra nitrophile

L'originalité des micro-habitats riches en nutriments vient de leur absence à peu près partout ailleurs dans la toundra. Si la grande rareté du phosphore est commune à la toundra et à pratiquement toutes les formations végétales naturelles du monde, il n'en va pas de même pour l'azote. La toundra souffre d'une carence générale en azote, avant tout à cause du froid et de la longueur de celui-ci, voire de sa permanence. De ce fait, d'une part l'absorption par les racines se fait mal, d'autre part la matière organique ne se décompose que très lentement.

En effet, dans le sol froid de la toundra, les racines des plantes souffrent d'un mauvais *ousvoénié*¹¹⁷, c'est-à-dire d'une assimilation déficiente, qui se traduit, après une mauvaise absorption des nutriments, par une insatisfaisante synthèse des acides aminés. D'autre part, le froid implique qu'il faille une succession de nombreuses années, chacune réduite aux quelques semaines les plus chaudes, pour minéraliser les parties végétales mortes et libérer ainsi de l'azote disponible dans le sol.

En outre, cette matière organique est de toute façon très peu abondante, en lien avec la grande faiblesse de la biomasse. De ce point de vue, la toundra entretient d'elle-même sa propre carence en azote. V. Kostiaïev (1990) a étudié l'ensemble des problèmes de fixation de l'azote dans les sols froids de la toundra petchorienne de la Grande Terre.

La conséquence de ce manque généralisé se trouve être que les rares exceptions offrent un contraste paysager d'autant plus marqué qu'il est très ponctuel. « L'importance cruciale, comme facteur limitatif, de la carence en azote se manifeste par le fait que partout où de l'azote organique d'origine animale s'entasse, points de station d'oiseaux, trous de lemmings, buttes de renards, pousse une végétation herbacée luxuriante et serrée, de croissance rapide » (Biot, 1965, pp. 211-212).

Parmi ces points de localisation, les oiseaux jouent un rôle d'autant plus grand qu'on va vers le nord de la toundra russe (Rutilevskij, 1970), d'abord sur les littoraux continentaux, par exemple le cap Tchéliousskine et ses abords, puis, plus encore, sur les îles¹¹⁸ russes de l'Arctique, en particulier celle de Vrangel. En outre, certains micro-habitats préférentiels, dus à l'origine aux apports de nutriments par les déjections d'oiseaux, peuvent évoluer ensuite par gonflement cryogénique (Godard et André, 1999, p. 152). Ce serait la cause de certaines buttes de petite taille et autres *bougyr*.

Les tentatives russes de mettre en culture quelques parcelles de toundra se sont toujours fondées sur l'imitation de la réussite de ce contraste naturel. Les engrais azotés sont le passage obligé de tout essai de maîtriser la production en zone de toundra.

¹¹⁷ Les biogéographes russes insistent sur le fait que l'activité de synthèse des racines (*sintétitcheskaïa déïatelnost kornéï*) est troublée, voire rompue, par le froid du sol, si bien que ces racines assimilent mal (*plokho ousvaïvaïout*). D'une manière générale, P. Biot (1965, p. 211) écrit que « les basses températures du sol [...] contrarient l'absorption des sels et la synthèse des acides aminés dans les racines ».

¹¹⁸ En dehors des archipels russes, le phénomène a été bien décrit au Spitzberg par les auteurs français : « une véritable 'explosion' de la vie végétale accompagne les falaises mortes dont les abords sont fertilisés par les déjections des oiseaux de mer [...]. Ces bird-cliffs se signalent, de loin, par les teintes orangées de leur encroûtement lichénique [...] et leurs abords voient se développer une communauté ornithocrophile qui comprend jusqu'à 35 espèces de mousses. Ces épais tapis de mousses voisinent avec des prairies luxuriantes à graminées, renoncules et saxifrages [...]. L'abondance d'azote explique l'hypertrophie des fleurs et des feuilles » (Godard et André, 1999, p. 198).

Les toundras polygonales, un emboîtement d'habitats complexe

Les toundras polygonales, déjà partiellement abordées dans l'étude de la marqueterie mobile des sols, ne seront pas reprises ici quant à l'adaptation des plantes aux mouvements du terrain, mais pour ce qui est des différences de dimensions. Les formations polygonales sont en effet parmi celles qui offrent à la toundra le plus large emboîtement géographique, allant des méso- et micro-biocénoses aux nano-complexes. Dans les terrains de granulométrie plutôt homogène, les grands polygones de toundra forment une échelle d'habitat toundrain décamétrique, mais, à l'intérieur de chaque bloc géométrique s'emboîte parfois un maillage de niches plus restreintes. Dans d'autres terrains, plus hétérométriques, les petits polygones, ou sols figurés, de genèse différente, constituent une échelle naine d'habitat toundrain, clairement exprimée sur quelques centimètres.

