

ÉLÉVATION DE LA LIMITE SUPÉRIEURE DU SAPIN PECTINÉ (*ABIES ALBA*) DEPUIS 1950 EN MAURIENNE, SAVOIE

par Fabien Beilhe^{1,2}, Christopher Carcaillet^{1,2,3} et Sandrine Chauchard^{1,2}

Résumé. Les changements globaux observés au cours des dernières décennies pourraient modifier la limite de répartition des espèces. Le sapin pectiné (*Abies alba*) régénère actuellement dans la partie supérieure de la vallée de la Maurienne à une altitude supérieure à 2 000 m. La limite supérieure connue du sapin durant les années 1950-1960 était vers 1 900 m. Plusieurs hypothèses peuvent être formulées quant à l'origine de la présence du sapin à ces altitudes. Le recrutement du sapin peut être lié (1) aux processus d'abandon des terres initiés depuis la deuxième moitié du XIX^e siècle ou (2) aux changements climatiques en cours. L'analyse de la dynamique forestière au sein de placettes forestières subalpines centrées chacune sur un sapin permet de préciser le caractère précoce, concomitant ou tardif du recrutement du sapin par rapport aux autres espèces. Les structures d'âges indiquent une augmentation exponentielle de la densité d'arbres au cours du XX^e s. avec un recrutement dominé par le mélèze (*Larix decidua*) au cours du XVIII^e et du XIX^e siècle, puis par le pin cembro (*Pinus cembra*) au cours du XX^e siècle. La majorité des sapins s'est installée sporadiquement depuis 1950 et leur recrutement est observé précocement par rapport à l'ensemble des autres espèces dans 29% des placettes, de manière concomitante dans 45% et tardivement dans 26%. Dans la majorité des cas le recrutement du sapin est postérieur à celui du mélèze et antérieur à celui du pin cembro alors qu'il est concomitant avec le recrutement de l'épicéa (*Picea abies*). Ce recrutement semble donc s'ajuster à un schéma classique de dynamique majoritairement liée aux processus de déprise agricole. Néanmoins, le résultat saillant de cette étude est l'accroissement de sa limite altitudinale de plus de 300 m depuis 1950. Cette tendance devrait se poursuivre durant le XXI^e siècle en raison de la poursuite de l'abandon des pratiques sylvo-pastorales et du changement climatique en cours.

Mots-clés : Sapin pectiné (*Abies alba*) - Dynamique forestière - Massif de la Vanoise (Savoie) - Maurienne (Savoie).

Tree line uprising of the Silver Fir (*Abies alba* Mill.) since 1950 in Maurienne, Savoie

Key-words : Silve fir (*Abies alba*) - Forest dynamics - Vanoise Mountains (France) – Maurienne (France).

INTRODUCTION

Les paysages de montagne façonnés par l'homme depuis des millénaires, ont subi une importante phase de déprise agricole depuis le milieu du XIX^e siècle (Didier, 2001 ; Chauchard *et al.*, 2007). La diminution du pâturage et l'arrêt des cultures ont entraîné une expansion de la forêt en montagne mais également au niveau national et européen (Chauchard *et al.*, 2007). Les changements climatiques observés depuis la fin du XIX^e siècle ont également toute chance de tenir un rôle dans les modifications écologiques. Les Alpes ont connu deux phases majeures de réchauffement au cours du dernier siècle : entre 1880 et 1945, et depuis 1982. La dernière période présente les quatre années les plus chaudes depuis 500 ans : 1994, 2000, 2002 et 2003

¹ Centre de bio-archéologie et d'écologie (UMR 5059 CNRS), Université Montpellier 2, Institut de botanique, 163 rue Broussonet, 34090 Montpellier, France.

² Paléoenvironnements et Chronoécologie (PALECO EPHE), École pratique des hautes études, Institut de botanique, 163 rue Broussonet, 34090 Montpellier, France.

³ Auteur pour la correspondance : christopher.carcaillet@univ-montp2.fr.

(Casty *et al.*, 2005). Mais aucun changement des précipitations, par ailleurs observé en Europe, n'a pu être mise en évidence dans les Alpes (Casty *et al.*, 2005). Le réchauffement et la déprise agricole pourrait entraîner une remontée de la limite supérieure des arbres ainsi que des changements dans la composition des forêts (Bekker, 2005 ; Lloyd *et al.*, 2003 ; Parmesan *et al.*, 2003).

Face à ces transformations, il est utile de connaître les modalités de reconquête naturelle de la végétation pour assurer une gestion durable des territoires forestiers. L'utilisation sociétale des territoires est variable dans le temps en fonction des sensibilités du moment et des modes : suivant l'époque et la nature de la demande sociale, la même surface, détenant des potentialités multiples, peut développer des fonctionnalités différentes (Lepart *et al.*, 2000). De nos jours, les forêts de montagne fournissent de nombreux services socio-économiques, récréatifs ou environnementaux (Price, 2003). Les plans d'aménagement doivent intégrer cette gestion multifonctionnelle des forêts de montagne. Cependant la dynamique du système écologique n'est que rarement prise en compte dans la conception de ces plans d'aménagement. Pour accompagner les travaux des gestionnaires, il est donc utile d'approfondir nos connaissances sur la dynamique écologique face aux changements d'utilisation des terres et aux changements climatiques.

Le sapin pectiné (*Abies alba* Mill.) est une espèce naturelle, essentielle aux forêts de montagne d'Europe. Son appréciation par les forestiers et l'industrie du bois a largement varié au cours du temps (Senn et Suter, 2003). Le sapin est apprécié pour son bois, mais son intérêt réside surtout dans sa fonction de protection, des sols notamment (Schmidt-Vogt *et al.*, 1987). C'est une espèce capable d'accroître la résistance et la résilience des forêts (Brang, 2001), utile en gestion conservatoire car elle contribue à la diversité biologique en augmentant l'abondance des espèces naturellement rares qui lui sont associées (Senn et Suter, 2003).

