

# HISTOIRE DES FEUX ET DE LA DYNAMIQUE VÉGÉTALE : RECONSTRUCTION PALÉOBOTANIQUE D'UN ÉCOSYSTÈME SUBALPIN DE VANOISE MÉRIDIONALE

par Lény Mercier<sup>1</sup>, Aurélie Genries<sup>1,2</sup>, Martin Lavoie<sup>3</sup>, Adam A. Ali.<sup>1,2</sup>,  
Loïc Bircker<sup>1</sup> et Christopher Carcaillet<sup>1,2</sup>

**Résumé.** Des macrorestes végétaux enfouis dans des sédiments d'un petit lac tourbeux subalpin sont comparés aux quantités de charbon de bois mesurées dans les mêmes sédiments. Les analyses montrent que la forêt subalpine à pin cembro s'est établie dans un milieu peuplé de bouleaux et d'aulnes dans lequel se propageaient des feux à une fréquence moyenne de 236 ans. Les feux semblent stimulés par l'abondance d'aiguilles de pin cembro (combustible fin). En retour, les peuplements de pins cembro sont affectés par les feux sans pour autant disparaître. Seule une séquence de 4 feux en 130 ans altère durablement l'écosystème subalpin, voyant la disparition temporaire du pin cembro et durable des aulnes et de nombreux autres taxons. Les écosystèmes subalpins présentent une résilience importante aux feux à condition que ceux-ci ne soient pas trop rapprochés dans le temps.

**Mots-clés :** Paléoécologie - Forêts subalpines - Dynamique forestière - Feux de forêts - Massif de la Vanoise (Savoie) - Maurienne (Savoie).

**History of fire and vegetation dynamics : paleobotanic reconstruction of a subalpine ecosystem in the southern Vanoise**

**Key-words :** Paleoecology - Subalpine forests - Forest dynamics - Forest fires - Vanoise Mountains (France) - Maurienne (France).

## 1. INTRODUCTION

Le feu est une perturbation agissant sur la diversité spécifique et le cycle des nutriments par combustion de la phytomasse ; il participe ainsi au renouvellement des communautés et favorise la mosaïque paysagère (Whelan, 1995). Les incendies peuvent se produire sur des étendues variées, allant de l'arbre foudroyé à plusieurs millions d'hectares (Johnson, 1992 ; Gavin *et al.*, 2007). Les conséquences sont donc variables suivant le type de feu. Une telle perturbation modifie l'environnement aux échelles qui sont fonctions de l'ampleur des facteurs qui déterminent cette perturbation (Burel *et al.*, 1992). Ainsi, dans les systèmes à faible productivité où les espèces sont longévives, comme en haute montagne, la réponse des espèces et des communautés aux changements de fréquence de feux doit être analysée sur des durées supérieures à 100 ans. La reconstitution des incendies passés (paléofeux) est possible grâce à l'anthracologie ou étude des charbons de bois (Carcaillet, 2007). Les conséquences des paléofeux sur les communautés subalpines sont peu étudiées (Tinner *et al.*, 1996 ; Carcaillet, 1998) et la réactivité de ces systèmes dominés par *Pinus cembra* reste à élucider (Ali *et al.*, 2005). Deux modèles conceptuels expliquent le renouvellement et la résilience de l'écosystème, soit (i) le remplacement des espèces d'un stade successional au suivant (« modèle de remplacement floristique » [Clements, 1916]), soit (ii) une dynamique sans apparition d'espèces où seules les proportions entre espèces sont sujettes à variation temporelle (« modèle de composition floristique initiale » [Egler, 1954]).

---

<sup>1</sup> Centre de Bio-Archéologie et d'écologie (UMR5059 CNRS), Université Montpellier 2, Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, F-34090 Montpellier, France.

<sup>2</sup> Paléoenvironnements et Chronoécologie, Ecole Pratique des Hautes Études (PALECO, EPHE), Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, F-34090 Montpellier France.

<sup>3</sup> Centre d'études nordiques, Département de géographie, Université Laval, Québec G1K 7P4, Canada.

Dans les écosystèmes boréo-alpins, le régime des paléofeux dépend du climat, de la végétation présente et des pratiques sociétales (Carcaillet, 1998 ; Tinner *et al.*, 1999 ; Gobet *et al.*, 2003). En outre, le climat régit la fréquence des incendies sur le long terme au niveau régional (Carcaillet *et al.*, 2007). Ainsi, le début de l'Holocène, qui correspond au début de l'interglaciaire contemporain (11 200 ans calibrés avant le présent = 11 200 cal. BP), est marqué par une remontée importante (+ 4-5°C) et rapide des températures estivales et annuelles jusqu'à 10 000 cal. BP, puis progressif (+ 2°C) jusqu'à 6000 cal. BP (Davis *et al.*, 2003). Les glaciers régressent, les forêts s'établissent et les incendies se font plus fréquents. Puis, les températures moyennes estivales et hivernales décroissent de 0,5°C depuis 6000 ans (Davis *et al.*, 2003). À la faveur de ce réchauffement postglaciaire, les espèces tempérées recolonisent l'arc alpin et l'ensemble de l'Europe à partir de refuges situés pour l'essentiel dans les péninsules sud-européennes (Van der Knaap *et al.*, 2005 ; Figueiral et Carcaillet, 2005). Suivant le réchauffement climatique, les premiers groupes humains s'installent dans les Alpes (Vorren *et al.*, 1993). En Maurienne, on retrouve de très rares traces dès le Néolithique vers 7000 cal. BP et des traces d'abris et de bergerie dès l'âge du Bronze moyen, soit vers 4500 cal. BP (Thirault, 2004).

