

ETH

Eidgenössische Technische Hochschule Zürich
Swiss Federal Institute of Technology Zurich



Le rôle de la concurrence à l'étage subalpin supérieur: analyse dendrochronologique des mélèzes sur la surface d'essai du Stillberg (Davos)



Travail de diplôme réalisé par Grégory Amos

Référent: Harald Bugmann

Co-référent: Peter Bebi

Février 2007

Résumé

L'écologie forestière à l'étage subalpin supérieur est un domaine peu étudié, malgré l'importance des forêts de montagne pour la protection des biens et des personnes. La présente étude analyse la croissance en diamètre de mélèzes récoltés sur le site du Stillberg, proche de Davos, entre 2000 et 2230 mètres d'altitude. Le but de ce travail est de voir à quel point la concurrence et la facilitation jouent un rôle selon l'altitude. L'hypothèse de départ est que les arbres situés au fond de la surface se concurrencent, alors qu'au sommet, là où les conditions de croissance sont plus difficiles, un effet facilitatif existe.

Pour mener à bien ce travail, 60 arbres ont été coupés, 30 au fond et 30 au sommet de la surface d'essai. Pour chaque arbre, sept rondelles ont été découpées, et finalement une seule rondelle par arbre a été conservée pour l'analyse. Pour chaque rondelle, la largeur des cernes a été mesurée. Finalement, une analyse statistique de type ANOVA (analyse de variance) des données a permis d'obtenir des résultats selon les différences d'altitude, la position dans la parcelle et le nombre d'arbres concurrents.

La corrélation entre croissance en largeur et températures estivales (juin à septembre) pour les années 1980 à 2005 est significative pour tous les arbres, mais si on ne considère que les cinq dernières années (2001-2005), seuls les arbres du sommet de la surface présentent une corrélation positive. De plus, les étés particulièrement froids ou particulièrement chauds se reflètent dans la largeur des cernes. La sensibilité des arbres par rapport aux extrêmes climatiques est faible lors des 10 premières années de vie environ. Par la suite, les arbres réagissent beaucoup plus fortement.

La courbe de croissance en largeur est relativement parallèle entre les arbres du fond et du sommet jusqu'en 2001, même si évidemment la croissance est plus forte en basse altitude. A partir de cette date, la tendance s'inverse: année après année, les valeurs de croissance des arbres du sommet augmentent alors que ces valeurs diminuent chez les arbres du fond. Cette inversion s'explique par la concurrence qui sévit à basse altitude: les arbres ont besoin de toujours plus de ressources (éléments nutritifs, lumière), mais ces ressources ne sont disponibles qu'en quantité limitée. De plus, les arbres plus grands font désormais de l'ombre à leur voisins, ce qui ralentit aussi la croissance. Au sommet de la surface, la croissance positive semble être déterminée par des températures estivales favorables, en plus du développement normal des arbres, sans qu'un effet facilitatif ou compétitif puisse être mis en évidence.

Les arbres situés à l'extérieur de la parcelle poussent mieux que ceux du centre, et cette différence est fortement marquée en haute altitude. Une explication est sans doute le rôle que joue la concurrence à l'intérieur de la parcelle. A l'extérieur, au contraire, les mélèzes ont plus de place pour se développer puisqu'en général leurs voisins (pins de montagne

et/ou arrolles) ont disparu. Que la différence soit plus forte au sommet de la surface est sans doute dû à une concurrence encore plus forte à l'intérieur, puisque les arbres doivent se battre pour des ressources plus rares qu'en basse altitude (lessivage des éléments nutritifs) et sont également exposés à des conditions de croissance plus difficiles (courte période de végétation) qui justement font que les arbres ont davantage besoin des ressources. Les arbres situés à l'extérieur ont moins de concurrents et, partant, profitent d'un accès aux ressources privilégié. Enfin, les arbres qui ont eu très tôt (en 1987) une faible concurrence (au maximum 4 voisins vivants) poussent ensuite mieux que les arbres qui avaient une forte concurrence (5 à 8 voisins) à la même époque.

Ainsi, contrairement à l'hypothèse de départ, même si un effet facilitatif existe au sommet de la surface, il est moins important que l'effet compétitif, puisque ce sont les arbres ayant le moins de voisins vivants qui poussent le mieux. Cependant, même si la concurrence semble jouer un rôle à l'intérieur de la surface, la croissance n'en demeure pas moins positive, déterminée par le climat et par la croissance physiologique des arbres. Au fond de la surface, conformément aux attentes, l'effet de la concurrence a été clairement établi.

Si on ne trouve pas de phénomène de facilitation au sommet de la surface, cela est sans doute dû au choix des parcelles. En effet, il est très probable que les microsites où poussent les arbres sélectionnés soient particulièrement favorables à la survie, et par conséquent il est logique de ne point y trouver d'effet facilitatif, effet qui se produit lorsque les conditions de croissance sont difficiles au point de n'être améliorées que par les plantes elles-mêmes.

Table des matières

1 Introduction.....	1
1.1 Premières considérations.....	1
1.2 La facilitation écologique.....	2
1.2.1 Mécanismes.....	3
1.2.2 Conclusion.....	4
1.3 La limite de la forêt.....	5
1.4 Le mélèze.....	6
1.5 Présentation de la surface d'essai.....	7
1.5.1 Caractéristiques de la surface.....	8
1.5.2 Causes de défaillance les plus fréquentes et dégâts.....	9
2 Matériel et méthode.....	12
2.1 Données climatiques.....	12
2.2 Sélection des arbres et découpage des disques.....	12
2.3 Ponçage des rondelles et mesure des cernes.....	13
2.4 Analyse statistique.....	14
2.5 Analyse des courbes de croissance.....	14
2.6 Différence intérieur / extérieur.....	15
2.7 Concurrence.....	16
3 Résultats.....	17
3.1 Climat.....	17
3.2 Analyse des courbes de croissance.....	18
3.3 Différence intérieur / extérieur.....	20
3.4 Concurrence.....	22
4 Discussion.....	28
4.1 Climat.....	28
4.2 Position dans la surface.....	30
4.3 Différence intérieur / extérieur.....	34
4.4 Concurrence.....	39
5 Conclusion.....	45
5.1 Survol du travail.....	45
5.2 Critique de la méthode.....	46
5.3 Perspectives sylvicoles.....	47
6 Bibliographie.....	49
7 Remerciements.....	51
8 Annexes.....	52

1 Introduction

1.1 Premières considérations

Les arbres situés à la limite supérieure de la forêt ne reçoivent en général pas une attention particulière de la part des forestiers et des sylviculteurs. Les conditions de croissance pénibles engendrent des tiges qui, économiquement parlant, ne justifient pas un investissement. La qualité du bois, en effet, n'est pas comparable à celle de régions plus basses et plus facilement accessibles. Cependant, si la forêt de haute altitude n'a pas de fonction économique, elle en a certainement une protectrice. La forêt peut, si elle est assez dense dans la zone de rupture, empêcher le déclenchement spontané d'avalanches en stabilisant le manteau neigeux. Quand on sait que le coût de la construction d'un mètre linéaire de pare-avalanches est dix fois plus important que le coût de l'entretien d'un mètre carré de forêt, on se rend compte de l'avantage, économique cette fois, de la forêt de montagne.

Cependant, la forêt ne pousse pas au-dessus d'une certaine limite, et les pare-avalanches resteront toujours l'unique solution pour ces altitudes trop élevées. Ce qu'il est possible de faire, par contre, c'est d'essayer de faire croître la forêt au-dessus de sa limite actuelle, pour ainsi réduire l'usage de pare-avalanches. C'est dans cette optique que, en 1975, 90'000 arbres (mélèzes, pins de montagne et arolles) ont été plantés sur le Stillberg, dans la vallée de la Dischma, proche de Davos (Illustration 1).

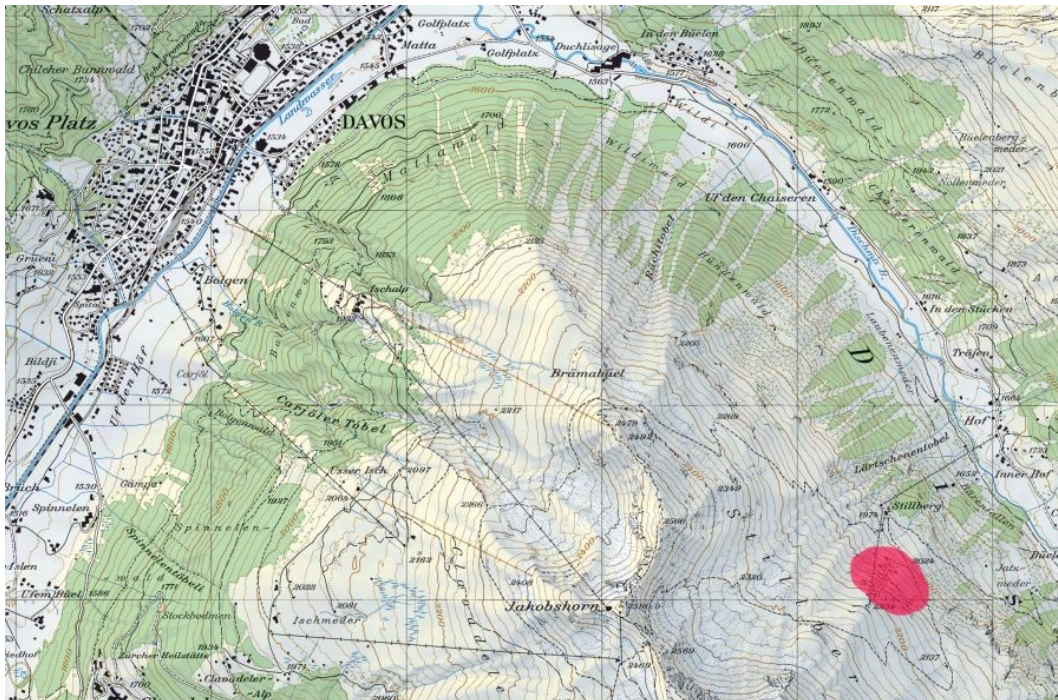


Illustration 1: Situation de la surface d'essai du Stillberg (zone rouge) dans la Dischmatal (extrait de la carte nationale No. 1197)

Malgré de nombreux exemples de l'influence des étapes de la vie sur la balance de la concurrence et de la facilitation, de nombreuses relations de facilitation ne sont pas étroitement liées aux étapes de la vie. Il semble qu'aucune expérience n'ait été réalisée pour examiner le changement dans la balance de la concurrence et de la facilitation au cours des différentes étapes de la vie des espèces en interaction. Le potentiel pour des interactions positives et négatives entre deux espèces changeant lorsqu'elles vieillissent suggère que la plupart des études sur ces interactions ont été trop courtes (Callaway et Walker 1997).

La croissance des arbres à l'étage subalpin supérieur est conditionnée par de nombreux facteurs, et il est souvent difficile de savoir lequel joue un rôle prédominant. Le climat, la concurrence, la facilitation, les microsites ou les affections fongiques sont autant de paramètres à prendre en compte lorsque l'on prétend vouloir expliquer le développement des ligneux, et ces paramètres, comme les arbres eux-mêmes, sont en constante interaction. Il est évidemment plus simple de n'analyser qu'un seul facteur, ou qu'une seule espèce, mais cela ne permet pas d'obtenir des résultats objectifs, parce que la simplification des processus complexes de haute montagne ne reflète pas assez bien la réalité.

Aussi cette étude a-t-elle tenté de résoudre la question de la croissance à l'étage subalpin supérieur en tenant compte d'un nombre important de facteurs, à savoir le climat, la concurrence, la facilitation et les microsites.

1.2 La facilitation écologique¹

La facilitation décrit une interaction entre espèces qui bénéficie au moins à l'une et ne cause de tort à aucune (Stachowicz 2001). On suppose que le passage de la concurrence à basse altitude à la facilitation à des altitudes élevées est basé sur des limitations physiologiques fondamentales. Comme conceptualisé par Grime (1979 in Stachowicz 2001) pour les changements dans l'intensité compétitive le long d'un gradient de stress, il semble que les facteurs abiotiques tels que la température, le vent et les perturbations du sol sont moins limitant pour la croissance de la plante à de basses altitudes, permettant aux plantes de pousser jusqu'au point où une croissance ou une reproduction plus importante est limitée par les ressources. A de hautes altitudes, la température, le vent et l'instabilité du sol peuvent plus limiter la croissance d'une plante que la disponibilité en ressources. L'amélioration de ce stress sévère par des voisins peut favoriser la croissance plus que la concurrence pour les ressources avec les mêmes voisins diminue la croissance (Callaway *et al.* 2002). Il y a deux catégories basiques d'interactions facilitatives:

1 Chapitre tiré de Wikipedia (2007) (en.wikipedia.org), en utilisant "ecological facilitation" comme mots-clés

- le mutualisme est une interaction entre espèces qui est bénéfique aux deux. Un exemple courant de mutualisme est la relation entre les plantes à fleurs et leurs pollinisateurs (Boucher et al 1982, Callaway 1995). La plante bénéficie pour sa reproduction de la dispersion du pollen entre les fleurs, alors que le pollinisateur reçoit une certaine forme de nourriture, que ce soit du nectar ou du pollen.
- le commensalisme est une interaction dans laquelle une espèce est bénéficiaire et l'autre n'est pas affectée. Les épiphytes (plantes poussant sur d'autres plantes, en principe des arbres) ont une relation commensale avec leur plante hôte parce que l'épiphyte est d'une certaine manière bénéficiaire (par exemple en échappant à la concurrence avec les plantes terrestres ou en ayant un meilleur accès à la lumière du soleil) alors que la plante hôte n'est apparemment pas affectée (Callaway 1995).

Une catégorisation stricte, cependant, n'est pas possible pour certaines interactions complexes entre espèces. Par exemple, la germination des graines et la survie des jeunes pousses dans des environnements difficiles sont souvent plus élevées sous ce qu'on appelle des plantes nourricières que sur un sol nu (Callaway 1995, Stachowicz 2001). Une plante nourricière possède une canopée développée sous laquelle les conditions pour la germination des graines et la survie des jeunes pousses sont moins difficiles grâce à l'ombrage, l'humidité du sol et l'apport d'éléments nutritifs plus importants. Ainsi, la relation entre les jeunes pousses et leurs plantes nourricières est commensale. Cependant, à mesure que les jeunes pousses croissent dans les plantes établies, elles ont tendance à concurrencer leurs anciens bienfaiteurs pour les ressources (Callaway 1995, Stachowicz 2001).

1.2.1 Mécanismes

Les effets bénéfiques des espèces les unes sur les autres sont réalisés de plusieurs manières, dont le refuge contre le stress physique, la prédation et la concurrence, une disponibilité améliorée des ressources et le transport.

Refuge contre le stress physique

La facilitation peut agir en réduisant les impacts négatifs d'un environnement stressant (Callaway 1995, Stachowicz 2001). Comme il a été décrit plus haut, les plantes nourricières facilitent la germination des graines et la survie des jeunes pousses en améliorant des conditions environnementales stressantes. En général, la facilitation a plus tendance à se produire dans des environnements physiquement stressant que dans des environnements physiquement favorables, où la concurrence semble être l'interaction la plus importante parmi les espèces (Callaway 1995, Stachowicz 2001). Cela peut également se produire dans un seul habitat contenant un gradient de stress faible à élevé.

Refuge contre la prédation

Un autre mécanisme de la facilitation est le risque réduit d'être mangé. Les plantes nourricières, par exemple, ne réduisent pas seulement le stress abiotique, mais peuvent aussi empêcher physiquement l'herbivorie des jeunes pousses croissant sous elles (Callaway 1995).

Refuge contre la concurrence

Un autre bénéfice potentiel de la facilitation est l'isolement des interactions compétitives. Comme pour l'exemple maintenant familier des plantes nourricières dans des environnements difficiles, les "bûches nourricières" dans une forêt sont des sites ayant un taux de germination des graines et de survie des jeunes pousses important parce que le substrat plus élevé des bûches libère les jeunes pousses de la concurrence avec les plantes et les mousses du sol forestier (Harmon et Franklin 1989).

Disponibilité des ressources accrue

La facilitation peut augmenter l'accès à des ressources limitatives telles que la lumière, l'eau et les éléments nutritifs pour les espèces en interaction. Par exemple, les épiphytes reçoivent souvent plus de lumière directe dans la canopée de leur plante hôte que ce qu'elles recevraient sur le sol (Callaway 1995). Cependant, les exemples les plus familiers d'accès amélioré aux ressources grâce à la facilitation sont les transferts mutualistes d'éléments nutritifs entre des organismes symbiotiques. Une symbiose est une association proche et prolongée entre des organismes, dont un exemple connu est l'interaction entre les racines des arbres et certains champignons, appelés mycorhizes.

Transport

Le transport par les animaux d'attributs nécessaires à la reproduction des plantes est normalement une association mutualiste. Les pollinisateurs peuvent augmenter le succès reproductif des plantes en réduisant la perte de pollen, en augmentant la dispersion du pollen, et en augmentant la probabilité de reproduction sexuelle à des densités de population faibles (Boucher *et al.* 1982). En contrepartie, le pollinisateur reçoit de la nourriture sous la forme de nectar ou de pollen (Boucher *et al.* 1982).

1.2.2 Conclusion

La facilitation est clairement un processus écologique significatif qui produit des effets au niveau de la communauté à travers des interactions entre les individus. En améliorant la dispersion, en augmentant l'accès aux ressources et en fournissant une protection contre le stress, la prédation et la concurrence, la facilitation a un impact sur la structure, la diversité et la dispersion de la communauté. L'incorporation de la facilitation dans des

théories aussi classiques que la sélection naturelle et la séparation des niches devrait être le but des écologistes aujourd'hui et dans le futur. Cela nécessitera une recherche plus approfondie des mécanismes de facilitation au niveau des individus, et des impacts de la facilitation au niveau des populations, communautés et écosystèmes. Une étude continue des interactions positives entre espèces servira à améliorer notre connaissance des processus écologiques et l'application des théories écologiques.

1.3 La limite de la forêt²

Si les arbres ne poussent pas au-dessus d'une certaine altitude, cela s'explique principalement par des températures trop basses pendant la période de végétation. Le réchauffement climatique actuel pourrait donc faire remonter la limite supérieure de la forêt. Du point de vue écologique et esthétique, on observe en montagne une démarcation très claire: la limite de la forêt ou des arbres. Par limite de la forêt, on entend la ligne qui délimite vers le haut une forêt compacte. La limite des arbres, elle, englobe tous les arbres isolés. Pourquoi ceux-ci disparaissent-ils à mesure que l'on monte? A première vue, on pourrait croire que les températures hivernales très basses ou les périodes de gel font plus de mal aux arbres qu'aux végétaux plus proches du sol. Ce n'est pas le cas: en effet, les arbres peuvent s'adapter à des températures inférieures à -60 °C en stockant du glucose et d'autres substances protectrices et en modifiant leurs cellules. Des mesures de la température à la limite des arbres, dans toutes les régions du monde, montrent que c'est surtout un climat trop froid pendant la période de végétation qui influence la limite des arbres. Les racines ont besoin d'une température de 5 à 7 °C pour permettre des processus métaboliques indispensables à la croissance. Si la période de végétation est trop courte ou trop froide, les arbres n'ont pas assez d'énergie à investir dans la constitution d'un tronc vertical. A leur limite supérieure, les arbres sont aussi leurs propres ennemis: leur ombre rafraîchit le terrain autour de leurs racines. Affaiblis, ils ont du mal à s'affirmer face à des espèces plus proches du sol. Les températures estivales influencent donc la limite de la forêt. Au niveau local, d'autres facteurs s'y ajoutent: les déplacements de la neige, le gel au début de l'été, le vent, certaines espèces de champignons, la sécheresse et la concurrence des herbacées. Dans un espace limité, ces facteurs peuvent avoir une influence déterminante. C'est ce qui explique que la limite de la forêt est rarement une ligne droite. Mais vues d'une certaine distance, ces variations passent inaperçues et on peut considérer la limite de la forêt comme une ligne qui résulte de la température.