Des régénérations de sapin s'observent au dessus de 2 000 m d'altitude dans les forêts subalpines. Des faits soulignent le caractère remarquable de cette présence à de telles altitudes : i) la limite supérieure communément admise pour le sapin en France est de l'ordre de 1 800 m (Rameau *et al.*, 1993) ; ii) en Vanoise méridionale, la présence du sapin est attestée jusqu'à une altitude maximale de 1 800 m sur les versants nord et de 1 950 m sur les versants sud (Bartoli, 1966 ; Gensac, 1972) ; et iii) les données paléocologiques présentent une stabilité multiséculaire de sa limite supérieure (Carcaillet et Muller, 2005). Bien que le sapin fût plus abondant au milieu de l'Holocène, entre 5 000 et 7 000 ans avant nos jours (Muller *et al.*, 2007), sa présence n'a jamais été attestée au dessus de 2 000 m (Carcaillet et Brun, 2000 ; Carcaillet et Muller, 2005). L'analyse dendrochronologique (analyse des cernes annuels de croissance) de la dynamique des sapins et des communautés arborées qui les entourent apporte un éclairage sur la présence actuelle du sapin à des altitudes supérieures à 2 000 m. La déprise pastorale pourrait être à l'origine des régénérations au-dessus de 2 000 m. Dans ce cas, trois comportements du sapin sont susceptibles d'être observés : i) le recrutement du sapin peut être concomitant au reste de la communauté d'arbres, ii) le recrutement du sapin au sein de la communauté arborée peut être tardif et serait alors le produit d'un processus successoral de maturation des forêts post-déprises, et enfin, iii) le recrutement peut être précoce, attestant alors son indépendance au regard de la succession. Ce dernier scénario non trivial implique la mise en œuvre de traits adaptatifs comme la capacité à constituer une banque de semis (Bergeron, 2000 ; Morin, 1990). Le réchauffement climatique en cours (IPCC, 2007) pourrait également jouer un rôle en réduisant les distributions dans les zones méridionales et en repoussant en altitude les limites supérieures des arbres (Aussenac, 2002). Cette étude vise à illustrer et analyser la dynamique du sapin au-dessus de 2 000 m, puis à cadrer cette progression dans un contexte comparatif avec les espèces d'arbres compagnes afin d'apporter un éclairage sur les mécanismes de dynamique.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Le site d'étude se situe en Haute Maurienne (Alpes internes, Savoie), sur le versant nord du mont Cenis à une altitude comprise entre 2 000 et 2 300 m, dans l'étage subalpin supérieur. La vallée de la Maurienne subit un climat continental, froid et sec. C'est l'une des vallées les plus sèches des Alpes (Braun-Blanquet, 1961). Les précipitations (station météorologique de Lanslebourg-Mont Cenis, 2 000 m, 1971-1999) sont réparties assez régulièrement au cours de l'année (921 ±230 mm) augmentant au printemps (mai, juin) et à l'automne (septembre, octobre). La durée de l'enneigement est de l'ordre de 5 mois de la mi-novembre jusqu'à la fin avril. La température moyenne annuelle est de 3,5 ±2,2 °C et les températures du mois le plus froid et du plus chaud sont respectivement de -4,6 ±2,9 °C et 13,3 ±6,4 °C. La période végétative est courte de juin à septembre.

Les sols sont bruns plus ou moins lessivés à mull ou mull-modéré et reposent sur une roche mère composée de schistes lustrés carbonatés (Bartoli, 1966). La forêt est essentiellement composée de mélèze d'Europe (*Larix decidua* Mill.), de pin cembro (*Pinus cembra* L.) et d'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst). Il faut noter également la présence de quelques espèces de feuillus caducifoliés, surtout dans les couloirs d'avalanches : saule marsault (*Salix caprea* L.), aulne vert [*Alnus viridis* (Chaix) DC.], sorbier des oiseleurs (*Sorbus aucuparia* L.) et plus rarement bouleau verruqueux (*Betula pendula* Roth.). Le sous-bois est caractérisé par le rhododendron (*Rhododendron ferrugineum* L.), la myrtille (*Vaccinium myrtillus* L.), l'airelle des marais (*Vaccinium uliginosum* L.), l'airelle rouge (*Vaccinium vitis-idaea* L.), le genévrier nain (*Juniperus sibirica* Loddiges ex Burgsdorff), l'alisier nain [*Sorbus chamaemespilus* (L.) Crantz], ou encore le camérisier bleu (*Lonicera caerulea* L.).

Échantillonnage

L'échantillonnage centré sur les stations subalpines supérieures à sapin a nécessité une prospection méthodique de la montagne sur une surface d'environ 100 ha sur les communes de Lanslevillard et Bessans. Une surface cumulée de près d'un hectare (9 734 m²) a été composée de 31 placettes de 314 m², chacune constituée d'un cercle d'un rayon de 10 m centré sur un sapin. Pour chaque placette, l'altitude a été relevée par GPS, puis tous les individus ont été identifiés et échantillonnés, soit par carottage à une hauteur de 30 cm, soit par prélèvement d'une section à la base (individus ayant un diamètre inférieur à 5 cm). Enfin, la circonférence à 30 cm de l'ensemble des individus a également été mesurée et la hauteur des individus inférieurs à 180 cm a été mesurée. Les circonférences sont utilisées pour déduire les surfaces terrières (surfaces occupées par les troncs par projection au sol).

Détermination de l'âge des individus

Les échantillons (carottes ou sections) ont été séchés à température ambiante puis poncés afin de rendre visibles les cernes de croissance. L'étude des cernes d'accroissement a été effectuée sous une loupe binoculaire et a permis une première estimation de l'âge des arbres. Cette première estimation doit être corrigée car certaines carottes n'interceptent pas le centre de l'arbre et sont donc incomplètes, et en raison du prélèvement à 30 cm du sol.

La longueur du rayon faisant défaut pour les carottes incomplètes a été estimée grâce à une méthode graphique : la position du cœur est localisée en ajustant la courbure du cerne le plus interne à des cercles concentriques (Arno et Sneek, 1977 ; Chauchard *et al.*, 2006). Le nombre de cernes manquants est ensuite quantifié en calculant le nombre moyen de cernes sur des rayons de longueurs correspondantes issus des sections de plantules. Le nombre obtenu est ensuite ajouté au nombre de cernes de la carotte pour obtenir l'âge estimé de l'arbre à hauteur de carottage. Ce procédé est utilisé pour les trois espèces principales (*Pinus cembra*, *Larix decidua* et *Picea abies*). Le sapin présentant peu d'échantillons, le nombre moyen de cernes

pour un rayon donné a été calculé à partir de la relation épaisseur cumulée des cernes *versus* le nombre de cernes.