Le début de l'Holocène constitue donc une période optimale pour l'étude des changements soumis aux forçages naturels : la similarité du climat de 8000 à 4000 cal. BP avec celui prévu pour la fin du XXI<sup>e</sup> siècle et la faible présence humaine laissent à penser que les études relatives à cette période apporteraient des informations utiles pour mieux comprendre les processus associés aux changements globaux actuels (Kutzbach *et al.*, 1998), comme un accroissement du risque de feux (Flannigan *et al.*, 1998 ; Mouillot *et al.*, 2002).

Parmi les méthodes paléobotaniques, l'étude des macrorestes végétaux sub-fossiles révèle des faits survenus autour du milieu de dépôt (lac, tourbière). Parce que la source des restes végétaux est à peu près identique à celle des charbons de bois (maximum 100 m), l'analyse macrofossile à haute résolution de longues séries sédimentaires permet de déchiffrer le rôle des feux sur les communautés forestières. La présente étude, fondée sur des données de Saint-Michel-de-Maurienne (limite sud-ouest de la Vanoise), vise à répondre à cette question, en utilisant une analyse de macrorestes végétaux à haute résolution et en la comparant à l'enregistrement des charbons sédimentaires.

## 2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 2.1. Site d'étude

Le site étudié (lac du Thyl, 45°14'26"N, 06°29'60"E) se trouve au nord-est de Saint-Michel-de-Maurienne (Savoie, France), à 2 035 m d'altitude. C'est un petit lac (1 300 m<sup>2</sup>) à fond tourbeux, d'une profondeur d'eau de 55 cm. Il est situé sur le versant de la Vanoise exposé au sud-ouest, sur la rive droite de l'Arc dans la vallée de la Maurienne (Figure 1). Le climat de cette vallée est soumis à des influences continentales caractérisées par de faibles précipitations (<1000 mm.an<sup>-1</sup>) également réparties tout au long de l'année, avec des précipitations modérées en été et un couvert neigeux faible en hiver.

La végétation actuelle autour du lac est composée de pelouses très diversifiées à *Carex sempervirens* et *Festuca rubra*, couvertes de ligneux bas : genévrier (*Juniperus sibirica*), rhododendron (*Rhododendron ferrugineum*), myrtille (*Vaccinium myrtillus*) et airelle des marais (*V. uliginosum*). On observe quelques boisements de conifères plantés à des fins de stabilisation des pentes et de restauration des terrains entre la fin du XIX<sup>e</sup> et le début du XX<sup>e</sup> siècle.

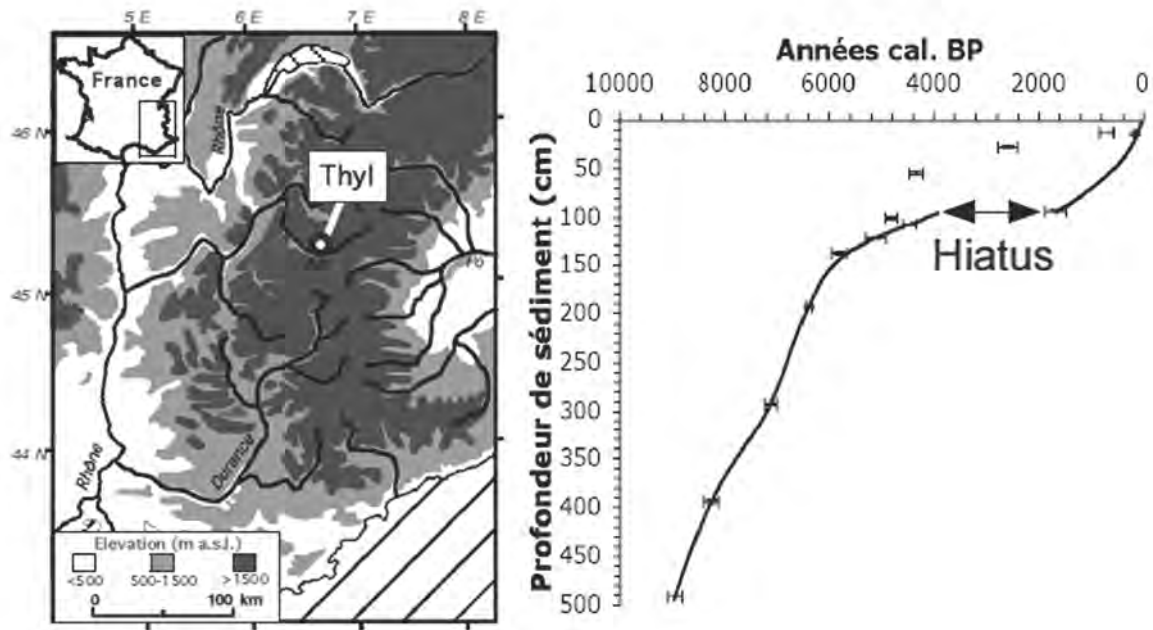


Figure 1. Carte de situation du site du lac du Thyl et distribution des âges au radiocarbone en fonction de la profondeur. Le modèle numérique âge/profondeur est illustré par la courbe construite à l'aide d'une fonction de lissage en interpolant les mesures au radiocarbone.

