

**Zeitschrift:** Schweizerische Zeitschrift für Forstwesen = Swiss forestry journal = Journal forestier suisse  
**Herausgeber:** Schweizerischer Forstverein  
**Band:** 157 (2006)  
**Heft:** 6

**Artikel:** Arolle et climat océanique : l'importance des facteurs micro-stationnels  
**Autor:** Doutaz, Jacques / Bugmann, Harald / Frey, Hans-Ulrich  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-1097973>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 11.04.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

# Arolle et climat océanique: l'importance des facteurs micro-stationnels<sup>1</sup>

JACQUES DOUTAZ, HARALD BUGMANN et HANS-ULRICH FREY

Keywords: *Pinus cembra*; Swiss stone pine; microclimate; continentality; species distribution. FDK 11 : 181.1 : 187 : 231 : (494)

## 1. Introduction

L'arolle (*Pinus cembra* L.) est décrit dans la littérature comme une espèce typique des régions au climat continental comme l'Engadine et le Valais (par exemple CAMPBELL 1955; FURRER 1955, 1956; KUOCH & AMIET 1970; SCHWEINGRUBER 1972; AULITZKY & TURNER 1982; MAYER 1992; BICHSEL 1995; STEIGER 1995). Dans ces zones caractérisées par une faible somme annuelle de précipitations, par un rayonnement intense et par des amplitudes thermiques journalière et saisonnière élevées, l'arolle forme avec le mélèze (*Larix decidua* Mill.) la limite supérieure de la forêt (étage subalpin supérieur) au-dessus de la zone dominée par l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.; WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997). Au nord des Alpes, en revanche, là où le climat est de type océanique, la limite forestière – plus basse – est formée par l'épicéa (étage subalpin), car l'arolle et le mélèze sont en règle générale absents (WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997).

Si cette distribution de l'arolle est valable en général, il est toutefois de rares cas où cette espèce est tout de même présente au nord des Alpes. Ces apparitions sporadiques sont certes mentionnées dans la littérature (par exemple KUOCH & AMIET 1970; SCHWEINGRUBER 1972; BICHSEL 1995; STEIGER 1995; pour le recensement complet des stations à arolles, voir RIKLI 1909), mais les raisons de cette répartition morcelée sont mal connues et les diverses hypothèses énoncées n'ont pas, à la connaissance des auteurs, fait l'objet de recherches précises.

Selon la littérature, l'arolle ne se rencontre au nord des Alpes que dans des stations bien particulières: zones d'éboulis formées par des blocs de pierre de grandes dimensions, crêtes ventées, arêtes rocheuses, falaises et pentes rocheuses escarpées (RIKLI 1909; CAMPBELL 1955; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; BICHSEL & FREY 1995; FREY 1995; STEIGER 1995; WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997). Le principal point commun entre ces stations réside dans la faible couverture neigeuse qui y règne sous l'effet de la gravité ou du vent. Il semble que la distribution morcelée de l'arolle au nord des Alpes soit donc plus à mettre sur le compte de facteurs micro-stationnels que sur celui d'une région climatique ou géographique particulière. L'importance du micro-relief et son influence sur les facteurs micro-stationnels à la limite supérieure de la forêt sont aujourd'hui largement reconnues, comme l'illustrent par exemple très bien les quelque vingt années d'études dans l'afforestation de Stillberg, non loin de Davos, GR, dans le Dischmatal (KUOCH & AMIET 1970; SCHÖNENBERGER 1975; WALDER 1983; SENN & SCHÖNENBERGER 2001). Les facteurs micro-stationnels peuvent, à l'étage subalpin, varier énormément sur de courtes distances, formant ainsi une véritable mosaïque de micro-stations très différentes les unes des autres (AULITZKY & TURNER 1982; OTT *et al.* 1997). Les recherches présentées dans cet article se sont donc focalisées sur le rôle que jouent ces facteurs micro-stationnels en rapport avec la distribution de l'arolle et de l'épicéa dans une forêt du nord des Alpes où les deux espèces sont présentes. Existe-t-il des micro-stations – caractérisées par un type de végétation ou une position dans le micro-relief –

qui soient favorables ou défavorables à chacune des deux espèces? Si tel est le cas, peuvent-elles fournir des pistes de réflexion sur l'apparition sporadique de l'arolle au nord des Alpes?

## 2. Description du périmètre d'étude

### 2.1 Situation géographique

Le périmètre d'étude se situe en Suisse, dans les Préalpes du sud-est du canton de Fribourg, dans la commune de Charney. Sise à l'extrémité supérieure de la vallée du Petit Mont, au-dessus du village de La Villette (Im Fang), la forêt étudiée porte le nom de Forêt du Lapé, d'après le nom de l'alpage se trouvant en bordure nord de la forêt (figure 1). Situé au pied de la chaîne des Gastlosen, le site d'étude s'étend entre environ 1630 m et 1780 m d'altitude et est exposé au nord-est. La pente y est relativement faible (moins de 10 % en moyenne sur la longueur totale de la forêt), mais le micro-relief est très marqué puisque la forêt est sise sur les blocs de pierre de taille remarquable d'un ancien écoulement.

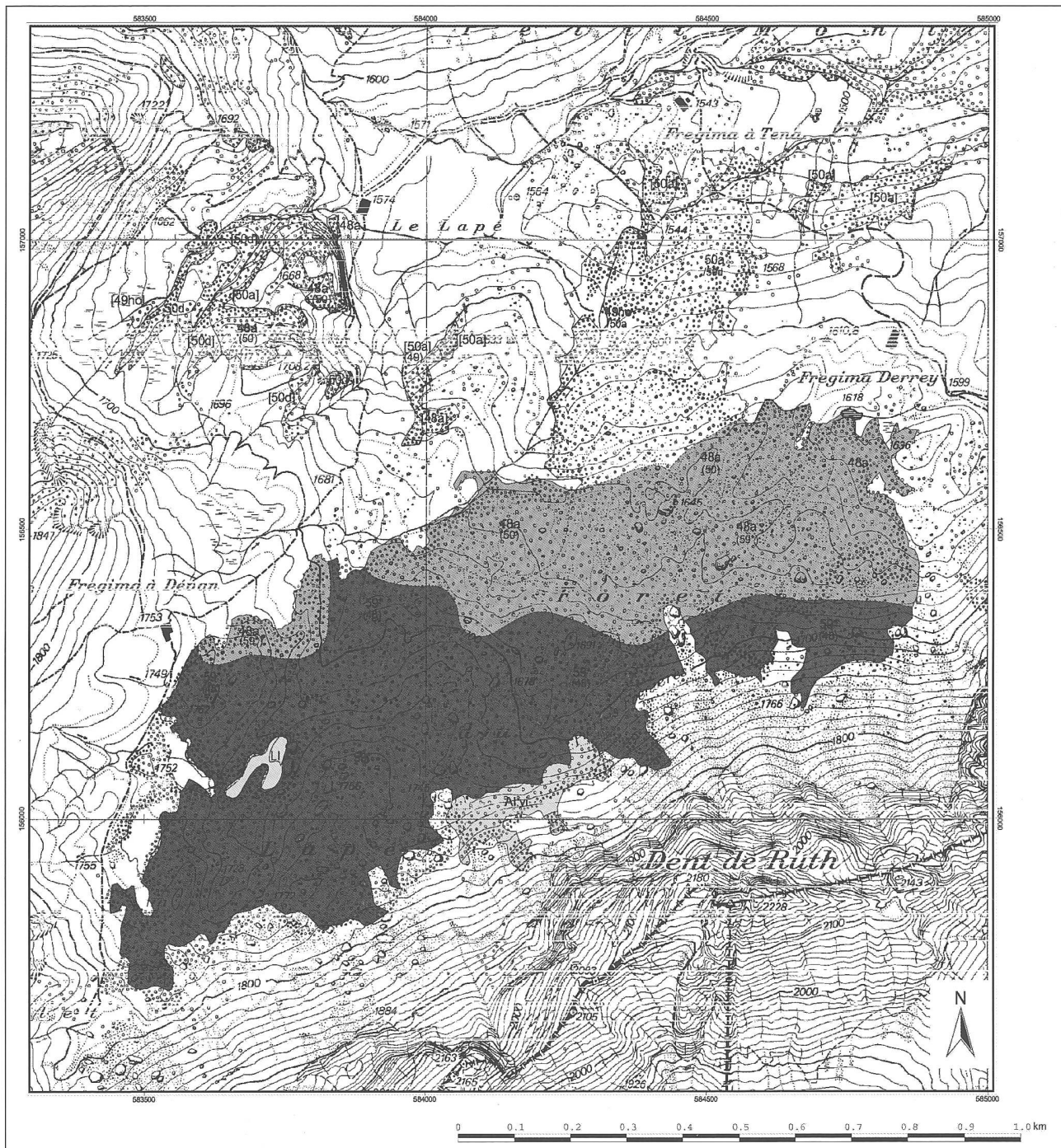
### 2.2 Climat

Situé au nord des Alpes, le périmètre d'étude est soumis à un climat de type océanique: amplitudes thermiques journalière et saisonnière modérées, somme annuelle de précipitations élevée et couverture nuageuse relativement importante. Les mesures des stations météorologiques Moléson et Jaun, ainsi que les valeurs obtenues par extrapolation pour notre périmètre d'étude (altitude utilisée: 1700 m) sont présentées dans le tableau 1. Pour comparaison avec une région au climat continental typique de l'aire de répartition principale de l'arolle, le tableau contient également les mesures pour la station Zermatt.

### 2.3 Géologie et sol

La vallée du Petit Mont s'étend entre le massif de la Hochmatt au nord-ouest et la chaîne des Gastlosen au sud-est. Dans le périmètre d'étude ne sont présentes que deux des sept nappes des Préalpes romandes: les Préalpes médianes – subdivisibles en Préalpes médianes plastiques au nord-ouest et Préalpes médianes rigides au sud-est du périmètre – et la Nappe supérieure des Préalpes, appelée généralement par simplification Préalpes supérieures, qui s'étend entre les deux arêtes de la vallée (BRAILLARD 1998). Les Préalpes supérieures sont constituées majoritairement par des flyschs du Crétacé, alors que la chaîne des Gastlosen (Préalpes médianes rigides) est, quant à elle, constituée avant tout des

<sup>1</sup> Le présent article se base sur le travail de diplôme de Jacques Doutaz déposé en 2005 et intitulé «Distribution de l'épicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) et de l'arolle (*Pinus cembra* L.) dans les Préalpes océaniques en fonction des facteurs micro-stationnels». Ce travail a été réalisé sous la direction du Prof. Harald Bugmann (rapporteur) et du Dr. Hans-Ulrich Frey (co-rapporteur) auprès de la chaire d'Ecologie forestière de l'EPFZ.