La relation âge-hauteur a été analysée (Chauchard *et al.*, 2006 ; Kajimoto *et al.*, 2002, Mast *et al.*, 1998) afin d'estimer l'âge des arbres à 30 cm, hauteur d'échantillonnage. Cette relation a été modélisée à l'aide d'une régression linéaire (Tableau I). Par cette méthode, l'âge estimé pour atteindre 30 cm, la hauteur de carottage, est de 17 ± 7 ans pour *Picea abies* (n=23), 13 ± 9 ans pour *Larix decidua* (n=144) et 10 ± 5 ans pour *Pinus cembra* (n=665). La hauteur de carottage n'a pas pu être corrigée chez *Abies alba* en raison du faible nombre d'individus. Malgré une variabilité forte, il est plus juste d'utiliser l'âge estimé par cette méthode que l'âge obtenu à la hauteur de carottage.

Espèces	Nombre d'échantillons (N)	Équation	Âge (années) à 30 cm ($\pm\sigma$)
<i>Pinus cembra</i>	665	$y = 0,19x + 4,7$	10 ± 5
<i>Larix decidua</i>	144	$y = 0,15x + 8,22$	13 ± 9
<i>Picea abies</i>	23	$y = 0,15x + 12,34$	17 ± 7

Tableau I. Équations allométriques permettant d'étalonner le nombre nécessaire d'années pour atteindre la hauteur de 30 cm (hauteur de carottage), où x est l'âge de l'arbre et y sa hauteur (exprimée en logarithme népérien). N correspond au nombre de plantules employées pour établir le modèle.

Analyses

Afin d'avoir une vision moyenne et de représenter la variabilité de composition et de structure entre les 31 placettes, les effectifs des individus en fonction des espèces sont représentés sous forme de boîte à moustache : la barre centrale correspondant au nombre moyen d'individus par placette pour une espèce donnée, le bas et le haut de la boîte correspondant respectivement au premier et au troisième quartile de la distribution des effectifs par espèce (50% des observations), le bas et le haut de la barre verticale correspondant respectivement au minimum et au maximum d'effectifs par espèces dans l'ensemble des placettes. Enfin, les points correspondent aux valeurs extrêmes.

Les âges estimés et corrigés des individus sont utilisés pour construire les structures d'âges. Les individus morts (n=83) ainsi que les carottes ayant un centre pourri (n=28) sont exclus de l'analyse. Nous avons choisi de représenter le nombre médian, le premier et le troisième quartile, ainsi que le minimum et maximum du nombre d'individus présentés par l'ensemble des placettes, et ce pour chacune des classes d'âge (classes de 10 ans). L'âge moyen de l'ensemble des individus, excepté le sapin, puis des principales espèces de chaque placette a été calculé, puis comparé à l'âge du sapin afin de situer le recrutement de ce dernier dans la dynamique générale de sa placette.

RÉSULTATS

Caractéristiques des 31 placettes

Les 31 placettes comportent au total 1 735 individus et présentent une densité moyenne (surface terrière) de $36,5 \text{ m}^2 \text{ ha}^{-1}$ pour un nombre total d'individus, vivants et morts, par placette variant de 17 à 112. Le pin cembro est l'espèce la plus abondante avec 928 individus cumulés (53%), et la plus largement distribuée puisqu'elle est la seule à être présente dans toutes les placettes, exception faite du sapin au centre de chacune d'elle (Figure 1a). Le mélèze

est la deuxième espèce la plus abondante avec 590 individus au total (34%). Il est également bien distribué dans 30 placettes sur 31. Bien que l'épicéa présente un nombre total d'individus faible (6%), il est présent dans les deux tiers des placettes. Les feuillus (saule marsault, aulne vert, sorbier des oiseleurs, bouleau verruqueux) sont moins abondants, représentant 5% du nombre total d'individus, et les moins bien répartis. Le sapin est peu abondant et représente seulement 2% des individus, si bien que la majorité des placettes ne comporte qu'un seul sapin. Un seul pin sylvestre (*Pinus silvestris* L.) a été observé, et n'a donc pas été représenté dans les figures 1 et 2.

Chez les plantules et les arbustes (Pl., $\varnothing < 5$ cm, Figure 1b), le pin cembro est dominant et ses effectifs sont très variables d'une placette à l'autre. Le mélèze suit, en comptant pour 18% des individus. A contrario, chez les arbres (Arb, $\varnothing > 5$ cm, Figure 1b), le mélèze est l'espèce principale, avec 62% des individus. Alors que le pin cembro domine les plantules et les arbustes, les arbres ne comptent que pour 22% des individus. L'épicéa et le sapin sont légèrement mieux représentés chez les arbres que chez les plantules (Figure 1b). À l'inverse, les feuillus sont davantage représentés chez les plantules.

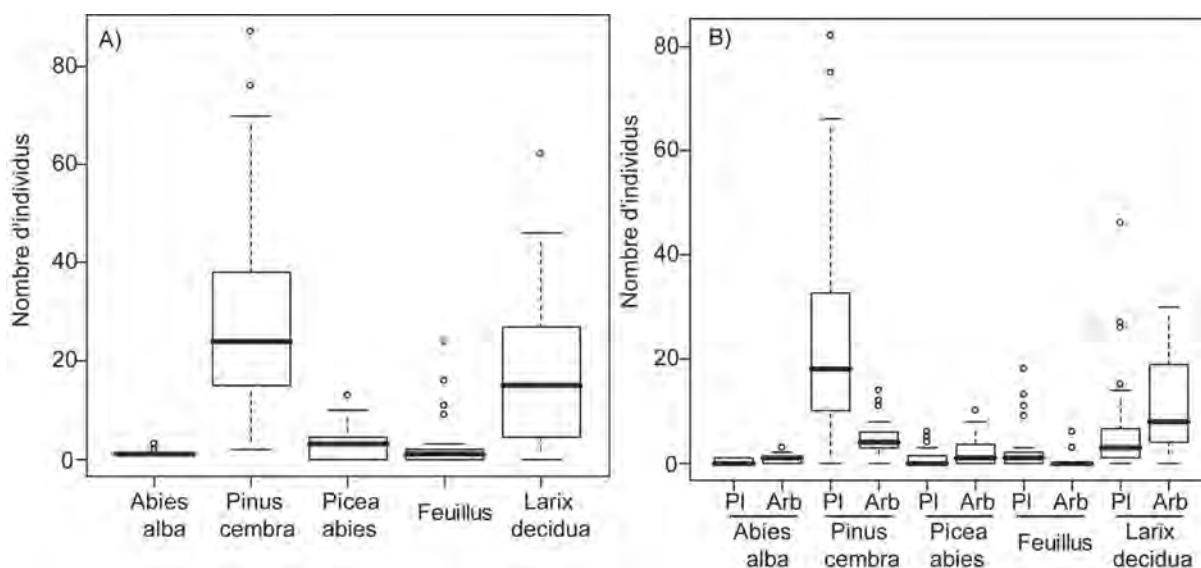


Figure 1. Composition des 31 placettes des effectifs totaux (A), et des effectifs des plantules et des arbustes (B) (Pl, $\varnothing < 5$ cm) et des arbres (Arb, $\varnothing > 5$ cm) observés pour chacune des espèces.