Les grands¹¹⁹ polygones de toundra ont la particularité d'offrir à la végétation un réseau¹²⁰ contraignant dont la maille est souvent de dix à trente mètres, mais qui peut atteindre plusieurs centaines de mètres. Chaque grand polygone est sévèrement délimité par un ensemble de veines et de coins de glace installés dans d'anciennes fentes de gel. C'est pourquoi certains géographes russes, comme S.G. Lioubouchkina *et al.* (2004, p. 220) appellent ces modelés *trechtchino-poligonalnyé formy*, « les formes fissuro-polygonales ». L'important pour les plantes est que ces fentes, remplies de glace pendant la majeure partie du temps et en partie d'eau de fonte lors de la saison végétative, ont des dimensions croissantes d'année en année, qui atteignent parfois plusieurs mètres de largeur et décamètres de profondeur, isolant ainsi chaque polygone. La végétation qui y pousse représente pour les Russes la vraie toundra polygonale (*poligonalnaïa toundra*).

Chaque carreau de la mosaïque offre ainsi une sorte de petit développement autonome, en phase avec l'évolution du modelé. Trois ou quatre micro-habitats se distinguent nettement. Le plus étendu est formé par le bloc (*blok*) des Russes, que les Français appelleraient le polygone lui-même, lequel est éventuellement subdivisé entre le centre et les flancs du bloc. Chaque polygone tend en effet à prendre, en coupe, une surface concave, dont le centre forme la partie la plus déprimée. Lors de la saison de fonte, cette partie est parfois occupée par une mare, ou quelques flaques et trous d'eau, les *motchajiny*. Le cœur du bloc abrite ainsi le plus souvent la Linaigrette et la Laïche. Dans les polygones de la toundra taïmyrienne (Žadrinskaja, 1970), il s'agit de la Linaigrette de Scheuchzer (*Eriophorum scheuchzeri*, *pouchitsa Cheïkhtsera*), de la Laïche verticale (*Carex stans*, *ossoka priamostoïatchaïa*) et de *Carex chordorrhiza* (*ossoka strounnokorenaïa*). En s'écartant du centre, les flancs du bloc comptent aussi, presque toujours, diverses espèces de Laïche. Si les polygones sont de très grande taille, une végétation plus diversifiée peut prendre pied, y compris des arbres nains, en particulier *iva*, le Saule. Dans les polygones de la toundra taïmyrienne, les flancs comptent en outre le Myosotis alpin, deux espèces de Saxifrage et une Graminée, le *véïnik nézametchenny* (*Calamagrostis neglecta*). Le second micro-habitat est constitué par le *valik*. Ce bourrelet borde l'extérieur des fentes, puisqu'il est dû au jeu des coins de glace. D'une hauteur relative de quelques décimètres¹²¹, c'est lui qui provoque la pente des flancs du bloc. Plus sec, mais aussi instable, le *valik* est en général colonisé par des Lichens (Ljubuškina *et al.*, 2004). Le troisième micro-habitat est constituée par la fente elle-même (*trechtchina*), mais cette niche est parfois appelée l'interbloc (*mejblotchié*) par les géographes russes. Ce sont les Mousses qui colonisent ces pentes internes instables, soumis à des forces de compression sous la glace, mais très humides lors du dégel saisonnier.

A l'intérieur de chaque polygone, le développement de formes plus petites peut emboîter des nano-habitats pour la toundra. Il en est ainsi des médaillons en taches (*piatna-médaliony*), qui se forment quand, à l'automne, un *plyvoun*, c'est-à-dire un terrain mouvant, meuble, encore imbibé d'eau, se retrouve compressé par un encadrement déjà pris en glace et se déverse en surface en un

¹¹⁹ La géomorphologie française classique appelle « polygones de toundra » au sens strict les seules formes de grande taille (Derrau, 1974, p. 174). Cependant, pour une meilleure compréhension, nous ajoutons l'adjectif « grands », à l'instar d'A. Godard et M.-F. André (1999, p. 153).

¹²⁰ C'est la « structure en maillage polygonal » (*poligonalno-yatchéïstoïé stroénié*) des Russes.

¹²¹ S.G. Lioubouchkina *et al.* (2004) citent des *valiki* pouvant atteindre un mètre de haut. Dans la toundra taïmyrienne de la Plaine de Sibérie Septentrionale, N.G. Jadrinskaïa (1970) donne une gamme de 20 à 60 cm.

mini-volcan de boue. Il se forme alors un contraste entre la plaque de nouveau sol nu ainsi constitué et le reste, qui reste végétalisé. Il s'agit de la toundra tachetée (*piatnistaïa toundra*) au sens strict (Ljubuškina *et al.*, 2004). S'il n'était l'emboîtement à l'intérieur d'un grand polygone, la taille de la fragmentation végétale ne serait pas différente de celle des sols figurés.