**Figure 1:** Carte des stations forestières du périmètre d'étude.

Légende: gris clair = *Asplenio-Piceetum typicum* (48a); gris foncé = *Pinetum cembrae*, variante des Alpes du Nord (59\*).  
 Carte de base: PE © SCCG Fribourg. Autorisation du SFF – canton de Fribourg, avril 2005.

**Tableau 1:** Données climatiques pour les stations météorologiques Moléson, Jaun (climat océanique) et Zermatt (climat continental).

Les valeurs pour la Forêt du Lapé ont été obtenues par extrapolation. Source: Z'graggen, Météo Suisse Zurich, communication personnelle.

	Moléson (1972 m)	Jaun (1030 m)	Forêt du Lapé (1700 m)	Zermatt (1640 m)
Somme annuelle moyenne de précipitations <sup>a</sup>	–	1738 mm	–	701 mm
Nombre moyen de jours par année avec plus de 1 mm de précipitations <sup>b</sup>	–	150 jours	–	94 jours
Température annuelle moyenne <sup>c</sup>	2,7°C	–	3,0°C	4,3°C
Température moyenne au mois de janvier <sup>c</sup>	–3,1°C	–	–3,2°C	–4,0°C
Température moyenne au mois de juillet <sup>c</sup>	9,9°C	–	10,6°C	13,3°C

<sup>a</sup> Période de mesures: 1971–2000

<sup>b</sup> Période de mesures: 1984–2003

<sup>c</sup> Période de mesures: 1984–2003; température mesurée à 2 m au-dessus du sol.

Calcaires massifs du Malm (Jurassique supérieur) déposés entre l'Oxfordien inférieur et le Portlandien supérieur (BRAILLARD 1998).

Le périmètre d'étude est situé sur un ancien écoulement au volume considérable (10 à 15 millions de m<sup>3</sup> selon les estimations<sup>2</sup>) au pied des Dents de Savigny et de Ruth. La masse écroulée, formée de blocs dont les arêtes mesurent souvent plusieurs mètres de long, provient presque exclusivement des bancs des Calcaires massifs des Gastlosen (MONTI 2003) et s'étend sur le flysch des Préalpes supérieures qui occupe le fond de la vallée. Toutefois, l'épaisseur moyenne de la masse écroulée est estimée<sup>3</sup> à quelque 10 m si bien que le flysch sous-jacent n'influence en rien la végétation. Ce n'est qu'en bordure nord-ouest de la Forêt du Lapé, là où ne subsistent que quelques gros blocs, que le flysch est présent en surface. L'écroulement principal (ou peut-être les écroulements principaux successifs) semble remonter à la période du Tardiglaciaire würmien, plus précisément au plus tôt vers 12 000 BP (Lehmann 1997 in MONTI 2003).

Si par endroits les blocs sont encore nus et le calcaire présent en surface, la majorité des blocs, en revanche, sont recouverts par une importante (parfois plus de 80 cm) couche d'humus (humus brut formé des horizons humiques L-F-H). Le périmètre d'étude comprend donc des sols bruts rocheux, des sols bruts humo-carbonatés (horizons A-C/R) et des rendzines (horizons Ah-C), suivant le stade de développement du sol.

## 2.4 Végétation

La Forêt du Lapé (selon les limites de notre périmètre d'étude) représente environ 64 ha de forêt mélangée d'arolles et d'épicéas. Les arolles sont dominants dans la partie supérieure (au-dessus de 1700 m environ) de la forêt (environ 80 % d'arolles), alors que dans la partie inférieure, ce sont clairement les épicéas qui sont dominants.

La végétation comprend à la fois des espèces calcicoles sur les blocs sans couche d'humus et les faces latérales des blocs, et une végétation acidophile typique des forêts subalpines de résineux, là où les blocs calcaires sont recouverts d'une couche d'humus isolant les racines du substrat basique. C'est ainsi, par exemple, que dans le périmètre d'étude on ne rencontre que l'espèce *Rhododendron ferrugineum* L. indicatrice des sols acides et jamais l'espèce *Rhododendron hirsutum* L. indicatrice des sols basiques, car la couche d'humus est suffisamment développée, là où poussent les rhododendrons, pour que le calcaire sous-jacent n'influence plus la végétation.

RICHARD (1977) propose, pour décrire la partie à dominante d'arolles de la Forêt du Lapé, de créer un groupement qu'il nomme *Salici grandifoliae-Rhododendretum ferruginei* et de l'attribuer à l'alliance du *Rhododendro-Vaccinion*. Ce groupement «diffère de la forêt d'arolles et de mélèzes des Alpes centrales par la présence de *Salix grandifolia*, *Salix hastata* et *Sorbus chamaemespilus*, par l'apparition sporadique de rares spécialistes des fentes de rochers calcaires (*Asplenium viride*, *Valeriana tripteris*), par l'absence de mélèze, de *Saxifraga cuneifolia* et de *Linnaea borealis* et par la faible vitalité de *Calamagrostis villosa*» (RICHARD 1977). Toujours selon Richard, la Forêt du Lapé donne l'impression d'être une station relique où l'arolle, qui a connu son extension maximale avant l'arrivée tardive de l'épicéa, aurait pu résister à la concurrence du sapin, puis de l'épicéa ainsi qu'aux défrichements.

Le périmètre d'étude est divisé, selon la cartographie des stations (STREBEL & BRÜGGER 1997), en deux grandes parties (figure 1): la partie supérieure est une arolière des Alpes du Nord (*Pinetum-cembrae*, variante des Alpes du Nord 59\*, selon la numérotation cantonale), l'inférieure une pessière à Asplénium typique (*Asplenio-Piceetum typicum* 48 a, selon la nu-

mérotation cantonale). La limite entre ces deux associations est toutefois diffuse. L'arolière des Alpes du Nord représente 38,1 ha et la pessière à *Asplenium* typique 25,8 ha.

## 3. Méthode

### 3.1 Formation et description de types de végétation

L'ensemble de la végétation a été décomposé en types de végétation qui, comme les pièces d'une mosaïque, permettent de décrire la végétation présente dans la Forêt du Lapé, de la même manière que l'on décrirait à grande échelle les forêts d'une région à l'aide d'associations végétales. Les types de végétation – définis de manière intuitive et itérative lors de plusieurs reconnaissances de terrain – sont clairement à comprendre comme des images idéales (Idealbilder) d'après la définition qu'en donne FREY (1995) en parlant des associations végétales. Ces types ne servent qu'à décrire la végétation qui forme un gradient continu et non une succession discontinue de groupements végétaux (FREY & BICHSEL 2001).

Une fois les types de végétation créés, ceux-ci ont été décrits de manière détaillée et objective à l'aide de relevés de végétation selon la méthode de l'école Zurich-Montpellier (Braun-Blanquet 1964 in FREY 1995). Etant formés pour décrire les conditions écologiques des micro-stations, les types de végétation sont, logiquement, de faible étendue à l'image des micro-stations dont ils sont les reflets. En conséquence, les relevés ont été effectués sur des surfaces circulaires de 3 m<sup>2</sup>, au lieu des surfaces de quelque 100 à 500 m<sup>2</sup> utilisées lors de relevés classiques de végétation en forêt. La méthode utilisée est celle développée par FREY & BICHSEL (2001) dans la réserve forestière de Bödmeren SZ.

Les relevés de végétation ont ensuite été analysés à l'aide du programme informatique (plus exactement du program package) MULVA-5 développé par O. Wildi à l'Institut fédéral de recherches sur la forêt, la neige et le paysage (WSL) à Birmensdorf. Ce programme permet de grouper les divers relevés selon leur similitude floristique en utilisant une analyse statistique multivariée et d'ordonner un tableau de végétation selon les conventions en vigueur en phytosociologie d'après la méthode décrite par Mueller-Dombois et Ellenberg (1974 in WILDI & ORLÓCI 1996). Ces analyses ne prouvent en rien l'existence naturelle des types de végétation (d'où le terme «d'images idéales» utilisé en parlant de ces derniers), mais montrent uniquement que les types formés antérieurement aux relevés se laissent effectivement différencier floristiquement les uns des autres (FREY 1995). Le program package MULVA-5 comprend, entre autres, une liste des valeurs indicatrices de chaque plante selon LANDOLT (1977), ce qui a permis de calculer les valeurs indicatrices moyennes de chaque relevé. Ce sont finalement 23 types de végétation différents (tableau 2) qui ont été formés et décrits (DOUTAZ 2005).

### 3.2 Recensement des arolles et des épicéas

Le long d'un transect traversant la Forêt du Lapé sur une distance de 1350 m depuis le sud-ouest du périmètre d'étude à 1760 m d'altitude jusqu'à son extrémité nord-est à 1640 m d'altitude, 10 parcelles carrées de 450 m<sup>2</sup> chacune ont été distribuées à intervalles réguliers de 150 m. Deux

<sup>2</sup> Braillard, Département de géosciences, Université de Fribourg, communication personnelle.

<sup>3</sup> Braillard, Département de géosciences, Université de Fribourg, communication personnelle.

parcelles supplémentaires, également de 450 m<sup>2</sup>, se trouvaient en bordure nord-ouest de la Forêt du Lapé dans une zone accessible au bétail. Au total, ce sont donc 5400 m<sup>2</sup> qui ont été analysés. A l'intérieur de chaque parcelle tous les arolles et les épicéas dès le stade du semis ont été recensés selon les critères présentés dans le *tableau 3*. Le degré de recouvrement de chaque type de végétation (en %) a également été estimé à titre informatif.

## 4. Résultats

### 4.1 Distribution des arolles et des épicéas en fonction du type de végétation

Chacun des 564 arbres recensés a été attribué à l'un des 23 types de végétation formés préalablement. Comme les types de végétation peuvent toutefois se modifier au fil du temps

sous l'influence des arbres qui y poussent, ce ne sont que les arbres de la classe de hauteur «inférieur à la végétation (< vég)», soit le rajeunissement, qui sont présentés ici (*figure 2*). Afin de voir quels types de végétation s'avèrent particulièrement favorables ou défavorables à chacune des deux essences (arolle ou épicéa), la *figure 2* contient toujours le degré de recouvrement (DR) de chaque type, c'est-à-dire une estimation oculaire de la surface au sol qu'occupe chaque type de végétation. Le degré de recouvrement – exprimé en pour cent – se rapporte aux 5400 m<sup>2</sup> totaux (12 parcelles à 450 m<sup>2</sup> chacune).

De la *figure 2*, il ressort que le rajeunissement d'arolle se situe préférentiellement dans les types 1PI, 5, 6, 12 et 13. Le rajeunissement d'épicéa, lui, se rencontre surtout dans les types 1PI, 6, 12, 13 et 15. A l'intérieur des types favorables au rajeunissement en général, arolle et épicéa se distinguent souvent l'un de l'autre, une des essences étant géné-

**Tableau 2:** Liste des types de végétation formés dans la Forêt du Lapé (DOUTAZ 2005).

Le tableau présente également quelques espèces typiques de chacun des 23 types.