La figure se comprend ainsi : la barre centrale est la médiane, la boîte représente 50% des valeurs (du 1^{er} quartile au 3^{ème} quartile), les barres représentent les minima et maxima, et les points les valeurs extrêmes.

Structures d'âge

Le sapin a régénéré de façon sporadique depuis 1849 avec une augmentation pendant les cinquante dernières années (Figure 2a). Considérant l'ensemble des espèces, quelques rares individus ont régénéré au cours du XVIII^e et du XIX^e siècle (Figure 2b). Une augmentation exponentielle du recrutement est observée au cours du XX^e siècle, notamment depuis les années 1950. L'ensemble des espèces suit cette tendance. Le mélèze et le pin cembro se sont installés de manière précoce dans certaines placettes, mais leur recrutement ne s'est généralisé, respectivement, qu'à partir de la fin du XIX^e siècle et des années 1950 (Figures 2c, 2e). L'augmentation du recrutement est cependant plus marquée chez le pin cembro que chez le mélèze. L'épicéa et les feuillus (*Alnus viridis*, *Sorbus aucuparia*, *Salix caprea*) se sont installés plus récemment dans les peuplements et ont vu leur recrutement augmenter, respectivement, à partir des années 1960 et 1980 (Figures 2d, 2f).

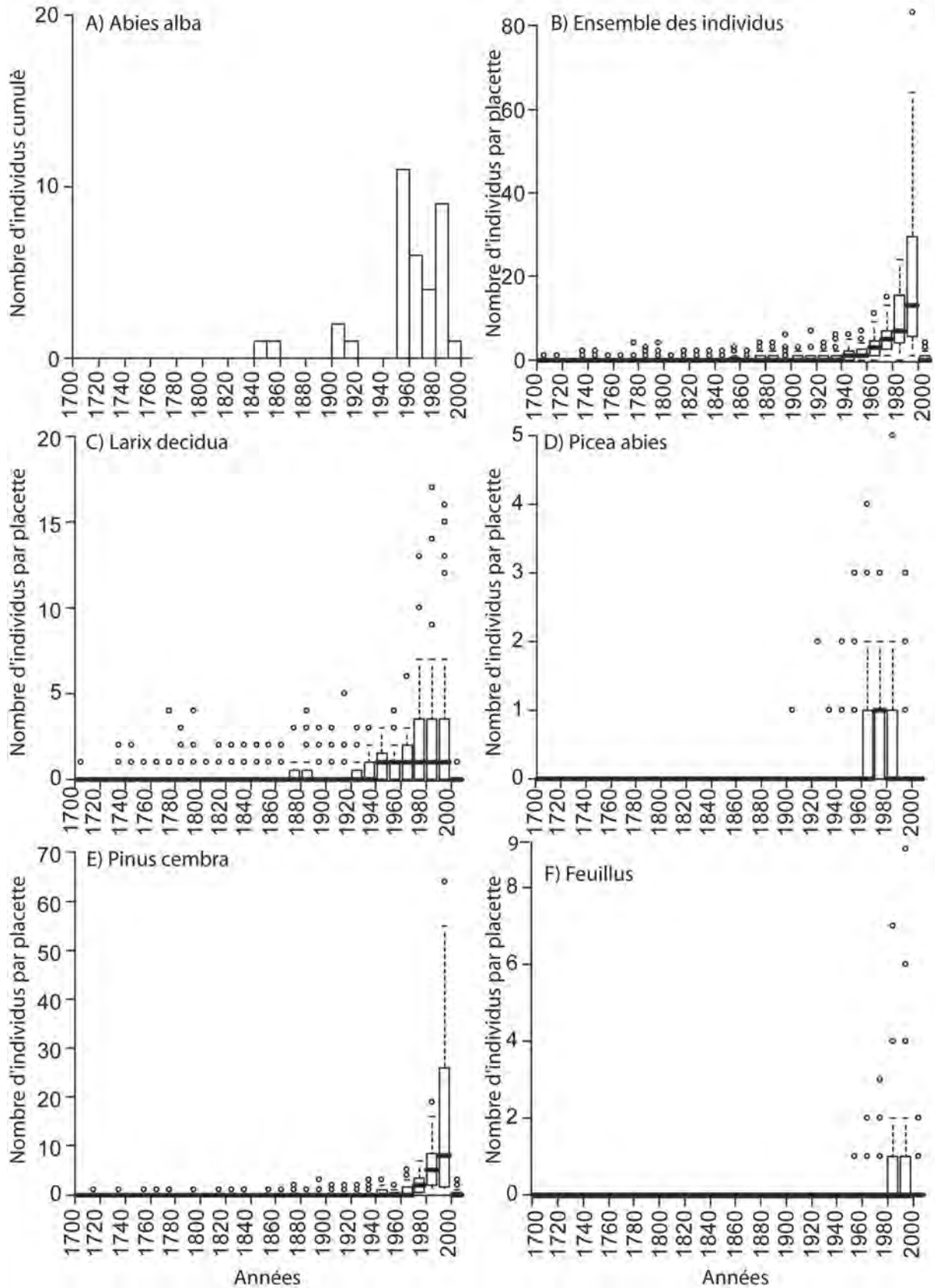


Figure 2. Structure d'âge des 31 placettes en fonction des décennies.

A) Effectif cumulé de sapins des 31 placettes B) l'ensemble des individus, C) du mélèze, D) de l'épicéa, E) du pin cembro et F) des feuillus.