Les petits polygones, ou sols figurés, forment un réseau premier, de maille décimétrique, dont la genèse est la cryoturbation dans du matériel le plus souvent hétérogène. Ce sont les *poligontchiki*, les *mногоougolniki*¹²² et les *kamennyé koltsa*¹²³. La plupart des plantes recherchent d'une part les parties les plus stables, d'autre part le *melkoziom*, la partie fine du matériel hétérométrique. A l'exception des cercles de pierres, les deux conditions sont réunies en périphérie des petits polygones, où se pressent les Mousses, les Pavots, les Saxifrages, tandis que le centre est nu ou lichénique. Un exemple de la Terre François-Joseph, étudié en détail par Véra Aleksandrova, a été diffusé en France par l'ouvrage sur *les milieux polaires* écrit par Alain Godard et Marie-Françoise André (1999, pp. 197-198), mais des paysages de toundras différenciées par des polygones décimétriques existent également plus au sud. Les auteurs français ont aussi popularisé à cette occasion le terme de nanocomplexes chéri par les Russes pour désigner l'échelle très fine de ces biocénoses.

Conclusion

A partir d'un mot finno-ougrien désignant les hauteurs dénudées émergeant au-dessus de la forêt de la péninsule de Kola, les Russes ont appelé toundra la formation végétale zonale, basse, sans arbre, qui borde les littoraux des mers arctiques de leur pays. La toundra forme le milieu d'aboutissement de leur avancée séculaire vers le nord. *Mkhi* et *lichainiki*, les mousses et les lichens, à croissance très lente, structurent l'écosystème toundrain et la primauté de celles-là sur ceux-ci est une originalité de la toundra russe par rapport à son homologue canadienne. Les autres plantes, herbacées ou ligneuses, sont plaquées au sol et l'ensemble compose un paysage bas, pratiquement sans strates distinctes, souvent discontinu, dont l'organisation géographique se fait sous forme d'une mosaïque. Le mélange des groupements végétaux, sans que l'un d'entre eux ne prenne vraiment le pas, ni dans l'étagement vertical, ni dans la disposition horizontale, est une caractéristique majeure de la toundra, que les Russes nomment polydominance.

Sur plus de trois millions de kilomètres carrés, la toundra est la formation végétale la plus pauvre de Russie. Sa biomasse moyenne est d'une dizaine de tonnes par hectare, dont plus des quatre cinquièmes sont constitués par les organes souterrains. Sa productivité de seulement une tonne par hectare par an environ, est très variable d'une année à l'autre et rend aléatoire une quelconque utilisation humaine. L'élevage traditionnel du renne, s'il respecte un long temps de retour sur les pâturages de la « mousse à renne » (*oléni mokh*), semble l'activité la plus adaptée. Dans l'écosystème naturel, le principal maillon entre les plantes de la toundra et les carnivores est cependant un herbivore de taille beaucoup plus réduite, le lemming, dont la variabilité des effectifs se répercute sur toute la chaîne alimentaire. La pauvreté de la toundra est aussi celle du nombre d'espèces, tant végétales qu'animales. Les mousses, lichens et champignons ne font illusion que parce que les autres groupes de végétaux, parmi lesquels les Cypéracées et les Ericacées sont les familles les plus importantes, ne comptent que quelques centaines d'espèces. Ce sont le plus souvent les mêmes que celles de la toundra américaine, encore que les études récentes aient montré que l'endémisme régional était plus développé qu'on ne le croyait avant guerre. Chez les animaux, les invertébrés aquatiques sont les plus nombreux. Les vertébrés comptent surtout un grand nombre d'oiseaux, d'autant plus dans la toundra insulaire des mers russes de l'Arctique.

Les traits caractéristiques de la toundra sont conditionnés par son appartenance au milieu polaire, mais sa pauvreté spécifique est accentuée par la jeunesse de cette formation à l'échelle des temps biogéographiques. D'ailleurs, la toundra de la Russie d'Europe et de la Sibérie occidentale, qui

¹²² *Mногоougolnik* est le vrai mot slave désignant un polygone. Les géographes russes le réservent aux figures de petite taille. Le nom *poligon*, évidemment pris au vocabulaire international, est dévolu aux grandes formes, si bien que le diminutif *poligontchik* est devenu proche de *mногоougolnik* dans le lexique géographique.