N°	Types de végétation	Espèces typiques (liste non exhaustive)
1PI	Type <i>Vaccinium myrtillus</i> , variante <i>Pleurozium schreberi</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Pleurozium schreberi</i> , <i>Dicranum scoparium</i>
1C	Type <i>Vaccinium myrtillus</i> , variante <i>Calamagrostis villosa</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Calamagrostis villosa</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Adenostyles alliariae</i>
1Pur	Type <i>Vaccinium myrtillus</i> , variante pure	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i>
2	Type <i>Rhododendron ferrugineum</i>	<i>Rhododendron ferrugineum</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Hylocomium splendens</i>
3	Type <i>Salix-Sorbus chamaemespilus</i>	<i>Rhododendron ferrugineum</i> , <i>Salix appendiculata</i> , <i>Sorbus chamaemespilus</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Epilobium angustifolium</i>
4	Type <i>Vaccinium vitis-idaea-Melampyrum</i>	<i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Melampyrum sylvaticum</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Rhytidadelphus triquetrus</i> , <i>Dicranum scoparium</i>
5	Type <i>Cladonia-Cetraria</i>	<i>Cladonia rangiferina</i> , <i>Cladonia arbuscula</i> , <i>Cetraria islandica</i> , <i>Campanula cochleariifolia</i>
6	Type <i>Salix retusa</i>	<i>Salix retusa</i> , <i>Globularia cordifolia</i> , <i>Thymus polytrichus</i> , <i>Cerastium arvense</i> , <i>Acinos alpinus</i>
7	Type <i>Dryas octopetala</i>	<i>Dryas octopetala</i> , <i>Scabiosa lucida</i> , <i>Aster bellidiastrum</i> , <i>Valeriana tripteris</i> , <i>Kerneria saxatilis</i> , <i>Hieracium villosum</i>
8	Type <i>Asplenium-Saxifraga paniculata</i>	<i>Asplenium viride</i> , <i>Saxifraga paniculata</i> , <i>Cystopteris fragilis</i> , <i>Tortella tortuosa</i> , <i>Valeriana tripteris</i> , <i>Ranunculus alpestris</i>
9	Type Mégaphorbiaie	<i>Adenostyles alliariae</i> , <i>Peucedanum ostruthium</i> , <i>Chaerophyllum hirsutum</i> , <i>Aconitum compactum</i> , <i>Geranium sylvaticum</i>
10	Type <i>Alnus viridis</i>	<i>Alnus viridis</i> , <i>Adenostyles alliariae</i> , <i>Geranium sylvaticum</i> , <i>Dryopteris dilatata</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i> , <i>Oxalis acetosella</i>
11	Type <i>Hylocomium umbratum-Polytrichum</i>	<i>Polytrichum alpinum</i> , <i>Hylocomium umbratum</i> , <i>Hylocomium splendens</i> , <i>Homogyne alpina</i>
12	Type <i>Hylocomium splendens-Ptilium</i>	<i>Hylocomium splendens</i> , <i>Ptilium crista-castrensis</i> , <i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Vaccinium vitis-idaea</i> , <i>Rhododendron ferrugineum</i> , <i>Peltigera aptosa</i>
13	Type <i>Rhytidadelphus triquetrus</i>	<i>Rhytidadelphus triquetrus</i> , <i>Dicranum scoparium</i> , <i>Homogyne alpina</i> , <i>Alchemilla conjuncta</i> , <i>Luzula luzulina</i> , <i>Avenella flexuosa</i> , <i>Anthoxantum odoratum</i>
14	Type <i>Adenostyles-Aposeris</i>	<i>Aposeris foetida</i> , <i>Adenostyles alliariae</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Ranunculus friesianus</i> , <i>Viola biflora</i> , <i>Phyteuma spicatum</i> , <i>Gymnocarpium dryopteris</i>
15	Type <i>Vaccinium myrtillus-Oxalis</i>	<i>Vaccinium myrtillus</i> , <i>Adenostyles alliariae</i> , <i>Cicerbita alpina</i> , <i>Oxalis acetosella</i> , <i>Hylocomium umbratum</i> , <i>Homogyne alpina</i> , <i>Saxifraga rotundifolia</i> , <i>Viola biflora</i>
16	Type <i>Caltha-Ranunculus aconitifolius</i>	<i>Caltha palustris</i> , <i>Ranunculus aconitifolius</i> , <i>Alchemilla xanthochlora</i> , <i>Ajuga reptans</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>
17	Type Pâturage	<i>Carex ferruginea</i> , <i>Potentilla erecta</i> , <i>Nardus stricta</i> , <i>Hieracium pilosella</i> , <i>Poa alpina</i> , <i>Festuca rubra</i> , <i>Plantago atrata</i> , <i>Lotus corniculatus</i>
18	Type <i>Sesleria caerulea</i>	<i>Sesleria caerulea</i> , <i>Valeriana tripteris</i> , <i>Thymus polytrichus</i> , <i>Hieracium villosum</i> , <i>Carex ornithopoda</i> , <i>Polygala alpestris</i>
19	Type Xéromoder	Végétation très rare, couche de litière très importante (sous la couronne de vieux arbres)
20	Type <i>Humus brut</i>	Végétation rare, couche d'humus en surface (souvent à l'emplacement d'arbres déracinés)
21	Type <i>Carduus defloratus</i>	<i>Carduus defloratus</i> , <i>Scabiosa lucida</i> , <i>Silene vulgaris</i> , <i>Valeriana tripteris</i> , <i>Phyteuma orbiculare</i>

**Tableau 3:** Liste des critères utilisés lors du recensement des arolles et des épicéas.

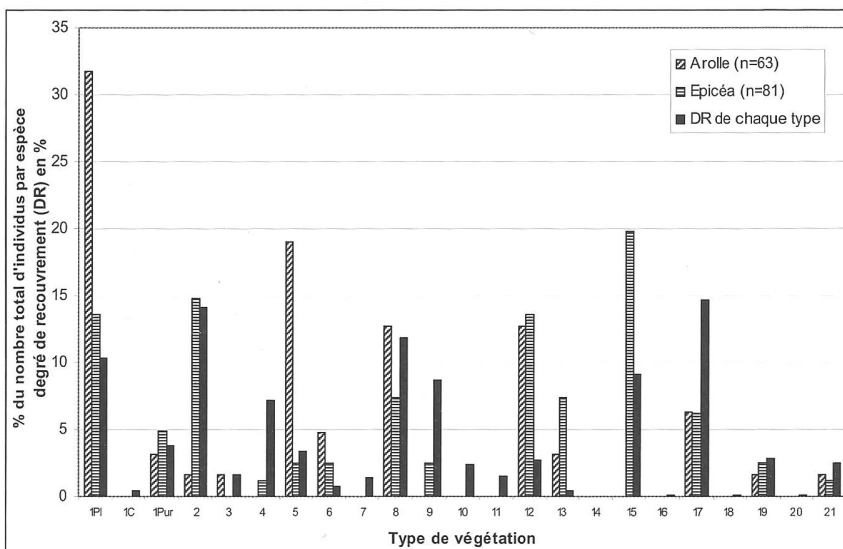
Critères	Codes	Descriptif
Espèce	épi ar	Épicéa Arolle
Hauteur de l'arbre	< veg	Hauteur inférieure à la strate de végétation au sol
	< 1,3	Hauteur supérieure à la strate de végétation au sol, mais inférieure à 1,3m
	< 2	Hauteur comprise entre 1,3m et 2m
	> 2	Hauteur supérieure à 2m
Types de végétation	N° du type de végétation	Cf. <i>tableau 2</i>
Position dans le micro-relief	co	Couronne du bloc (arbre situé sur un bloc à < 1 m de distance de l'arête du bloc; utilisé seulement si le diamètre du bloc > 3 m au sommet)
	ce	Centre du bloc (arbre situé sur un bloc à > 1 m de distance des arêtes du bloc; utilisé seulement si le diamètre du bloc > 3 m au sommet)
	b	Bloc (arbre situé sur un bloc de < 3 m au sommet; utilisé seulement si le bloc est plus haut que la couche de végétation au sol)
	m	Monticule (arbre situé sur un promontoire sans roche visible; utilisé seulement si le monticule est plus haut que la couche de végétation au sol)
	p	Pied du bloc (arbre situé sur le sol à < 2 m de distance d'un bloc)
	s	Sol
	t	Trou (dépression > 0,5 m de profond)
Hauteur de l'élévation de terrain	< 1	Bloc/monticule plus grand que la couche de végétation, mais moins de 1 m de haut
	< 2	Bloc/monticule entre 1 et 2 m de haut
	> 2	Bloc/monticule > 2 m de haut

ralement mieux représentée que l'autre. Seul le type 12, très propice au rajeunissement, semble convenir aussi bien à l'arolle qu'à l'épicéa. Les types 4, 9 et 17 sont défavorables aux deux essences alors que le type 2 semble ne l'être que pour l'arolle. Le rajeunissement d'arolle manque totalement dans les types 4, 7, 9, 10, 11 et 15, celui d'épicéa dans les types 3, 7, 10 et 11. Les types 1C, 16, 18 et 20 ne sont que très faiblement représentés à l'intérieur des 5400 m<sup>2</sup> totaux, si bien que l'absence de rajeunissement dans ces types est à prendre avec réserve.

Dans le type 5, arolle (nettement sur-représenté par rapport au degré de recouvrement du type) et épicéa (légèrement sous-représenté) se démarquent clairement l'un de l'autre. A l'inverse dans le type 2 – de manière générale peu

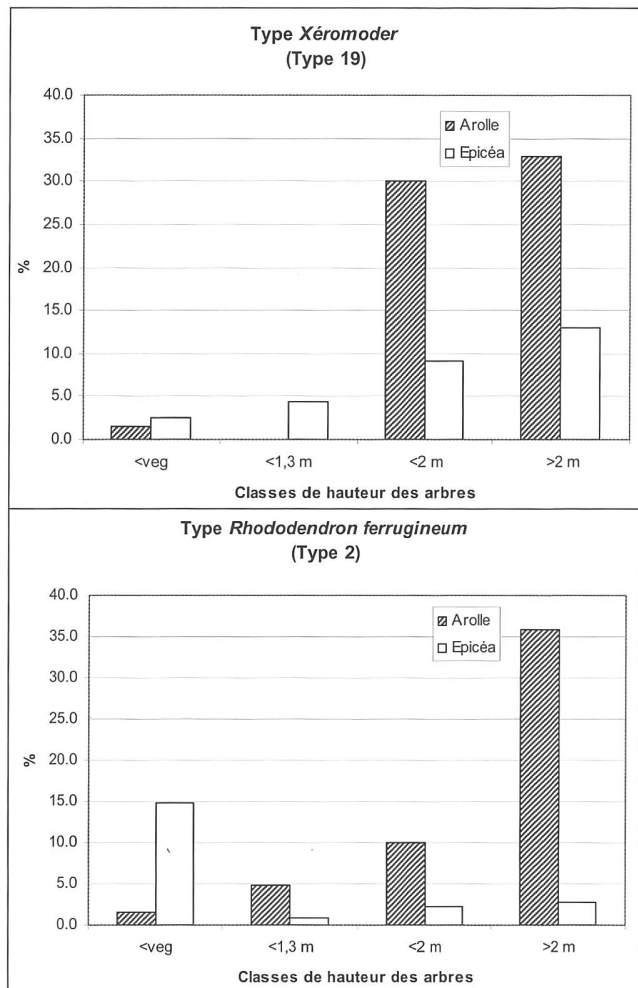
propice au rajeunissement – le rajeunissement d'arolle est rare, alors que celui de l'épicéa est environ proportionnel au degré de recouvrement. Le type 1Pl, favorable au rajeunissement des deux essences, voit un rajeunissement d'arolle sensiblement plus important que celui de l'épicéa. Il y a donc des types de végétation où le comportement des deux essences est clairement différent.