Dynamique du sapin

Lorsque nous examinons la répartition des sapins en fonction de l'altitude, nous remarquons que les plus vieux individus sont situés juste au-dessus de 2 000 m d'altitude (Figure 3). Le sapin observé le plus alticole se trouve à 2 226 m. La majorité des sapins a régénéré durant les 50 dernières années de façon assez homogène entre 2 000 et 2 226 m d'altitude.

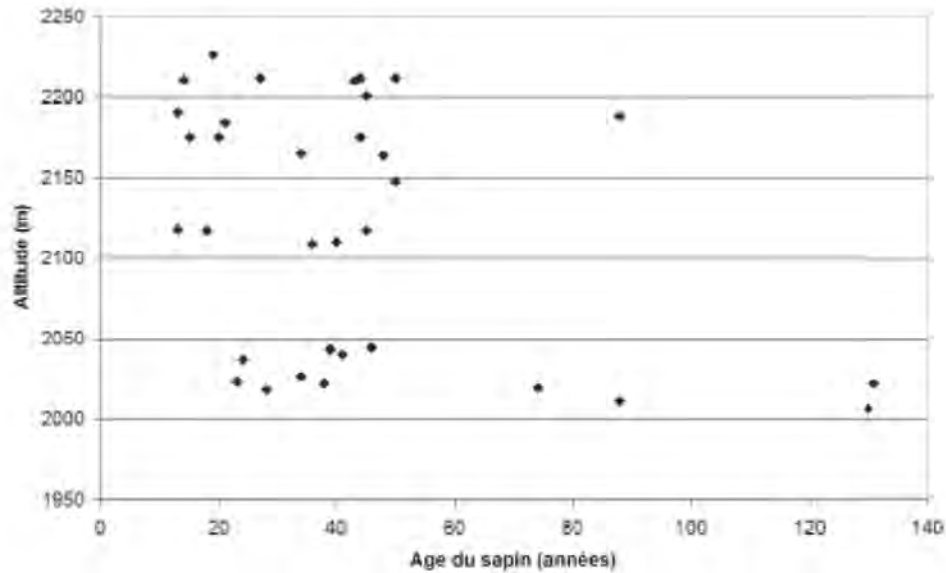


Figure 3. Âge des sapins (en années avant 2004) en fonction de leur altitude.

Afin de situer le recrutement du sapin dans la dynamique générale de sa placette, l'âge du sapin a été représenté en fonction de l'âge moyen des arbres de sa placette et de l'âge moyen des trois principales espèces par placette (pin cembro, mélèze et épicéa). Un intervalle d'incertitude de 20 ans a été déterminé de part et d'autre de l'âge estimé du sapin pour atténuer les risques d'appréciation dendrochronologique de l'âge et parce que tous les arbres associés à une phase donnée de recrutement régénèrent sur plusieurs années. L'âge moyen des placettes, sapin non compris, coïncide avec l'âge du sapin à ± 20 ans dans 14 placettes (45%, Figure 4a). Dans 9 placettes (29%) l'âge du sapin est plus grand que l'âge moyen du reste de la communauté et dans 8 placettes (26%) l'âge du sapin est inférieur à l'âge moyen de la communauté (Figure 4a). En général, l'âge du sapin correspond à l'âge moyen des épicéas quand ils sont présents dans les placettes (95% des cas, Figure 4b). Il est supérieur ou égal à celui des pins cembro pour, respectivement, 35% et 51% des placettes. Il est inférieur ou égal à l'âge moyen des mélèzes dans, respectivement, 40% et 47% des cas.

DISCUSSION

Nos résultats montrent que la limite de distribution du sapin a subi de profonds changements depuis les années 1940-1950, se traduisant par des recrutements à des altitudes où sa présence n'était pas rapportée, voici encore 30 ou 40 ans, par des observateurs avisés (Bartoli, 1966 ; Gensac, 1974). Par rapport à ces données anciennes, la limite supérieure du sapin s'est élevée d'environ 300 à 400 m, ce qui est significatif et remarquable (Figure 3).