## 2.2. Forage

En mars 2004, nous avons foré en son centre le lac gelé. De telles conditions permettent de garantir une plate-forme stable pour le prélèvement et la qualité du forage. Le contact avec la roche sous-jacente fut atteint à 550 cm sous la surface de l'eau. La carotte sédimentaire représente une hauteur totale de 500 cm.

## 2.3. Traitement des prélèvements

Chaque carotte est découpée en tranches d'1 cm d'épaisseur, soit des échantillons de sédiments de 22 cm<sup>3</sup> environ, volume exact mesuré par déplacement d'eau dans un bécher. Chaque échantillon est alors soumis à un traitement chimique ultrabasique visant à séparer par défloculation la gangue sédimentaire des restes végétaux. Après tamisage ménagé à l'eau à travers une maille de 160 µm, les restes végétaux sont identifiés sous loupe binoculaire (×40). L'identification des différents restes est conduite par comparaison avec des collections de référence et par consultation des atlas de macrofossiles (ex. : Berggren, 1969 ; Schoch *et al.*, 1988) ou des bases de données de macrofossiles en ligne (ex. : BioImages; SeedID).

Pour les nomenclatures, il a été tenu compte des ambiguïtés relatives à l'identification (Birks et Birks, 1980) : les graines de bouleau, *Betula pendula* et *B. pubescens*, peu discernables, sont regroupées sous le taxon *Betula pendula/pubescens* ; certains restes ne sont identifiés qu'au genre et sont donc notés sp (*Betula* sp, *Rubus* sp, ...). Quand une indication supplémentaire a pu être obtenue, elle est indiquée (ex. : *Carex sectio vesicariae*). Quand une forte présomption, fondée sur des arguments indirects, a pu mener à une identification, l'espèce a été notée *cf.*, comme pour *Sorbus cf. aucuparia*.

## 2.4. Datations

Douze datations au <sup>14</sup>C ont été réalisées par spectrométrie de masse par accélération (SMA). Ces mesures ont été effectuées sur des restes végétaux terrestres dans la mesure du possible,

sinon sur du sédiment massif lorsque les restes végétaux manquaient de masse. Les datations au  $^{14}\text{C}$  ont permis de calculer un modèle numérique âge/profondeur servant à inférer un âge simulé pour chaque échantillon.

### 2.5. Analyses statistiques

Le jeu de données obtenu après analyse constitue une série temporelle, à savoir une suite « d'informations » s'échelonnant régulièrement dans le temps. Des méthodes statistiques appropriées à ce type de jeux de données permettent d'établir des corrélations entre le jeu de données « charbons » et le jeu « restes végétaux ». De plus, une méthode mettant en jeu le décalage des jeux de données (« analyse par corrélation croisée ») permet de relier un pic de charbon à une date  $n$  et un relevé de végétation à une date  $n+x$  (Chatfield, 1975). Cette technique déjà appliquée en paléobotanique sur des séries temporelles à haute résolution (Green, 1981 ; Tinner *et al.*, 1999 ; Gobet *et al.*, 2003) permet de déterminer objectivement le lien à long terme entre les feux et les espèces, et réciproquement.

## 3. RÉSULTATS

### 3.1. Chronologie et modèle d'âge

De 495 à 95 cm, les datations au radiocarbone sont distribuées de façon régulière et quasi linéaire (Figure 1). À partir de 95 cm, des problèmes de distributions des âges radiocarbones en fonction de la profondeur sont manifestes. Les mesures radiocarbones réalisées en surface traduisent un « vieillissement des dates ». L'examen des protocoles de mesure et surtout des matériaux datés laisse entrevoir un vieillissement, notamment pour les deux échantillons datés à partir de sédiments massifs. Les sols du bassin versant du lac du Thyl contiennent de la houille (grès et schistes houillers du Carbonifère). Dans ce cas, les mesures sur du sédiment massif nécessitaient une extraction préalable du carbone organique total, ce qui n'a pas été réalisé par le laboratoire de service malgré les indications techniques fournies. De 94 cm vers la surface, l'appui d'une série de mesures au plomb radioactif ( $^{210}\text{Pb}$ ) a permis de forcer un modèle d'âge qui tient compte du facteur de compaction au fur et à mesure que la profondeur s'accroît.

Le modèle numérique âge/profondeur permet de simuler des âges aux profondeurs d'échantillonnage des macrorestes végétaux. De 495 à 95 cm, on obtient une chronologie de 8940 à 3900 cal. BP. De 95 à 0 cm, la chronologie couvre les derniers 1 700 ans (Figure 1). La chronologie montre que le changement sédimentaire observé à 213 cm au centre du lac (gyttja vers tourbe minérotrophe) n'affecte pas le rythme d'accumulation sédimentaire (Figure 1). Ce changement est daté à 6550 cal. BP.

### 3.2. Taxons identifiés

Vingt-et-un taxons différents ont été identifiés (Figure 2). Les restes sont principalement des graines, des aiguilles, des fragments de rameaux, des écailles d'inflorescences mâle et femelle (bouleau, aulne, pin cembro), des fleurs et différentes pièces florales, ainsi que des fruits. Les espèces arborescentes sont représentées par *Pinus cembra* (pin cembro), *Abies alba* (sapin pectiné), *Betula* sp. (bouleaux), *Sorbus cf. aucuparia* (sorbier des oiseleurs), *Alnus* sp. (aulnes) et *Acer* sp. (érables). Les buissons sont composés de *Rubus* sp. (ronce, framboisier) et *Vaccinium* sp. (myrtille, airelle des marais ou airelle rouge). Trois taxons aquatiques ou hygrophiles ont été observés, *Potamogeton* sp. (potamot), *Hippuris vulgaris* (pesse) et *Ranunculus* gr. *aquatilis* (renoncule aquatique). Les taxons restants sont des plantes dont la rareté ou l'absence de caractère spécifique ne permet pas le regroupement par affinité, et une spore de champignon ectomycorrhizien du sol, *Coenococcum geophilum*, typiquement associé aux arbres comme les conifères ou les bouleaux (Figure 2).