Les arbres dont la hauteur est supérieure à la strate de végétation ne permettent plus de récolter des informations sur les conditions de rajeunissement qui prévalaient lorsqu'ils ont germé. En revanche, en comparant l'évolution des proportions d'arbres dans chaque type de végétation, il est possible de mettre en lumière les différents taux de mortalité propres à chaque type de végétation ou alors les changements qu'a



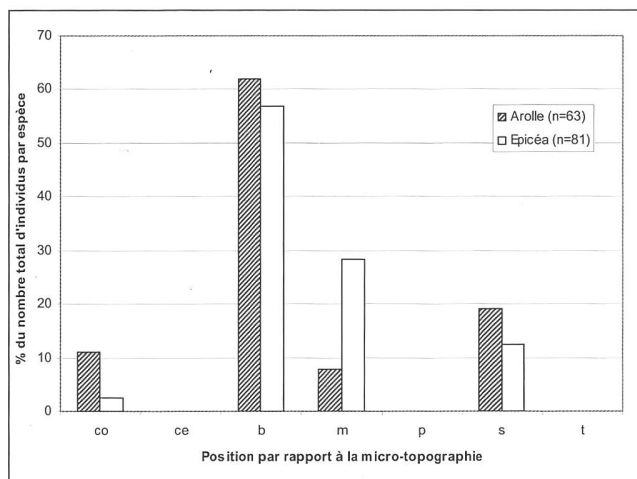
**Figure 2:** Répartition du rajeunissement d'arolle et d'épicéa selon les types de végétation.

Ne sont considérés comme rajeunissement que les arbres dont la hauteur est inférieure à la strate de végétation; DR: degré de recouvrement en % de la surface totale de l'ensemble des parcelles recensées.



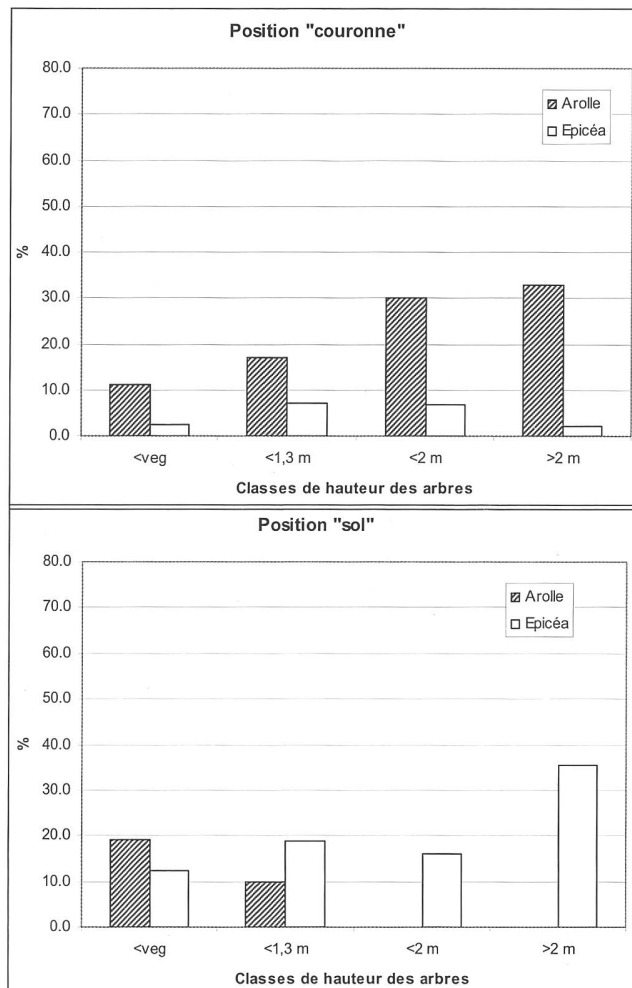
**Figure 3:** Evolution de la proportion d'arolles et d'épicéas selon la classe de hauteur dans les types de végétation 19 et 2.

L'échantillon (n) est le suivant: <veg: 63 arolles et 81 épicéas; <1.3m: 41 arolles et 112 épicéas; <2 m: 8 arolles et 39 épicéas; >2 m: 67 arolles et 146 épicéas.



**Figure 4:** Répartition du rajeunissement d'arolle et d'épicéa selon la micro-topographie.

Ne sont considérés comme rajeunissement que les arbres dont la hauteur est inférieure à la strate de végétation. Légende: co = couronne du bloc, ce = centre du bloc, b = bloc (moins de 3 m de diamètre au sommet), m = monticule (élévation de terrain sans roche visible), p = pied (arbre situé à moins de 2 m de distance d'un bloc), s = sol, t = trou.



**Figure 5:** Evolution de la proportion de chaque espèce en fonction de la position dans le micro-relief.

L'échantillon (n) est le suivant: <veg: 63 arolles et 81 épicéas; <1.3m: 41 arolles et 112 épicéas; <2 m: 8 arolles et 39 épicéas; >2 m: 67 arolles et 146 épicéas.

subi la végétation (figure 3). Pour chaque classe de hauteur des arbres, les graphiques indiquent quel pourcentage du nombre total d'arbres de cette classe de hauteur occupe le type auquel se rapporte le graphique. Si ce pourcentage diminue alors que la hauteur (et, partant, l'âge) des arbres augmente, cela veut donc dire que soit la mortalité est forte si bien qu'il y a beaucoup de rajeunissement, mais peu d'arbres adultes à occuper ce type de végétation, soit que le type de végétation se transforme sous l'effet des arbres qui y poussent. Entre ces deux possibilités, il est impossible de savoir laquelle est celle qui explique l'évolution. Une telle diminution de la proportion d'arolles entre le rajeunissement et les arbres de plus de 2 m a été observée notamment dans les types de végétation 1P1 et 5 (pas de représentation graphique). En revanche, lorsque le pourcentage augmente, c'est probablement le type de végétation qui s'est modifié (extension), puisque le nombre d'individus ne peut pas augmenter. Ce cas de figure est bellement illustré par le type de végétation Xéromoder (Type 19) dans la figure 3. Il en va de même pour le type *Rhododendron ferrugineum* (Type 2) où le rajeunissement d'arolle est très rare (moins de 5% du nombre total d'arolles inférieurs à la végétation), alors que c'est plus de 35% des arolles de plus de 2 m qui occupent ce type de végétation. Il faut y voir la preuve que les rhododendrons s'installent une fois que les arbres sont établis et non l'inverse, exactement comme c'est le cas pour le type Xéromoder (Type 19). Les épicéas, en revanche, sont peu représentés dans le type 2, malgré un rajeunissement plus important que celui de l'arolle.

## 4.2 Distribution des arolles et des épicéas en fonction du micro-relief

Les 564 arbres recensés ont été également relevés selon leur position dans le micro-relief (cf. *tableau 3*). La *figure 4* met en évidence une nette prédilection du rajeunissement pour les élévations de terrain (catégories couronne, bloc et monticule confondues): les arolles et les épicéas ne poussant pas sur de pareilles élévations représentent moins de 20 % chacun du nombre total d'individus recensés par espèce. Une autre différence se situe sur les «monticules» définis comme des élévations de terrain sans roche visible: ceux-ci semblent plutôt colonisés par l'épicéa que par l'arolle, alors que la tendance est inverse sur la couronne des blocs. Aucun arbre recensé, en outre, ne se trouve dans la position «trou». L'importance du micro-relief ressort par conséquent clairement du graphique. En outre, il faut ajouter encore que la position centre du bloc, c'est-à-dire les surfaces distantes de plus d'un mètre de l'arête des blocs dont le diamètre au sommet est supérieur à 3 m, n'est occupée par aucun arbre (*figure 4*). Cela veut donc dire que, lorsque la surface sommitale d'un bloc est suffisamment grande, les arbres se développent sur la couronne du bloc et non en son centre.

L'évolution du pourcentage d'individus en fonction de la position dans le micro-relief et de la taille des arbres peut fournir des informations sur les chances de survie du rajeunissement. En effet, à la différence des types de végétation, les positions qu'occupent les arbres dans le micro-relief ne sont pas susceptibles de se modifier au fil du temps. En conséquence, si la proportion d'individus augmente dans une position donnée, cela pourrait indiquer – pour autant que les conditions climatiques soient restées plus ou moins constantes durant une génération d'arbre – que la mortalité des arbres occupant cette position est plus faible que dans les autres positions et vice-versa.

Dans ce contexte, la position couronne (*figure 5*) se profile comme une position favorable à l'arolle, puisque seuls environ 11 % des arolles inférieurs à la végétation occupent cette position, alors que près de 33 % des arolles de plus de 2 m se situent sur la couronne des blocs. La mortalité y est donc plus faible que sur l'ensemble des autres positions. La proportion de l'épicéa, en revanche, reste plus ou moins constante (entre 2 et 7 %).

La proportion d'arolles poussant directement sur le sol (*figure 5*) est, quant à elle, faible pour le rajeunissement (19 %) et nulle pour les classes de hauteur «inférieur et supérieur à 2 m». En d'autres termes, il y a certes une faible proportion d'arolles à germer sur le sol (c'est-à-dire ailleurs que sur les élévations de terrain), mais la mortalité y est importante, à tel point qu'aucun arolle adulte ne s'y rencontre encore. Chez l'épicéa, en revanche, la proportion semble aller en augmentant plus les arbres deviennent grands, ce qui serait le signe que l'épicéa est en mesure de se développer sans élévation de terrain, contrairement à l'arolle.