¹²³ Cercles de pierres.

a subi toutes les glaciations quaternaires, compte moins d'espèces que celle de Sibérie orientale, si sèche qu'elle fut en grande partie épargnée par le rabotage glaciaire. Aujourd'hui, la toundra russe est déterminée par un climat polaire, dont le principal problème est l'absence d'été, beaucoup plus contraignante que le froid de l'hiver. La brièveté de la saison végétative, ainsi que le caractère froid, sec et venté de celle-ci, ont conduit les rares espèces résistantes à développer de multiples adaptations. Les cryophytes sont le plus souvent des plantes vivaces et sempervirentes, qui peuvent reprendre l'assimilation chlorophyllienne dès l'arrivée des premières journées favorables. La multiplication végétative est prédominante, mais, quand il y a reproduction par graine, le cycle peut se fractionner en plusieurs années. Le nanisme et le plaquage au sol permettent de profiter de la chaleur d'une mince couche-limite en juillet et août et de bénéficier de la protection du tapis neigeux pendant le reste de l'année. La plupart des animaux fuient la toundra dès le mois de septembre. Ceux qui restent luttent contre le froid par diverses adaptations, dont la plus lucrative pour l'économie russe est la fourrure. Le renard polaire, que les Russes nomment *pessets*, est à cet égard le plus important.

Outre le climat, l'autre déterminisme de la toundra est celui du sol et de sa jeunesse. Au-dessus d'un sous-sol gelé en permanence en une *vetchnaïa merzlota*, le sol proprement dit distille une eau très froide, même en juillet. Beaucoup de plantes ne peuvent l'absorber pleinement et développent des adaptations à la sécheresse, alors même que l'eau ne manque pas. Cette théorie du xéromorphisme physiologique est fortement soutenue par les auteurs russes, mais reste controversée en occident. Quoi qu'il en soit, la toundra fait alterner des sols squelettiques sur les affleurements rocheux, des sols bruns arctiques, et, d'autant plus qu'on s'approche de la toundra boisée, des sols hydromorphes. L'importance des processus géomorphologiques périglaciaires modifie fréquemment la mosaïque pédologique de la toundra.

La toundra russe offre une zonation perturbée par le tracé de la ligne de côte, si bien que le ruban haut-arctique concerne presque uniquement les archipels. La toundra d'Europe ne possède quant à elle qu'une bande bas-arctique. Seule la Sibérie centrale offre une ample disposition latitudinale. Cette zonation est compliquée par un gradient de continentalité allant d'ouest en est, qui oppose aujourd'hui la toundra européenne, baignée par l'extrémité du courant mourman, à la toundra sibérienne. Sur le plan paléogéographique, la limite entre la toundra qui fut fortement englacée et le continent sec se place plus à l'est. Il résulte de ce double contraste une originalité de la toundra de Sibérie occidentale, la plus pauvre de toutes les formations végétales russes. L'altitude ajoute quelques compartimentages supplémentaires, surtout en Sibérie orientale et en Extrême-Orient. Quelques toponymes consacrés par l'occupation humaine, qui reflètent plus ou moins les différences biogéographiques et celles de pression anthropique, permettent de distinguer en Russie continentale une quinzaine de régions de toundra : la toundra mourmane, celle de Ter, de Kanin, de la Petite et de la Grande Terre, de Yamal, de Guydan, la toundra taïmyrienne, celle de Byrranga, de la Yana, de l'Indiguirka, de la Kolyma, d'Anadyr, des montagnes tchoukches. Il faut y ajouter plusieurs régions de toundra insulaire, à forte personnalité, en particulier celle de l'île de Vrangél, qui est considérée comme la plus riche formation moyen-arctique de la planète.

En tant que formation végétale se trouvant dans un milieu extrême, aux limites de la vie, la toundra russe se présente, à grande échelle cartographique, comme une mosaïque de micro-cénoses et même, comme disent les Russes, de nano-complexes. La taille de chaque unité a tendance à diminuer du sud au nord et de la plaine vers les reliefs. Marécages et tourbières, creux à neige, lieux très circonscrits enrichis en azote, modelés de polygones forment autant de micro-habitats particuliers, qui diversifient la toundra sur de petites distances.

Fragile, ne supportant qu'une occupation humaine très lâche, la toundra est un milieu très contraignant, qui n'offre en soi d'autre opportunité que l'élevage du renne et la chasse de quelques animaux à fourrure. Le peuple russe, qui avait fondé sa civilisation sur le bois, ne pouvait engager sa tradition dans un cadre de vie sans arbre ni possibilité agricole. Pourtant, assez récemment à l'échelle historique, la Russie a commencé d'occuper le milieu toundrain. Ce fut d'abord, à la fin de la période tsariste, pour ses possibilités portuaires, mais l'effort se concentra en un seul point, le fjord de Mourmansk, et tout près de la limite de l'arbre. Ce fut ensuite, pendant l'entre-deux-guerres, pour ses ressources du sous-sol, avec l'exploitation du charbon de Vorkouta dans la toundra de la Grande Terre.