Les conditions climatiques propices aux arbres pendant la période de végétation – et, par conséquent, la hauteur de la limite des arbres – varient en altitude selon le climat: dans les régions sub-polaires, on les trouve à quelques centaines de mètres et dans les massifs des tropiques, à plus de 4000 m – 4900 m au maximum. Dans les Alpes aussi, la limite des arbres varie d'une région à l'autre. C'est dans les vallées intérieures du Valais et de l'Engadine qu'elle est la plus élevée: à 2500 m. La cause en est l'importance du

2 Chapitre tiré de Hagedorn *et al.* (2006)

rayonnement et l'échange de température entre le sol et l'air environnant. Par contre, sur les sommets exposés des Préalpes, à partir de 1800 m, les arbres manquent en général de chaleur. Si leur croissance est liée à la température, on peut en déduire que la limite de la forêt devrait s'élever avec le réchauffement climatique. Cependant, la forêt est un système qui réagit lentement. Il faut plusieurs dizaines d'années pour qu'elle s'étende à un terrain qui était ouvert. La limite des forêts est donc toujours en retard sur le climat. Qui plus est, dans l'espace alpin, depuis des siècles, la limite de la forêt est fortement influencée par l'homme. L'exploitation agricole et forestière l'a souvent fait descendre bien en dessous de son altitude naturelle. A mesure que l'agriculture revient aux méthodes extensives, les forêts gagnent du terrain et leur limite se rapproche de leur hauteur naturelle. En ce qui concerne les fluctuations naturelles dans les Alpes, nous n'avons que peu d'indications – même si le bois qu'on trouve lors du recul des glaciers semble indiquer que cette limite était autrefois plus élevée qu'aujourd'hui.

1.4 Le mélèze³

Essence emblématique des Alpes de lumière, le mélèze n'est pas partout aussi naturel ou spontané qu'il n'y paraît. C'est une essence nomade, qui ne s'attarde sur les terrains qu'elle colonise que si elle trouve les conditions nécessaires à son maintien. Ce qui, tout bien considéré, est relativement rare.

Le mélèze occupe prioritairement les sites où les accidents naturels sont fréquents. Les ruissellements, le ravinement, les avalanches, les incendies, les glissements de terrain, toutes les calamités qui mettent le sol à nu sont pour lui de précieuses alliées, car ce rustique aime les terres vierges, les sols incultes délaissés par les autres essences. Le long des couloirs d'avalanches, il est le seul à résister au souffle destructeur qui accompagne la neige qui dévale la pente et déracine les conifères persistants. Sa couronne déplumée offre très peu de prise au vent, ce qui lui permet de rester debout.

Sur les moraines glaciaires récentes, stériles, tout juste parsemées de quelques plantes herbacées en touffes éparées, on peut très tôt voir arriver les mélèzes, accompagnés de quelques aulnes si le terrain est assez frais. Leur croissance est rapide, et les aiguilles qui s'accumulent année après année donnent naissance à un premier tapis d'humus, sur lequel se développent des mousses et des lichens puis des plantes de sous-bois, comme le mélampyre, le sorbier des oiseleurs ou le sureau à grappes. Les cailloux incultes de la moraine cèdent la place à un sol véritable, fertile, à la végétation variée.

C'est le moment qu'attendaient patiemment l'épicéa, les pins et d'autres opportunistes dans leur genre. Des arbres qui aiment à s'installer sur des terrains un tant soit peu préparés, propices à leur solide appétit. Des envahisseurs qui prennent la place des premiers occupants. Et le mélèze, que l'ombre de l'épicéa dérange, disparaît progressivement.

3 Chapitre tiré de Pontoppidan (2002)

Est-ce à dire que cet aventurier est perpétuellement voué à l'errance? Pas partout, heureusement. A la limite altitudinale de la forêt, là où la continentalité du climat est fortement marquée, exagérée par la proximité des glaciers, quand la période de végétation est très courte, les avalanches et les éboulis fréquents, il dispose de conditions qui lui permettent de se maintenir et de se régénérer naturellement. Ce que l'épicéa lui concède volontiers.

Les problèmes qui se posent aujourd'hui sont ceux de leur préservation et des moyens à leur donner pour se régénérer. Ce qui semble particulièrement délicat. Comment fixer une essence pionnière, au tempérament vagabond, sur les sols qu'elle avait contribué à préparer pour la venue d'autres espèces? Les forestiers modernes recommandent aujourd'hui l'ouverture de trouées en mosaïque dans les boisements, de surface restreinte et appliquées au relief pour ne pas altérer les paysages.

1.5 Présentation de la surface d'essai⁴

Les avalanches catastrophiques de l'hiver 1951/52 dans les Alpes ont conduit à la fondation d'un "programme de montagne" pour le "rétablissement de la limite de la forêt supérieure". Par le reboisement des flancs des montagnes, l'augmentation de la surface



Photo 1: Surface d'essai du Stillberg (photo de l'auteur)

de forêt protectrice est censée empêcher le départ d'avalanches même sur les parois raides et les déplacements par l'homme de la limite de la forêt vers le bas devraient être inversés dans les zones de départs d'avalanches.

Pour améliorer les connaissances sur les méthodes écologiques et économiques les plus indiquées pour le reboisement de la forêt dans les zones élevées, les premières questions ouvertes ont été formulées lors de pré-essais dans les années cinquante, au Stillberg, par l'Institut de Recherche sur la Neige et les Avalanches et l'Etablissement Fédéral pour la Recherche Forestière. On y a testé la plantation de différentes espèces avec différentes techniques, mais aussi des semilles et du fumage. La surface d'essai du Stillberg se situe sur le Stillbergalp, dans la zone de combat du versant gauche exposé vers le NE de la vallée Dischmatal, proche de Davos (Grisons) (photo 1 et illustration 1).

En 1975, l'essai principal a commencé. On a alors planté, dans la moitié de la surface d'essai clôturée (soit dans environ 10 ha), plus ou moins 90'000 arbres des espèces arolle, pin de montagne et mélèze selon un modèle régulier. On a aussi installé plus de 400 nivomètres et érigé, sur un tiers de la surface plantée, des pare-avalanches temporaires. Dès lors, en été, dans le cadre d'un monitoring annuel et intensif, l'état des arbres est déterminé (hauteur, survie, dégâts) ainsi que, en hiver, les hauteurs de neige et les avalanches. Une station de mesure climatique à l'intérieur de la surface d'essai fournit, chaque 10 minutes, toutes les données climatiques importantes du Stillberg et permet une reconstruction du climat continue depuis la plantation.

De nombreuses expériences sur les questions écologiques les plus diverses ont complété, durant les 30 dernières années, l'étude principale. Après que les résultats importants de l'essai principal aient été transposés et que le thème de la reforestation des forêts de montagne ait perdu de son actualité, depuis 1995 le monitoring intensif n'est réalisé que chaque 10 ans. Avec cela, une certaine continuité dans la série de données unique doit être possible avec des dépenses appropriées.

1.5.1 Caractéristiques de la surface

La surface d'essai se trouve entre 2000 et 2230 mètres d'altitude, sur un versant exposé au nord-est, d'une déclivité de 35-45 degrés. Le sous-sol est du paragneiss cristallin. Le climat se trouve à l'intersection entre celui des alpes intérieures et celui des alpes centrales/continentales. La température annuelle moyenne est de 1.6 °C. Les précipitations moyennes sont de 1050 mm (environ 1.5 m de neige). Les sols au Stillberg sont en général fortement podzoliques. Le relief est fortement structuré. Sous la zone plus plate du sommet, la surface se divise en crêtes, creux, faces est, faces nord et fond de pente. Conformément à la topographie variée, le microclimat à l'intérieur de la surface d'essai est très différent en hiver comme en été. En conséquence, les caractéristiques du sol et les formes de végétation sont localement très diverses.

Sols:

- Crêtes: peu profond, sec
- Creux: profond, actif
- Face nord: humus brut, inactif
- Face est: actif, éléments nutritifs disponibles

Microclimat:

- Crêtes: peu de neige, exposé au vent, profondément gelé
- Creux: beaucoup de neige, peu de vent, "chaud"
- Face nord: froid, à l'ombre, couvert longtemps par la neige
- Face est: chaud, beaucoup de neige, fonte des neiges précoce

Végétation

- Crêtes: Azalée des Alpes, lichens
- Creux: Linaigrettes, Adénostyles, Homogyne des Alpes, Gentiane ponctuée
- Face nord: Camarines, Myrtilles, lichens
- Face est: Raisins d'ours, Genévriers, Callunes, Airelles rouges

Menaces pour la reforestation:

- Crêtes: dessiccation due au gel, vent, abrutissement
- Creux: reptation de la neige, concurrence de la végétation
- Face nord: courte période de végétation, longue couverture de la neige, affections fongiques
- Face est: insectes, gels tardifs, reptation de la neige

Chances pour la reforestation:

- Crêtes: pas de reptation de la neige, peu de menaces d'affections fongiques
- Creux: presque pas de succès (couloir d'avalanches)
- Faces nord: peu de succès, froid
- Faces est: rayonnement, bonne croissance, couverture de la neige brève, période de végétation longue.

1.5.2 Causes de défaillance les plus fréquentes et dégâts**Dépérissement des pousses (*Gremmeniella abietina*)**

Gremmeniella abietina s'attaque avant tout aux arolles et pins de montagnes, rarement à l'épicéa et au mélèze. Ce champignon se développe pendant la période de végétation, en particulier dans des conditions climatiques humides et froides. Les arbres faibles situés sur des emplacements froids-humides et longtemps couverts par la neige sont attaqués

avec prédilection. L'attaque conduit la plupart du temps seulement après deux à quatre ans à la mort. Sur le Stillberg, *Gremmeniella abietina* était la cause de la mort d'environ 60% des arolles et de 47% des pins de montagne (photo 2).

La chute des neige de l'arolle (*Phacidium infestans*)

Ce champignon ne s'attaque presque qu'à l'arolle. L'agent pathogène se développe sur les aiguilles de l'arolle durant la période de couverture de la neige. Après la fonte des neiges, les aiguilles attaquées sont jaune-pâle, puis elles deviennent rouge-brun et vers le mois d'août gris-clair. Contrairement au champignon responsable du dépérissement des pousses, *Phacidium infestans* s'attaque aussi aux arolles en pleine forme (photo 2). Sur le Stillberg, ce champignon était le responsable principal de la mort d'environ 20% des arolles.



Photo 2: Arolle probablement atteint par Gremmeniella abietina et Phacidium infestans (photo de l'auteur)

Bris de tige

Les bris de tige se produisent toujours plus fréquemment avec l'augmentation de la taille du diamètre chez toutes les espèces. Le diamètre critique de la tige à partir duquel les arbres deviennent sensibles est de 7 cm chez le mélèze et de 6 cm chez l'arolle et le pin

de montagne. Les bris de tige se produisent surtout dans les couloirs d'avalanches ou sur leurs bords. Au fond de la surface, là où les arbres se concurrencent fortement, les bris de tige sont aussi provoqués en partie par le poids de la neige.

Concurrence de la végétation

La concurrence de la végétation par la Calamagrostide velue (*Callamagrostis villosae*) et l'Adénostyle à feuilles d'alliaire (*Adenostyles alliariae*) joue surtout un rôle important dans les premières années après la plantation comme cause de défaillance. Les petits mélèzes ont été principalement touchés, parce qu'ils recevaient trop peu de lumière à cause de la concurrence de la végétation.

Spoliation

La spoliation des bourgeons et des aiguilles est causé avant tout par le tétras lyre (*Tetrao tetrix*). Les jeunes arbres situés sur les crêtes sont particulièrement vulnérables, parce que le tétras lyre trouve là en hiver sa nourriture plus facilement grâce à la couche moins épaisse de neige. Le grignotage de l'écorce est souvent causé par des souris. Les arbres meurent rarement des suites du grignotage ou de l'abrouissement.

Insectes

Le puceron lanigère (*Adelges laricis*) attaque souvent en masse le mélèze dans les endroits plus chauds. Cette espèce utilise l'épicéa comme hôte principal et n'y cause, par la formation de gales, que des dégâts moyens. Sur les mélèzes, les pucerons provoquent un renflement des aiguilles en y pénétrant, suivi de leur dessèchement. Sur l'arolle, on trouve plusieurs espèces de pucerons. Sur le Stillberg, le puceron de l'arolle (*Pineus cembrae*) ainsi que le puceron du pin (*Cinara pini*) sont particulièrement fréquents.

Dégâts dûs aux conditions climatiques

Les dégâts climatiques dûs à la dessiccation hivernale ainsi qu'aux gels précoces et tardifs se trouvent à des degrés divers d'années en années. La dessiccation hivernale se produit souvent le long des zones élevées, exposées au soleil. Les gels tardifs concernent surtout le mélèze, lorsque des grands froids surviennent lors de l'éclosion des aiguilles. De tels évènements limitent la croissance en hauteur dans les zones élevées et favorisent l'embroussaillement.

2 Matériel et méthode

2.1 Données climatiques

Souvent nous faisons une corrélation trop facilement entre les cernes et certains indicateurs climatiques à partir d'une station météorologique éloignée. Il y a une différence claire entre le processus biologique de croissance et les enregistrements mécaniques des indices des cernes et des instruments météorologiques (Hustich 1980).

Dans le cas du Stillberg, les données climatiques proviennent d'une station météorologique placée sur le site d'essai, qui enregistre toutes les données utiles (température, vent, précipitation,...) chaque dix minutes. Cela permet de réaliser une corrélation fiable entre la croissance des arbres et le climat. Pour l'étude en question seules les températures estivales, entre les mois de juin et septembre, ont été prises en compte. C'est en effet durant cet intervalle que l'arbre croît, et donc qu'il subit ou non l'influence d'extrêmes climatiques.

2.2 Sélection des arbres et découpage des disques

Pour réaliser cette étude, les disques (ou rondelles⁵) ont été découpés dans 60 mélèzes provenant du Stillberg. 30 arbres ont été sélectionnés au sommet de la surface (entre 2205 et 2227 m) et les 30 autres proviennent du fond (entre 2079 et 2087 m). Les 60 arbres proviennent de dix parcelles, cinq au fond, cinq au sommet. Dans chaque parcelle, six arbres ont été coupés. Les parcelles contiennent 25 arbres, plantés sous la forme d'un carré de 5x5 arbres (Illustration 2).

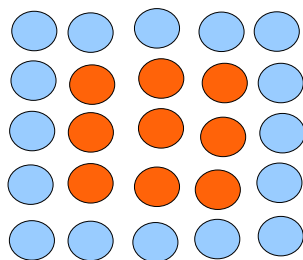


Illustration 2: Représentation schématique d'une parcelle, avec les arbres de l'extérieur en bleu et les arbres de l'intérieur en orange.

Dans le but de pouvoir comparer les différences de croissance selon la position de l'arbre dans la parcelle, un nombre égal d'échantillons a été choisi entre l'intérieur et l'extérieur d'une parcelle, soit trois et trois, et ce dans les cinq parcelles du fond et du sommet.

⁵ selon Kaennel et Schweingruber (1995)

Les parcelles ont été sélectionnées parmi celles dont le nombre d'arbres vivants recensés en 2005 était d'environ 20 (sur les 25 plantés). Cela permettait d'avoir suffisamment d'arbres à disposition. Cette sélection s'est effectuée au moyen des cartes GIS disponibles, avant même d'aller sur le terrain. Le programme GIS utilisé s'appelle "Arc-GIS 8". Enfin, les six arbres de chaque parcelle ont été choisis de manière aléatoire, d'abord trois au centre, puis trois à l'extérieur. Une fois cette sélection effectuée, les arbres ont été marqués sur le terrain (numéro de référence et direction de la pente), pris en photo et finalement découpés à la scie, le plus proche possible du sol.

La deuxième étape a consisté à scier les rondelles. Pour chaque arbre, lorsque sa taille le permettait, sept rondelles ont été découpées, et ce chaque 20 cm en partant de la base, qui est la première rondelle. La deuxième rondelle se situe donc à 20 cm de hauteur et ainsi de suite jusqu'à la septième rondelle, à une hauteur de 1.20 m.

Certains arbres du sommet de la surface présentaient une fourche. Dans ce cas les rondelles ont été découpées pour les deux parties de la fourche.

2.3 Ponçage des rondelles et mesure des cernes

Les rondelles ont été amenées à l'Insitut de Recherche sur la Forêt et le Paysage (WSL) à Birmensdorf pour être poncées et mesurées. Pour des questions de temps, seules les rondelles situées à 20 et 60 cm de hauteur ont été poncées et mesurées. Finalement, seule la rondelle située à 20 cm a été utilisée pour l'analyse. La machine à poncer utilisée est une "Höfer", et chaque rondelle a été poncée trois fois, avec un papier à poncer toujours plus fin (60, 220 et 400). Une fois poncée, deux lignes en forme de croix ont été marquées sur la rondelle pour permettre de réaliser quatre mesures. Les mesures ont été réalisées grâce à une table de mesure et au programme TsapWin, spécialement conçu pour mesurer les cernes des arbres. Pour chaque rondelle, quatre mesures ont été réalisées, dans le but de faire à la fin une moyenne et ainsi de pondérer les cernes manquants souvent présents sur la zone du disque située en amont.

Pour réaliser l'analyse, seuls le disque situé à 20 cm de hauteur a été utilisé. Le disque situé au niveau du sol n'a pas été pris en considération car il est soumis à de fortes contraintes physiques (croissance en sabre) qui peuvent avoir une influence trop importante sur la formation des cernes annuelles. Pour cette raison, le disque situé à 20 cm de hauteur correspond normalement à une zone de croissance verticale (bien que le bois de réaction soit toujours présent) et sa croissance s'effectue plus indépendamment des contraintes physiques. Pour la rondelle située à 20 cm, 59 échantillons ont été analysés. Certains arbres, tous situés au sommet de la surface, présentaient une fourche. Dans ce cas les disques ont été coupés et mesurés pour les deux embranchements, mais seuls les échantillons de l'embranchement présentant le plus gros diamètre à 20 cm de hauteur ont été analysés.

2.4 Analyse statistique

Étant donné que la majorité des analyses consistait en la comparaison de différents facteurs, l'analyse de variance (ANOVA) a été le plus souvent utilisée. Dans les représentations graphiques, la valeur de l'erreur standard (ES) a été fixée à 1.

La première étape, avant de débiter l'analyse, a consisté en la création d'un histogramme présentant la fréquence de répartition des classes de croissance. En regardant ces données, on constate qu'elles ne sont pas réparties normalement, ce qui peut poser un problème lors de l'utilisation d'outils statistiques tels que l'analyse de variance. Il serait évidemment possible de réaliser des tests non-paramétriques, mais alors la significativité ne serait pas aussi élevée. Il est alors préférable, lorsque cela est possible, de transformer les données pour obtenir une répartition normale et ainsi pouvoir utiliser un test paramétrique. Cela a été réalisé en transformant les valeurs de croissance en valeurs logarithmiques. La répartition qui en résulte est à présent normale et on peut utiliser des tests paramétriques.

Le tableau utilisé pour l'analyse contient, par arbre et par année, les données suivantes: position sur la surface (fond ou sommet), position à l'intérieur d'une parcelle (intérieur ou extérieur), croissance en 1/100 de millimètres à 20 cm, valeur logarithmique pour la croissance à 20 cm, nombre de voisins vivants par arbre en 1987, 1995 et 2005, et enfin indice de concurrence (fort ou faible pour ces trois années). Cela donne un total de données pour les rondelles situées à 20 cm de $N = 1372$.

Toutes les analyses ont été réalisées avec le programme "SPSS 13.0 for Windows".

2.5 Analyse des courbes de croissance

Pour réaliser les courbes de croissance, la moyenne de toutes les courbes individuelles a été utilisée. Les courbes ne varient que très légèrement entre les arbres situés à l'extérieur et ceux situés à l'intérieur d'une parcelle.

On peut se demander s'il n'est pas plus indiqué d'analyser le sommet et le fond de la surface séparément. Cela est certes possible, mais n'a pas été réalisé pour deux raisons. Premièrement, le taux de significativité n'est pas plus élevé lorsque l'on analyse les données séparément. Il n'y a que les années significatives (années dont la différence entre le fond et le sommet est significative) qui changent. Deuxièmement, étant donné que la quantité totale de données analysée est moindre, le degré de liberté sera inférieur (environ 700 contre 1368 pour les données prises ensemble), avec pour conséquence une diminution de la précision de l'analyse.

Pour pouvoir réaliser le graphique qui montre les différences de croissance par rapport à la moyenne ainsi que la tendance entre 1980 et 2005, il a fallu créer un tableau à part, ne contenant que les années et les différences par rapport à la moyenne pour les arbres du fond et du sommet.

Les valeurs de la croissance en diamètre des arbres par rapport à leur position est visible dans le tableau 1.