L'évolution des pourcentages dans les autres positions (pas de représentation graphique) est moins marquée. Sur les blocs (uniquement les blocs dont le diamètre au sommet est plus petit que 3 m), la proportion d'épicéa diminue peu à peu (de quelque 57 % à quelque 26 %). La tendance, quoique apparemment similaire, est moins évidente pour l'arolle. La différence entre arolle et épicéa s'accroît toutefois plus les arbres deviennent grands, si bien qu'il y a, pour la classe > 2 m, une proportion d'arolles sensiblement plus élevée (43 %) que celle d'épicéas (26 %) sur les blocs. L'évolution sur les monticules suit une tendance peu claire, mais il ressort que la proportion d'épicéa y est dans toutes les classes de hauteur nettement supérieure à celle de l'arolle (1,5 à 3,5 fois supérieure). La position pied de bloc est caractérisée par un échantillon très res-

treint qui rend l'interprétation hasardeuse voire impossible (toutes classes de hauteur confondues: 5 arolles pour 25 épicéas). La différence entre le nombre d'arolles et d'épicéas poussant au pied des blocs est cependant importante.

Les élévations de terrain sur lesquelles se trouvait un arbre (n = 458) ont été recensées selon trois classes de hauteur (cf. *tableau 3*). Les blocs de plus de 2 m de haut sont occupés majoritairement par les arolles (48 % de tous les arolles recensés) alors que seuls 22 % des épicéas recensés (toutes classes de hauteur confondues) sont situés sur de pareils blocs (pas de représentation graphique). Les blocs de moins de 2 m sont occupés par une proportion comparable d'arolles et d'épicéas (un peu plus de 30 %). Les blocs de moins de 1 m de haut sont par contre occupés préférentiellement par l'épicéa (21 % contre 12 % pour l'arolle). Là encore, les arolles semblent plus liés aux micro-stations surélevées que l'épicéa.

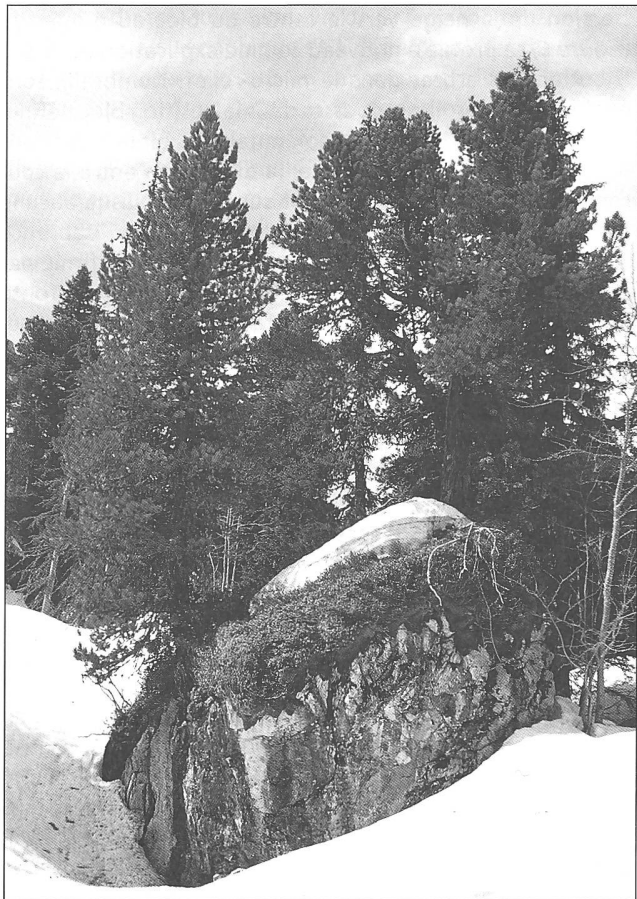
## 5. Discussion

### 5.1 Distribution des arolles et des épicéas en fonction du type de végétation

C'est, en règle générale, dans les mêmes types de végétation que les rajeunissements d'arolle et d'épicéa sont les mieux représentés. Dans certains types, toutefois, les deux essences adoptent un comportement nettement différent. Tel est le cas du type 5 *Cladonia-Cetraria* où les jeunes arolles sont très fortement sur-représentés, alors que l'épicéa y est sous-représenté. Or ce type possède la valeur de continentalité (LANDOLT 1977) la plus élevée (3.25) des 23 types de végétation décrits. En revanche, le rajeunissement d'épicéa est bien représenté dans le type 15 *Vaccinium myrtillus-Oxalis* à faible continentalité (2.61) alors que l'arolle y manque totalement.

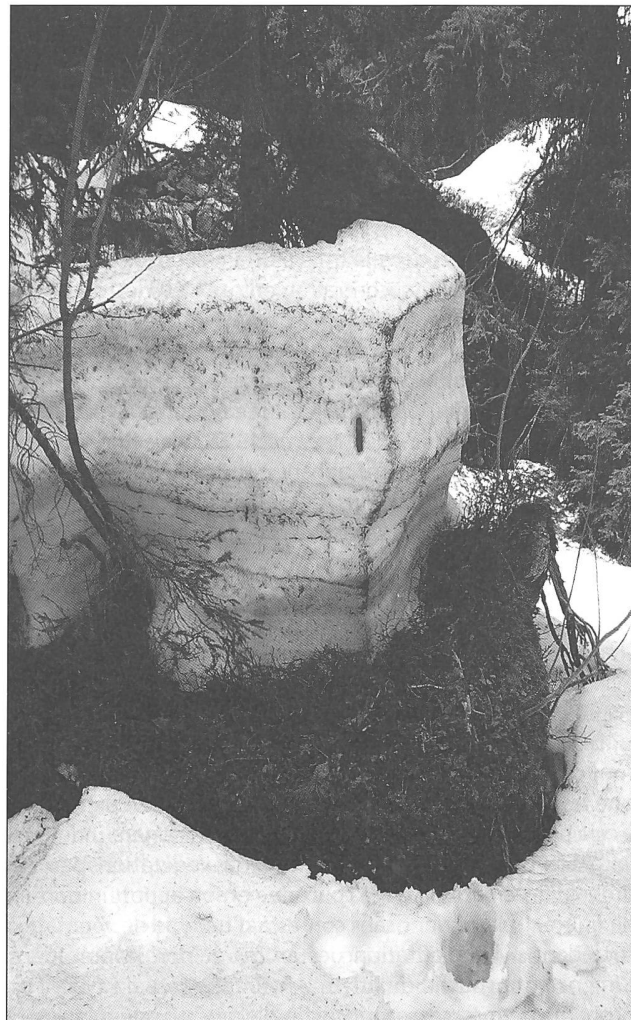
Le type 2 *Rhododendron ferrugineum*, peu favorable au rajeunissement en général vu la forte concurrence induite par la strate très dense de rhododendrons (AUER 1947; KUOCH & AMIET 1970; MATTES 1982; OTT *et al.* 1997), semble plus propice à l'épicéa qu'à l'arolle même si sa valeur d'humus élevée (4.53) devrait mieux convenir à l'arolle décrit comme étant particulièrement bien adapté aux sols humiques (AUER 1947; CAMPBELL 1955; FURRER 1955, 1956; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; MAYER 1992; BICHSEL 1995; OTT *et al.* 1997). Deux hypothèses pourraient expliquer ce fait: d'une part, le casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes* L.) – principal agent de dissémination des graines d'arolle – délaisse vraisemblablement les micro-stations couvertes de rhododendrons car la visibilité y est mauvaise et la fuite malaisée (MATTES 1982) et, d'autre part, les rhododendrons sont sensibles au gel si bien qu'ils se développent là où le manteau neigeux offre – de par son épaisseur – une isolation suffisante (FREY 1977; SCHLÜSSEL *et al.* 2000; THEURILLAT & SCHLÜSSEL 2000). Les micro-stations couvertes de rhododendrons sont donc très sujettes aux attaques du champignon *Phacidium infestans* (DONAUBAUER 1963) qui se propage dans le manteau neigeux et peut causer un anéantissement massif du rajeunissement d'arolle (OSWALD 1963; MAYER 1976; WASSER & FREHNER 1996). L'épicéa, anémochore, voit ses graines réparties de manière aléatoire et souffre en outre moins des maladies cryptogamiques, ce qui pourrait expliquer sa présence au sein même de la strate de rhododendrons.

L'influence d'une strate importante de buissons nains sur le rajeunissement ne paraît toutefois pas univoque, puisque le type 1Pl *Vaccinium myrtillus*, variante *Pleurozium schreberi*, contrairement au type 2, est propice au rajeunissement, avec un avantage pour l'arolle. D'un point de vue écologique, pourtant, le type 1Pl est très proche du type 2 et compte aussi parmi les types les plus acides (1.71) et les



**Figure 6:** Clichés illustrant la façon dont la neige se rétracte sur les blocs lors de la fonte des neiges (29 avril 2004).

Le couteau suisse dans le mur de neige de la photo de droite représente 9 cm (Photos: Jacques Doutaz).



plus humiques (4.34). AUER (1947) observait déjà que les stades à *Vaccinium sp.* riches en mousses étaient considérablement plus propices au rajeunissement de l'arolle que les stades plus avancés à rhododendrons (environ 13 fois moins de rajeunissement). Cela provient peut-être de la résistance au froid des deux espèces (THEURILLAT & SCHLÜSSEL 2000): les micro-stations à myrtilliers sont probablement moins tributaires d'un manteau neigeux que celles à rhododendrons. Une éventuelle préférence du casse-noix moucheté pour les strates de myrtilliers plus basses et moins denses que celle des rhododendrons n'est par ailleurs pas exclue: ses réserves de graines y seraient comparativement plus nombreuses même si une pareille strate ne semble pas idéale pour cet oiseau (MATTES 1982). Le tapis de mousses (*Pleurozium schreberi*) présent dans le type 1Pl est peut-être également un facteur important, car OSWALD (1963) observe que le rajeunissement d'arolle est meilleur dans les variantes du *Vaccinietum myrtilli* riches en mousses que dans les variantes sans strate muscinale. Or, selon notre définition, le type 2, contrairement au type 1Pl, est dépourvu de mousses (DOUTAZ 2005), ce qui n'est peut-être pas anodin pour l'arolle dont la germination dépend de l'humidité (RIKLI 1909; OSWALD 1963; BÉGUIN & THEURILLAT 1982). Cela expliquerait également pourquoi le rajeunissement s'avère nettement moins bon dans le type 1Pur, pourtant écologiquement et floristiquement très ressemblant au type 1Pl à l'exception précisément de la strate muscinale. Contrairement au cas de l'arolle, une couche de mousses (*Pleurozium schreberi* et *Dicranum scoparium*) est généralement défavorable au rajeunissement d'épicéa (BRANG 1996), ce qui pourrait expliquer, dans le type 1Pl, pourquoi ce rajeunissement est plus faible que celui de l'arolle.