La transition sédimentaire observée à 213 cm, soit 6550 cal. BP, correspond à un changement notable des types d'assemblages (Figure 2). Les fragments de laîche, *Carex*

*canescens*, deviennent abondants, alors que ceux d'aulne, de pesse, de laïche *Carex sectio vesicariae* et de pin cembro se raréfient transitoirement. La disparition quasi-totale des fragments de pesse, espèce inféodée aux eaux libres, souligne un changement hydrologique du lac vers un entourbement. D'une façon générale, la richesse taxinomique est plus grande avant qu'après cette transition : tous les taxons identifiés sont présents avant, et 11 seulement le sont ultérieurement (Figure 2). Le bouleau est le seul taxon qui soit constant quantitativement sur l'intégralité de la carotte, suggérant que les conditions de sédimentation n'ont pas modifié son enregistrement (Figure 3).

### 3.3. Taxons à dynamique commune, corrélations générales

Une première série d'analyses (Analyse en Composantes Principales ou ACP, non figurée) montre que les différents descripteurs d'une même espèce traduisent la même histoire : écailles d'inflorescence et graines de bouleau, écailles et graines d'aulne, aiguilles, brachyblastes, inflorescences mâles et sacs polliniques de pin cembro, fleurs et graines de sorbier, fruits et périgynes de laïche. Par ailleurs, les chutes d'abondances de pin cembro et de laïche *Carex sectio vesicariae* sont concomitantes des pics de charbon de plus grande ampleur et plus rapprochés (Figures 2 et 3).

### 3.4. Rôle du feu sur les espèces subalpines

Les statistiques fondées sur les corrélations-croisées entre les relevés de macrorestes et de charbons ont permis de définir trois catégories d'espèces (Figure 4) :

#### a) Les taxons négativement corrélés après feu (pin cembro, laïche de la section *vesicaria* et pesse)

Le pin cembro est le principal combustible s'accumulant préalablement aux incendies (Figure 4). En effet, on observe que l'évènement « feu » (maximum d'accumulation de charbon de bois) est positivement corrélé à l'abondance de restes de pin cembro et qu'après ce maximum la quantité d'aiguilles de pin cembro diminue et ce, sur le long terme (environ 150 à 200 ans), mais sans jamais disparaître, ce qui suggère des feux de surface de faible sévérité et non des feux de couronne, ces derniers de nature létale. Ce résultat souligne une certaine interdépendance entre feu et pin cembro : la probabilité d'incendie augmente avec l'abondance du pin dont il régule la population en retour sans éliminer les individus. En outre les corrélations-croisées ne montrent aucune relation entre sacs polliniques et charbons, suggérant une indépendance entre feux et arbres reproducteurs. Les deux autres espèces sensibles au feu (*Carex sectio vesicariae*, *Hippuris vulgaris*) sont inféodées aux milieux humides, et leurs corrélations négatives aux phénomènes d'incendie sont peut-être liées aux changements dans le cycle des nutriments associés à la combustion de phytomasse générant une minéralisation importante lors des incendies, qui pourrait affecter la disponibilité en nutriments ou le pH des eaux (moins acides).

#### b) Les taxons favorisés par le feu (bouleau, érable et sapin pectiné)

La faible abondance du cembro après incendie laisse proliférer deux taxons, sapin pectiné (*Abies alba*) et érable (*Acer* sp.). Cependant, l'affinité du sapin pour le feu pourrait être uniquement un artefact (Figure 4). En effet, son abondance à cette altitude est faible. Il est également probable que l'occurrence d'aiguilles de sapin lors des pics de charbon soit liée au fait que des arbres sensibles au feu perdent massivement leurs aiguilles l'année suivant la perturbation, phénomène lié au stress engendré par la chaleur et la déshydratation. L'érable présente un profil différent. Les données semblent indiquer que ce taxon ne se répand de manière notable qu'immédiatement après l'incendie.

Les bouleaux sont également favorisés par le feu (Figure 4) ; ces résultats sont cohérents avec leur écologie : espèces héliophiles, adaptées aux perturbations en raison d'une bonne dispersion des graines et de rejets de souche, exigeantes en nutriments ne supportant guère la compétition. Avantage par des perturbations, ce taxon se maintient sur l'ensemble de la séquence sédimentaire, indiquant une excellente résilience en général et une indépendance au