C'est enfin, depuis quelques décennies, la conquête, toujours en cours, de la toundra de Sibérie occidentale, fondée sur les hydrocarbures. En Sibérie centrale et orientale, ainsi qu'en Extrême-Orient, la toundra russe reste pratiquement vierge, trouée de quelques points d'occupation isolés. Ce n'est qu'en deçà de la limite de l'arbre que l'occupation russe est plus ancienne, mais on a alors quitté le milieu polaire pour le large écotone de la toundra boisée, qui appartient déjà, dans la plupart des classifications russes, à la zone de la taïga.

Bibliographie sur la zone de la toundra russe :

- Abramova A.M., Savič-Ljubickaja L.I. et Smirnova Z.N., 1961, *Opredetel' listostebel' nyh mhov Arktiki SSSR*. Moskva, 715 p.
- Adžiev M., 1989, *Lena, Jana, Vitim i Olenëk*. Moskva, Detskaja literatura, 63 p. Pour une description imagée de la toundra yakoute.
- Aleksandrova V.D., 1958, « Some regularities in the distribution of the vegetation in the arctic tundra » *Problems of the North*. Ottawa, National Research Council, 1 : 189-204. Cité par Birot, 1968.
- Aleksandrova V.D., 1961, « Seasonal dynamics of arctic plant communities » *Problems of the North*. Ottawa, National Research Council, 4 : 57-74. Cité par Birot, 1968.
- Aleksandrova V.D., 1970, « Vegetation and primary productivity in the Soviet subarctic » in Fuller W.A. et Kevan P.G., Ed, *Productivity and conservation in northern circumpolar lands*. Morges, IUCN Publications, New series n°16, "Proceedings of a Conference, Edmonton, Alberta, 15 to 17 October 1969", 344 p. : 93-114.
- Aleksandrova V.D., 1971, « Principy zonal'nogo delenija rastitel'nosti Arktiki » *Botaničeskij žurnal*, 56(1) : 3-21.
- Aleksandrova V.D., 1977, *Geobotaničeskoe rajonirovanie Arktiki i Antarktiki*. Leningrad, Nauka, Komarovskie čtenia 29, 188 p. L'ouvrage de référence sur la toundra des deux hémisphères.
- Aleksandrova V.D., 1980, *The Arctic and Antarctic: their division into geobotanical areas*. Cambridge University Press, 264 p. Une traduction de l'ouvrage russe de 1977 par Doris Löve.
- Aleksandrova V.D., 1983, *Rastitel'nost' poljarnyh pustyn' SSSR*. Leningrad, Nauka, 142 p.
- Aleksandrova V.D., 1988, *Vegetation of the Soviet polar desert*. Cambridge University Press, 248 p. Une traduction de l'ouvrage russe par Doris Löve.
- Barnaud G. et Galewski T., 2008, « Des marais au pays du matin calme » *Zones Humides Infos* : 21-22. Une facette de la mondialisation, ou comment le bétonnage de la Corée du Sud fait disparaître les oiseaux de la toundra sibérienne.
- Barry R.G. et Van Wie C.C., 1974, « Topo- and microclimatology » in Ives J.D. et Barry R.G., Ed, *Arctic and alpine environments*. London, Methuen Young Books, 1 024 p. : 73-84.
- Belikovič A.V., Galanin A.V., Afonina O.M. et Makarova I.I., 2006, *Rastitel'nyj mir osobo ohranjaemyh territorij Čukotki*. Vladivostok, B.S.I. D.V.O. R.A.N., 260 p. A travers la présentation des aires protégées de Tchoukotka, les auteurs étudient de façon exhaustive la flore et la faune de la toundra.
- Camena d'Almeida P., 1932, « Presqu'île de Kola » et « La toundra » in *Etats de la Baltique, Russie*. Paris, A. Colin, tome V de la Géographie Universelle sous la direction de Vidal de la Blache P. & Gallois L., 355 p. : 110-112 et 113-115.
- Chernov Yu.I., 1985, *The living tundra*. Cambridge University Press, 228 p. Une traduction de l'ouvrage russe (Černov, 1980) par Doris Löve.