Le type 12 *Hylocomium splendens-Ptilium* – écologiquement très proche des types 1Pl et 2 – connaît un rajeunissement abondant tant de l'arolle que de l'épicéa, vraisemblablement en raison de conditions d'enneigement particulières. En effet, le type 12 ne se rencontre que sur la couronne des blocs (c'est-à-dire en périphérie de la surface sommitale des blocs). Or, ce sont ces surfaces qui connaissent la fonte des neiges la plus précoce, puisque la neige se rétracte peu à peu vers le centre du bloc comme l'illustrent plusieurs clichés effectués au printemps (figure 6). La période de végétation y est donc plus longue, le risque de succomber aux maladies fongiques plus faible et l'activité du casse-noix moucheté plus aisée (réserves de graines plus nombreuses) que dans les types 1Pl et 2. De surcroît, l'approvisionnement en eau y est garanti au printemps, puisqu'au centre du bloc, il y a de la neige fondante.

Au rang des types de végétation ne comprenant que peu ou pas du tout de rajeunissement, il faut compter le type 9 Mégaphorbiaie à forte concurrence de végétation et sis uniquement dans les parties concaves du terrain. La concurrence de végétation explique également l'absence de rajeunissement dans le type 10 *Alnus viridis*, absence déjà constatée par RIKLI (1909) et MATTES (1982) sous un couvert d'aulnes. La rareté du rajeunissement dans le type 4 *Vaccinium vitis-idaea-Melampyrum* écologiquement proche des types 1Pl, 1Pur, 2 et 12 découle peut-être du micro-relief moins marqué (blocs de petite taille) des parties de la Forêt du Lapé où ce type est répandu. Enfin, le type 11 *Hylocomium umbratum-Polytrichum* – dépourvu de tout rajeunissement – représente les micro-stations encaissées où la fonte des neiges est la plus tardive («trous à neige»). L'absence de

rajeunissement n'y est donc pas étonnante, mais souligne une fois de plus le rôle prépondérant que joue le micro-relief.

En outre, on trouve un important rajeunissement d'arolle aussi bien dans des types à la couche d'humus bien développée (1Pl et 12) que dans des types au caractère pionnier (5 et 6) ou dans le type 13 que l'on pourrait qualifier d'intermédiaire. La prédilection de l'arolle pour les sols humiques, déjà sujette à discussion dans la littérature, n'est donc pas confirmée par nos résultats, contrairement aux études de BRAUN-BLANQUET *et al.* (1954) puis de MATTES (1982) dans la région du Parc national. Certes, l'arolle est capable de germer malgré une couche d'humus importante (par exemple AUER 1947; CAMPBELL 1955; FURRER 1955, 1956; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; MAYER 1992; BICHSEL 1995; OTT *et al.* 1997), mais il germe tout aussi bien dans des stations qui en sont dépourvues, comme le type 6 dont la valeur d'humus est la plus faible (2.80) de tous les types décrits. En ce sens, les allusions dans la littérature qui prétendent que l'arolle n'est pas uniquement une essence climacique, mais qu'elle peut se comporter aussi comme une essence pionnière colonisant des sols sans humus et des fentes de rocher (par exemple RIKLI 1909; AULITZKY 1963; OSWALD 1963; BÉGUIN & THEURILLAT 1982; MAYER 1992; BICHSEL 1995; BICHSEL & FREY 1995; BÖHMER *et al.* 1998) concordent avec nos résultats.

Les types 19 Xéromoder et 2 *Rhododendron ferrugineum* sont caractérisés par un petit nombre de jeunes arolles, alors que les arolles adultes y sont très nombreuses. Rien d'étonnant à cela pour le type 19 Xéromoder qui est clairement induit par la présence d'un arbre influençant la végétation par son ombre, l'interception de sa couronne et son apport important de litière. Il s'agit donc sans conteste d'un type de végétation succédant à l'implantation des arbres et non la précédant. L'importante couche de litière – hydrophobe – du type y est probablement la cause principale du peu de rajeunissement (OTT *et al.* 1997), à laquelle s'ajoute un manque de lumière et de précipitations induit par les couronnes des arbres. Les difficultés de rajeunissement dans la strate de rhododendrons (type 2) ont, quant à elles, déjà été observées à plusieurs reprises (AUER 1947; KUOCH & AMIET 1970; MATTES 1982; WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997). Il est en revanche intéressant de relever que ce stade final de la succession ne semble pas permettre à l'arolle – toute climacique que soit l'espèce – de se rajeunir suffisamment. Il faut dès lors croire que, même en l'absence de grandes perturbations provoquant une régression dans le stade de développement des arolières à rhododendrons, il y a toujours des micro-stations libres de rhododendrons assurant le rajeunissement. Lorsqu'un arbre meurt ou se voit déraciné, par exemple, les types Xéromoder ou *Humus brut* situés sous cet arbre vont, de toute vraisemblance, se développer en d'autres types, laissant peut-être ainsi le temps au rajeunissement de s'installer avant l'arrivée des rhododendrons.

## 5.2 Distribution des arolles et des épicéas en fonction du micro-relief

La couronne des blocs semble caractérisée par une faible mortalité de l'arolle, puisque la proportion d'arbres de plus de 2 m occupant cette position est près de trois fois supérieure à celle des arbres inférieurs à la végétation. Cela corrobore les observations effectuées sous l'angle des types de végétation avec le type 12 *Hylocomium splendens-Ptilium*, particulièrement favorable au rajeunissement et toujours situé précisément sur la couronne des blocs. En outre, aucun arbre n'a été recensé au centre de la surface sommitale des blocs dont le diamètre est supérieur à 3 m: les arbres poussent exclusivement sur la couronne de pareils blocs. La ré-

traction de la neige vers le centre du bloc au printemps (figure 6) se profile à nouveau comme explication de la distribution des arbres dans le micro-relief. Nombreux sont également les arolles à pousser dans la position bloc définie dans le tableau 3. La surface sommitale des blocs étant dans ce cas-là relativement modeste, la distinction entre la couronne du bloc et son centre est superflue, puisqu'aucune des deux parties ne reste longtemps enneigée. L'absence totale d'arbres dans les dépressions de terrain confirme par ailleurs l'hypothèse que ces dernières, soumises à une fonte des neiges très tardive, sont défavorables au rajeunissement comme évoqué plus d'une fois dans la littérature (par exemple OSWALD 1963).

*Summa summarum*, on retiendra que quelque 80 % du rajeunissement, aussi bien chez l'arolle que chez l'épicéa, occupe des élévations de terrain (catégories bloc, couronne et monticule confondues). Si l'on considère maintenant les arbres de plus de 2 m de haut, ce ne sont pas moins de 92,5 % des arolles qui se situent sur de telles micro-stations contre 52,8 % pour l'épicéa. Cela laisse supposer que la mortalité du rajeunissement d'arolle est plus grande sur le sol que sur les élévations de terrain, puisque la proportion d'arolles sur les blocs augmente avec la taille des individus, alors que c'est l'inverse pour l'épicéa. Cette prédilection de l'arolle pour les micro-stations surélevées est tout à fait conforme aux observations relatées dans la littérature (RIKLI 1909; CAMPBELL 1955; OSWALD 1963; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; BICHSEL & FREY 1995; FREY 1995; STEIGER 1995; WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997; DIDIER 2001). La théorie qui voit dans le pathogène *Phacidium infestans* l'un, voire même le principal des facteurs déterminants pour la distribution de l'arolle (CAMPBELL 1955; AULITZKY & TURNER 1982; MAYER 1992; BICHSEL 1995; FREY 1995; OTT *et al.* 1997) gagne donc en crédibilité: seule une infime partie du rajeunissement occupant des micro-stations à fort enneigement atteint l'âge adulte.

## 5.3 La question de la continentalité de l'arolle

En voyant que l'arolle est non seulement présent sporadiquement au nord des Alpes, mais qu'il est même susceptible d'en coloniser les parties les plus océaniques comme la Forêt du Lapé, il est justifié de s'interroger sur le postulat qui en fait une essence continentale par excellence (par exemple KUOCH 1954; CAMPBELL 1955; FURRER 1955, 1956; AULITZKY 1963; KUOCH & AMIET 1970; SCHWEINGRUBER 1972; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; AULITZKY & TURNER 1982; MAYER 1992; BICHSEL 1995; STEIGER 1995). S'il ne fait aucun doute que l'aire de répartition de l'arolle est clairement ancrée dans les régions continentales tant sur le plan suisse (Engadine et Valais; RIKLI 1909) qu'en Eurasie (par exemple la Sibérie; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975), comment expliquer sa présence sporadique au cœur même des zones océaniques? Peut-être simplement parce qu'il n'y occupe que des stations bien particulières telles que falaises, crêtes ventées et zones d'éboulis formées d'immenses blocs de pierre (RIKLI 1909; CAMPBELL 1955; KUOCH & SCHWEINGRUBER 1975; BICHSEL & FREY 1995; FREY 1995; STEIGER 1995; WASSER & FREHNER 1996; OTT *et al.* 1997) à l'exemple de la Forêt du Lapé. Dans cette dernière, nous avons en effet démontré – soit par le truchement du type 12 *Hylocomium splendens-Ptilium*, soit par le recensement des arbres selon le micro-relief – qu'une des micro-stations particulièrement favorable à l'arolle est la couronne des blocs. Or cette micro-station connaît une fonte des neiges précoce et, partant, une durée d'enneigement restreinte, ce qui n'est autre qu'une des caractéristiques du climat continental (POTT *et al.* 1995). De même le rajeunissement est important dans le type 5 *Cladonia-Cetraria* qui, selon les valeurs indicatrices de LANDOLT (1977), se révèle être le type le plus continental que nous avons décrit, vraisemblablement

en raison du caractère pionnier de ce type soumis à une certaine sécheresse édaphique et à des amplitudes thermiques plus importantes que sous un dense couvert forestier. L'arolle se rencontre donc certes au cœur même des climats fortement océaniques, mais préférentiellement sur des micro-stations que l'on pourrait qualifier de continentales dans le sens où une continentalité micro-stationnelle vient supplanter la continentalité méso-climatique. L'arolle reste ainsi en tout point une espèce continentale par excellence sans «devenir exceptionnellement océanique», mais c'est bien plutôt le climat océanique qui offre, dans des stations bien particulières, une continentalité micro-stationnelle compatible avec l'arolle.

Les cas des falaises et des crêtes ventées n'ont pas été étudiés ici, mais il paraît raisonnable de penser que ces zones sont elles aussi «continentales» au sein même des régions océaniques: le manteau neigeux y est faible, la période de végétation par conséquent plus longue et les amplitudes thermiques, faute d'isolation par la neige, relativement élevées. A cela s'ajoutent vraisemblablement d'autres facteurs qui font que l'arolle y est plus concurrentiel que l'épicéa. Sa résistance au froid et à la dessiccation hivernale (TRANQUILLINI 1963, 1979; FREY 1983; MAYER 1992; BAUER *et al.* 1994; THEURILLAT & SCHLÜSSEL 2000; ANFODILLO *et al.* 2002; WIESER 2002; LEHNER & LÜTZ 2003; MAYR *et al.* 2003), par exemple, est un avantage certain sur les crêtes ventées. L'ornithochorie, par ailleurs, permet à l'arolle de coloniser des falaises où la dissémination des graines par gravité s'avère impossible (MATTES 1982). De tels facteurs jouent sans aucun doute un rôle important dans la distribution de l'arolle, mais ne s'opposent pas à l'hypothèse que les rares stations à arolles du nord des Alpes soient empreintes d'une continentalité micro-stationnelle similaire à celle de notre périmètre d'étude.