Tableau 1: Valeurs moyennes de croissance en 1/100 mm par année et selon la position de l'arbre

Année	Fond	Sommet	fond/intérieur	fond/extérieur	sommet/intérieur	sommet/extérieur
1977	28	22	28	pas de donnée	22	pas de donnée
1978	39	31	37	41	31	pas de donnée
1979	37	72	41	34	72	pas de donnée
1980	37	54	35	39	66	32
1981	43	53	42	44	68	39
1982	71	70	73	69	103	48
1983	75	63	83	68	63	63
1984	76	58	87	66	61	55
1985	77	55	96	61	48	59
1986	84	60	101	69	55	64
1987	77	53	81	74	44	60
1988	102	68	103	102	57	77
1989	84	68	87	81	63	73
1990	87	64	90	85	57	71
1991	73	59	77	70	50	68
1992	90	76	91	90	69	81
1993	101	71	97	105	60	81
1994	145	97	152	139	81	111
1995	139	84	138	141	81	87
1996	85	34	78	90	28	40
1997	92	27	88	96	18	35
1998	123	46	120	126	39	53
1999	118	48	103	131	38	58
2000	128	44	111	144	33	55
2001	162	61	140	183	52	68
2002	116	60	99	132	45	74
2003	109	82	95	122	73	89
2004	93	71	84	102	62	79
2005	77	78	67	86	75	80

2.6 Différence intérieur / extérieur

Une autre analyse consiste en la comparaison entre la croissance des arbres situés à l'intérieur de la parcelle et ceux situés à l'extérieur. Cette analyse a été réalisée de la même manière que celle pour les courbes de croissance.

2.7 Concurrence

Trois groupes ont été réalisés, qui contiennent les données concernant la concurrence à trois moments précis: en 1987, 1995 et 2005. A chacune de ces dates, l'indice de concurrence "fort" ou "faible" pour chaque arbre a été déterminé. Un indice de concurrence "fort" correspond à un arbre qui, lors d'une des trois années prises en compte, avait entre cinq et huit voisins vivants. Un indice de concurrence "faible" correspond à nombre de voisins vivants compris entre zéro et quatre. Ces informations proviennent du programme GIS (Arc-GIS 8), qui contient toutes les informations relevées durant 30 ans, et cela pour chaque arbre.

Pour des raisons de disponibilité des données, l'indice "fort" comprend 4 classes (5 à 8 voisins) alors que l'indice "faible" comprend 5 classes (0 à 4 voisins). Malgré tout, la quantité de données disponible pour l'indice "faible" est légèrement inférieure à celle de l'indice "fort".

L'analyse statistique a été conduite de plusieurs manières, en faisant notamment la différenciation

- entre les arbres situés au sommet de la surface et ceux situés au fond
- entre les arbres situés au centre de la parcelle et ceux situés à l'extérieur
- entre tous les paramètres pris simultanément

3 Résultats

Sauf indication contraire, les résultats sont basés sur l'analyse statistique de tous les arbres pris entre 1977 et 2005. Tous les détails concernant les résultats de l'analyse statistique sont disponibles dans l'annexe.

3.1 Climat

La corrélation entre les températures estivales (juin à septembre) et la croissance en diamètre pour les années 1980 à 2005 est représentée à l'illustration 3. L'analyse statistique nous indique que la régression linéaire entre la croissance des arbres du sommet et la température estivale est significative ($p = 0.034$), et marginalement significative en ce qui concerne les arbres du fond ($p = 0.058$).

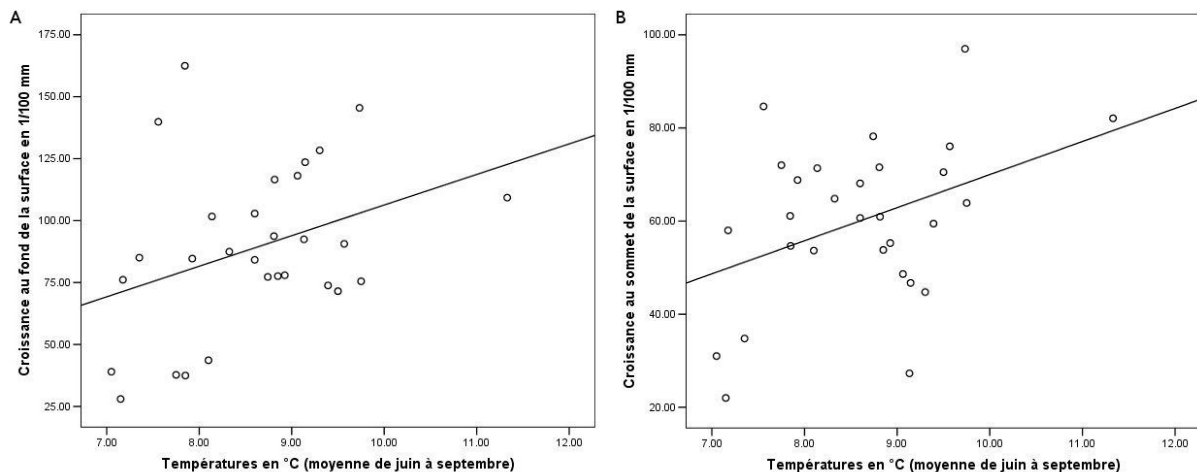


Illustration 3: Corrélation entre les températures et la croissance en diamètre des années 1980-2005 pour A) les arbres du fond de la surface (R^2 linéaire = 0.127) et B) les arbres du sommet (R^2 linéaire = 0.156)

L'illustration 4 indique la même corrélation, mais cette fois en ne tenant compte que des années 2001 à 2005. Cette fois, l'analyse statistique montre que la régression linéaire n'est pas significative, que ce soit pour les arbres du sommet ($p = 0.156$) comme pour ceux du fond ($p = 0.605$). Il faut cependant être prudent lors de l'interprétation de ces valeurs, puisque le nombre de données utilisées pour l'analyse (5) est faible.

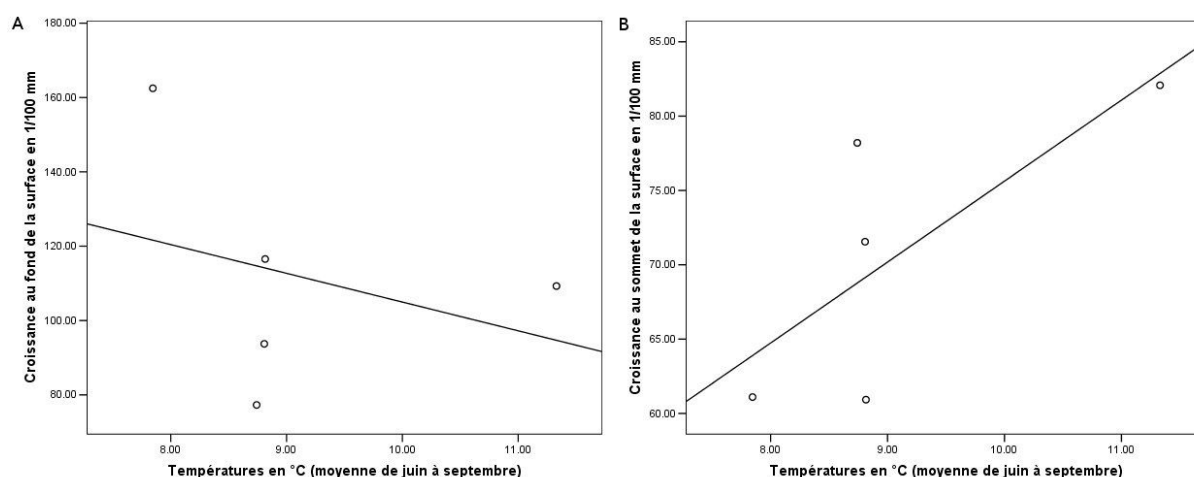


Illustration 4: Corrélation entre les températures et la croissance en diamètre des années 2001-2005 pour A) les arbres du fond de la surface (R^2 linéaire = 0.099) et B) les arbres du sommet (R^2 linéaire = 0.542)

3.2 Analyse des courbes de croissance

L'illustration 5 représente la croissance des arbres situés au fond et au sommet de la surface. L'impression générale, à savoir que la différence quantitative entre les deux courbes semble importante, est confirmée par l'analyse de variance qui indique une différence significative ($p = 0.000$). Les données concernant les premières années, jusqu'en 1980, sont à prendre avec précaution car le nombre d'échantillons disponibles est inférieur à 10 (pour l'année 1979: huit arbres au fond, un seul au sommet)⁶.

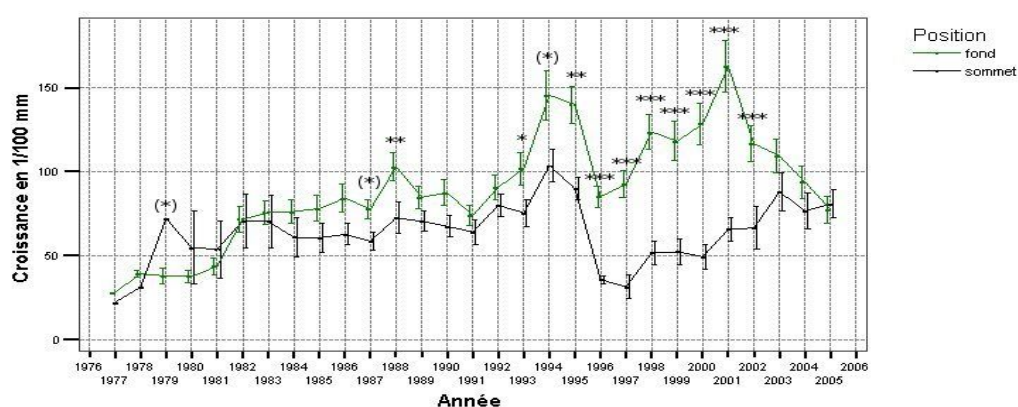


Illustration 5 : Croissance moyenne des arbres du fond et du sommet de la surface entre 1977 et 2005. Les symboles et barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES ((*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$)

⁶ Théoriquement, une comparaison est possible à partir de deux échantillons, mais étant donné que dans ce cas les données allant de 1977 à 1979 ne concernent que les arbres à la croissance la plus vigoureuse, on évitera de donner trop d'importance aux valeurs disponibles.

Si la différence concernant les deux courbes dans leur ensemble est significative, il convient de réaliser une analyse plus détaillée pour pouvoir dire précisément lors de quelles années les différences sont significatives. Une analyse de variance réalisée année après année indique qu'il s'agit des années 1987 et 1988, et des années 1993 à 2002 (ill. 5).

Comme on peut le voir, les arbres du fond poussent, en général, mieux que les arbres du sommet. Au fond, la croissance moyenne entre les années 1980 à 2005 est de 0.89 mm, alors qu'au sommet cette même croissance moyenne est de 0.67 mm.

On constate également un certain parallélisme entre les deux courbes, du moins jusqu'en 2001. Ensuite, entre 2002 et 2005, la courbe de croissance des arbres du fond est négative alors que celle des arbres du sommet est positive. Cette tendance est encore plus claire lorsque l'on compare les différences par rapport à la moyenne des deux courbes, et que l'on dessine une fonction de tendance quadratique (illustration 6).

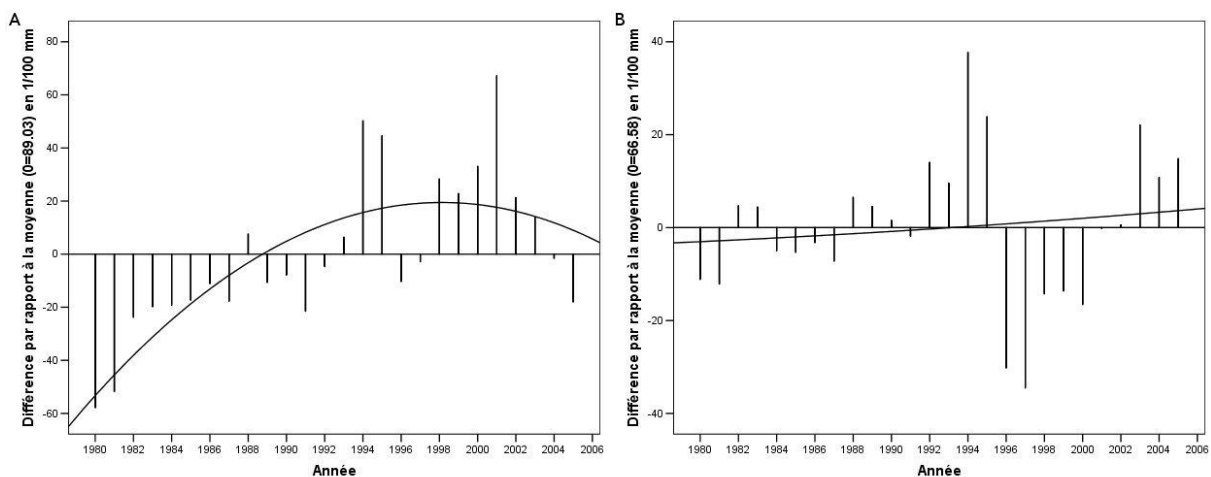


Illustration 6: Croissance par rapport à la moyenne et tendance quadratique pour A) les arbres du fond de la surface (R^2 quadratique = 0.576) et B) les arbres du sommet de la surface (R^2 quadratique = 0.017)

Pour réaliser ces deux illustrations, les données concernant les années 1977 à 1979 n'ont pas été prises en compte, car elles influencent trop négativement les résultats, surtout pour les valeurs concernant les arbres du sommet, où un seul échantillon est disponible jusqu'en 1979.

La tendance de croissance des arbres du fond est exponentielle négative alors que les arbres du sommet présentent une croissance exponentielle légèrement positive.

3.3 Différence intérieur / extérieur

L'analyse de variance nous permet en premier lieu d'affirmer que les différences entre les deux courbes sont significatives. En observant les courbes de croissance (Illustration 7), on s'aperçoit que leur développement est relativement parallèle. Jusqu'en 1986, les arbres situés à l'intérieur présentaient une meilleure croissance, mais dès 1987 et jusqu'en 2005, ce sont les arbres situés à l'extérieur qui ont mieux poussé. La différence est cependant moins marquée que celle concernant les arbres du sommet et du fond de la surface. Pour ce qui est de la position dans la parcelle, les arbres situés à l'intérieur ont une croissance moyenne entre 1980 et 2005 de 0.73 mm, alors que pour la même période cette valeur passe à 0.82 mm pour les arbres situés à l'extérieur.

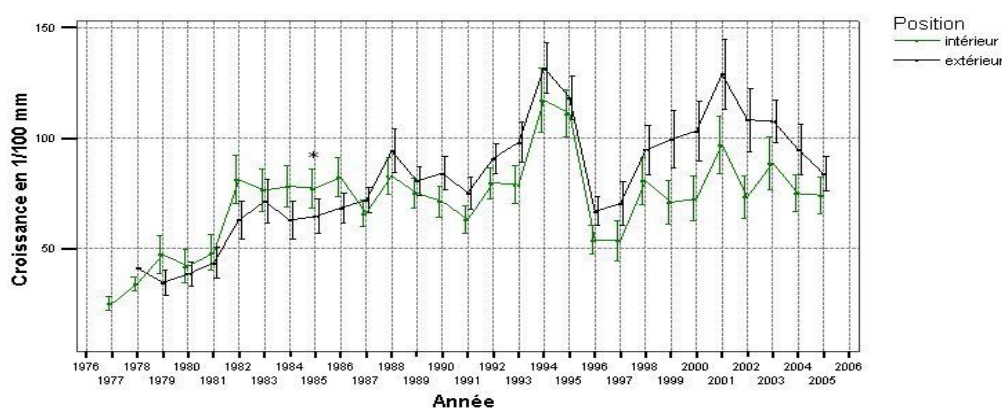


Illustration 7: Croissance moyenne des arbres à l'intérieur et à l'extérieur des parcelles entre 1977 et 2005. Les symboles et barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES (* $p < 0.05$)

Il est à présent possible de combiner les facteurs "fond", "sommet", "intérieur" et "extérieur" pour déterminer plus exactement encore les zones de croissance favorable. Une analyse de variance combinant les quatre facteurs nous montrent que toutes les différences sont significatives, que ce soit entre le fond et le sommet, entre l'intérieur et l'extérieur, mais aussi l'interaction fond/sommet avec intérieur/extérieur. Que l'interaction soit significative veut dire que s'il y a ou non une différence entre l'intérieur et l'extérieur dépend du facteur fond/sommet. Ainsi, dans ce cas, la différence entre l'intérieur et l'extérieur dépend bel et bien de la position de l'arbre dans la surface, ainsi que le montrent les illustrations 8 et 9.

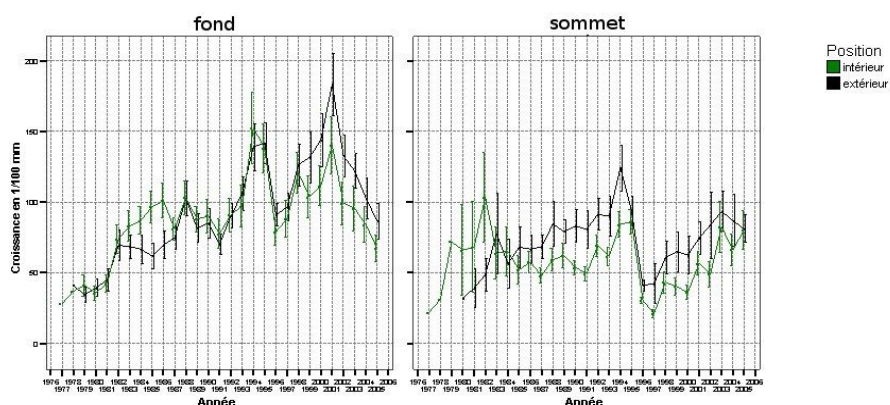


Illustration 8: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la surface et dans la parcelle entre 1977 et 2005. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

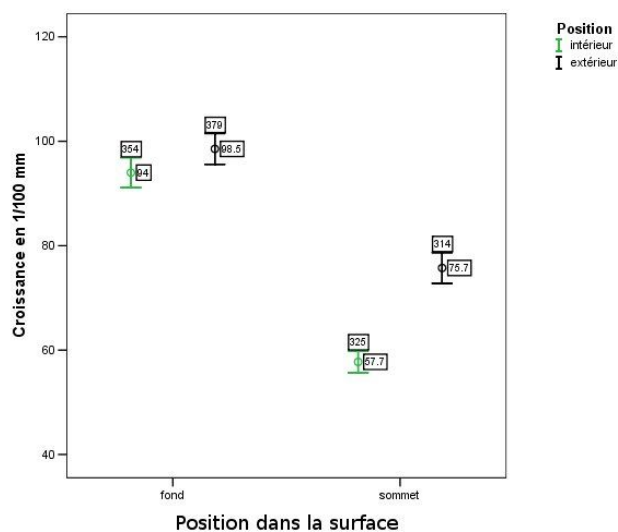


Illustration 9: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la surface et dans la parcelle. Les chiffres à droite des barres d'erreur indiquent la valeur, les chiffres au-dessus indiquent le nombre de données analysées. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

Dans les deux cas, on peut affirmer que les arbres situés à l'extérieur poussent mieux. Cependant, au fond de la surface, la différence n'est que peu marquée entre les arbres situés à l'intérieur et ceux situés à l'extérieur, alors qu'elle l'est fortement au sommet de la surface.

3.4 Concurrence

La dernière analyse concerne la croissance des arbres sous l'effet d'une forte ou faible concurrence, exprimée en quantité de voisins vivants. Entre 0 et 4 voisins vivants, la concurrence est considérée comme faible, entre 5 et 8 voisins vivants, elle devient forte.

Indépendamment de la hauteur ou de la position, les arbres dont la concurrence était faible en 1987 montrent une meilleure croissance jusqu'en 2005 que les arbres dont la concurrence était forte. Une analyse de variance nous permet en outre d'affirmer que la différence entre les deux courbes est significative, ce qui n'est pas le cas des années 1995 et 2005. Lorsque l'on prend en compte le facteur concernant la position de l'arbre dans la surface, on s'aperçoit que la différence est fortement marquée. Pour les trois années prises en compte, les résultats sont relativement semblables (ill. 10).