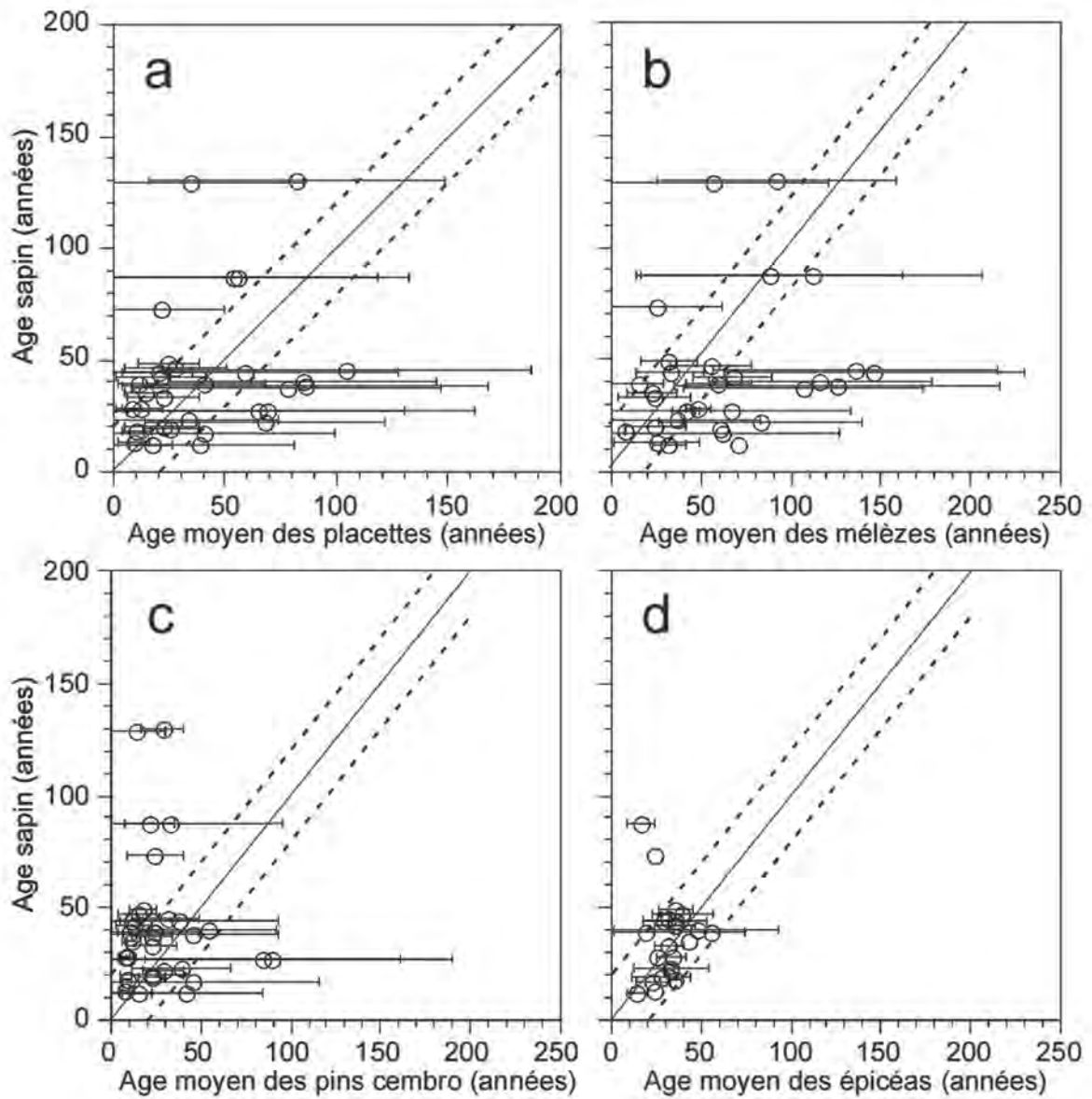


Figure 4. a) Âge du sapin en fonction de l'âge de sa placette (sapin exclu du calcul de la moyenne) ; relation entre l'âge du sapin *Abies alba* et l'âge moyen du peuplement de mélèze *Larix decidua* (b), de pin cembro *Pinus cembra* (c) et d'épicéa *Picea abies* (d) par placette.

Dynamique des peuplements

La végétation présente sur le site d'étude a subi de profonds changements au cours des trois derniers siècles. Les arbres rencontrés dans la forêt qui ont été utilisés pour reconstituer l'histoire du site sont ceux qui ont survécu à la fois aux perturbations naturelles et à l'emprise humaine : c'est l'expression d'un bilan net démographique entre régénération et mortalité. L'absence d'arbres dans une classe donnée peut être liée à un échec dans l'installation à cette époque, à une forte mortalité des plantules ou encore à des interventions humaines (Johnson *et al.*, 1994). Les structures d'âge reflètent l'emprise humaine sur le site d'étude depuis le XVIII^e siècle jusqu'au début du XX^e siècle (Figure 2b). Dans la plupart des forêts subalpines des Alpes, des modifications structurelles d'origines anthropiques ont été apportées à la forêt pour assurer la fonction de production de bois mais également pour augmenter les surfaces de pâturage pour le bétail (Motta et Lingua, 2005). Le mélèze était ainsi favorisé car il possède une canopée laissant passer la lumière permettant la croissance d'espèces fourragères, alors que d'autres espèces, comme le pin cembro ou le sapin, ont été progressivement éliminées par des pratiques consistant à déraciner les plantules et les jeunes arbres (Carrer et Urbinati, 2001). La présence dans nos placettes de mélèzes recrutés au XVIII^e et au XIX^e siècle (Figure 2c) et la relative absence du pin cembro (Figure 2e) témoigneraient de telles pratiques dans notre site d'étude. Ainsi, le manque de régénération du pin cembro (Figure 2e) ou du sapin avant 1900 (Figure 2a) peut s'expliquer par un arrachage systématique des plantules, mais également par la pression exercée par le pâturage (piétinement, broutage). Le début du XX^e siècle marque le début d'une recolonisation progressive du site avec une accélération du recrutement à partir des années 1950 (Figure 2b). Alors que le mélèze dominait le recrutement au XVIII^e et au XIX^e siècle, le pin cembro a vu son recrutement dominer progressivement au cours du XX^e siècle (Figure 2e). Il en résulte aujourd'hui une véritable dichotomie dans la structure de la végétation : le mélèze, héritage de la gestion pastorale passée, constitue la majorité des arbres de la canopée alors que le pin cembro domine parmi les plantules et les arbustes (Figure 1b).

Bien que le pin cembro domine le recrutement depuis les années 1950, le mélèze a vu également son recrutement augmenter depuis cette époque (Figure 2c). Le pic de régénération du mélèze peut être expliqué par son exigence en lumière (Motta et Lingua, 2005) et par sa capacité à coloniser des milieux ouverts par dissémination à longue distance de ces graines petites, légères et ailées. L'abandon des pâtures et des prairies de fauche amorcé vers 1860 et accentué au cours du XX^e siècle a pu ainsi profiter à la régénération du mélèze (Didier, 2001).

Contrairement au mélèze, le pin cembro produit de grosses graines, sans ailes, qui restent soudées à l'écaille et dont la dissémination dépend d'un oiseau, le casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes* L.). Le statut de protection du casse-noix moucheté (annexe III de la Convention de Berne, Directive 79/409/CEE) associé à l'abandon des prairies de fauche et des pâtures pourrait expliquer le pic de régénération du pin cembro dans ces forêts. De plus, le pin cembro, plus résistant à l'ombrage que le mélèze, est souvent qualifié d'espèce post-pionnière (Krüsi et Moser, 2000). Le succès de régénération du pin cembro tient donc dans sa capacité à coloniser des milieux divers, sa tolérance à l'ombre et dans la dispersion à longue distance de ses graines par le casse-noix.

Le faible nombre d'épicéas observés dans nos placettes (Figure 1a) s'explique car il est peu alticole. Son recrutement est concomitant de l'augmentation exponentielle du recrutement des autres espèces observées dans les années 1950. Ce recrutement peut ainsi être expliqué par l'abandon des terres à cette époque. L'atténuation du nombre de régénérations dans les décennies 1990 et 2000 pourrait être due à sa faible capacité compétitrice face à d'autres espèces mieux adaptées à pousser à une telle altitude, voire à des difficultés liées à des inhibitions de développement ou de croissance associées à l'expansion du couvert des éricacées (Pellissier, 1993 ; Gallet, 1994 ; Ponge *et al.*, 1998).