- Chernov Yu.I., 1995, « Diversity of the Arctic terrestrial fauna » *Ecological studies*, 113 : 80-95.
- Chernov Yu.I. et Matvejeva N.V., 1997, « Arctic ecosystems in Russia » in Wielgolaski F.E., Ed, *Polar and alpine tundra*. Amsterdam, Elsevier, series "Ecosystems of the world", tome 3, 930 p. : 361-507.
- Cinzerling Ju.D., 1935, *Materialy po rastitel'nosti Severo-vostoka Kol'skogo poluostrova*. Moskva-Leningrad, Izd. AN SSSR, 162 p.
- Côme D., 1992, *Les végétaux et le froid*. Paris, Hermann, 600 p.
- Coque R., 1977, « Le domaine périglaciaire » in *Géomorphologie*. Paris, A. Colin, coll. « U », 430 p. : 184-188.
- Czernyadjeva I.V., 1998, « Mosses of the vicinity of Yunto Lake (West Siberian Arctic) » *Arctoa*, 7 : 1-8.
- Černov Ju.I., 1978, *Struktura životnogo naselenija Subarktiki*. Moskva, Nauka, 167 p.
- Černov Ju.I., 1980, *Žizn tundry*. Moskva, Mysl', 236 p. Une présentation très géographique de la toundra par un entomologiste qui a élargi ses vues à l'ensemble du milieu naturel.
- Černov Ju.I., 1989, « Teplovyje uslovija i biota Arktiki » *Ekologija*, 2 : 49-57.
- Černov Ju.I. et Matveeva N.V., 1979, « Zakonomernosti zonal'nogo raspredelenija soobščestv na Tajmyre » in *Arktičeskie tundry i poljarnye pustyni Tajmyra*. Leningrad, Nauka : 166-200.
- Derruau M., 1974, « Le système d'érosion dit périglaciaire » in *Précis de géomorphologie*. Paris, Masson, 6^e éd., 463 p. : 162-183.
- Dryachenko A.P., Morozova L.M., Stepanova A.V. et Magomedova M.A., 1999, « Contributions of the moss flora of the Yamal Peninsula (Siberian Arctic) » *Arctoa*, 8 : 73-78.
- Fuller W.A. et Kevan P.G., Ed, 1970, *Productivity and conservation in northern circumpolar lands*. Morges, IUCN Publications, New series n°16, "Proceedings of a Conference, Edmonton, Alberta, 15 to 17 October 1969", 344 p.
- Godard A. et André M.-F., 1999, *Les milieux polaires*. Paris, A. Colin, coll. « U », 454 p.
- Gorodkov B.N., 1935, *Rastitel'nost' tundrovoj zony SSSR*. Moskva-Leningrad, izd. AN SSSR, 142 p. Le premier ouvrage de biogéographie russe entièrement consacré à la toundra.
- Gorodkov B.N., 1938, « Rastitel'nost' Arktiki i gornyh tundr SSSR » in *Rastitel'nost' SSSR*. Moskva-Leningrad, Izd. AN SSSR : 297-354.
- Gorodkov B.N., 1943, « Poljarnye pustyni o. Vrangelja » *Botaničeskij žurnal*, 28(4) : 127-143. Par le géographe physicien pionnier des études de la toundra insulaire russe.
- Hamelin L.-E., 1968, « Un indice circumpolaire » *Annales de Géographie*, 77(422) : 414-430.
- Hantimer I.S., 1974, *Sel'skhozjajsvennoe osvoenie tundry*. Leningrad, Nauka, 227 p. Un ouvrage de grand intérêt historique sur les tentatives de mise en valeur agricole de la toundra par les autorités soviétiques.
- Ives J.D. et Barry R.G., Ed, 1974, *Arctic and alpine environments*. London, Methuen Young Books, 1 024 p.
- Jakovlev B.A., 1961, *Klimat Murmansknoj oblasti*. Murmansk, Murmanskoe knižnoe izd., 180 p.
- Jónsdóttir I.S. et Callaghan T.V., 1988, « Interrelationships between different generations of interconnected tillers of *Carex bigelowii* » *Oikos*, 52 : 120-128. Pour un exemple détaillé de multiplication végétative d'une Laïche de la toundra.
- Jurcev B.A., 1970, « Značenie flory o. Vrangelja dlja rekonstrukcii landsaftov šel'fovych territorij » in *Severnij Ledovityj okean i ego poberež'ja v kajnozoje*. Leningrad, Nauka : 945-964.
- Jurcev B.A., 1973, « Botaniko-geografičeskaja zonal'nost' i florističeskoe rajonirovanie Čukotskoj tundry » *Botaničeskij žurnal*, 58(7) : 945-964.