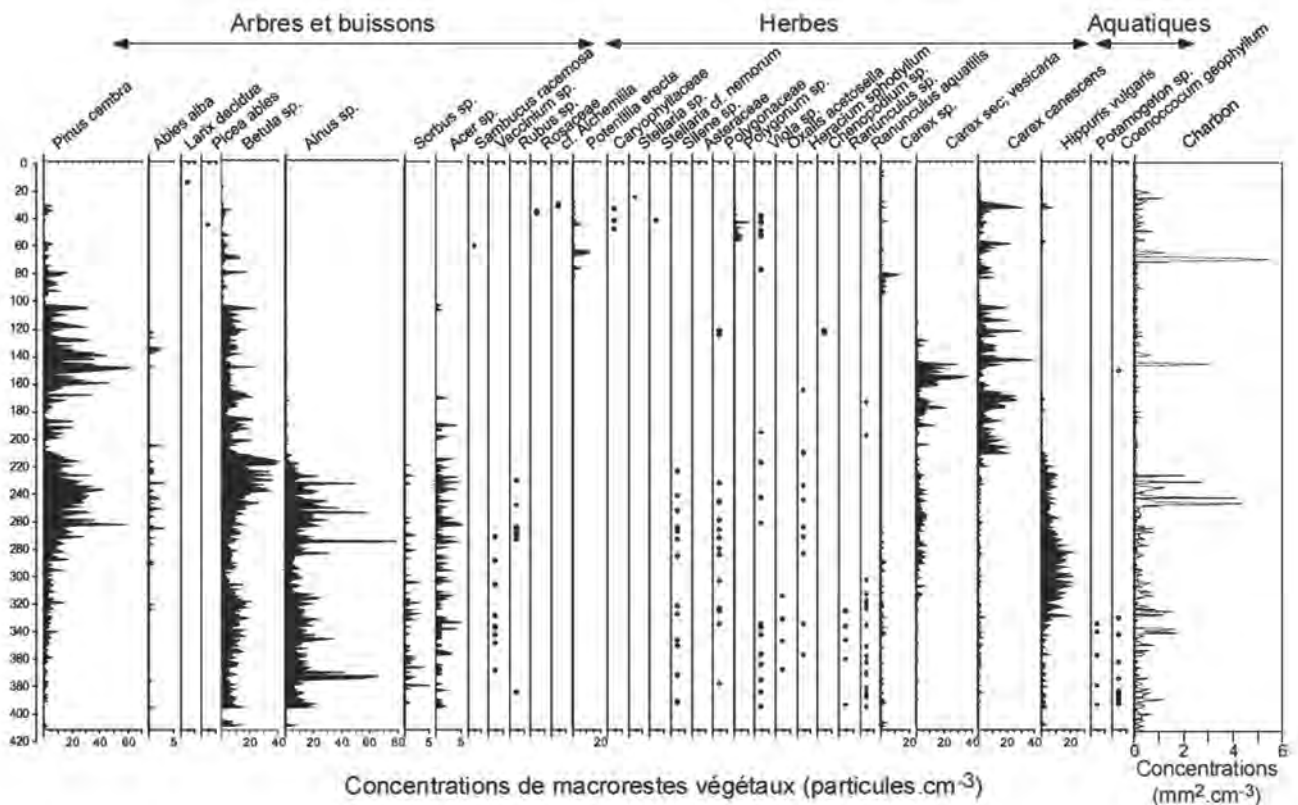


Figure 2. Diagramme des macrorestes végétaux et des charbons de bois distribués en fonction de la profondeur. Les valeurs sont exprimées en concentration de macrorestes (restes.cm<sup>-3</sup>) et de surface de charbon de bois (mm<sup>2</sup>.cm<sup>-3</sup>).