La présence des feuillus sur nos placettes est majoritairement liée aux couloirs d'avalanches où la disponibilité en lumière et en nutriments est grande. La présence d'un pic de régénération chez les feuillus ces dernières années est donc à mettre en relation avec la fréquence des

avalanches plutôt qu'avec la déprise agropastorale. De plus, à l'exception de l'aune vert, les espèces de feuillus rencontrées (bouleau verruqueux, saule marsault, sorbier des oiseleurs) n'abondent généralement qu'en dessous de 2 000 m d'altitude, ce qui pourrait expliquer leur faible abondance sur le site d'étude.

Dynamique du sapin

Le sapin pectiné régénère actuellement jusqu'à une altitude exceptionnelle de 2 226 m (Figure 3), c'est-à-dire plus de 300 m au-dessus de sa limite habituellement rapportée (Chas, 1994 ; Rameau *et al.*, 1993). Le sapin est donc présent de 300 à 400 m au-dessus de ce qui a été observé il y a 40 ou 50 ans dans la même zone et à moins de 200 m de la limite supérieure des arbres actuellement située à 2 400 m (Bartoli, 1966 ; Gensac, 1972). Le recrutement de la majorité des sapins sur le site a eu lieu depuis 50 ans et coïncide avec l'augmentation exponentielle du nombre total d'individus. Cependant, la régénération des sapins s'est effectuée de manière sporadique, et aucune augmentation massive de son recrutement n'a été observée pendant les dernières décennies.

La place du sapin par rapport à la dynamique générale de son environnement immédiat est variée : son recrutement est dans la moyenne de la placette pour un tiers d'entre elle ; dans environ un tiers, son recrutement est plus ancien, et dans environ un tiers des placettes il est plus récent. Les placettes où le sapin est plus vieux que le reste des individus sont celles comportant les plus vieux sapins situés vers 2 000 m d'altitude. Le sapin a très certainement la capacité de se maintenir dans la strate herbacée pendant de longues périodes sous la forme d'une banque de semis, processus connu pour une espèce proche et aux traits analogues, le sapin baumier (*Abies balsamea*), poussant en forêt boréale canadienne (Morin et Laprise, 1997). Cette stratégie permet à la population de faire face aux perturbations affectant la canopée uniquement et, lorsque les conditions sont favorables, de se développer. Ces vieux sapins pourraient donc être des individus préétablis avant perturbation (ex. : avalanche) sous forme de banque de semis résistante à la coulée de neige en raison de la flexibilité des plantules. Les placettes où le sapin est plus jeune que le reste de la placette ont été échantillonnées dans des vieux mélèzes. En effet, le sapin est une espèce tolérante à l'ombre, capable d'orienter ses aiguilles dans un plan horizontal pour capter le maximum de lumière (Pages *et al.*, 2003). Enfin dans le tiers des placettes, l'âge du sapin et l'âge moyen de la communauté sont concomitants, ce qui tend à montrer un processus de colonisation en moyenne synchrone entre le sapin et les autres espèces. Quand nous comparons l'âge du sapin avec l'âge moyen des trois principales espèces, la place du sapin dans la dynamique est plus claire. En effet dans une grande majorité des cas, le sapin est recruté en même temps ou après la majorité des mélèzes, en même temps que les épicéas quand ils sont présents, et en même temps ou avant la majorité des pins cembro. Le recrutement du sapin semble donc suivre un schéma classique de remplacement des espèces s'ajustant au modèle de succession de Clements (1916) : dans ces placettes le sapin se comporte comme une espèce de fin de succession qui est recruté après le mélèze et avant le pin cembro. Ce schéma commun à l'ensemble des placettes témoigne en faveur d'une succession de déprise agricole sans toutefois pouvoir écarter l'hypothèse du changement climatique. Il aurait été intéressant d'éprouver l'effet du climat sur les régénérations de sapin en comparant leur année d'installation avec les données météorologiques de la zone d'étude (Chauchard *et al.*, 2007). Le faible nombre d'individus n'a pas permis une telle analyse. Le sapin est une espèce qui tolère peu la sécheresse, notamment au stade plantule (Tan et Bruckert, 1992). De plus, des analyses basées sur la relation cernes-climat ont montré que les étés pluvieux sont le facteur principal stimulant la croissance radiale et contrôlant la distribution de cette espèce (Desplanque *et al.*, 1998 ; Macias *et al.*, 2006). Le changement climatique pourrait entraîner une montée en altitude du sapin au bénéfice d'un accroissement des températures (+0,6°C depuis 1861 ; IPCC, 2007), sachant que les précipitations sont d'autant plus importantes que l'on s'élève en altitude.

Remerciements. Nous remercions Loïc Bircker, Fanny Combet, Nicolas Fauvard, Fabien Roiron pour leur aide sur le terrain et au laboratoire.