#### 5.4 Réflexions générales sur l'aire de répartition de l'arolle

Si le présent article montre l'importance cruciale de la micro-topographie pour expliquer l'apparition sporadique de l'arolle dans les Préalpes océaniques, il ne donne naturellement aucune information sur la situation dans les vallées alpines continentales que sont l'Engadine et le Valais, là où le rajeunissement est de manière générale plus aisé et les maladies cryptogamiques se propageant dans le manteau neigeux moins problématiques (OTT *et al.* 1997). Seulement, dans ces zones, il n'est pas rare que l'arolle soit également lié à des zones d'éboulis. L'interprétation traditionnelle consiste à y voir des reliques d'une ancienne ceinture continue d'arolières qui – sous l'influence anthropo-zoogène – aurait été réduite à ces quelques zones inintéressantes pour l'agriculture (AUER 1947; FURRER 1955, 1956; BICHSEL & FREY 1995; STEIGER 1995). On y trouve donc des arolières sises sur des blocs tout comme dans les zones océaniques, mais dans un des cas il faudrait imputer cette distribution à la seule activité humaine et dans l'autre aux exigences écologiques de l'arolle. Si l'influence humaine a incontestablement modifié grandement les forêts et leur limite supérieure depuis des temps très anciens (RIKLI 1909; BRAUN-BLANQUET *et al.* 1954; FURRER 1955; KUOCH & AMIET 1970; MAYER 1976; STEIGER 1995; ELLENBERG 1996; BULLINGER *et al.* 2002), il paraît douteux qu'une répartition similaire de cette essence soit due à deux causes totalement différentes. Le climat du nord des Alpes est, certes, différent de celui des vallées alpines, ce qui pourrait expliquer que le micro-relief joue un rôle plus important dans un cas que dans l'autre (comme le soulignent OTT *et al.* 1997 et SENN & SCHÖNENBERGER 2001), mais à l'intérieur d'une même région climatique, le climat varie aussi. Ainsi, si c'est effectivement la durée de l'enneigement qui est décisive pour la survie de l'arolle, il faut admettre qu'au cœur même

des zones continentales il y a forcément une altitude où, tout continental que soit le méso-climat, la durée de l'enneigement devient un facteur limitant comme dans les zones océaniques. Dans ces conditions, rien ne s'oppose à ce que les observations faites dans notre périmètre d'étude soient également applicables aux régions continentales. Et si tel est le cas, la présence actuelle de l'arolle sur des stations au micro-relief marqué serait alors plus à mettre sur le compte des exigences même de cette essence que sur les activités humaines et leurs conséquences.

Le lien qui unit l'arolle à la micro-topographie est d'ailleurs explicitement mentionné par RIKLI (1909) qui remarque que l'expansion de l'arolle le long des crêtes est un phénomène courant, non seulement à la limite supérieure, mais aussi – au contact des zones où l'épicéa devient dominant – à la limite géographique de l'aire de répartition de l'espèce. A ce sujet, l'exemple de l'afforestation de Stillberg dans le Dischmatal nous paraît particulièrement instructif. Les rares arolles indigènes – qui sont d'ailleurs les seuls arbres présents naturellement dans la surface de reboisement – sont tous sis sur des affleurements rocheux et des crêtes exposées au vent (WALDER 1983; SENN 1999; SENN & SCHÖNENBERGER 2001; observations personnelles des auteurs). Or, la mortalité très importante des jeunes plants du reboisement est largement documentée (SCHÖNENBERGER 1975; SENN 1999; SENN & SCHÖNENBERGER 2001), ce qui amène SCHÖNENBERGER & SENN (2001) à relever ce paradoxe: «Das schlechte Abschneiden der gepflanzten Arven mit der ausgeprägten Tendenz zu weiteren Verlusten steht im krassen Gegensatz zur Tatsache, dass auf den Geländerippen in der Versuchsfläche die Arve als einzige autochtone Art vorkommt.» Toute continentale que soit la région, il semble que, à cause de l'altitude, l'arolle n'y soit donc pas en mesure de former une ceinture continue, mais qu'il ne puisse coloniser que les régions dont la continentalité micro-stationnelle (ici surtout à cause de l'enneigement) soit suffisamment marquée. Une continentalité micro-stationnelle en tous points comparable à celle que nous avons observée dans la Forêt du Lapé.

Nous ne nions pas ici, bien sûr, l'influence de l'activité humaine sur la limite supérieure de la forêt. Une multitude d'auteurs (par exemple DE WERRA 1931; CAMPBELL 1955; FURRER 1955, 1956), surtout durant la première moitié du 20<sup>e</sup> siècle où les traces de l'utilisation non contrôlée des forêts étaient encore bien visibles, ont décrit l'état de délabrement de nombreuses forêts. Des clichés photographiques d'un même paysage au début et à la fin du 20<sup>e</sup> siècle (voir à ce propos BISCHOFF 1995) suffisent à mesurer l'ampleur des dégâts de l'époque et l'incroyable capacité de régénération des forêts que remarque d'ailleurs déjà FURRER en 1956. La répartition de l'arolle dans les zones continentales est donc en grande partie le fruit d'influences anthropo-zoogènes, c'est un fait qui ne saurait être remis en cause. Mais cela ne veut pas dire pour autant que c'est là le seul lien qui unit souvent arolles et micro-relief marqué: les différences entre les élévations et les dépressions de terrain et leur influence sur les facteurs micro-stationnels ne sont en effet pas l'apanage des zones océaniques seulement. Il est par conséquent justifié de se demander si la prédilection incontestable de l'arolle pour les micro-stations surélevées que nous avons décrite au nord des Alpes n'est pas applicable également dans les zones au climat continental, peut-être certes dans une moindre mesure ou alors uniquement là où le rajeunissement d'arolle devient particulièrement critique. Et si tel devait être le cas, il y a lieu de s'interroger sur l'influence réelle que le bétail a joué dans les forêts d'arolles, puisque logiquement seules les parties situées entre les blocs étaient pâturées et que, par nature, les arolles se situent préférentiellement sur les blocs, c'est-à-dire dans des micro-stations échappant d'ordinaire à la pression du bétail.

## Résumé

L'arolle (*Pinus cembra* L.) est une essence forestière typique des régions au climat continental. Pourtant, cette essence est présente sporadiquement au nord des Alpes malgré le climat océanique qui y règne. L'étude de la Forêt du Lapé (commune de Charmey, FR) – une arolière sise sur les immenses blocs de pierre d'un ancien écroulement – montre que la majorité des arolles sont situés sur des élévations de terrain et même, plus précisément, sur les parties de celles-ci qui connaissent la fonte des neiges la plus précoce. En ce sens, le micro-relief permet de reproduire des conditions assez similaires à celles du climat continental. La présence de l'arolle au nord des Alpes serait donc due à une continentalité micro-stationnelle qui se substituerait au méso-climat océanique.

## Zusammenfassung

### Arve und ozeanisches Klima: die Rolle der kleinstandörtlichen Faktoren

Die Arve (*Pinus cembra* L.) gilt als eine kontinentale Baumart, ist jedoch auch inselartig auf der Alpennordseite in ozeanisch getönten Klimagebieten anzutreffen. Dies ist z. B. der Fall in der Forêt du Lapé (Gemeinde Charmey, FR). Dieser Wald stockt auf den mächtigen Kalkblöcken eines ehemaligen Bergsturzes. Die Untersuchung zeigt, dass die Mehrheit der Arven dieses Waldes auf den Blöcken steht und vor allem auf deren früh ausapernden Teilen zu finden ist, d.h. auf den Blockkanten. Das Mikrorelief scheint also eine entscheidende Rolle zu spielen, weil es kontinentale Bedingungen reproduziert. Das inselartige Vorkommen der Arve in den nördlichen Randalpen scheint von dieser kleinstandörtlichen Kontinentalität abzuhängen.

## Summary

### Swiss stone pine and oceanic climate: the importance of microsities

Swiss stone pine (*Pinus cembra* L.) is a species that typically grows in continental areas. Nevertheless it can also be found in a few oceanic areas on the north side of the Alps, such as in the Forêt du Lapé (Commune of Charmey, FR). In this forest the majority of the Swiss stone pines are located on large boulders, particularly on the margins of the summit of the boulders, i.e. in those parts where the snow melts the earliest in spring. The micro-relief seems to be a very important factor, because it tends to reproduce continental conditions even if the mesoclimate is oceanic. This microscale continentality – involved by the micro-relief – could be an explanation for the presence of Swiss stone pine in the oceanic parts of the Alps.

## Bibliographie

- ANFODILLO, T.; PASQUA DI BISCEGLIE, D.; URSO, T. 2002: Minimum cuticular conductance and cuticle features of *Picea abies* and *Pinus cembra* needles along an altitudinal gradient in the Dolomites (NE Italian Alps). *Tree Physiology* 22: 479–487.
- AUER, C. 1947: Untersuchungen über die natürliche Verjüngung der Lärche im Arven-Lärchen-Wald des Oberengadins. *Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes.* 25, 1: 7–140.
- AULITZKY, H. 1963: Grundlagen und Anwendung des vorläufigen Wind-Schnee-Ökogrammes. In: *Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung, Teil II: Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn* 60: 762–834.