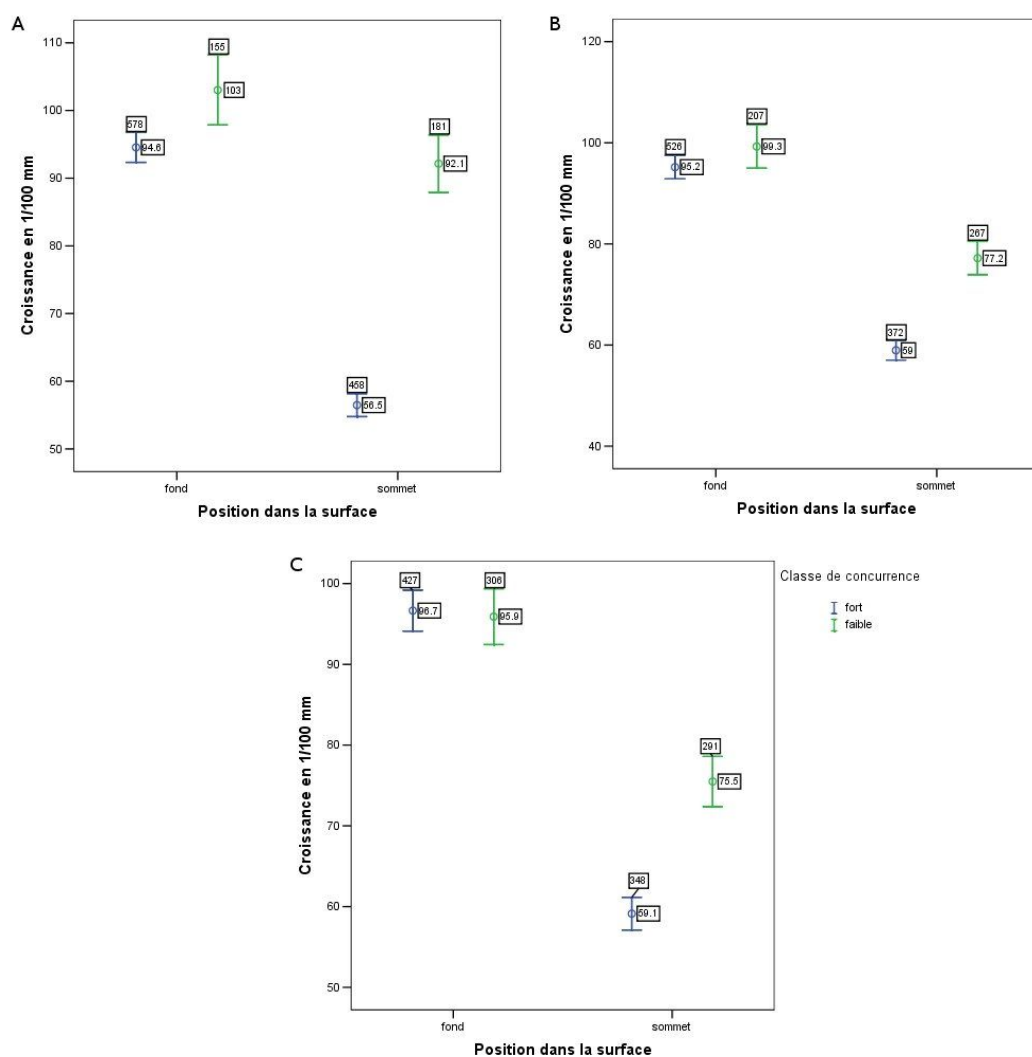


Illustration 10: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la surface et selon la classe de concurrence en A) 1987, B) 1995 et C) 2005. Les chiffres à droite des barres d'erreur indiquent la valeur, les chiffres au-dessus indiquent le nombre de données analysées. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

L'analyse de variance fait ressortir des différences significatives que ce soit entre le sommet et le fond, mais aussi entre la concurrence forte et faible, de même que pour l'interaction de ces quatre variables. Ainsi la différence significative de concurrence dépend de la position de l'arbre dans la surface. Comme on peut le voir avec l'illustration 10, les arbres situés au sommet de la surface poussent beaucoup mieux si la concurrence est faible, alors que la différence n'est pas très marquée pour les arbres situés au fond de la surface.

On peut aussi se demander si la position à l'intérieur d'une parcelle est affectée ou non par les effets de la concurrence. L'illustration 11 nous montre quelle est la croissance moyenne des arbres selon leur position dans la parcelle et leur degré de concurrence. L'analyse de variance, une fois encore, ne donne que des différences significatives à la fois entre les arbres situés à l'intérieur et ceux situés à l'extérieur d'une parcelle, entre la concurrence forte et faible, et finalement pour l'interaction de ces quatre variables. La différence significative entre les deux classes de concurrence dépend de la position de l'arbre dans la parcelle. En observant l'illustration 11, on constate une légère différence entre les années. On voit tout d'abord que les arbres situés à l'extérieur poussent mieux. En ce qui concerne les arbres situés à l'intérieur, la croissance est bien meilleure lorsque la concurrence est forte. Pour les arbres situés à l'extérieur, la situation est un peu différente: les arbres qui, en 1987, avaient une faible concurrence poussent mieux que ceux à forte concurrence. Pour ce qui est des années 1995 et 2005, la différence est infime. Il est enfin possible de combiner à la fois les facteurs de position dans la surface et dans la parcelle avec le degré de concurrence, ce qui donne la courbe de croissance de l'illustration 12 (il n'y a qu'un seul arbre ayant une faible concurrence au fond à l'intérieur, et aucun à faible concurrence au sommet à l'intérieur, raison pour laquelle dans le premier cas la courbe ne contient pas de barres d'erreurs, et dans le deuxième il n'y a tout simplement pas de courbe).

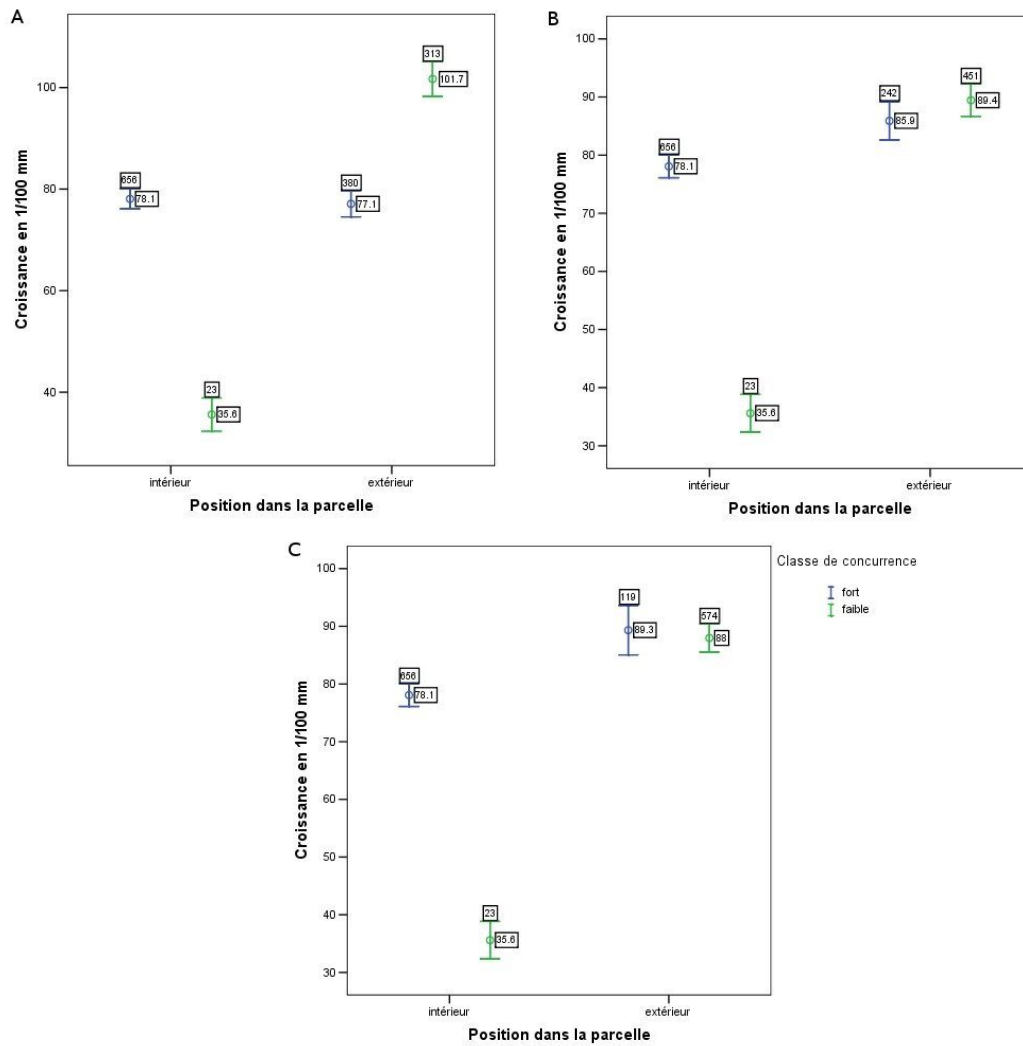


Illustration 11: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la parcelle et selon la classe de concurrence en A) 1987, B) 1995 et C) 2005. Les chiffres à droite des barres d'erreur indiquent la valeur, les chiffres au-dessus indiquent le nombre de données analysées. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

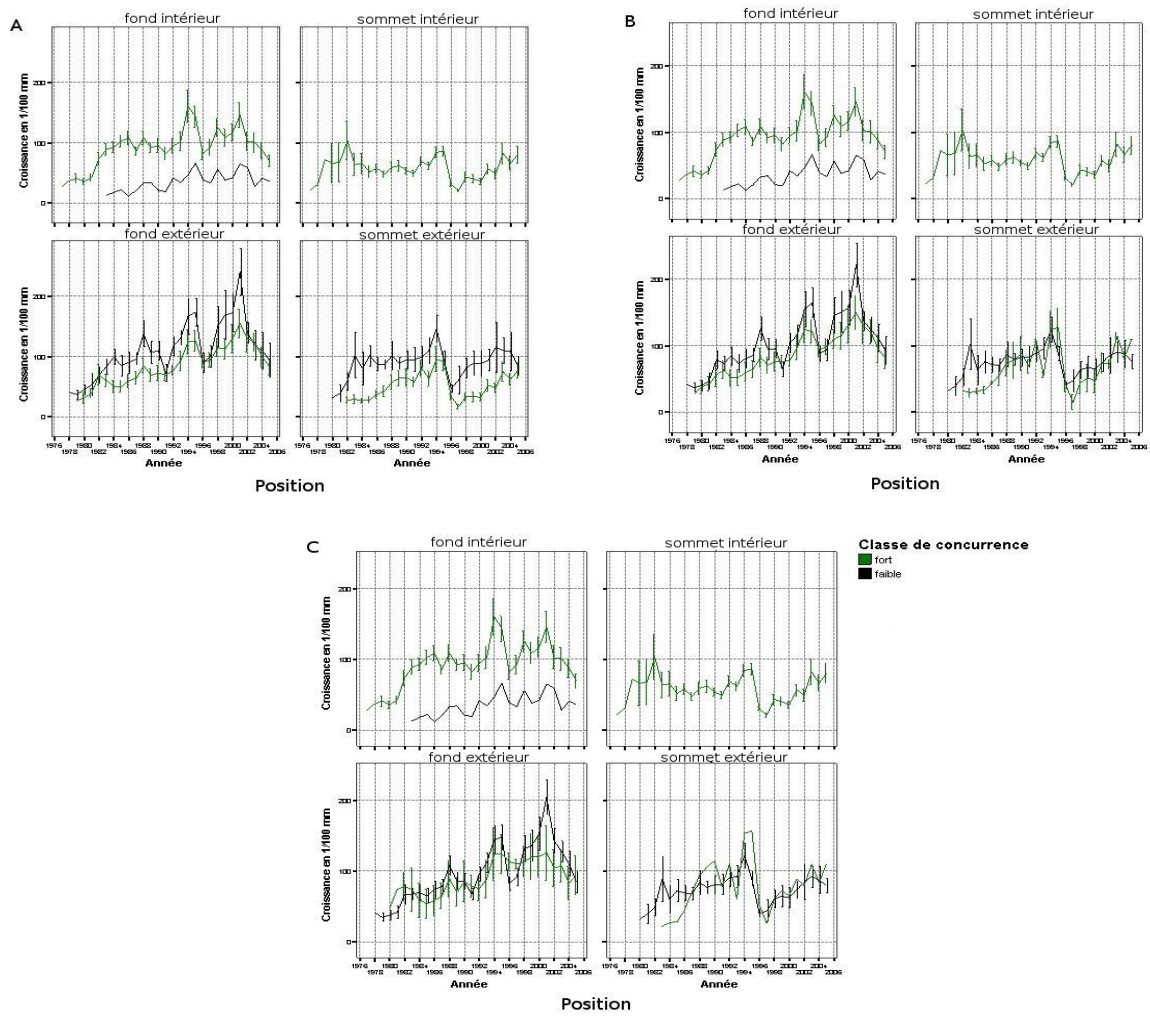


Illustration 12: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la surface et dans la parcelle entre 1977 et 2005, et selon la classe de concurrence en A) 1987, B) 1995 et C) 2005. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

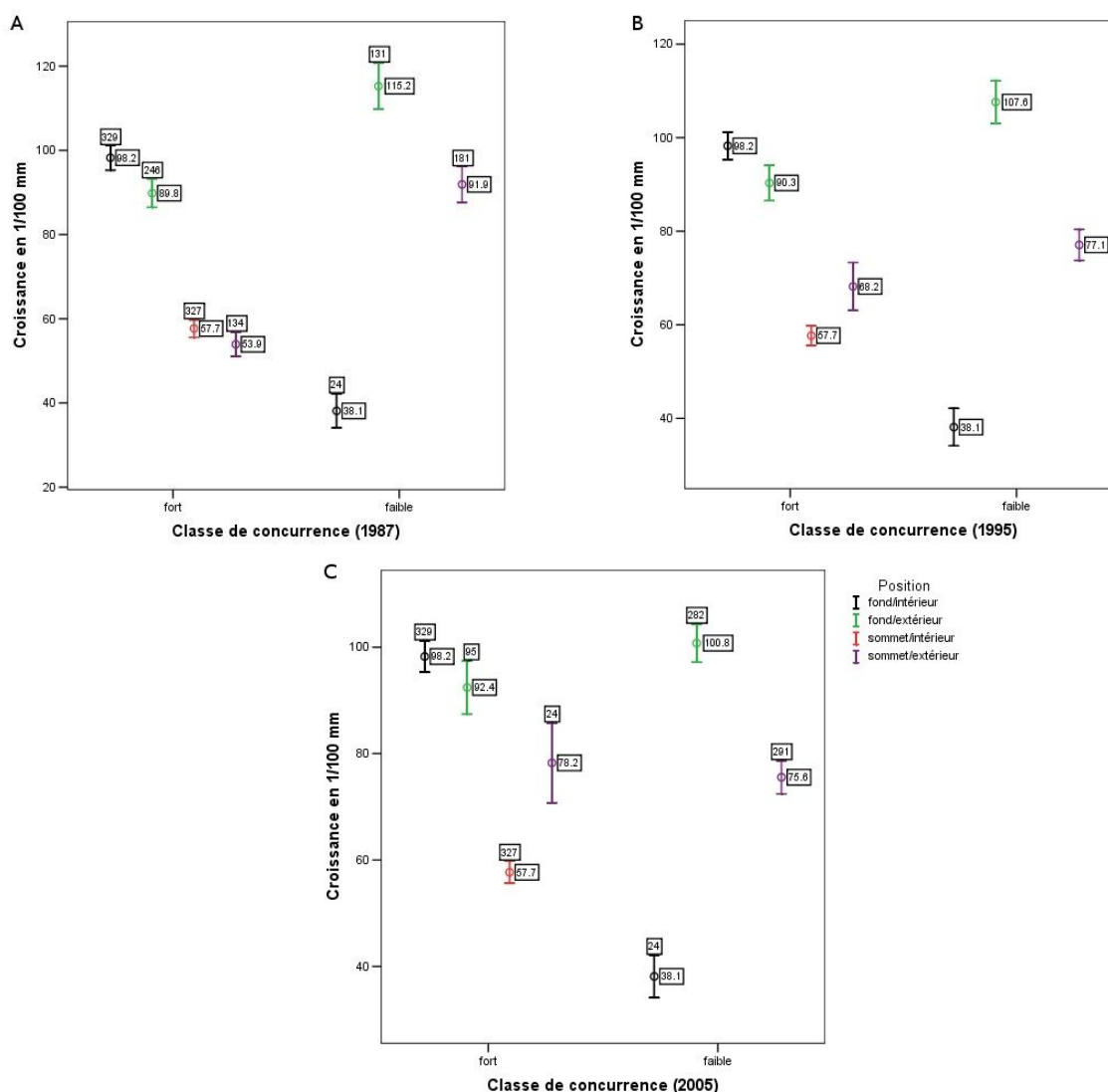


Illustration 13: Croissance moyenne des arbres selon leur position dans la surface et dans la parcelle, et selon la classe de concurrence en A) 1987, B) 1995 et C) 2005. Les chiffres à droite des barres d'erreur indiquent la valeur, les chiffres au-dessus indiquent le nombre de données analysées. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

En combinant les mêmes facteurs, on obtient les barres d'erreurs de l'illustration 13.

Selon l'analyse de variance, les différences entre la position de l'arbre, les degrés de concurrence et l'interaction entre ces deux facteurs sont toujours significatives, sauf les différences de concurrence de 1987. L'interaction significative nous permet de confirmer ce qui a déjà été déduit, à savoir que les différences entre classes de concurrence dépendent de la position de l'arbre sur la surface et dans la parcelle. Ainsi, lors des trois années, les arbres situés au fond, à l'intérieur, et soumis à forte concurrence poussent mieux que ceux ayant une faible concurrence. Pour 1995, les arbres du fond à l'extérieur à faible concurrence poussent un peu mieux que ceux à forte concurrence. Pour 1987, les arbres du fond situés à l'extérieur et ayant une faible concurrence poussent un peu mieux, les arbres du sommet situés à l'extérieur avec une faible concurrence beaucoup mieux que les arbres à forte concurrence.

Nous avons vu que la croissance en diamètre n'est plus parallèle à partir de 2001. On peut donc réaliser une analyse de la concurrence à partir de cette date, pour voir si on assiste à de grosses différences. L'illustration 14 nous indique que les différences ne sont en fait que très faibles entre les données concernant les années 1977 à 2005 ou celles concernant les années 2001 à 2005.