BIBLIOGRAPHIE

- Arno S.F. et Sneek K.M. (1977). A method for determining fire history in coniferous forests of the mountain west. *USDA Forest Service General*, p. 1-29.
- Aussenac G. (2002). Ecology and ecophysiology of circum-Mediterranean firs in the context of climate change. *Ann. for. sci.*, 59 : 823-832.
- Bartoli C. (1966). Étude écologique sur les associations végétales forestières de la Haute Maurienne. *Ann. Sci. For.*, 23: 432-761.
- Bekker M.F. (2005). Positive feedback between tree establishment and patterns of subalpine forest advancement, Glacier National Park, Montana, U.S.A. *Art. Antarct. Alp. Res.*, 37 : 97-107.
- Bergeron Y. (2000). Species and stand dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology*, 81 : 1500-1516.
- Brang P. (2001). Resistance and elasticity: promising concept for the management of protection forests in the European Alps. *For. Ecol. Manag.*, 145 : 107-119.
- Braun-Blanquet J. (1961). Die inneralpine Trockenvegetation. Stuttgart : G. Fisher. 273 p. (Geobotanica selecta ; 1).
- Carcaillet C. et Brun J.J. (2000). Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the last 7000 years: lessons from soil charcoal. *J. Veg. Sci.*, 11: 705-714.
- Carcaillet C. et Muller S.D. (2005). Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropogenic or climatic changes ? *Boreas*, 34: 468-476.
- Carrer M. et Urbinati C. (2001). Spatial analysis of structural and tree-rings related parameters in a timberline forest in the Italian Alps. *J. Veg. Sci.*, 12: 643-652.
- Casty C., Wanner H., Luterbacher J., Esper J. et Böhm R. (2005). Temperature and precipitation variability in the European Alps since 1500. *Int. J. Clim.* 25: 1855-1880.
- Chas, E. 1994. Atlas de la flore des Hautes-Alpes. Conservatoire botanique national alpin de Gap-Charance. Gap.
- Chauchard S. (2007). Dynamique d'une forêt de montagne méditerranéenne dans un monde changeant. Thèse de Doctorat : Biologie des populations et écologie : Montpellier 2. 146 p.
- Chauchard S., Pille G. et Carcaillet C. (2006). Large herbivores control the invasive potential of nonnative Austrian black pine in a mixed deciduous Mediterranean forest. *Can. J. For. Res.*, 36 : 1047-1053
- Chauchard S., Carcaillet C. et Guibal F. (2007). Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in Mediterranean mountains. *Ecosystems*, 10 : 936-948.
- Clements F.E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. Washington DC : Carnegie Institute. 512 p. (Publication ; 242).
- Desplanque C., Rolland C. et Michalet R. (1998). Comparative dendroecology of the silver fir (*Abies alba*) and the Norway spruce (*Picea abies*) in an Alpine valley of France. *Can. J. For. Res.*, 28 : 737.
- Didier L. (2001). Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *For. Ecol. Manag.*, 145 : 67-77.
- Gallet C. (1994). Allelopathic potential in bilberry-spruce forests: influence of compounds on spruce seedlings. *J. Chem. Ecol.*, 20 : 1009-1024.
- Gensac P. (1972). Notice explicative de la carte écologique Moûtiers Parc national de la Vanoise 1/100000. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, 2 : 49-73.
- Gensac P. (1974). Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc national de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, 4 : 1-232.
- IPCC [Intergovernmental Panel on Climate Change] (2007). Climate change 2007: The physical science basis / Contribution of working group I to the fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. Cambridge : Cambridge University Press. 996 p.
- Johnson E.A., Miyanishi K. et Kleb H. (1994). The hazards of interpretation of static age structures as shown by stand reconstruction in *Pinus contorta-Picea engelmannii* forest. *J. Ecol.*, 82 : 923-931.

- Kajimoto T., Seki T., Ikeda S., Daimaru H., Okamoto T. et Onodera H. (2002). Effects of snowfall fluctuation on tree growth and establishment of subalpine *Abies mariesii* near upper forest-limit of Mt. Yumori, Northern Japan. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 34 : 191-200.
- Krüsi B.O. et Moser B. (2000). Impacts of snow and ungulates on the successional development of a mountain pine forest in the Swiss National Park. In : *Succession research in the Swiss National Park* / sous la dir. de M. Schütz, B.O. Krüsi et P.J. Edwards. Birmensdorf : Scientific council of the Swiss national Park. p. 131-164.
- Lepart J., Marty P. et Rousset O. (2000). Les conceptions normatives du paysage : le cas des Grands Causses. *Nature Sci. Soc.*, 8 : 16-25.
- Lloyd A.H. et Fastie C.L. (2003). Recent changes in treeline forest distribution and structure in interior Alaska. *Ecoscience*, 10 : 176-185.
- Macias M., Andreu L., Bosch O., Camarero J.J. et Gutiérrez E. (2006). Increasing aridity is enhancing silver fir (*Abies alba* Mill.) water stress in its south-western distribution limit. *Climatic Change*, 79 : 289-313.
- Mast J.N., Veblen T.T. et Linhart Y.B. (1998). Disturbance and climatic influences on age structure of ponderosa pine at the pine/grassland ecotone, Colorado Front Range. *J. Biogeogr.*, 25 : 743-755.
- Morin H. (1990). Dendro-ecological analysis of a boreal fir population resulting from a blowdown in Quebec. *Can. J. For. Res.*, 20 : 1753-1758.
- Morin H. et Laprise D. (1997). Seedling bank dynamics in boreal basalm fir forest. *Can. J. For. Res.*, 27 : 1442-1451.
- Motta R. et Lingua E. (2005). Human impact on size, age, and spatial structure in a mixed European larch and Swiss stone pine forest in the Western Italian Alps. *Can. J. For. Res.*, 35 : 1809-1820.
- Muller S.D., Nakagawa T., de Beaulieu J.-L., Court-Picon M., Carcaillet C., Miramont C., Roiron P., Bouterin C., Ali A.A. et Bruneton H. (2007). Postglacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. *J. Biogeogr.*, 34 : 876-899.
- Pages J.P., Pache G., Joud D., Magnan N. et Michalet R. (2003). Direct and indirect effects of shade on four forest tree seedlings in the French Alps. *Ecology*, vol. 84, n°10 : 2741-2750
- Pal J.S., Giorgi F. et Xunqiang B. (2004). Consistency of recent European summer precipitation trends and extremes with future regional climate projections. *Geophys. Res. Lett.*, 31 : L13202.
- Parmesan C. et Yohe G. (2003). A globally coherent fingerprint of climate impacts across natural systems. *Nature*, 421: 37-42.
- Pellissier F. (1993). Allelopathic inhibition of spruce germination. *Acta Oecol.*, 14 : 211-218.
- Ponge J.-F., André J., Zackrisson O., Bernier N., Nilsson M.-C. et Gallet C. (1998). The forest regeneration puzzle, biological mechanisms in humus layer and forest vegetation dynamics. *BioScience*, 48 : 523-530.
- Price M.F. (2003). Why mountain forests are important ? *Forest. Chron.*, 79 : 219-222.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dumé, G. [et al.] (1993). Flore forestière française : guide écologique illustré. 2, Montagnes. Paris : Institut pour le développement forestier : Ministère de l'agriculture et de la pêche : Direction de l'espace rural et de la forêt : École nationale du génie rural des eaux et des forêts. 1 vol. (2421 p.).
- Schmidt-Vogt H., Wütherich G. et Deichner P. (1987). Untersuchungen zur Sturmstabilität von Fichten und Tannen in Fichten-Tannen-Mischbeständen auf verschiedenen Standorten Süddeutschlands. *Allg. Forst-u. J.-Ztg.*, 158 : 42-50.
- Senn J. et Suter W. (2003). Ungulate browsing on silver fir (*Abies alba*) in the Swiss Alps: beliefs in search of supporting data. *For. Ecol. Manag.* 181: 151-164.
- Tan B.S. et Bruckert S. (1992). Effect of physical environmental factors on the initial stages of the natural regeneration of fir (*Abies alba* Mill.) at some sites in the Jura. *Ann. For. Sci.*, 49 : 337-350.