- AULITZKY, H.; TURNER, H. 1982: Bioklimatische Grundlagen einer standortgemässen Bewirtschaftung des subalpinen Lärchen-Arvenwaldes. *Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes.* 58, 4: 580 S.
- BAUER, H.; NAGELE, M.; COMPLOJ, M.; GALLER, V.; MAIR, M.; UNTERPERTINGER, E. 1994: Photosynthesis in cold acclimated leaves of plants with various degrees of freezing tolerance. *Physiologia Plantarum* 91: 403–412.
- BÉGUIN, C.; THEURILLAT, J.-P. 1982: La forêt thermophile d'arolles. *Condollea* 37, 2: 349–379.
- BICHSEL, M. 1995: Ökologie und Verbreitung der Arve. *Bündnerwald* 59, 6: 19–25.
- BICHSEL, M.; FREY, H.-U. 1995: Standortseinheiten der Lärchen-Arven-Wälder. *Bündnerwald* 95, 6: 27–34.
- BISCHOFF, N. 1995: Tamangur. *Bündnerwald* 59, 6: 6–13.
- BÖHMER, H.J.; RAUSCH, S.; TRETER, U. 1998: Dynamik eines Bergwaldes am Monte Cimino. Fünf Jahrzehnte ungestörter Bestandesentwicklung in einem ehemaligen Nutzwald im Valle di Gressoney, Aosta. *Naturschutz und Landschaftsplanung* 30, 10: 309–315.
- BRAILLARD, L. 1998: Etude géologique de la région entre Jaun et les Gastlosen (Préalpes fribourgeoises). Travail de diplôme, Université de Fribourg, Institut de Géologie et Paléontologie. 115 pp.
- BRANG, M. 1996: Experimentelle Untersuchungen zur Ansammlungsökologie der Fichte im zwischenalpinen Gebirgswald. Beiheft 77 zur Schweiz. Z. Forstwes. 372 S.
- BRAUN-BLANQUET, J.; PALLMANN, H.; BACH, R. 1954: Pflanzensociologische und bodenkundliche Untersuchungen im schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. Teil II: Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen des schweizerischen Nationalparks 28, N.F. Band 4, Heft 28. 200 S.
- BULLINGER, J.; CROTTI, P.; CURDY, P. 2002: Premiers hommes dans les Alpes de 50000 à 5000 avant Jésus-Christ. Catalogue de l'exposition, Musée cantonal d'archéologie et Musée cantonal d'histoire naturelle, Sion 2002. 199 pp.
- CAMPELL, E. 1955: Der Lärchen-Arvenwald. In: Campell, E.; Kuoch, R.; Richard, F.; Trepp, W. 1955: Ertragsreiche Nadelwaldgesellschaften im Gebiete der schweizerischen Alpen. Beiheft 5 zum Bündnerwald: 14–26.
- DE WERRA, A. 1931: L'arolle et sa répartition en Valais. *Schweiz. Z. Forstwes.* 82: 253–256, 299–307.
- DIDIER, L. 2001: Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *Forest Ecology and Management* 145: 67–77.
- DONAUBAUER, E. 1963: Über die Schneeschütte-Krankheit (*Phacidium infestans* Karst.) der Zirbe (*Pinus cembra* L.) und einige Begleitpilze. In: *Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung, Teil II. Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn* 60: 575–600.
- DOUTAZ, J. 2005: Distribution de l'Epicéa (*Picea abies* (L.) Karst.) et de l'Arolle (*Pinus cembra* L.) dans les Préalpes océaniques en fonction des facteurs micro-stationnels. Travail de diplôme, Département des sciences de l'environnement, EPF Zurich. 162 pp.
- ELLENBERG, H. 1996: Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer, dynamischer und historischer Sicht. Eugen Ulmer, Stuttgart. 5., stark veränderte und verbesserte Auflage. 1095 S.
- FREY, H.-U. 1995: Waldgesellschaften und Waldstandorte im St. Galler Berggebiet. Veröff. Geobot. Inst. Eidgenöss. Tech. Hochsch. Stift. Rübel Zür. 126a. 280 S.
- FREY, H.-U.; BICHSEL, M. 2001: Vegetationstypen und deren Verbreitung im Urwaldreservat Bödmeren. In: Lienert, S., 2001: Urwaldreservat Bödmeren. *Berichte der Schwyzerischen Naturforschenden Gesellschaft* 13: 9–49.
- FREY, W. 1977: Wechselseitige Beziehungen zwischen Schnee und Pflanze – eine Zusammenstellung anhand von Literatur. *Mitteilungen des Eidg. Institutes für Schnee- und Lawinenforschung* 34. 223 S.
- FREY, W. 1983: The influence of snow on growth and survival of planted trees. *Arctic and Alpine Research* 15, 2: 241–251.
- FURRER, E. 1955: Probleme um den Rückgang der Arve (*Pinus cembra*) in den Schweizer Alpen. *Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes.* 31, 3: 669–705.
- FURRER, E. 1956: Das schweizerische Arvenareal in pflanzengeographischer und forstgeschichtlicher Sicht. *Ber. Geobot. Inst. Eidgenöss. Tech. Hochsch. Stift. Rübel Zür.*: 16–23.
- KUOCH, R. 1954: Wälder der Schweizer Alpen im Verbreitungsgebiet der Weisstanne. *Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes.* 30: 133–260.

- KUOCH, R.; AMIET, R. 1970: Die Verjüngung im Bereich der oberen Waldgrenze der Alpen, mit Berücksichtigung von Vegetation und Ablagerbildung. Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 46, 4: 159–328.
- KUOCH, R.; SCHWEINGRUBER, F.H. 1975: Baumarten an der alpinen Waldgrenze in der Schweiz. Berichte Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 136, Separatdruck aus der Schweiz. Z. Forstwes. 126, 1: 13–40.
- LANDOLT, E. 1977: Ökologische Zeigerwerte zur Schweizer Flora. Geobot. Inst. Eidgenöss. Tech. Hochsch. Stift. Rübel Zür. 64. 208 S.
- LEHNER, G.; LÜTZ, C. 2003: Photosynthetic functions of cembran pines and dwarf pines during winter at timberline as regulated by different temperatures, snowcover and light. J. Plant Physiol. 160: 153–166.
- MATTES, H. 1982: Die Lebensgemeinschaft von Tannenhäher und Arve. Berichte Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 241. 74 S.
- MAYER, H. 1976: Gebirgswaldbau – Schutzwaldpflege: Ein waldbaulicher Beitrag zur Landschaftsökologie und zum Umweltschutz. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 436 S.
- MAYER, H. 1992: Waldbau auf soziologisch-ökologischer Grundlage. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York. 4., teilweise neu bearbeitete Auflage. 522 S.
- MAYR, S.; SCHWIENBACHER, F.; BAUER, H. 2003: Winter at the alpine timberline. Why does embolism occur in Norway Spruce but not in Stone Pine? Plant Physiology 131: 780–792.
- MONTI, G. 2003: Géologie de la région du Gros-Mont (Préalpes fribourgeoises) et étude de l'écroulement de la forêt du Lapé. Travail de diplôme, Université de Fribourg, Département des Géosciences, Géologie et Paléontologie. 116 pp.
- OSWALD, H. 1963: Verteilung und Zuwachs der Zirbe (*Pinus cembra* L.) der subalpinen Stufe an einem zentralalpiner Standort. In: Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung, Teil II. Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn 60: 437–499.
- OTT, E.; FREHNER, M.; FREY, H.-U.; LÜSCHER, P. 1997: Gebirgsnadelwälder: praxisorientierter Leitfaden für eine standortgerechte Waldbehandlung. Verlag Paul Haupt, Bern, Stuttgart, Wien. 287 S.
- POTT, R.; HÜPPE, J.; REMY, D.; BAUERROCHSE, A.; KATENHUSEN, O. 1995: Paläoökologische Untersuchungen zu holozänen Waldgrenzschwankungen im oberen Fimbartal (Val Fenga, Silvretta, Ostschweiz). *Phytocoenologia* 25, 3: 363–398.
- RICHARD, J.-L. 1977: La végétation du Vanil Noir et du Vallon des Morteys (Préalpes de la Suisse occidentale). Bull. soc. fribg. sci. nat. 66, 1: 1–52.
- RIKLI, M. 1909: Die Arve in der Schweiz. Ein Beitrag zur Waldgeschichte und Waldwirtschaft der Schweizer Alpen. Neue Denkschriften der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft 44. 455 S.
- SCHLÜSSEL, A.; THEURILLAT, J.-P.; WIGET, L. 2000: The phenology of *Rhododendron ferrugineum* L. (*Ericaceae*) in correlation to temperature, frost, insolation and snow cover duration. *Phytocoenologia* 30, 3–4: 457–468.
- SCHÖNENBERGER, W. 1975: Standortseinflüsse auf Versuchsaufforstungen an der alpinen Waldgrenze (Stillberg, Davos). Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 51, 4: 357–428.
- SCHWEINGRUBER, F.H. 1972: Die subalpinen Zwergstrauchgesellschaften im Einzugsgebiet der Aare (schweizerische nordwestliche Randalpen). Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 48, 2. 504 S.
- SENN, J. 1999: Tree mortality caused by *Gremmeniella abietina* in a subalpine afforestation in the central Alps and its relationship with duration of snow cover. Eur. J. For. Pathol. 29: 65–74.
- SENN, J.; SCHÖNENBERGER, W. 2001: Zwanzig Jahre Versuchsaufforstung Stillberg: Überleben und Wachstum einer subalpinen Aufforstung in Abhängigkeit vom Standort. Schweiz. Z. Forstwes. 152, 6: 226–246.
- STEIGER, P. 1995: Wälder der Schweiz: Von Lindengrün zu Lärchengold, Vielfalt der Waldbilder und Waldgesellschaften in der Schweiz. Ott Verlag, Thun. 360 S.
- STREBEL, S.; BRÜGGER, J. 1997: Bericht "Forêt le Lapé", Waldstandortskartierung des Kantons Freiburg. Kantonsforstamt, unveröffentlicht. 2 S.
- THEURILLAT, J.-P.; SCHLÜSSEL, A. 2000: Phenology and distribution strategy of key plant species within the subalpine-alpine ecocline in the Valaisan Alps (Switzerland). *Phytocoenologia* 30, 3–4: 439–456.
- TRANQUILLINI, W. 1963: Über die Frostresistenz der Zirbe. In: Ökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe zum Zwecke der Hochlagenaufforstung, Teil II. Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Mariabrunn 60: 547–562.
- TRANQUILLINI, W. 1979: Physiological Ecology of the Alpine Timberline – Tree Existence at High Altitudes with Special References of the European Alps. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York. 137 pp.
- WALDER, U. 1983: Ausaperung und Vegetationsverteilung im Dischmatal. Mitt. Eidgenöss. Anst. forstl. Vers.wes. 59, 2: 79–212.
- WASSER, B.; FREHNER, M. 1996: Instructions. Soins minimaux pour les forêts à fonction protectrice. L'environnement pratique. OFEFP, Berne.
- WIESER, G. 2002: Seasonal temperature effects on winter leaf conductance in cembran pine (*Pinus cembra* L.) at the alpine timberline. Centralblatt für das gesamte Forstwesen – Austrian Journal of Forest Science. 119. Jahrgang, Heft 1: 1–11.
- WILDI, O.; ORLÓCI, L. 1996: Numerical Exploration of Community Patterns. A guide to the use of MULVA-5. SPB Academic Publishing, Amsterdam. 2<sup>nd</sup> edition. 171 pp.

#### Auteurs

JACQUES DOUTAZ, ing. for. EPF, Chaire d'écologie forestière, ETH Zürich, Universitätsstrasse 22, 8092 Zürich, e-mail: jacques.doutaz@env.ethz.ch.  
 Prof. Dr. HARALD BUGMANN, Chaire d'écologie forestière, ETH Zürich, Universitätsstrasse 22, 8092 Zürich, e-mail: harald.bugmann@env.ethz.ch.  
 Dr. HANS-ULRICH FREY, Am Bach, 7315 Vättis, e-mail: frey@parnassia.org.