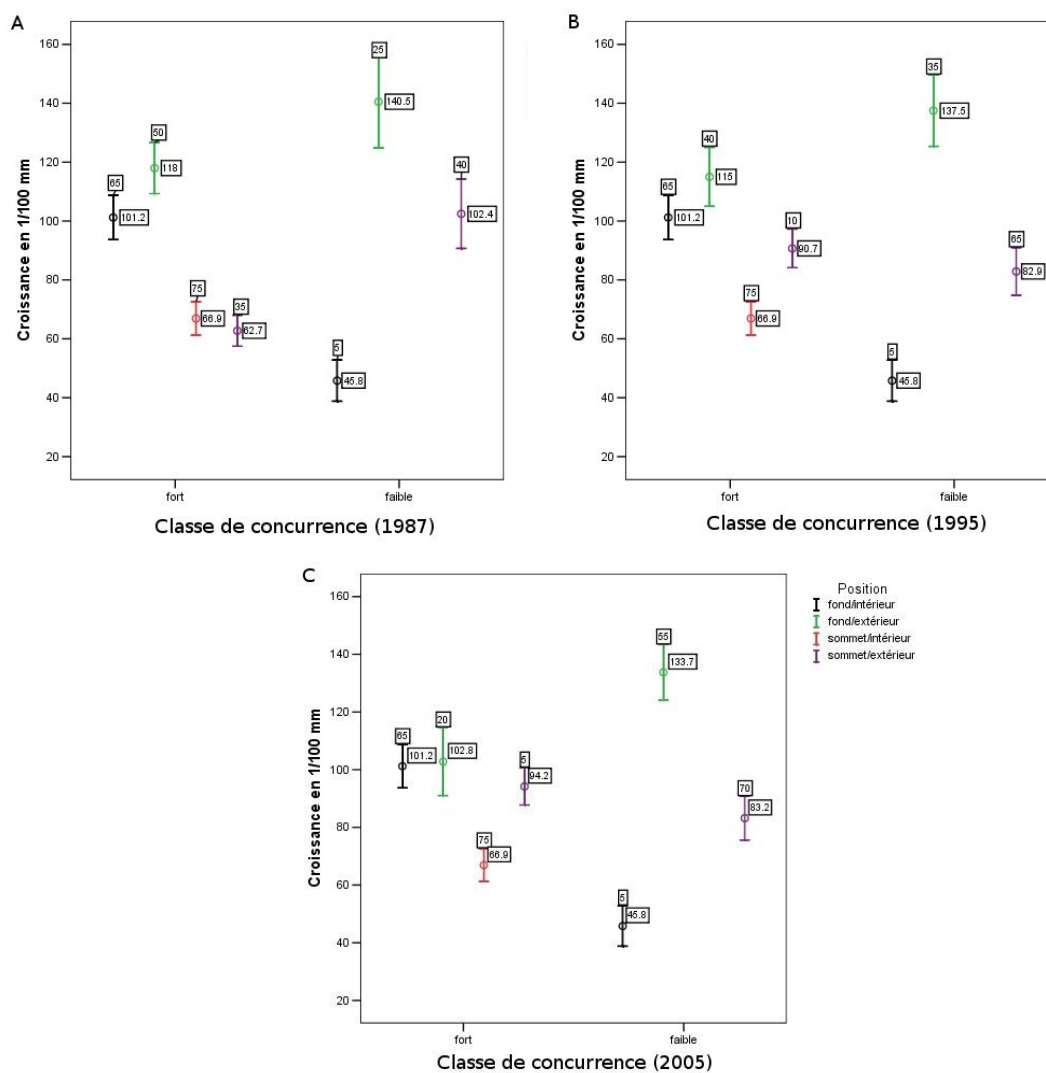


Illustration 14: Croissance moyenne des arbres entre 2001 et 2005 selon leur position dans la surface et dans la parcelle, et selon la classe de concurrence en A) 1987, B) 1995 et C) 2005. Les chiffres à droite des barres d'erreur indiquent la valeur, les chiffres au-dessus indiquent le nombre de données analysées. Les symboles et les barres d'erreur indiquent les moyennes ± 1 ES

4 Discussion

4.1 Climat

La température estivale, à travers son influence sur la période de végétation, est normalement le facteur limitant en haute altitude (Däniker 1922, Müller 1981). De plus, toutes les relations significatives entre les données sont plus claires lors des périodes de végétations plus chaudes. La même affirmation est aussi valable pour la dépendance des données de l'âge cambial (âge d'une section de tronc), avec exception des zones alpines, dont la corrélation est plus élevée lors des périodes froides. Cette découverte laisse supposer que, lors des périodes chaudes, grâce à une vitesse de réaction chimique plus élevée des processus physiologiques dans l'arbre, des effets plus rapides et des relations coordonnées se produisent entre les différentes grandeurs de croissance. Que le processus de vieillissement ait une importance plus grande lors des périodes froides dans les zones alpines montre en plus que le vieillissement dépend d'abord de facteurs de stress ou de facteurs minimaux, et après seulement des températures (Bräker 1981).

Des reconstructions à haute résolution du climat des Alpes à partir de 1500 après J.-C. montrent une transition allant de conditions froides avant 1900 vers un réchauffement à partir du 20^{ème} siècle et au-delà. Le réchauffement récent observé dans les Alpes dès la moitié des années 80, bien qu'en corrélation avec le réchauffement global, est environ trois fois plus fort que la moyenne mondiale (Beniston 2005 in OECD 2007). Le réchauffement le plus significatif s'est produit à partir des années 90. En effet, les années 1994, 2000, 2002 et surtout 2003 ont été les plus chaudes enregistrées dans les Alpes lors des dernières 500 années. Contrairement aux températures, il n'y a pas de tendance similaire à long terme de la moyenne des précipitations dans les Alpes lors des 500 dernières années, même si une légère diminution dans les moyennes régionales de précipitations a été observée depuis 1970 environ (Casty *et al.* 2005 in OECD 2007).

La régression linéaire réalisée sur les années comprises entre 1977 et 2005 indique que la corrélation entre les températures estivales (juin à septembre) (tableau 2) et la croissance des arbres au sommet de la surface du Stillberg est significative. Cela signifie que, durant les 30 années de vie de ces arbres, la croissance a été influencée principalement par le climat. Étant donné l'altitude élevée, les conditions difficiles et la petite taille des arbres, on peut facilement imaginer que la croissance soit avant tout déterminée par le climat. Chez les arbres situés au fond de la surface, la corrélation entre température et croissance n'est plus que marginalement significative, ce qui semble indiquer que le climat a joué un rôle important dans la croissance jusqu'à un certain moment, puis un autre facteur est devenu plus important.

Tableau 2: Moyennes des températures estivales entre 1975 et 1977

Année	Moyenne des températures estivales (juin à septembre) en °C	Année	Moyenne des températures estivales (juin à septembre) en °C
1975	8.08	1991	9.39
1976	7.18	1992	9.57
1977	7.15	1993	8.14
1978	7.05	1994	9.73
1979	7.75	1995	7.56
1980	7.85	1996	7.35
1981	8.10	1997	9.13
1982	9.50	1998	9.15
1983	9.75	1999	9.06
1984	7.18	2000	9.30
1985	8.93	2001	7.85
1986	8.60	2002	8.82
1987	8.85	2003	11.33
1988	8.60	2004	8.81
1989	7.93	2005	8.74
1990	8.33		

Pour tenter d'expliquer la tendance de croissance opposée entre les arbres du fond et ceux de sommet à partir de 2001, il est tentant de réaliser une régression linéaire en ne prenant en compte que les années 2001 à 2005. On obtient certes des résultats, mais le faible nombre de données (cinq pour les données de croissance et cinq pour la température) incite à la prudence. Pour les arbres du sommet ($p = 0.156$) comme pour les arbres du fond ($p = 0.605$) la corrélation n'est pas significative entre la croissance en diamètre et les températures estivales. Cependant, cette corrélation est tout de même plus significative au sommet de la surface qu'au fond. Cela nous permet de penser que lors des cinq dernières années, le climat a joué un certain rôle en haute altitude, plus en tout cas qu'en basse altitude. Mais encore une fois, il faut être très prudent dans cette interprétation, vu la faible quantité de données disponibles.

Par rapport à la largeur des cernes chez le mélèze, certaines études montrent que des moyennes de température basses en septembre provoquent un resserrement net des cernes l'année suivante, particulièrement sur les faces nord froides. Les valeurs maximales de la croissance en largeur se trouvent dans les années qui suivent un automne chaud et favorable, dans le cas où les conditions météorologiques de l'été de l'année de référence n'empêchent pas la croissance (Tranquillini 1979 in Turner et Schönenberger 1981). Les résultats d'analyses de la croissance en largeur de populations d'arolles à la limite supérieure de la forêt ont montré que les réductions abruptes de croissance sont liées avant tout à des températures estivales froides. Cependant, des effets synergiques et/ou compensatoires des variables du climat et du préconditionnement lors des années précédentes peut déterminer la réponse de croissance de l'arolle au climat lors de certaines années (Pfeifer *et al.* 2005).

D'autre part, il est largement connu (Tranquillini 1979 in Turner et Schönenberger 1981) que des conditions météorologiques mauvaises en automne peuvent être un facteur principal en empêchant la maturation des tissus, résultant en une résistance climatique inadéquate (par exemple contre la désiccation) durant l'hiver suivant (Turner et Schönenberger 1981).

De faibles corrélations entre les courbes de croissance en diamètre de différents individus sont typiques pour les arbres dont la croissance n'est pas affectée par des facteurs climatiques importants (Fritts 1976 in Wimmer et Vetter 1999), comme les individus d'une strate inférieure qui sont comprimés par leurs voisins (Wimmer et Vetter 1999).

4.2 Position dans la surface

Comme on pouvait s'y attendre, la croissance moyenne des arbres situés au fond de la surface est meilleure (0.89 mm entre 1980 et 2005) que celle des arbres du sommet (0.67 mm entre 1980 et 2005). La cause principale de cette différence semble être le stress abiotique, qui augmente avec l'altitude. En effet, plus on s'élève, plus les températures sont froides, plus la quantité de neige est importante, plus la période de végétation est courte, plus le vent peut être fort. Ces conditions difficiles ralentissent fortement la croissance des végétaux, du moins lorsque l'on analyse ces derniers individuellement. Cependant, dans le cas du Stillberg, les arbres croissant au-dessus de la limite de la forêt ne poussent pas isolément, mais sont plus ou moins entourés par des camarades. La présence de voisins va évidemment modifier les conditions de stations que ce soit positivement, par exemple la protection contre le vent, l'apport d'éléments nutritifs, la protection contre les herbivores ou négativement, par l'ombrage, la concurrence pour les ressources ou la domination de l'espace disponible au-dessus comme au-dessous du sol (racines). Les interactions plante-plante sont considérées de plus en plus comme un phénomène complexe incluant à la fois des composantes positives et négatives. A l'intérieur d'une communauté, l'importance relative de ces composantes est probablement spécifique à l'espèce et peut ainsi varier le long des étapes de la vie de l'arbre et le long de gradients environnementaux (Dullinger *et al.* 2005). Notre connaissance sur la façon dont les interactions entre plantes affectent la structure d'une communauté est largement basée sur des études dans lesquels les mécanismes spécifiques ont été isolés et analysés. Mais les effets facilitatifs et de concurrence n'agissent pas indépendamment les uns des autres dans la nature, et par l'interaction à l'intérieur d'une même communauté, et même entre les mêmes individus, ils peuvent produire des effets complexes et variables (Callaway et Walker 1997).

On assiste ainsi à une interaction entre les arbres et leur environnement, mais aussi à une interaction des arbres entre eux, que ce soient des mélèzes, des pins de montagne ou des arolles. Dans cette étude, il est possible de faire la différence entre la concurrence intraspécifique et la concurrence interspécifique. En effet, les mélèzes qui poussent au

bord de la parcelle sont entourés de mélèzes et au minimum d'une autre espèce (arolle, pin de montagne ou les deux). Les arbres du centre, eux, ne sont entourés que de mélèzes.

En observant les courbes de croissance des arbres situés au fond et au sommet de la surface, on se rend compte que les deux courbes sont relativement parallèles jusqu'en 2001. De plus, jusqu'en 1996, la différence entre les deux courbes n'est significative qu'en 1987 et 1988, ce qui veut dire que, bien que les arbres du fond poussent mieux que les arbres du sommet, la différence n'est pas fortement marquée. En 1996, les deux courbes de croissance présentent une chute de la croissance, et cette chute est plus marquée pour les arbres situés au sommet de la surface que pour les arbres situés au fond. On peut imaginer que les conditions climatiques soient responsables de cette diminution de la croissance. La différence entre les deux courbes, qui a commencé à être significative en 1993, s'est encore accentuée à partir de 1996, bien que les arbres du haut comme ceux du bas de la surface présentent une courbe de croissance positive.

C'est à partir de 2001, année de croissance record pour les arbres situés au fond de la surface, que la tendance s'inverse. En effet, si les arbres situés au sommet de la surface continuent à présenter une courbe de croissance positive, les arbres du fond présentent une évolution contraire: la courbe de croissance est négative entre 2001 et 2005 et leur croissance en 2005 est légèrement inférieure à celle des arbres du sommet, bien que la différence ne soit pas significative. Ce qui, en revanche, est significatif, c'est la tendance.

On peut expliquer cette chute dans la croissance des arbres situés au fond de la surface par la concurrence qui, à partir de 2001, s'est exacerbée au point de restreindre la croissance. La chute brutale que l'on voit en 2002 peut d'autant mieux s'expliquer que les arbres ont connu une croissance en diamètre record en 2001, sans doute favorisée par des conditions climatiques optimales. En observant les valeurs de température des mois de juin à septembre pour 2000, on se rend compte que cette moyenne était de 9.3 °C, soit la valeur la plus élevée depuis 1994. En 1994, les arbres du fond ont immédiatement réagi à cette augmentation des températures (9.73 °C) alors qu'en 2000, ils ont réagi une année plus tard, en 2001, année qui n'était pourtant pas spécialement chaude (7.85 °C entre juin et septembre).

La chute des courbes de croissance qui commence en 1995 et atteint son maximum en 1996 peut également s'expliquer par les températures entre les mois de juin et septembre. En 1995, cette valeur était de 7.56 °C et en 1996 de 7.35 °C, pour repasser à 9.13 °C en 1997. Jamais les températures estivales n'étaient descendu aussi bas depuis 1984 (7.18 °C), mais lors de cette année on n'assiste pas à une corrélation entre les températures basses et la croissance des arbres. En 1996, par contre, les basses températures estivales ont une forte répercussion sur la croissance des arbres, que ce soit au sommet ou au fond de la surface. La chute de croissance des arbres du fond de la surface, à partir

de 2001, n'est même pas compensée par les températures anormalement élevées de l'été 2003 (11.33 °C), ce qui tend à prouver que les effets de la concurrence entre les arbres sont plus forts que l'influence du climat.

Les arbres situés au sommet de la surface ont aussi souffert des basses températures de 1995 et 1996, plus fortement encore que les arbres de basse altitude, mais dès lors leur croissance a été positive, hormis une légère baisse en 2004. Visiblement, la concurrence n'est pas encore présente à cette altitude, et la croissance semble être à la fois dirigée par le climat, par le processus de croissance normal et par un phénomène de facilitation résultant des conditions favorables que les arbres, à présent plus grand, créent et dont ils profitent les uns les autres. La moyenne des température estivales entre 1997 et 2005 est de 9.13 °C, et entre 1981 et 1994 la même moyenne est de 8.75 °C, soit seulement environ un demi degré de moins. Pourtant, entre 1981 et 1994, on n'observe pas une augmentation de la croissance aussi forte qu'entre 1997 et 2005, alors que les températures estivales moyennes ne sont que légèrement supérieures durant cette période. Cela incite à penser qu'entre 1981 et 1994, la croissance était avant tout déterminée par le climat, alors qu'entre 1997 et 2005, non seulement le climat, mais aussi l'effet facilitatif des arbres, ont permis une croissance positive plus marquée. Dans des expériences réalisées sur des sites plus hauts en altitude que la distribution optimale des espèces, l'effet du voisinage est normalement facilitatif; dans les expériences sur des sites plus bas, l'effet est normalement compétitif (Choler *et al.* 2001).

Les arbres situés au sommet de la surface (photo 3) ont immédiatement réagi aux températures élevées de l'été 2003, ce qui s'est traduit par une croissance plus marquée, comme cela avait déjà été le cas en 1994. L'augmentation de la croissance en 2003 a pu conduire à un léger phénomène de concurrence, puisque l'on peut constater qu'en 2004, malgré des températures estivales relativement élevées (8.81 °C), la croissance a légèrement diminué. On peut imaginer que les mélèzes, ayant bien poussé en 2003, se sont légèrement concurrencés en 2004. Toutefois, en 2005, la croissance est à nouveau positive, et on ne peut plus alors parler de concurrence.



Photo 3: Deux exemples de parcelles situées au sommet de la surface (photos de l'auteur)

Ainsi, conformément à l'hypothèse de départ, il semble possible d'affirmer que l'on assiste à un phénomène de concurrence chez les arbres situés au fond de la surface, et à un phénomène de facilitation chez les mélèzes situés au sommet de la surface. Si la tendance en ce qui concerne les arbres de basse altitude paraît clair, il convient d'être plus circonspect en ce qui concerne les arbres de haute altitude, donc la croissance positive semble certes due à la facilitation, mais il convient de ne pas oublier le climat pour l'expliquer, ni la le processus de croissance normal des arbres, dont la courbe de croissance normale est, jusqu'à leur maturité, positive.

Finalement, on constate que les arbres situés au sommet de la surface réagissent immédiatement à des températures estivales extrêmes. Les années 1992, 1994 et 2003, particulièrement chaudes, se reflètent parfaitement sur la courbe de croissance en diamètre, et cela est aussi le cas pour l'année 1996, dont l'été fut particulièrement froid. Pourtant, les arbres ne semblent être sensibles aux extrêmes climatiques qu'à partir d'un certain âge. En effet, l'été très chaud de 1983 (9.75 °C) ou celui très froid de 1978 (7.05 °C) ne se reflètent pas dans la courbe de croissance. Il convient toutefois d'être prudent avant de tirer des généralités, car le nombre d'arbres analysés en 1978 et 1983 est peut-être trop faible pour pouvoir tirer des conclusions objectives. Étant donné que la courbe de croissance en largeur présente une bonne corrélation avec les températures estivales, les dégâts dûs au gel n'ont pas été étudiés particulièrement.

Les arbres situés au fond de la surface (photo 4) semblent aussi réagir immédiatement aux températures estivales extrêmes, comme en 1992, 1994 ou 1996. Comme nous l'avons vu, l'été 2003 n'a pas eu d'incidence notable sur la croissance des arbres de basses altitudes, soumis avant tout à une forte concurrence. L'importance relative du stress environnemental est supposée augmenter dans les sites élevés et l'importance relative de la concurrence est supposée augmenter dans les sites de basse altitude (Kulakowski *et al.* 2005).



Photo 4: Deux exemples de parcelles situées au fond de la surface (photos de l'auteur)

Il y a cependant une année "extrême" dont les conséquences ne sont pas visibles immédiatement, mais l'année suivante. Il s'agit de l'année 2000, dont la moyenne estivale des températures est de 9.30 °C. Pourtant, indépendamment de leur position dans la surface, les arbres ont réagi avec une croissance plus marquée (surtout les arbres du fond, dont la croissance n'a jamais été si forte) en 2001 seulement, ce qui est étonnant, vu que les températures estivales moyennes de 2001 sont plutôt basses: 7.85 °C. On peut expliquer cette croissance en deux étapes. Tout d'abord, la moyenne estivale des quatre années qui ont précédés 2001 était supérieure à 9 °C, ce qui a permis aux arbres de bien pousser, mais aussi d'emmagasiner des réserves, comme l'écrivent Pfeifer *et al.* (2005). Ensuite, l'été 2001 ayant été plus froid, les arbres ont sans doute utilisé leurs réserves pour croître un maximum de manière à dominer leurs voisins et à avoir le meilleur accès possible aux ressources (lumière, éléments nutritifs). Il peut donc s'agir d'une réaction de stress, d'une réaction excessive des arbres à une année froide après plusieurs années chaudes.

4.3 Différence intérieur / extérieur

Lorsque l'on considère les courbes de croissance en diamètre des arbres situés à l'intérieur et à l'extérieur d'une parcelle, indépendamment de l'altitude, on s'aperçoit tout d'abord que les deux courbes sont relativement parallèles, et que les différences ne sont que rarement significatives entre les deux. Entre 1980 et 2005, la valeur moyenne de la croissance en diamètre des arbres situés à l'extérieur de la parcelle est plus élevée (0.82 mm) que celle des arbres situés à l'intérieur de la parcelle (0.73 mm). Il est possible d'expliquer cette différence de la manière suivante: les arbres situés à l'extérieur ont en général moins de voisins que les arbres situés à l'intérieur. Pour les premiers, en effet, au moins la moitié des voisins sont des pins de montagne ou des arolles, dont le taux de survivants en 1985, sur l'ensemble de la surface, n'était déjà que de 50%, taux qui atteignait en 2005 20% pour le pin de montagne et environ 5% pour l'arolle. Dans le même temps, le taux de mélèzes survivant en 1985 était de 80%, taux passant à 75% en 2005. Ainsi, dans la plupart des cas, la concurrence pour les arbres situés à l'extérieur de la parcelle s'est trouvée fortement réduite dès 1985 déjà, alors qu'elle est restée élevée pour les arbres de l'intérieur de la parcelle. Une concurrence plus faible va évidemment favoriser la croissance, puisque l'accès aux ressources (lumière, eau, éléments nutritifs) est plus facile.

Une preuve supplémentaire de cette théorie peut être trouvée en analysant le graphique des courbes de croissance en diamètre (Illustration 8). En effet on constate que, bien que la valeur moyenne entre les années 1980 et 2005 soit plus élevée pour les arbres situés à l'extérieur, jusqu'en 1986 ce sont bien les arbres qui poussaient à l'intérieur de la parcelle qui présentaient la meilleure croissance. Or la hauteur moyenne des arbres en 1985 était, au sommet, de 31.8 cm et au fond de 62.77 cm, taille qui, au sommet du moins, ne semble pas encore être source de concurrence. Pour les arbres de basse altitude, on peut imaginer qu'une taille moyenne de 63 cm puisse commencer à générer des conflits. Or,

l'année 1985 coïncide avec une mortalité élevée des pins de montagne et des arolles, ce qui fait que, soudain, les arbres situés à l'extérieur se voient moins concurrencés que les arbres situés à l'intérieur de la parcelle. Cette évolution n'a sans doute pas été très marquée au sommet de la surface, vu la petite taille des arbres, mais au fond de la surface on peut imaginer que la différence entre concurrence intraspécifique et concurrence interspécifique a été d'autant plus exacerbée que cette dernière fut moins marquée par la faute de la mort prématurée des voisins. La concurrence intraspécifique affecte négativement la croissance radiale des arbres durant toute la durée du développement du peuplement. Étant donné que les individus du même âge ont des besoins très similaires, la concurrence intraspécifique dans des peuplements équiens est censée être particulièrement intense (Stöckli 1998).