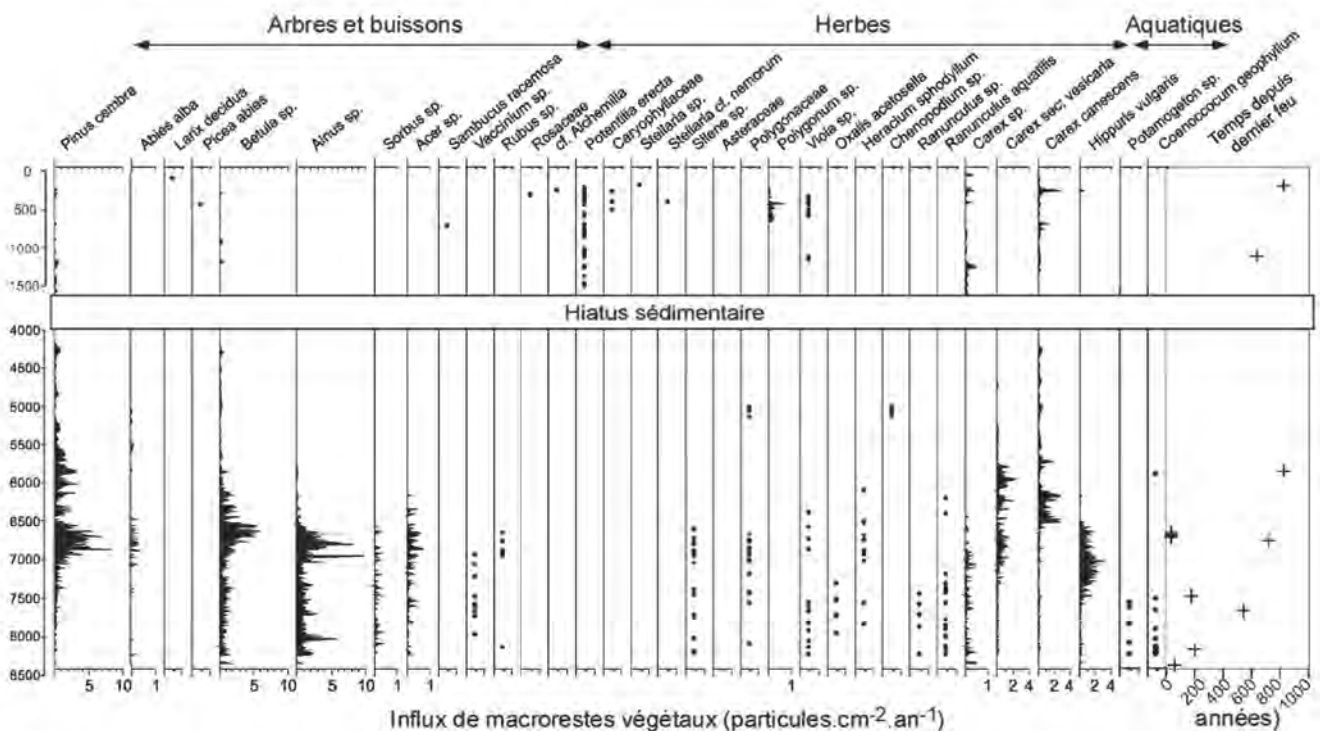


Figure 3. Diagramme des influx de macrorestes végétaux distribués en fonction de l'axe de temps déduit du modèle numérique âge/profondeur. Les données de feux sont exprimées en intervalles depuis le dernier feu.

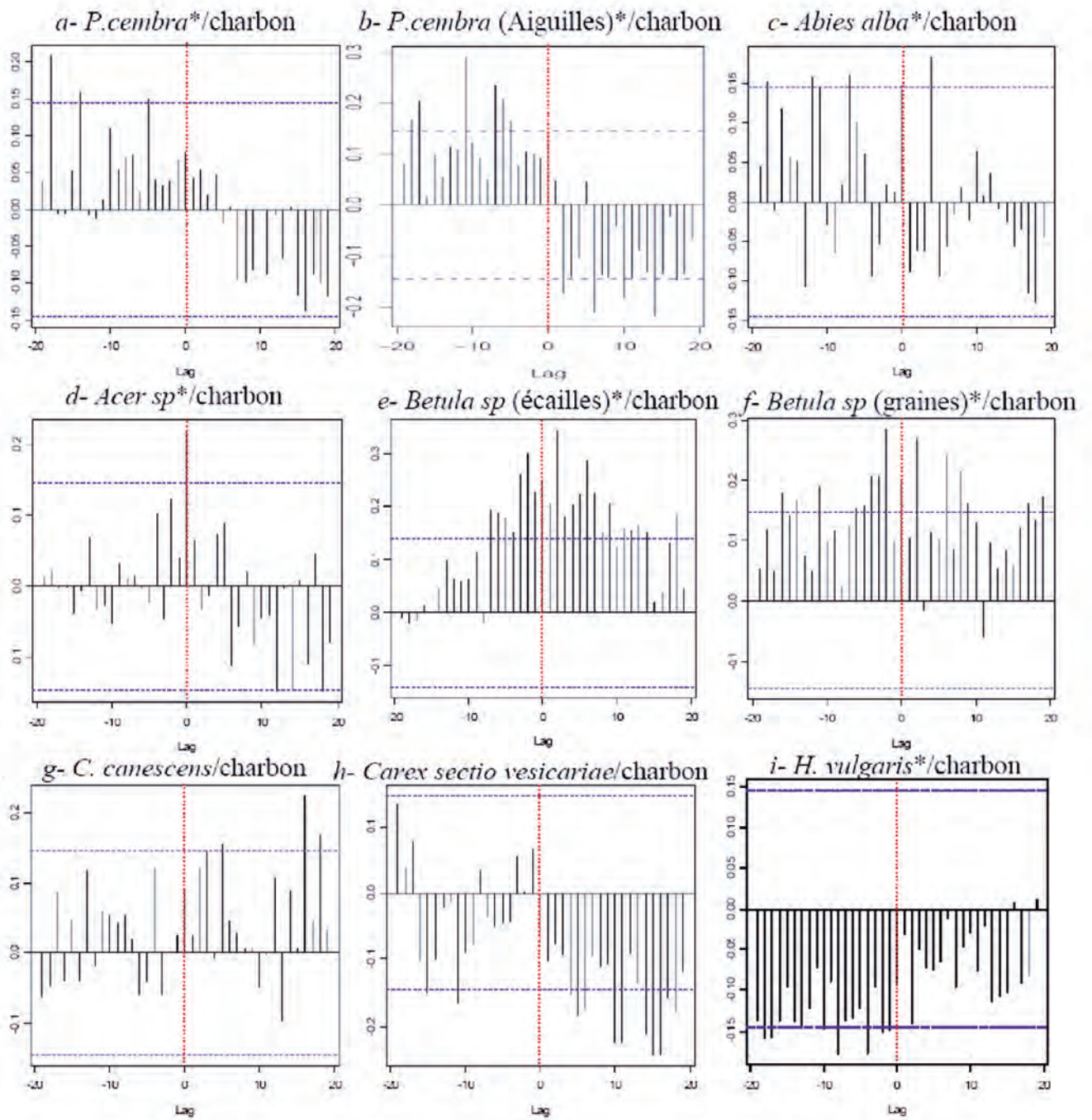


Figure 4. Corrélations-croisées d'indicateurs sélectionnés en relation avec la série sédimentaire de charbon.

regard des feux à intervalles courts (<50 ans) affectant la forêt de pins cembro entre 6820 et 6700 cal. BP, et à tout autre processus au cours de la période 6700-3900 cal. BP (Figure 3). De plus, les restes enregistrés (graines, écailles) sont adaptés à une dispersion par anémochorie. La mosaïque des perturbations, y compris chablis, attaque d'insectes et avalanches, à une échelle plus vaste que le pourtour du lac tourbeux pourrait expliquer aussi la quasi-constance des relevés de macrorestes pour cette espèce.