- Jurcev B.A., 1974, *Problemy botaničeskogoj geografičeskoj Severo-Vostočnoj Azii*. Leningrad, Nauka, 159 p.
- Jurcev B.A. et Tolmačev A.I., 1978, « Florističeskoe ograničenie i razdelenie Arktiki » in *Arktičeskaja florističeskaja oblast'*. Leningrad, Nauka : 9-104.
- Kolb B. et Whishaw I., 2002, *Cerveau et comportement*. Louvain-la-Neuve, De Boeck, 2^e éd., 1 016 p. Pour une réflexion sur la nuit polaire et le comportement animal.
- Koroleva N.E., 1994, « Phytosociological survey of the tundra vegetation of the Kola Peninsula, Russia » *Journal of Vegetation Science*, 5 : 803-812.
- Koroleva N.E., 2006, « Zonal'naja tundra na Kol'skom poluostrove – real'nost' ili ošibka ? » *Vestnik MGTU*, 9(5) : 747-756.
- Koroleva N.E., 1999, « Obzor rastitel'nyh soobščestv Severnogo poberež'ja Belogo morja v ust'e reki Varzugi (Terskij bereg, Kol'skij poluostrov) » *Botaničeskij žurnal*, 84(10) : 87-94.
- Kostjaev V.Ja., 1990, « Intensivnost' fiksacii molekularnogo azota v vodoëmah i počvah Bol'shezemel'skoj tundry pri nizkoj temperature » *Mikrobiologija*, 59(2) : 343-348.
- Kotelina N.S., 1990, *Griby tajgi i tundry*. Syktyvkar, Komi Kniznoe Izdatel'stvo, 128 p. Une étude vivante et complète sur les champignons de la République de Komi et l'exposé clair des différences entre les champignons de la tundra boisée et ceux de la vraie tundra.
- Leroi-Gourhan A., 1936, *La civilisation du renne*. Paris, Gallimard, coll. « Géographie humaine », 178 p.
- Likhatchev A.Yu. et Belkina O.A., 1999, « Mosses of Lavna-Tundra mountains (Murmansk Province, Russia) » *Arctoa*, 8 : 5-16.
- Longton R.E., 2009, *Biology of polar Bryophytes and Lichens*. Cambridge University Press, 404 p.
- Löve D., 1970, « Subarctic and subalpine : where and what ? » *Arctic and Alpine Research*, 2(1) : 63-73. Une mise au point sur l'écotone de la tundra boisée en latitude et en longitude.
- Marchand P., 2008, « La Russie et l'Arctique. Enjeux stratégiques pour une grande puissance » *Le Courrier des Pays de l'Est*, 1066 : 6-19.
- Matveeva N.V., 1998, *Zonal'nost' v rastitel'nom pokrove Arktiki*. Sankt-Peterburg, Nauka, 220 p.
- Nilsson M.C., Högborg P., Zachrisson O. et Wang Fengyou, 1993, « Allelopathic effects by *Empetrum hermaphroditum* and nitrogen uptake by roots and mycorrhizae of *Pinus silvestris* » *Canadian Journal of Botany*, 71(4) : 620-628.
- Poiseev I.I., 1999, *Ustojčivoje razvitie Severa*. Novosibirsk, Nauka, 280 p.
- Polunin N., 1951, « The real Arctic : suggestion for its delimitation, subdivision and characterization » *Journal of Ecology*, 39 : 308-315.
- Ramade F., 2008, « Toundra » in *Dictionnaire encyclopédique des Sciences de la nature et de la biodiversité*. Paris, Dunod, 726 p. : 651.
- Rodriguez de la Fuente F., 1972, « Le grand nord » in *La Faune*. Tome 6 « L'Eurasie et l'Amérique du Nord » Paris, Grange Batelière, 300 p. : 145-195.
- Rousseau J., 1961, *La zonation latitudinale dans la péninsule Québec-Labrador*. Paris, Ecole Pratique des Hautes Etudes, Sorbonne, 64 p.
- Rutilevskij L.G., 1970, « Životnyj mir » in Sisko R.K., Red., 1970, *Tajmyro-severozemel'skaja oblast' (fiziko-geografičeskaja harakteristika)*. Leningrad, Gidrometeorologičeskoe izd., 375 p. : 301-333.
- Sisko R.K., Red., 1970, *Tajmyro-severozemel'skaja oblast' (fiziko-geografičeskaja harakteristika)*. Leningrad, Gidrometeorologičeskoe izd., 375 p. Une étude complète de tous les milieux géographiques physiques des toundras de Taïmyr et Byrranga.
- Simon L., 2007, « Toundra » in Veyret Y., Dir., *Dictionnaire de l'environnement*. Paris, A. Colin, 404 p. : 349-350.