Finalement, bien que la différence ne soit pas significative, on peut se demander pourquoi les jeunes arbres situés à l'intérieur de la parcelle ont mieux poussé jusqu'en 1986. Cette interprétation est toutefois à prendre avec précaution, parce qu'on ne fait pas encore la différence entre le fond et le sommet de la parcelle, et que le nombre d'échantillons analysés jusqu'en 1986 est sensiblement plus élevé pour les arbres de basse altitude. Il est ainsi possible que la courbe de croissance en diamètre jusqu'en 1986 soit fortement influencée par les arbres du fond de la surface. Néanmoins, on peut avancer l'explication suivante pour expliquer la meilleure croissance des arbres du centre durant les premières années. Le système racinaire étendu du pin de montagne pourrait cependant conduire à une forte concurrence souterraine (Stöckli 1998), mais cela est sans doute vrai pour les pins adultes, et non pour de très jeunes individus. Cependant il est une ressource abiotique importante que les mélèzes, arolles ou pins de montagne interceptent différemment: la lumière. Alors que les mélèzes possèdent une couronne qui laisse relativement bien passer le soleil, les arolles et pins de montagne, au contraire, ont une couronne très compacte. On peut imaginer que les jeunes arbres situés à l'extérieur de la parcelle, sous l'influence des pins de montagne ou des arolles, aient reçu moins de lumière, contrairement aux mélèzes situés à l'intérieur de la parcelle. Cette affirmation est confirmée par Rixen (2007), dont les études prouvent que les pins de montagnes et arolles croissent mieux au bord de la parcelle que les mélèzes. Cette situation a pu réduire la croissance des arbres du bord, situation qui s'est inversée après la mort massive des arolles et pins de montagne et la concurrence accrue entre mélèzes au centre de la parcelle. Encore une fois, cette explication ne semble plausible que pour les arbres situés au fond de la surface, puisqu'au sommet la taille des arbres rend improbable une concurrence pour la lumière avant 1986.

La prédominance de la facilitation parmi différentes espèces d'arbres de l'écosystème de la limite de la forêt des Rocky Mountains a d'abord été attribuée à la protection réciproque que les individus – indépendamment de leur espèce – fournissent contre les contraintes climatiques comme l'abrasion de la neige (Callaway 1998). Cependant, ces contraintes affectent les arbres des zones de montagnes élevées plus fortement lorsqu'ils croissent au-dessus du climat plus favorable proche du sol (Geiger 1965, Körner 1999; in Dullinger

et al. 2005). En effet, les pins buissonnants qui atteignent rarement plus de 2 m de haut sur le site étudié ont un potentiel réduit pour protéger les mélèzes et épicéas droits contre un tel stress (Dullinger *et al.* 2005). Le méristème apical au sommet des arbres ne peut probablement pas profiter beaucoup de la radiation du réchauffement de la canopée le jour ou de la chaleur stockée dans le sol la nuit, comme le font les méristèmes des plantes proches du sol de beaucoup de graminées alpines (Paulsen et Körner 2001). Les températures nocturnes semblent être particulièrement critiques. Les arbres à la limite de la forêt, comparés aux arbres de plus basse altitude, peuvent “perdre” des nuits dans la formation de tissus au-dessus du sol parce que la plupart des températures nocturnes à la limite de la forêt sont plus froides que 5 °C (Körner et Paulsen 2004). Dullinger *et al.* (2005) ont détecté un effet négatif prononcé de la couverture du pin sur le rajeunissement et la croissance des épicéas et mélèzes, quand bien même la production de graines n’était pas affectée. Le mélèze s’est trouvé être plus sensible à la concurrence du pin: son rajeunissement et sa croissance sont supérieurs à ceux de l’épicéa dans des habitats ouverts, mais cet avantage disparaît dans un taillis dense de pins (Dullinger *et al.* 2005). En se basant sur une preuve anecdotique, il a été suggéré que les pins peuvent servir de “plantes nourricières” pour l’épicéa et le mélèze, en améliorant les conditions locales du site par l’accumulation d’humus et en fournissant une protection contre le gel, les forts vents et les herbivores (Michiels 1993 in Dullinger 2005). Cependant, ces effets facilitatifs sont probablement restreints aux premières étapes de la vie des deux espèces d’arbres, c’est-à-dire jusqu’à ce qu’elles dépassent la couche buissonnante. En plus, les faibles conditions de lumière et l’accumulation d’humus brut sous le pin de montagne réduisent la germination et l’établissement des pins eux-mêmes (Hafenscherer et Mayer 1986, Michiels 1993; in Dullinger *et al.* 2005) et peuvent avoir des effets similaires sur l’épicéa et le mélèze. En plus, le mélèze est un arbre qui a besoin de lumière, dont le rajeunissement est sensible aux épaisses couches de litière là où l’épicéa est comparativement tolérant à l’ombrage et sa régénération profite de l’accumulation d’humus brut (Zukrigl 1973, Mayer 1976; in Dullinger *et al.* 2005). Il semble alors que les effets potentiellement négatifs des pins sur le rajeunissement des deux arbres affectera le mélèze plus sévèrement que l’épicéa (Dullinger *et al.* 2005).

Examinons à présent plus en détail la différence entre les arbres de bord et ceux du centre d’une parcelle, mais cette fois en tenant compte de l’altitude. On constate tout d’abord que, au fond comme au sommet, les mélèzes qui poussent à l’extérieur de la parcelle présentent une meilleure croissance en diamètre. Cette différence n’est toutefois pas identique au fond et au sommet de la surface. Au fond de la surface, elle est faiblement marquée, les arbres poussant à l’extérieur (0.98 mm de croissance en moyenne) ne sont que légèrement plus vigoureux que les arbres situés à l’intérieur de la parcelle (0.94 mm de croissance en moyenne). Cette faible différence peut s’expliquer par les bonnes conditions de croissance que l’on trouve en basse altitude. On peut imaginer qu’un plus grand nombre d’arbres à survécu, et que la concurrence est donc plus forte à la fois pour les arbres du centre et pour les arbres du bord de la surface. Cependant, tel n’est pas le cas, puisque les arbres du bord ont en 2005 une moyenne de 3.5 voisins. Pour les

arbres du centre, le nombre moyen de voisins est de 6.6 en 2005. En observant la croissance en diamètre des arbres du bas année après année, on constate que la croissance des arbres du centre était légèrement plus forte jusqu'en 1986, puis les deux courbes se chevauchent presque jusqu'en 1998 et à partir de 1999, la croissance des arbres situés à l'extérieur de la parcelle est plus forte. Nous pouvons expliquer cette évolution de la même manière que pour la courbe générale des arbres de bord et du centre, indépendamment de l'altitude. D'ailleurs, nous avons postulé que les arbres du fond, dont les échantillons sont plus nombreux jusqu'en 1986, étaient censés influencer la courbe générale. Ce fait est donc confirmé, vu la similitude des deux graphiques.

Pour les arbres du fond, jusqu'en 1986, la concurrence semble se porter avant tout sur la lumière et les arbres de bord, entourés en partie par des espèces dont la couronne est dense (arolles et pins de montagne), semblent souffrir plus de cet état de fait que les arbres situés au centre de la parcelle, raison pour laquelle ces derniers présentent une meilleure croissance jusqu'en 1986. A partir de cette date et jusqu'en 1998, la concurrence devient plus forte pour les mélèzes situés au centre, alors que de nombreux voisins des arbres du bord meurent. La légère diminution de la croissance des arbres du centre et la légère augmentation de celle des arbres du bord fait que, jusqu'en 1998, les deux courbes de croissance sont pratiquement égales. Finalement, à partir de 1999, même si la différence n'est pas significative, on voit que les arbres situés à l'extérieur présentent une meilleure croissance que leurs homologues du centre. On peut imaginer que la concurrence entre les mélèzes du centre de la parcelle s'est encore accentuée, alors que la mort de voisins supplémentaires a permis aux arbres du bord de mieux se développer. Une conséquence de la concurrence entre les mélèzes est que les arbres plus grands ont de meilleures chances de survie. Ainsi les mélèzes du centre sont les plus grands dans la surface où la concurrence est la plus marquée, c'est-à-dire au fond (Blum 2006).

Lorsque l'on considère les arbres situés au sommet de la surface, on se rend compte que la différence entre les arbres du centre (0.57 mm de croissance) et ceux de l'extérieur (0.75 mm de croissance) est beaucoup plus importante que celle des arbres de basse altitude. Il est étonnant de voir à quel point les arbres situés à l'extérieur de la parcelle et, partant, soumis à des conditions difficiles, poussent mieux que les arbres du centre, censés être mieux protégés par leurs congénères. Mais tel n'est pas le cas. Les arbres du centre ont, en moyenne, 7 voisins vivants en 2005, alors que les arbres situés au bord en ont 3.4 en moyenne à la même date. On peut supposer qu'en haute altitude, la concurrence intraspécifique, combinée aux conditions difficiles, réduit plus fortement la croissance que à des altitudes plus basses. Il faut également savoir que tous les arbres du sommet de la surface situés à l'intérieur de la parcelle ont, en 2005, au minimum 5 voisins vivants. En observant la courbe de croissance année après année des arbres du sommet, on voit que dès 1984, les arbres situés à l'extérieur poussent mieux que ceux du centre, et cette meilleure croissance s'est poursuivie jusqu'en 2005.

Pour quelle raison les arbres situés à l'extérieur, dont le nombre moyen de voisins est presque identique entre le sommet et le fond de la surface, poussent-ils mieux? Et pourquoi poussent-ils beaucoup mieux en haute altitude? Comme les arbres situés à l'extérieur ont environ deux fois moins de concurrents que les arbres situés à l'intérieur, une explication pourrait être que la concurrence intraspécifique est très forte, alors que la concurrence interspécifique, moins intense, permet aux arbres de mieux pousser. Une autre explication se trouve dans le rôle facilitatif des voisins. On suppose qu'avec une augmentation du gradient de stress, la facilitation devient plus importante que la concurrence. Une grande part de l'intensité compétitive peut varier en intensité avec le stress abiotique, la balance entre concurrence et facilitation peut aussi être affectée par la rudesse de l'environnement abiotique. Bertness et Callaway (1994 in Callaway et Walker 1997) ont supposé que l'importance de la facilitation dans les communautés de plantes augmente avec une augmentation du stress abiotique ou une augmentation de la pression des consommateurs, parce que les voisins se protègent les uns les autres des extrêmes de l'environnement abiotique (par exemple température ou salinité) et de l'herbivorie. D'autre part, ils ont supposé que l'importance de la concurrence augmente lorsque le stress abiotique et la pression des consommateurs sont relativement bas. La concurrence, par définition, implique un combat pour s'emparer des ressources telles que la lumière, l'eau ou les éléments nutritifs. Sous des conditions physiques qui permettent une rapide acquisition des ressources, la concurrence devrait être intense. Cependant, les conditions physiques difficiles (froids extrêmes, chaleur, salinité) peuvent réduire la capacité des plantes à acquérir ces ressources. N'importe quelle amélioration du stress sévère par des voisins peut être en mesure de favoriser la croissance de manière plus importante que la concurrence pour les ressources est en mesure de la limiter (Callaway et Walker 1997). Ainsi, si effet facilitatif il y a, on devrait le trouver au sommet de la surface. Comme nous l'avons vu, les arbres du sommet de la surface situés au centre de la parcelle poussent moins bien que leurs homologues du bord, ce qui est sans doute dû à la concurrence. Par contre, pour les arbres du bord, un effet facilitatif semble exister, effet qui a été provoqué par les arolles et les pins de montagne.

Dans un rapport de stage effectué au Stillberg, Sabine Blum a pu déterminer que les mélèzes ayant comme voisins des mélèzes et au moins une autre espèce présentent le taux de survie le plus élevé. La survie de mélèzes sans voisins est particulièrement faible. La combinaison qui a le mieux survécu est: "mélèze + au moins une autre espèce". La différence entre "seulement mélèze" et "pas de mélèzes" comme voisins est faible à toutes les élévations (Blum 2006). On peut dès lors imaginer que si le taux de survie est plus élevé, la croissance est aussi améliorée. On aurait là une explication séduisante de la meilleure croissance des arbres situés à l'extérieur. Cependant une question demeure: nous avons affirmé plus haut que dans les premières années, les arolles et pins de montagnes rendaient la croissance des jeunes mélèzes de bord plus difficile. Or, selon Sabine Blum, les deux pins devraient plutôt favoriser la croissance des mélèzes. En fait, l'effet compétitif des pins semble se limiter au fond de la surface, alors que pour le sommet, ces deux arbres semblent avoir un effet neutre, voire facilitatif. Pourquoi cela?

Parce qu'en regardant les courbes de croissance année après année des arbres du sommet, on voit que, dès 1984, les arbres situés à l'extérieur poussent mieux que ceux du centre. Est-ce dû à la présence des pins, ou à leur absence, qui a facilité l'accès aux ressources? Des analyses de cernes réalisées par Choler *et al.* (2001) montrent que le taux de croissance en diamètre d'un sapin adulte à la limite de la forêt a diminué de 24% lorsque le pin à blanche écorce (*Pinus albicaulis*) voisin est mort, mais cette réponse de croissance ne s'est pas produite à des altitudes plus basses, suggérant que les interactions positives entre les espèces de conifère sont importantes dans les conditions très stressantes qui se produisent à la limite altitudinale de croissance (Choler *et al.* 2001). Nous ne connaissons pas encore les mécanismes grâce auxquels les plantes sont favorisées par leurs voisins. Cependant, certains facteurs environnementaux qui se produisent sur des sites élevés ou exposés sont améliorés potentiellement par des voisins. La végétation environnante peut maintenir des températures plus chaudes en réchauffant le substrat ou en diminuant l'albédo local. La protection contre l'assèchement, le vent, les températures froides, les perturbations et la disponibilité améliorée d'éléments nutritifs sont des mécanismes potentiels dans les effets positifs avec l'élévation (Choler *et al.* 2001). Pour les conifères à la limite de la forêt en particulier, les avantages d'un regroupement spatial à la fois intraspécifique (Srutek *et al.* 2002 in Dullinger *et al.* 2005) et interspécifique (Callaway 1998) ont été reportés.

4.4 Concurrence

Durant les trente années d'existence de la surface d'essai du Stillberg, de nombreux arbres sont morts, en particulier des pins de montagne et des arolles, mais aussi, dans une moindre mesure, des mélèzes. Certains sont morts rapidement, d'autres plus tard, d'autres encore très récemment. Tout cela a joué un rôle certain dans le développement des arbres, puisque que quelques-uns n'ont rapidement eu plus que quatre voisins ou moins, alors que d'autres ont subi la concurrence de cinq voisins ou plus durant de nombreuses années. Comment cela se reflète-t-il sur la courbe de croissance en diamètre des mélèzes? Quelles sont, *in fine*, les conditions de croissance idéales pour cette espèce, en tenant compte de l'altitude, de la position dans la surface et du nombre de concurrents? Selon Blum (2006), la facilitation entre des arbres d'espèces différentes n'a un effet positif visible sur la survie que jusqu'à une certaine densité. Si cette densité d'arbres est dépassée (plus de 4 voisins directs), chaque voisin supplémentaire, indépendamment de son espèce, devient un concurrent (Blum 2006).

Considérons premièrement l'influence des concurrents selon l'altitude. La différence de concurrence en 1987 montre des différences plus marquées qu'en 1995 et 2005. Cela signifie que plus la différence entre concurrence forte et faible se produit tôt dans la vie de l'arbre, plus elle est marquée par la suite. Un indice de concurrence défini comme "faible" en 1987 le sera aussi en 1995 et en 2005, mais un indice de concurrence "fort" en 1987 ne le restera pas forcément en 1995 et en 2005.

Ainsi, en considérant l'indice de concurrence de 1987, on constate que, peu importe l'altitude, les arbres ayant une faible concurrence poussent mieux que les arbres à forte concurrence. Au fond de la surface, la différence est faible mais au sommet, elle est très marquée. Que les arbres ayant peu de concurrence poussent mieux ne semble pas, à première vue, très surprenant. Il est en effet largement reconnu que, dans des conditions normales, la concurrence nuit à la croissance. Ces "conditions normales", on les retrouve au fond de la surface, à une altitude où les conditions de croissance, sans être particulièrement favorables, ne sont pas extrêmes pour autant. Là, il est facile d'expliquer que les arbres ayant eu, en 1987 déjà, un nombre de voisins égal ou inférieur à 4, présentent par la suite une croissance légèrement plus élevée que leurs homologues soumis à forte concurrence. Lorsque l'on considère les arbres du sommet de la surface, exposés eux à des conditions extrêmes et, semble-t-il, relativement peu concernés par des problèmes de concurrence vu leur faible taille, on peut s'attendre à une meilleure croissance des arbres ayant de nombreux voisins. Il semble en effet logique que, dans des conditions difficiles, un effet plus ou moins facilitatif des arbres les uns sur les autres permette aux mélèzes entourés de nombreux voisins de pousser mieux que leurs homologues plus isolés. Dans une étude réalisée à échelle mondiale, la suppression des voisins a eu des effets sur la biomasse de la plante cible qui étaient significativement différents, et plus facilitatifs, sur les sites élevés que sur les sites bas, indiquant que les interactions générales sont passées de la concurrence à la facilitation avec une augmentation de l'élévation et du stress abiotique (Callaway *et al.* 2002). Sur le Stillberg, cela n'est pas le cas. En observant les résultats, il est évident que les arbres du sommet ayant une faible concurrence poussent beaucoup mieux que ceux ayant une forte concurrence. Cela voudrait dire que, même dans des conditions difficiles, la concurrence intraspécifique est plus forte que ce que l'on pourrait imaginer. Cette affirmation va à l'encontre du consensus actuel qui veut que plus le gradient de stress augmente, plus la concurrence diminue.

Malgré tout, il a été prouvé que dans des conditions de stress extrême, la concurrence jouait un rôle plus grand que la facilitation. Les résultats de Maestre et Cortina (2004) ne supportent pas la théorie établie. Au lieu de cela, ils suggèrent qu'un changement de la facilitation vers la concurrence sous des conditions de stress abiotique élevé tend à se produire lorsque les niveaux de la ressource la plus limitative sont si bas que les bénéfices fournis par le facilitateur ne peuvent pas surmonter sa propre absorption de ressources (Maestre et Cortina 2004). Il est notable que certaines études ne supportent pas toujours la théorie qui veut que l'importance de la concurrence et de la facilitation varie inversement le long d'un gradient de stress abiotique (Pennings *et al.* 2003 in Maestre et Cortina 2004). Les arbres du sommet de la surface sont-ils soumis à un stress extrême ou à des conditions microclimatiques favorables? La deuxième hypothèse est sans doute la bonne, vu le nombre élevé d'arbres vivants par parcelle (environ 20). Malgré tout, il ne faut pas prétendre que les conditions de croissance sont idéales sur ces microsites. Le manque de ressources, la courte période de végétation, la force du vent y sont plus marqués qu'au fond de la surface. Ainsi, sur un site relativement propice à la croissance,

mais cependant dans des conditions abiotiques difficiles, la concurrence est exacerbée entre les arbres, plus que ce que l'on a d'abord pensé, et les arbres ayant peu de concurrents sont nettement favorisés.