### c) Les taxons ne montrant pas de sensibilité au feu

Des taxons semblent insensibles aux incendies, soit parce qu'ils ne proviennent pas de zones proches du lieu de dépôt, ayant été transportés par le vent et/ou des animaux en provenance des pentes alentour, soit parce que leur écologie les rend plus ou moins insensibles au feu. Par exemple, les aulnes (*Alnus* sp.) semblent peu corrélés aux incendies. Ce résultat est *a priori* assez surprenant ; taxon boréo-alpin bien adapté aux basses températures, il assure un bon turnover des individus dans la population grâce à une forte production de graines, et semble également capable de régénérer rapidement (Moe et Odland, 1992). De plus, leur bois n'est pas inflammable. Autant de caractéristiques qui souligneraient un avantage significatif après un incendie, bien que nos résultats ne le mettent pas en évidence. Mais ces résultats suggèrent également que les facteurs limitants de ces espèces ne sont pas à chercher seulement du côté des incendies mais plutôt au niveau de variables édaphiques, voire climatiques. C'est ce que suggère leur disparition presque totale lors de la transition sédimentaire abrupte, qui traduit une modification notable de la dynamique des nutriments et des éléments minéraux dans le bassin versant. Aujourd'hui, l'aulne est peu commun dans les forêts de pins cembro, et souvent limité aux bords de torrents et de rivières (Gensac, 1974 ; Chas, 1994). Cette disparition est d'autant plus surprenante que les modes de dispersion des restes observés d'aulnes sont les mêmes que ceux de bouleaux restant stables après cette transition.

### 3.5. Régime d'incendies

La somme des réactions individuelles de chacun des taxons permet d'envisager le comportement de cette communauté sous le régime d'incendies. On retrouve des charbons sur la presque totalité de la partie basse de la carotte sédimentaire (de 494 à 230 cm, soit de 8940 cal. BP à 6550 cal. BP), ce qui indiquerait des incendies récurrents dès le début de l'Holocène, bien avant l'arrivée locale d'hypothétiques groupes de pasteurs et d'agriculteurs au Néolithique. On peut cependant diviser en deux périodes le régime des feux sur cette partie inférieure : la plus ancienne correspond à un régime peu intense de 8940 à 6840 cal. BP (moyennes des intervalles entre feux :  $236 \pm 235$  ans ;  $n = 9$ ), puis la zone allant de 6840 à 6700 cal. BP où les pics de charbon sont élevés et rapprochés, indiquant un régime plus fréquent (intervalles moyens : 40 ans ;  $n = 4$  ; Figure 3).

## 4. DISCUSSION

Nos résultats indiquent que les feux semblent surtout affecter les arbres du sous-bois, soit des feux de surface, peu sévères. De 70 à 100 ans plus tard, une catégorie d'âges de pins devant atteindre la maturité est théoriquement manquante. Érables et bouleaux sont favorisés et envahissent le peuplement.

Il se dessine ainsi un scénario de dynamique holocène des communautés associées au régime de feux où, dès le début de la colonne sédimentaire, on observe la densification des populations de pins cembro alors que la fréquence des feux est moyenne (236 ans). D'abord minoritaire dans des assemblages composés principalement de bouleaux et d'aulnes, le pin cembro prend progressivement de l'importance. Les premiers sacs polliniques s'observent environ 1 150 ans après les premières aiguilles, suggérant de faibles densités de pin reproducteur pendant très longtemps. Bien que le régime des feux soit soutenu dès le début de la séquence, le pin cembro

ne semble pas affecté, voire même favorisé. En effet, même si les jeunes pins sont éliminés par le feu, le pin cembro profite de cette ouverture pour se disséminer. Doté de grosses graines non ailées, il est disséminé presque exclusivement par le casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*) qui constitue des réserves de graines dans des caches aménagées en milieu ouvert (pelouse alpine, prairie subalpine ou clairières). Les caches abandonnées sont à l'origine de la régénération du cembro en bosquets, puisque les caches contiennent généralement une dizaine de graines (Tomback *et al.*, 1993 ; Camaret *et al.*, 1998). Le même processus de facilitation par le feu, combiné à un oiseau vecteur de dispersion des graines, s'opère pour *Pinus albicaulis*, espèce jumelle, analogue et vicariante des Rocheuses américaines (Tomback *et al.*, 2001). Les incendies ouvrent l'espace, permettant l'installation intermittente d'érables et de sapins, mais aussi de bouleaux et d'aulnes qui maintiennent une population constante, utilisant les perturbations pour se disperser. L'érable n'envahit pourtant pas le milieu : favorisé par les trouées créées lors des incendies, il est cependant sensible aux feux et la diminution des intervalles entre deux feux limite son expansion (Tinner *et al.*, 2000). De plus, il est ici proche de sa limite altitudinale (Gensac, 1974 ; Carcaillet et Brun, 2000). En effet, l'érable sycomore (l'espèce d'érable le plus alticole, et le plus probable ici) ne croît que rarement au-dessus de 2 000 mètres d'altitude et la récurrence des incendies alliée aux conditions alticoles difficiles ne devait pas lui permettre de maintenir une population dense (Carcaillet et Brun, 2000). Ces observations suggèrent des feux éclaircissant périodiquement le sous-bois et éliminant les jeunes arbres ; l'espace libéré est immédiatement recolonisé par l'ensemble des espèces de la communauté, deux genres de manière transitoire (*Alnus*, *Acer*), les autres de manière permanente. Ce scénario de dynamique suggère que les communautés subalpines à pin cembro s'ajustent mieux au modèle de « composition floristique initial » (Egler, 1954) plutôt qu'au modèle « successional de remplacement floristique » (Clements, 1916).