- Shahgedanova M. et Kuznetsov M., 2002, « The Arctic Environments » in Shahgedanova M., Ed, *The physical geography of Northern Eurasia*. Oxford University Press, 571 p. : 191-215.
- Stepanova N.A., 1986, « Rol' mhov v tundrovyh ekosistemah » in *Biologičeskie problemy Severa*. Jakutsk, Ja.F. S.O. A.N. SSSR, Tezisy dokladov XI Vsesojuznogo simpoziuma, 2 : 56.
- Tanfil'ev G.I., 1911, *Predely lesov v poljarnoj Rossii po issledovanijam v tundre Timanskijh Samoedov*. Odessa, Tip. E.I. Fesenko, 287 p. Le fameux ouvrage qui présentait pour la première fois l'avancée de la toundra sur la taïga en s'appuyant sur la découverte de souches d'arbres dans la toundra de Timan.
- Tihomirov B.A., 1957, « Dinamičeskie javlenija v rastitel'nosti pjatnistyh tundr » *Botaničeskij Žurnal*, 42(11) : 1691-1717.
- Tolmačev A.I., Jurcev B.A., Red., 1964-1987, *Arktičeskaja flora SSSR*. Moskva, Leningrad, Akademija nauk SSSR, Botaničeskij Institut imena V.L. Komarova. Une somme de plus de 2000 pages sur la flore de la toundra russe en 10 volumes. Les derniers volumes sont publiés sous la seule direction de Jurcev. Voir aux auteurs de chaque volume. Voir à Tolmachev pour l'édition partielle en anglais.
- Tolmachev A.I., Packer J.G., Griffiths G.C.D., 1995, *Flora of the Russian Arctic*. Edmonton, University of Alberta Press, vol. 1 "Polypodiaceae – Gramineae", 330 p. Une traduction partielle, comme les deux volumes suivants, de l'œuvre russe en dix volumes.
- Tolmachev A.I., Packer J.G., Griffiths G.C.D., 1996, *Flora of the Russian Arctic*. Edmonton, University of Alberta Press, vol. 2 "Cyperaceae – Orchidaceae", 233 p.
- Tolmachev A.I., Yurtsev B.A., Packer J.G., 2000, *Flora of the Russian Arctic*. Leipzig, Gebrüder Borntraeger, vol. 3 "Salicaceae – Ranunculaceae", 472 p.
- Tonkonogov V.D., 2009, « Pričiny formirovanija tažnyh i tundrovyh počv s differencirovannym po soderžaniju oksidov Fe i Al profilem » *Počvovedenie*, 4 : 387-390.
- Tricart J. et Cailleux A., 1967, « La toundra » et « Végétation » in *Le modèle des régions périglaciaires*. Paris, Sedes, 512 p. : 160-161 et 262-263.
- Turskova T.A., 2002, *Planeta zemlja, poljarnye široty*. Moskva, Veče, 432 p.
- UICN, 2004, *Système naturel de la Réserve de l'île de Wrangel (Fédération de Russie)*. Candidature au patrimoine mondial, évaluation technique de l'UICN, ID n° 1023 Rev, 124 p.
- Webber P.J., 1974, « Tundra primary productivity » in Ives J.D. et Barry R.G., Ed, *Arctic and alpine environments*. London, Methuen Young Books, 1 024 p. : 445-473.
- Wielgolaski F.E., Ed, 1997, *Polar and alpine tundra*. Amsterdam, Elsevier, series "Ecosystems of the world", tome 3, 930 p. Voir Chernov pour le chapitre principal sur la toundra russe.
- Yurtsev B.A., 1994, « Floristic division of the Arctic » *Journal of Vegetation Science*, 5(6) : 765-777. Pour les écrits du même auteur en langue russe, voir Jurcev.
- Žadrinskaja N.G., 1970, « Počvy i rastitel'nost' » in Sisko R.K., Red., 1970, *Tajmyro-severozemel'skaja oblast' (fiziko-geografičeskaja harakteristika)*. Leningrad, Gidrometeorologičeskoe izd., 375 p. : 265-300. Pour une étude pédologique et floristique des toundras de Taïmyr et Byrranga, dont plusieurs tableaux exhaustifs de toutes les espèces de plantes vasculaires.
- Zlotin R.I., 1997, « Geography and organization of high-mountain ecosystems in the former USSR » in Wielgolaski F.E., Ed, *Polar and alpine tundra*. Amsterdam, Elsevier, series "Ecosystems of the world", tome 3, 930 p. : 133-160.
- Zolotareva B.N., Fominyh L.A., Holodov A.L., Širšova L.T., 2009, « Sostav gumusa raznovozrastnyh pogrebnnyh počv tundrovoj zony » *Počvovedenie*, 5 : 540-550.