Si l'on considère à présent les arbres dont la concurrence n'était faible qu'à partir de 1995 ou de 2005, on peut tirer les mêmes conclusions. Même si la différence est plus faible entre les arbres du fond et du sommet de la surface, les arbres ayant une faible concurrence poussent toujours mieux que ceux ayant une forte concurrence. Choler *et al.* (2001) ont trouvé un changement significatif entre des forts effets de concurrence dans les sites bas et ombragés, et de fortes réponses de facilitation dans les sites élevés et exposés. Lorsque les résultats des expériences étaient intégrés avec des analyses de gradient, on a découvert que les réponses d'une espèce de plante alpine particulière à la suppression d'un voisin dépendent généralement de la position de l'espèce sur le gradient altitudinal et topographique. Lorsque des voisins ont été supprimés autour de l'espèce cible sur des sites expérimentaux de plus basse altitude que la distribution moyenne de l'espèce cible, la biomasse a généralement augmenté. Lorsque des voisins ont été supprimés autour de l'espèce cible sur des sites expérimentaux de plus haute altitude que la distribution moyenne de l'espèce cible, la biomasse a diminué. En d'autres mots, il semble que la facilitation permette aux espèces d'altitudes plus basses de monter le long d'un gradient, mais la compétition à de basses altitudes semble empêcher les espèces d'altitudes plus élevées de descendre le long d'un gradient. Dans les sites élevés et exposés, les preuves expérimentales de facilitation étaient couplées à des associations spatiales à petite échelle, mais l'éloignement spatial n'était couplé à une preuve expérimentale de concurrence à aucun endroit. La distribution et l'abondance de beaucoup d'espèces de communautés de haute altitude des Alpes de l'ouest semble être améliorée par les voisins, et les continua d'espèces observées communément le long de gradients environnementaux sont le résultats d'interactions à la fois positives et négatives entre les plantes (Choler *et al.* 2001).

Nous avons vu qu'il existe clairement une différence de croissance par rapport à la concurrence et à l'altitude. Cette différence est-elle aussi marquée si l'on ne tient compte que de la position dans la parcelle? Elle l'est effectivement, et à nouveau plus fortement lorsque l'on considère les arbres dont la concurrence était forte ou faible en 1987. En ce qui concerne les arbres situés à l'intérieur de la parcelle, la croissance est bien meilleure pour les arbres ayant une forte concurrence. Pour les arbres de bord, c'est le contraire: ceux ayant une faible concurrence poussent mieux. Étant donné qu'on ne fait pas la distinction entre le fond et le sommet de la surface, on admet que les conditions abiotiques sont identiques pour les arbres du centre comme pour ceux du bord. Il est ainsi intéressant de voir une différence qui ne soit pas due aux conditions environnementales, mais uniquement à la concurrence. Il y a donc une différence entre la concurrence intraspécifique, pour les arbres situés à l'intérieur de la parcelle, et la concurrence interspécifique pour les arbres de bord. La concurrence intraspécifique favorise les arbres ayant une forte concurrence, alors que la concurrence interspécifique favorise les arbres

dont la concurrence est faible. Les arbres d'espèce, de taille ou d'âge différents réagissent différemment aux influences de l'environnement. Dans des forêts équiennes, monospécifiques, les arbres présentent une sensibilité identique face à des conditions climatiques semblables (Leibundgut 1983 in Stöckli 1998). Des influences externes semblables provoquent des réactions identiques dans de tels peuplements. Étant donné que les individus d'une même espèce ont des besoins très semblables concernant la croissance, la survie ou la reproduction, leurs besoins en ressources communs peut légèrement dépasser la disponibilité à un moment donné (Begon *et al.* 1986 in Stöckli 1998). Pour cette raison la concurrence intraspécifique peut être particulièrement forte et conduire à une assimilation individuelle des ressources réduite. Les ressources existantes influencent la densité d'un peuplement, et à l'opposé la densité influence l'offre des ressources (Begon *et al.* 1986 in Stöckli 1998). Pour un individu, la densité locale et la concurrence des voisins directs sont décisives (Stöckli 1998).

La faible croissance des arbres situés à l'intérieur de la parcelle et ayant une faible concurrence a sans doute plus à voir avec les conditions de station qu'avec la concurrence intraspécifique. En sachant que les mélèzes sont les arbres ayant le mieux survécu (75% d'arbres vivants en 2005), on peut imaginer que ceux qui, étant entouré seulement de mélèzes, n'avaient que 4 voisins vivants ou moins en 1987 se trouvent sur site peu propice. De fait, ces données ne concernent qu'un seul arbre. Il est dès lors impossible de tirer plus de conclusions.

Pour les arbres situés à l'extérieur de la surface, les données sont plus nombreuses et permettent de tirer des conclusions valables. Les arbres ayant peu de concurrence poussent mieux que ceux ayant une forte concurrence. Il n'est pas nécessaire de chercher très loin pour voir que, dans ce cas, l'accès aux ressources est déterminant. Les arbres qui, dès 1987, n'avaient que peu de voisins, ont par la suite eu un accès privilégié aux ressources (éléments nutritifs), ce qui a favorisé leur croissance. Pour les arbres dont la concurrence était faible en 1995 ou en 2005 seulement, il n'y a presque plus de différence de croissance chez les arbres situés à l'extérieur. Cela prouve que la croissance des arbres est largement déterminée par ce qui se passe lors des premières années de vie.

Finalement, il nous reste à considérer toutes les variables prises ensemble, et ainsi voir sous l'influence de quels facteurs la croissance est optimale. Précisons d'abord qu'on ne trouve pas d'arbres dans la catégorie "sommet-intérieur-concurrence faible" et un seul arbre dans la catégorie "fond-intérieur-concurrence faible", raison pour laquelle on ne tiendra pas compte de ces deux catégories. Pour les arbres du fond de la surface, la croissance est la meilleure chez les arbres situés à l'extérieur de la parcelle et ayant une faible concurrence. Suivent, avec une croissance légèrement inférieure, les mélèzes à forte concurrence de l'intérieur, puis de l'extérieur. Cela nous permet de supposer qu'au fond de la surface, la concurrence joue le rôle le plus important dans la croissance, puisque ce sont les arbres ayant une faible concurrence qui poussent le mieux. Ensuite, parmi les arbres soumis à forte concurrence, la concurrence intraspécifique semble moins

affecter la croissance des mélèzes que la croissance interspécifique. A des altitudes basses, la concurrence cumulée des mélèzes et pins de montagne et/ou arolles semble affecter plus la croissance des mélèzes que la seule concurrence de leurs congénères. Cela est peut-être dû à la couronne compacte des pins de montagne et des arolles, plus grands, qui laisse moins pénétrer la lumière que la couronne légère des mélèzes (Rixen 2007).

Pour ce qui est des arbres situés au sommet de la surface, la croissance est la meilleure, de loin, chez les arbres situés à l'extérieur et ayant une faible concurrence. Puis suivent les arbres à forte concurrence, dont la différence entre intérieur et extérieur est faible. Blum (2007) a des résultats analogues par rapport à la position. Le taux de survie est plus élevé chez les arbres de coins qui ont un nombre de voisins entre 0 et 4, suivis par les arbres de bord. A partir de 5 voisins, la différence entre arbres du coin et du bord est faible et va dans des directions différentes pour les diverses classes de hauteur (Blum 2006). En 1987, les arbres du sommet n'étaient pas vraiment grands (environ 30 cm). Ceux dont la concurrence était faible à ce moment peuvent se trouver sur des sites au microclimat favorable, mais le fait qu'ils n'avaient justement que 4 voisins au maximum semble indiquer que le site n'est peut-être pas si favorable que ça, sinon un plus grand nombre de voisins aurait survécu. Pourtant, on peut réfuter cette affirmation, étant donné que les pins de montagne et arolles sont morts à cause de *Gremmeniella abietina* ou *Phacidium infestans*, affections fongiques qui n'affectent que très peu le mélèze. Ainsi, la qualité de site ne joue qu'un rôle secondaire.

Le nombre de survivants croît avec l'augmentation du nombre de voisins vivants. On ne peut cependant pas en déduire que cette corrélation est due au nombre de voisins vivants eux-mêmes, mais plutôt aux facteurs de microstation (Blum 2006). En plus, comme ils se trouvent à l'extérieur, ils sont plus vulnérables au vent, à l'abrasion de la neige. Pourtant, en regardant les valeurs de croissance, on s'aperçoit que ce sont justement ces arbres-là qui poussent le mieux, autrement dit le fait d'être relativement isolé au bord de la surface ne semble pas les affecter, au contraire. La seule explication possible pour expliquer ce phénomène est que la concurrence, malgré les apparences, joue au sommet de la surface un rôle plus important que la facilitation, parce que les conditions de croissance, sur les microsites où les mélèzes ont été coupés, sont bonnes. Les modèles et expériences suggèrent que les effets positifs des bienfaiteurs sont forts lorsque les bénéficiaires sont jeunes et petit. Quand les bénéficiaires sont plus âgés et plus grands, les interactions de concurrence peuvent dominer (Callaway et Walker 1997).

Si on regarde les résultats pour les arbres qui, en 2005, avaient une concurrence faible ou forte, on voit que, au sommet de la surface, il n'y a pas de différence entre les arbres situés à l'extérieur. Qu'ils aient ou non une forte concurrence ne modifie quasiment pas leur croissance. Cependant, comme les données pour les arbres du sommet, à l'extérieur, à forte concurrence, ne concernent qu'un seul arbre, nous éviterons de donner trop d'importance à cette interprétation. Ce qui est certain, par contre, c'est que la croissance

des arbres du sommet situés à l'extérieur est plus faible lorsque la concurrence n'est faible qu'en 2005 plutôt qu'en 1987 déjà. Cela prouve que des arbres peu concurrencés dès le début de leur vie poussent mieux par la suite.

Pour finir, on peut se demander si ces résultats correspondent aussi à ceux que l'on obtiendrait en ne considérant que les cinq dernières années, qui, rappelons-le, présentent une courbe de croissance en diamètre positive des arbres situés au sommet de la surface alors que pour les arbres du fond, la courbe de croissance en diamètre sur ces cinq années est négative. Les résultats sont les mêmes, à une exception près: les arbres du fond, à l'extérieur de la parcelle et soumis à forte concurrence croissent mieux que les arbres de l'intérieur. On peut imaginer que le terme "forte concurrence" n'est pas vraiment représentatif de la situation sur le terrain puisque les pins de montagne et les arolles, même s'ils sont encore vivants, ne sont pas de taille à concurrencer les mélèzes.

5 Conclusion

5.1 *Survol du travail*

La meilleure croissance moyenne des arbres de basse altitude est tout simplement due aux meilleures conditions de croissance. Jusqu'en 2001, la croissance en diamètre est avant tout déterminée par le climat. A partir de cette année, le rôle du climat dans la croissance des arbres du fond devient secondaire, et c'est la concurrence qui domine, ainsi que semble le prouver la chute des valeurs de croissance et malgré des températures estivales plutôt chaudes. Chez les arbres du sommet de la surface, considérés dans leur ensemble, le climat et la croissance physiologique des arbres semblent encore diriger principalement la croissance, un effet facilitatif n'ayant pas pu être prouvé. On notera aussi que les arbres ne réagissent qu'à partir d'un certain âge aux extrêmes de température.

Par rapport à leur position dans une parcelle, les mélèzes situés au bord poussent mieux, du moins à partir de 1986, et cela est beaucoup plus marqué chez les arbres de haute altitude. Jusqu'en 1986, il semble que la concurrence pour la lumière soit plus marquée chez les arbres de bord dont les voisins (pins de montagne et arolles) ont des couronnes plus denses et sont plus hauts. A partir de cette date, on assiste à la fois à une mortalité élevée chez les pins de montagne et arolles et à un phénomène de concurrence chez les mélèzes du centre, raison pour laquelle la croissance des arbres de bord devient meilleure. Il semble que la concurrence soit plus forte au sommet de la surface, puisqu'à cette altitude les arbres de bord poussent beaucoup mieux que les arbres du centre. Contrairement à ce qu'on pourrait croire, le phénomène de facilitation ne joue pas un rôle important au sommet de la surface. En effet, les arbres ont très vraisemblablement été coupés sur des microsites favorables, et la facilitation n'apparaît que lorsque les conditions de croissance sont vraiment difficiles. Ainsi, malgré des conditions abiotiques sévères, le microsite est quand même favorable, ce qui provoque une forte concurrence entre les arbres.

L'analyse de la croissance des arbres par rapport au nombre de leurs voisins en 1987, 1995 et 2005 montre que plus la différence entre une concurrence forte (5-8 voisins) et une concurrence faible (0-4 voisins) se produit tôt dans la vie de l'arbre, plus sa croissance est marquée par la suite. Ce sont les arbres ayant une concurrence faible qui poussent le mieux, surtout au sommet, ce qui semble être une preuve de l'existence d'un phénomène de concurrence.

En résumé, chez les arbres du fond comme chez les arbres du sommet, un phénomène de concurrence est présent. Mais chez les arbres du fond il est fort au point de déterminer la croissance, qui diminue à partir de 2001. Au sommet, la concurrence existe, puisque les

arbres ayant peu de concurrents et poussant à l'extérieur présentent une meilleure croissance, mais cette concurrence n'affecte pas la croissance générale, dont la tendance est positive depuis 1996 chez les arbres du centre comme chez les arbres du bord.

5.2 Critique de la méthode

La principale critique à faire à cette étude est le choix des parcelles au sommet de la surface. Les conditions de choix (environ 20 arbres vivants), si elles avaient pour but de sélectionner des parcelles homogènes au sommet comme au fond de la surface pour ainsi permettre des comparaisons, ne reflètent en revanche pas la réalité du milieu. En effet, les sites ayant environ 20 arbres vivants en 2006, lors de la sélection, étaient plutôt rares, et par conséquent se trouvent sur des microsites privilégiés (photo 5).



Photo 5: Les arbres au premier plan sont encore entourés de neige, et ils ne sont pas nombreux. Au fond, on voit que la neige a déjà fondu et que les arbres sont plus nombreux.

C'est pour cette raison que, au lieu des effets de facilitation espérés, on se trouve plutôt face à des effets de concurrence. Il est cependant difficile de trouver une alternative à cette problématique, puisque si, au contraire, des parcelles ayant peu d'arbres avaient été sélectionnées au sommet de la surface, ce qui aurait donné un résultat plus proche de la réalité, il aurait fallu également sélectionner des parcelles avec peu d'arbres au fond, ce qui signifie prendre celles situées sur des microsites très défavorables... Il paraît difficile de trouver le juste milieu.

5.3 Perspectives sylvicoles

Le reboisement à l'étage subalpin supérieur semble être, sous certaines conditions, une alternative valable à la construction de pare-avalanches. Malheureusement, cela ne fonctionnera pas partout et dans le cas du reboisement en haute altitude, l'exception devient plutôt la règle. Par rapport à l'expérience menée au Stillberg, on peut tirer les conclusions suivantes:

- les mélèzes sont clairement les arbres les plus adaptés aux rudes conditions de l'étage subalpin supérieur. Les arolles peuvent aussi y pousser, mais pas en tant qu'espèce pionnière. En général, ils se développent sous le couvert des mélèzes, excellent exemple de facilitation, et non pas en leur voisinage. Ainsi la première leçon à retenir est que, si l'on souhaite obtenir une forêt mélangée d'arolles et de mélèzes, il faut d'abord planter des mélèzes et lorsque ces derniers ont atteint une certaine taille, on peut songer à planter de jeunes arolles sous le couvert des mélèzes. En effet, si le taux de mortalité des arolles est élevé, la cause principale en est la chute des neiges (*Phacidium infestans*), qui se développe dans la neige. Ainsi, sous le couvert des mélèzes, la couche de neige est moins importante et fond plus vite, ce qui limite la propagation du champignon. On peut aussi se demander si les mélèzes sont vraiment efficaces pour empêcher le déclenchement des avalanches. En effet, comme ils perdent leurs aiguilles en hiver, l'interception de la neige semble réduite. En fait, contrairement à ce que l'on pourrait penser, l'interception est relativement bonne dans les peuplements denses, et une forêt de mélèze peut ainsi jouer un rôle important de protection contre les avalanches.
- à l'étage subalpin supérieur, à sa limite supérieure en tout cas, seuls certains microsites permettent aux arbres de se développer. Les couloirs d'avalanches, les combes ou les sites à l'ombre ne sont pas favorables, ce qui réduit fortement la possibilité de reboisement. Sur le Stillberg, la plantation a été réalisée de manière uniforme, sans tenir compte des microsites. Évidemment, les arbres plantés dans des couloirs d'avalanches n'ont pas survécu longtemps et à présent survivent seulement les arbres poussant sur des sites favorables. Ainsi, à la capacité discutable du mélèze pour empêcher des départs d'avalanche dans des peuplements espacés s'ajoute le fait qu'un reboisement dense de cette espèce est à exclure, puisque seuls de rares sites sont favorables à sa croissance.
- la liberté de manœuvre du sylviculteur est par conséquent fortement réduite et se limite à ce qui se fait depuis de nombreuses années dans la sylviculture de montagne: la formation de collectifs indépendant les uns des autres. Si les conditions de croissance sont favorables, on peut imaginer un reboisement à large échelle, le rajeunissement étant garanti sous le couvert des mélèzes, contrairement à l'épicéa par exemple. Sur les sites plus élevés, le choix se limite à de rares microsites favorables.

Les résultats obtenus par ce travail permettent de préconiser les techniques sylvicoles suivantes:

- pour les mélèzes de basses altitude (2000 m), on peut travailler selon le modèle utilisé lors de la plantation du Stillberg, c'est-à-dire planter des collectifs d'environ 25 arbres, en laissant un espace entre les groupes égal à la largeur du collectif. Après environ 25 ans, on peut réaliser une éclaircie puisque c'est à ce moment que les arbres commencent à se concurrencer. Le présent travail ne permet malheureusement pas de déterminer le nombre optimal d'arbres restant dans le collectif après la coupe, mais on peut imaginer garder 8 à 10 arbres.
- pour les mélèzes de hautes altitude (2200 m), étant donné que les arbres poussent mieux sans concurrence, il faut, lors de la plantation, tenir compte de deux aspects. Tout d'abord, sélectionner les sites favorables (par exemple en observant la fonte de la neige au printemps), puis planter le collectif mais pas aussi densément que ce qui a été réalisé sur le Stillberg. On peut imaginer que 14 arbres sont suffisants: 10 à l'extérieur et 4 au centre. Cependant, il serait plus sage d'attendre encore quelques années et de continuer à observer le développement des mélèzes en haute altitude. En effet, peut-être que dans une dizaine d'années, les arbres de bord seront morts et les seuls survivants seront les arbres du centre.

Le reboisement de haute altitude n'est pas la panacée en ce qui concerne la lutte contre les avalanches, en tout cas pas lorsque qu'il n'est pas couplé à des pare-avalanches. Les sites favorables sont trop rares et les conditions trop difficiles pour que les mélèzes, par ailleurs peu efficaces intrinsèquement, puissent jouer leur rôle de protection. Certes, l'expérience réalisée au Stillberg n'a débuté qu'il y a 30 ans, et il convient d'attendre encore pour tirer des conclusions définitives. La patience, en montagne plus qu'ailleurs, est donc une qualité requise pour quiconque prétend y exercer ses talents de sylviculteur.

6 Bibliographie

- Bebi P. 2006. *Exkursion Stillberg (Davos Dischma)*, SLF Davos.
- Blum S. 2006. *Praktikumsbericht SLF. Non publié (rapport interne SLF)*.
- Boucher, D. H., S. James, and K. H. Keeler. 1982. *The ecology of mutualism. Annual Review of Ecology and Systematics* 13, pp. 315-347.
- Bräker O. U. 1981. *Der Alterstrend bei Jahrringdichten und Jahrringbreiten von Nadelhölzern und sein Ausgleich. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien*, 142. Heft, 1981, pp. 75 – 102.
- Callaway, R. 1995. *Positive interactions among plants (Interpreting botanical progress). The Botanical Review* 61, pp. 306-349.
- Callaway R. 1998. *Competition and facilitation on elevation gradients in subalpine forests of the northern Rocky Mountains, USA. Oikos*, 82 (3), pp. 561 – 573.
- Callaway R. et Walker L. 1997. *Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities, Ecology*. 78 (7), pp. 1958 – 1965.
- Callaway R., Brooker R., Choler P., Kikvidze Z., Lortie C., Michalet R., Paolini L., Pugnaire F., Newingham B., Aschehoug E., Armas C., Kikodze D. et Cook B. 2002. *Positive interactions among alpine plants increase with stress. Nature*, 417 (6891), pp. 844 – 848.
- Choler P., Michalet R. et Callaway R. 2001. *Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology*, 82 (12), pp. 3295 – 3308.
- Däniker A. 1922. *Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze, insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge. J'verz.*, 732.
- Dullinger S., Dirnböck T., Köck R., Hochbichler E., Englisch T., Sauberer N. et Grabherr G. 2005. *Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. Journal of Ecology*, 93, pp. 948 – 957.
- Hagedorn F., Rigling A. et Bebi P. 2006. *La limite de la forêt. Les Alpes*, 9/2006.
- Harmon, M. E. and J. F. Franklin. 1989. *Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. Ecology* 70, pp. 48-59.
- Hustich I. 1981. *Some remarks on the climate / tree growth relation in northern Europe. Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien*, 142. Heft, 1981, pp. 309 – 326.
- Kaennel M. et Schweingruber F. H. 1995. *Multilingual Glossary of Dendrochronology. WSL/FNP Birmensdorf; Paul Haupt Publishers Berne*, 468 p.
- Körner C. et Paulsen J., 2004. *A world-wide study of high altitude treeline temperature. Journal of Biogeography* (2004) 31, pp. 713 – 732.

- Kulakowski D., Rixen C. et Bebi P. 2006. Changes in forest structure and in the relative importance of climatic stress as a result of suppression of avalanche disturbances. *Forest Ecology and Management*, 223 (1-3), pp. 66 – 74
- Maestre F. et Cortina J. 2004. Do positive interactions increase with abiotic stress? A test from a semi-arid steppe. *Proceedings – Royal Society of London, Biological sciences (Suppl.)*, 271, pp. 331 – 333.
- Müller H.-N. 1981. Messungen zur Beziehung Klimafaktoren – Jahrringwachstum von Nadelbaumarten verschiedener waldgrenznaher Standorte. *Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien*, 142. Heft, 1981, pp. 327 – 356.
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development) 2007. *Climate Change in the European Alps – Adapting winter tourism and natural hazards management*. Edited by Shardul Agrawala.
- Paulsen J. et Körner C. 2001. GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect. *Journal of Vegetation Science*, 12, pp. 817 – 824.
- Pfeifer K., Kofler W. et Oberhuber W. 2005. Climate related causes of distinct radial growth reductions in *Pinus cembra* during the last 200 yr. *Vegetation History and Archaeobotany* (2005) 14, pp. 211 – 220.
- Pontoppidan A. 2002. *Le mélèze*. Collection “le nom de l’arbre”, éd. Actes Sud.
- Rixen C. 2007. Communication personnelle.
- Schweingruber F. H., Eckstein D., Serre-Bachet F. et Bräker O. U. 1990. Identification, presentation and interpretation of event year and pointer years in dendrochronology. *Dendrochronologia*, 8, pp. 9 – 38.
- Stachowicz, J. J. 2001. Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience* 51, pp. 235-246.
- Stöckli V. B. 1998. *Tree rings as indicators of ecological processes: the influence of competition, frost, and water stress on tree growth, size, and survival*. Inaugural dissertation zur Erlangung der Würde einer Doktorin der Philosophie vorgelegt der Philosophisch-Naturwissenschaften Fakultät der Universität Basel.
- Turner H. et Schönenberger W. 1981. Environmental factors affecting radial growth in afforestations near timberline. *Mitteilungen der forstlichen Bundesversuchsanstalt Wien*, 142. Heft, 1981, pp. 357 – 366.
- Wikipedia 2007. www.wikipedia.org. Dernière consultation: 25 février 2007.
- Wimmer R. et Vetter R. E. 1999. *Tree-ring patterns in an old-growth, subalpine forest in Southern Interior British Columbia. Tree-ring analysis: biological, methodological and environmental aspects*. Oxon, CAB International.

7 Remerciements

- Aux 60 arbres du Stillberg dont le sacrifice a permis de réaliser ce travail de diplôme.
- A Peter Bebi pour m'avoir proposé un thème aussi intéressant, pour m'avoir autorisé à couper des arbres sur le Stillberg, pour son hospitalité, pour sa disponibilité et pour ses corrections. Merci infiniment Peter!
- A Harald Bugmann pour les riches discussions et pour la lecture de ce travail.
- A Christian Rixen du SLF pour m'avoir aidé lors de l'utilisation du programme SPSS chaque fois que c'était nécessaire, c'est-à-dire souvent.
- A Anne Verstege du WSL pour son aide précieuse et sa constante disponibilité lors de l'étape de mesurage des cernes.
- A Jan Esper et David Frank du WSL pour leur aide et leurs conseils au début de mon travail.
- A tous ceux avec qui j'ai passé de bons moments, que ce soit à Sierre, à Zurich, à Birmensdorf ou à Davos.

8 Annexes

Annexe 1: Analyse statistique de la corrélation entre températures estivales et croissance. I

Annexe 2: Analyse de variance selon la position des arbres sur la surface et dans la
parcelle.....V

Annexe 3: Analyse de variance selon la position des arbres sur la surface et dans la
parcelle et selon la classe de concurrence pour les années 1987, 1995 et 2005.....VII

Annexe 1: Analyse statistique de la corrélation entre températures estivales et croissance

Régression entre les valeurs de croissance des arbres situés au sommet de la surface (UP) et les valeurs de températures estivales entre 1980 et 2005.

Variables introduites / supprimées (b)

<i>Modèle</i>	<i>Variable introduite</i>	<i>Variable supprimée</i>	<i>Méthode</i>
<i>I</i>	température(a)		. Enter
a Toutes les variables requises ont été entrées.			
b Variable dépendante: UP			

Résumé du modèle

<i>Modèle</i>	<i>R</i>	<i>R carré</i>	<i>R carré ajusté</i>	<i>Erreur standard de l'estimation</i>
<i>I</i>	.395(a)	.156	.125	16.21802
a Variable fixe: (Constante), température				

ANOVA(b)

<i>Modèle</i>		<i>Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>I</i>	<i>Régression</i>	1314.022	1	1314.022	4.996	.034(a)
	<i>Rémanent</i>	7101.652	27	263.024		
	<i>Total</i>	8415.674	28			
a Variable fixe: (Constante), température						
b Variable dépendante: UP						

Coefficients(a)

<i>Modèle</i>		<i>Coefficients non-standardisés</i>		<i>Coefficients standardisés</i>	<i>t</i>	<i>Sig.</i>
		<i>B</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Bêta</i>		
<i>I</i>	<i>(Constante)</i>	-1.070	27.513		-.039	.969
	<i>température</i>	7.106	3.179	.395	2.235	.034
a Variable dépendante: UP						

II

Régression entre les valeurs de croissance des arbres situés au fond de la surface (DOWN) et les valeurs de températures estivales entre 1980 et 2005.

Variables introduites / supprimées (b)

<i>Modèle</i>	<i>Variable introduite</i>	<i>Variable supprimée</i>	<i>Méthode</i>
<i>I</i>	température(a)		. Enter
a Toutes les variables requises ont été entrées.			
b Variable dépendante: DOWN			

Résumé du modèle

<i>Modèle</i>	<i>R</i>	<i>R carré</i>	<i>R carré ajusté</i>	<i>Erreur standard de l'estimation</i>
<i>I</i>	.357(a)	.127	.095	31.77073
a Variable fixe: (Constante), température				

ANOVA(b)

<i>Modèle</i>		<i>Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>I</i>	<i>Régression</i>	3969.028	1	3969.028	3.932	.058(a)
	<i>Rémanent</i>	27253.242	27	1009.379		
	<i>Total</i>	31222.271	28			
a Variable fixe: (Constante), température						
b Variable dépendante: DOWN						

Coefficients(a)

<i>Modèle</i>		<i>Coefficients non-standardisés</i>		<i>Coefficients standardisés</i>	<i>t</i>	<i>Sig.</i>
		<i>B</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Bêta</i>		
<i>I</i>	<i>(Constante)</i>	-17.201	53.897		-.319	.752
	<i>température</i>	12.349	6.228	.357	1.983	.058
a Variable dépendante: DOWN						

Régression entre les valeurs de croissance des arbres situés au sommet (UP) de la surface et les valeurs de températures estivales entre 2001 et 2005.

Variables introduites / supprimées (b)

<i>Modèle</i>	<i>Variable introduite</i>	<i>Variable supprimée</i>	<i>Méthode</i>
<i>I</i>	température(a)		. Enter
a Toutes les variables requises ont été entrées.			
b Variable dépendante: UP			

III

Résumé du modèle

<i>Modèle</i>	<i>R</i>	<i>R carré</i>	<i>R carré ajusté</i>	<i>Erreur standard de l'estimation</i>
<i>1</i>	.736(a)	.542	.390	7.55419

a Variable fixe: (Constante), température

ANOVA(b)

<i>Modèle</i>		<i>Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>1</i>	<i>Régression</i>	202.852	1	202.852	3.555	.156(a)
	<i>Rémanent</i>	171.197	3	57.066		
	<i>Total</i>	374.049	4			

a Variable fixe: (Constante), température
b Variable dépendante: UP

Coefficients(a)

<i>Modèle</i>		<i>Coefficients non-standardisés</i>		<i>Coefficients standardisés</i>	<i>t</i>	<i>Sig.</i>
		<i>B</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Beta</i>		
<i>1</i>	<i>(Constante)</i>	21.182	26.517		.799	.483
	<i>température</i>	5.445	2.888	.736	1.885	.156

a Variable dépendante: UP

Régression entre les valeurs de croissance des arbres situés au fond (DOWN) de la surface et les valeurs de températures estivales entre 2001 et 2005.

Variables introduites / supprimées (b)

<i>Modèle</i>	<i>Variable introduite</i>	<i>Variable supprimée</i>	<i>Méthode</i>
<i>1</i>	température(a)	.	Enter

a Toutes les variables requises ont été entrées.
b Variable dépendante: DOWN

Résumé du modèle

<i>Modèle</i>	<i>R</i>	<i>R carré</i>	<i>R carré ajusté</i>	<i>Erreur standard de l'estimation</i>
<i>1</i>	.315(a)	.099	-.201	35.15257

a Variable fixe: (Constante), température

IV

ANOVA(b)

<i>Modèle</i>		<i>Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>1</i>	<i>Régression</i>	409.215	1	409.215	.331	.605(a)
	<i>Rémanent</i>	3707.110	3	1235.703		
	<i>Total</i>	4116.326	4			
a Variable fixe: (Constante), température						
b Variable dépendante: DOWN						

Coefficients(a)

<i>Modèle</i>		<i>Coefficients non-standardisés</i>		<i>Coefficients standardisés</i>	<i>t</i>	<i>Sig.</i>
		<i>B</i>	<i>Erreur standard</i>	<i>Bêta</i>		
<i>1</i>	<i>(Constante)</i>	182.292	123.394		1.477	.236
	<i>température</i>	-7.733	13.438		-.315	-.575
a Variable dépendante: DOWN						

Annexe 2: Analyse de variance selon la position des arbres sur la surface et dans la parcelle

Analyse de variance entre la position sur la surface et la position dans la parcelle.

Facteurs entre sujets

		N
<i>fond / somet</i>	<i>fond</i>	733
	<i>somet</i>	639
<i>intérieur / extérieur</i>	<i>extérieur</i>	693
	<i>intérieur</i>	679

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	67.871(a)	3	22.624	49.393	.000
<i>Intercept</i>	23783.987	1	23783.987	51926.741	.000
<i>fond / sommet</i>	57.324	1	57.324	125.153	.000
<i>intérieur / extérieur</i>	7.058	1	7.058	15.410	.000
<i>fond / sommet * intérieur / extérieur</i>	3.251	1	3.251	7.098	.008
<i>Erreur</i>	626.585	1368	.458		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .098 (R carré ajusté = .096)

Analyse de variance de la position sur la surface

Facteurs entre sujets

		N
<i>fond / somet</i>	<i>fond</i>	733
	<i>somet</i>	639

VI

Tests des effets entre les sujets
Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	58.169(a)	1	58.169	125.245	.000
<i>Intercept</i>	23793.301	1	23793.301	51229.790	.000
<i>fond / sommet</i>	58.169	1	58.169	125.245	.000
<i>Erreur</i>	636.286	1370	.464		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .084 (R carré ajusté = .083)

Analyse de variance de la position dans la parcelle

Facteurs entre sujets

		<i>N</i>
<i>intérieur /</i>	<i>intérieur</i>	679
<i>extérieur</i>	<i>extérieur</i>	693

Tests des effets entre les sujets
Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	7.476(a)	1	7.476	14.910	.000
<i>Intercept</i>	24056.591	1	24056.591	47974.585	.000
<i>intérieur /</i> <i>extérieur</i>	7.476	1	7.476	14.910	.000
<i>Erreur</i>	686.979	1370	.501		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .011 (R carré ajusté = .010)

Annexe 3: Analyse de variance selon la position des arbres sur la surface et dans la parcelle et selon la classe de concurrence pour les années 1987, 1995 et 2005

Analyse de variance entre la position dans la surface (fond/sommet) et la classe de concurrence en 1987.

Facteurs entre les sujets

		<i>N</i>
<i>fond/sommet</i>	<i>fond</i>	733
	<i>sommet</i>	639
<i>classe de concurrence (1987)</i>	<i>fort</i>	1036
	<i>faible</i>	336

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	89.695(a)	3	29.898	67.632	.000
<i>Intercept</i>	18069.165	1	18069.165	40873.432	.000
<i>fond/sommet</i>	26.523	1	26.523	59.996	.000
<i>classe de concurrence (1987)</i>	19.120	1	19.120	43.251	.000
<i>fond/sommet * classe de concurrence (1987)</i>	11.495	1	11.495	26.002	.000
<i>Erreur</i>	604.760	1368	.442		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .129 (R carré ajusté = .127)

VIII

Analyse de variance entre la position dans la surface (fond/sommet) et la classe de concurrence en 1995.

Facteurs entre les sujets

		<i>N</i>
<i>fond/sommet</i>	<i>fond</i>	733
	<i>sommet</i>	639
<i>classe de concurrence (1995)</i>	<i>fort</i>	898
	<i>faible</i>	474

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	66.256(a)	3	22.085	48.094	.000
<i>Intercept</i>	21296.948	1	21296.948	46377.363	.000
<i>fond/sommet</i>	48.490	1	48.490	105.595	.000
<i>classe de concurrence (1987)</i>	4.802	1	4.802	10.457	.001
<i>fond/sommet * classe de concurrence (1987)</i>	3.106	1	3.106	6.764	.009
<i>Erreur</i>	628.199	1368	.459		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .095 (R carré ajusté = .093)

Analyse de variance entre la position dans la surface (fond/sommet) et la classe de concurrence en 2005.

Facteurs entre sujets

		N
Classe de concurrence (2005)	fort	775
	faible	597
fond/sommet	fond	733
	sommet	639

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

Source	Type III Somme des carrés	df	Carré moyen	F	Sig.
Modèle corrigé	64.964(a)	3	21.655	47.060	.000
Intercept	23424.690	1	23424.690	50906.151	.000
Classe de concurrence (2005)	2.523	1	2.523	5.482	.019
fond/sommet	53.988	1	53.988	117.326	.000
classe de concurrence (2005) * fond/sommet	4.652	1	4.652	10.109	.002
Erreur	629.491	1368	.460		
Total	24762.209	1372			
Total corrigé	694.455	1371			

a R carré = .094 (R carré ajusté = .092)

Analyse de variance entre la position dans la parcelle (intérieur/extérieur) et la classe de concurrence en 2005.

Facteurs entre sujets

		N
<i>intérieur / extérieur</i>	<i>intérieur</i>	679
	<i>extérieur</i>	693
<i>classe de concurrence (2005)</i>	<i>fort</i>	775
	<i>faible</i>	597

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	17.467(a)	3	5.822	11.765	.000
<i>Intercept</i>	4733.135	1	4733.135	9564.316	.000
<i>intérieur/extérieur</i>	16.078	1	16.078	32.489	.000
<i>classe de concurrence (2005)</i>	9.014	1	9.014	18.215	.000
<i>intérieur/extérieur * classe de concurrence (2005)</i>	7.094	1	7.094	14.335	.000
<i>Erreur</i>	676.988	1368	.495		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .025 (R carré ajusté = .023)

Analyse de variance entre la position dans la parcelle (intérieur/extérieur) et la classe de concurrence en 1995.

Facteurs entre sujets

		<i>N</i>
<i>intérieur / extérieur</i>	<i>intérieur</i>	679
	<i>extérieur</i>	693
<i>classe de concurrence (1995)</i>	<i>fort</i>	898
	<i>faible</i>	474

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	17.383(a)	3	5.794	11.707	.000
<i>Intercept</i>	5062.530	1	5062.530	10228.661	.000
<i>intérieur/extérieur</i>	16.092	1	16.092	32.513	.000
<i>classe de concurrence (1995)</i>	8.073	1	8.073	16.312	.000
<i>intérieur/extérieur * classe de concurrence (1995)</i>	9.182	1	9.182	18.552	.000
<i>Erreur</i>	677.072	1368	.495		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .025 (R carré ajusté = .023)

Analyse de variance entre la position dans la parcelle (intérieur/extérieur) et la classe de concurrence en 1987.

Facteurs entre sujets

		<i>N</i>
<i>intérieur / extérieur</i>	<i>intérieur</i>	679
	<i>extérieur</i>	693
<i>classe de concurrence (1987)</i>	<i>fort</i>	1036
	<i>faible</i>	336

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	34.650(a)	3	11.550	23.947	.000
<i>Intercept</i>	5138.243	1	5138.243	10653.325	.000
<i>intérieur/extérieur</i>	17.615	1	17.615	36.521	.000
<i>classe de concurrence (1987)</i>	2.375	1	2.375	4.924	.027
<i>intérieur/extérieur * classe de concurrence (1987)</i>	19.015	1	19.015	39.425	.000
<i>Erreur</i>	659.805	1368	.482		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .050 (R carré ajusté = .048)

XIII

Analyse de variance entre la position sur la surface et dans la parcelle (fond/intérieur, fond/extérieur, sommet/intérieur, sommet/extérieur) et la classe de concurrence en 1987.

Facteurs entre sujets

		N
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	<i>fond / intérieur</i>	353
	<i>fond / extérieur</i>	377
	<i>sommet / intérieur</i>	327
	<i>sommet / extérieur</i>	315
<i>Classe de concurrence (1987)</i>	<i>fort</i>	1036
	<i>faible</i>	336

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	115.426(a)	6	19.238	45.351	.000
<i>Intercept</i>	10036.249	1	10036.249	23659.382	.000
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	58.256	3	19.419	45.778	.000
<i>classe de concurrence (1987)</i>	.084	1	.084	.198	.657
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur * classe de concurrence (1987)</i>	35.790	2	17.895	42.186	.000
<i>Erreur</i>	579.029	1365	.424		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .166 (R carré ajusté = .163)

Analyse de variance entre la position sur la surface et dans la parcelle (fond/intérieur, fond/extérieur, sommet/intérieur, sommet/extérieur) et la classe de concurrence en 1995.

Facteurs entre sujets

		N
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	<i>fond / intérieur</i>	353
	<i>fond / extérieur</i>	377
	<i>sommet / intérieur</i>	327
	<i>sommet / extérieur</i>	315
<i>Classe de concurrence (1995)</i>	<i>fort</i>	898
	<i>faible</i>	474

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	91.081(a)	6	15.180	34.342	.000
<i>Intercept</i>	9466.347	1	9466.347	21415.508	.000
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	63.214	3	21.071	47.669	.000
<i>classe de concurrence (1995)</i>	5.059	1	5.059	11.444	.001
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur * classe de concurrence (1995)</i>	22.893	2	11.447	25.896	.000
<i>Erreur</i>	603.374	1365	.442		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .131 (R carré ajusté = .127)

Analyse de variance entre la position sur la surface et dans la parcelle (fond/intérieur, fond/extérieur, sommet/intérieur, sommet/extérieur) et la classe de concurrence en 2005.

Facteurs entre sujets

		<i>N</i>
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	<i>fond / intérieur</i>	353
	<i>fond / extérieur</i>	377
	<i>sommet / intérieur</i>	327
	<i>sommet / extérieur</i>	315
<i>Classe de concurrence (2005)</i>	<i>fort</i>	775
	<i>faible</i>	597

Tests des effets entre les sujets

Variable dépendante: croissance en diamètre (valeur logarithmique)

<i>Source</i>	<i>Type III Somme des carrés</i>	<i>df</i>	<i>Carré moyen</i>	<i>F</i>	<i>Sig.</i>
<i>Modèle corrigé</i>	87.937(a)	6	14.656	32.984	.000
<i>Intercept</i>	8261.478	1	8261.478	18592.865	.000
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur</i>	46.308	3	15.436	34.740	.000
<i>classe de concurrence (2005)</i>	8.476	1	8.476	19.076	.000
<i>fond / sommet / intérieur / extérieur * classe de concurrence (2005)</i>	17.788	2	8.894	20.016	.000
<i>Erreur</i>	606.519	1365	.444		
<i>Total</i>	24762.209	1372			
<i>Total corrigé</i>	694.455	1371			

a R carré = .127 (R carré ajusté = .123)