L'accentuation du régime de feux (4 feux calculés en 130 ans, de 6820 à 6700 cal. BP, Figure 3), provoquée pour partie par la densification du peuplement de pins cembro qui entraîne un accroissement du matériel inflammable disponible (Figure 4), va entraîner la régression du peuplement de pins cembro par effet rétroactif : les jeunes pins ne régénèrent plus et laissent la place aux bouleaux. Avec la répétition des incendies, les individus censés régénérer la forêt sont systématiquement éliminés au profit d'espèces plus tolérantes aux perturbations, car rejetant de souche, disséminant abondamment leurs graines, et à court cycle de vie, y compris les espèces herbacées comme les *Carex*.

### *Un scénario dynamique atypique*

Les données suggèrent une mise en place rapide des boisements de pins cembro (première occurrence vers 8500 cal. BP) à partir d'une végétation ligneuse composée principalement de bouleaux et d'aulnes. Avec la densification du peuplement de pins cembro, on n'observe pas de changement net de composition spécifique (Figure 2). La mise en place d'une cembraie mixte à bouleaux et aulnes tranche radicalement avec les modèles successionnels proposés en milieu subalpin en s'appuyant sur les forêts actuelles. Le cembro est décrit comme une espèce caractéristique du climax, qui reliait le mélèze (*Larix decidua*), espèce plus rapide à coloniser mais également défavorisée lors de la fermeture du milieu (Ozenda, 1985). Si ce processus s'observe en dynamique de post-déprise pastorale (Didier, 2001 ; Motta et Lingua, 2005), ce remplacement d'espèce n'a pas été observé ici, d'autant que le mélèze n'apparaît jamais, sinon en sommet de séquence sédimentaire (300 dernières années), et ce de façon très anecdotique, matérialisé par des fragments d'aiguilles. Par ailleurs, l'abondance des restes d'aulnes est remarquable : on les trouve constamment du bas de la carotte sédimentaire (8500 cal. BP) et abondamment jusqu'à 6640 cal. BP, ce qui suggère que les aulnes (*A. incana*, *A. viridis*) participent massivement à la composition naturelle des forêts subalpines. Après la transition sédimentaire de 6550 cal. BP, seuls subsistent bouleaux et érables rejoints ensuite par le cembro dont la quantité enregistrée de restes retrouve vers 5900 cal. BP, soit environ 600 ans plus tard, des niveaux équivalents à ce qui précède la chute. Les restes d'aulnes vont disparaître localement alors que les traits adaptatifs des aulnes sont proches de ceux des bouleaux qui, eux, restent constants ; seules de rares occurrences de graines et d'écales de

strobile laissent penser que les aulnes étaient toujours présents sans pour autant être abondants jusqu'à 3900 cal. BP. Ce nouvel assemblage est moins riche, moins diversifié à partir de 6500 cal. BP. Enfin, le remplacement d'une espèce de laïche par une autre est le signe d'un changement environnemental probablement d'ordre nutritionnel. Cette transition marque l'accélération brutale de l'atterrissement du lac par une tourbière minérotrophe, ce qui accroît l'impression d'un changement d'ordre géochimique dans le bassin versant.

## 5. CONCLUSION

Cette étude montre que le feu est un élément naturel et récurrent des écosystèmes subalpins, où il joue un rôle dans la mise en place holocène des forêts, mais aussi dans le fonctionnement des forêts subalpines à pin cembro, phénomène inobservable de nos jours en l'absence d'incendies. Il est ainsi manifeste que le feu n'est pas une perturbation néfaste aux écosystèmes subalpins. Seule une augmentation de la fréquence des incendies au-delà d'un seuil de régénération des espèces semble en mesure d'affecter les populations de pins cembro (*cf.* vers 6700 cal. BP). La dynamique naturelle des forêts de pins cembro n'implique pas la mise en place de stades successionnels avec remplacement d'espèces par d'autres, mais elle met en œuvre des phénomènes de variation de l'abondance relative des espèces en fonction du temps depuis la dernière perturbation. Cette étude montre qu'en utilisant des analyses sédimentaires à haute résolution, il est possible d'établir des corrélations précises entre feux et dynamiques végétales dans un écosystème subalpin. Ce type d'analyse permet d'accéder à des informations que les travaux d'écologie des communautés n'atteignent généralement pas en raison de la durée d'observation nécessaire (plusieurs dizaines d'années à plusieurs siècles).

**Remerciements.** Cette étude a bénéficié du soutien de l'Institut national des sciences de l'Univers (programme CONSECOL, ACI ECCO, responsable : C. Carcaillet). Les auteurs remercient B. Vannière et S. Ivorra pour leur aide précieuse lors du forage du lac.

## BIBLIOGRAPHIE

- Ali A.A., Carcaillet C., Talon B., Roiron P. et Terral J.F. (2005). *Pinus cembra* L. (arolla pine), a common tree in the inner French Alps since the early Holocene and above the present treeline: a synthesis based on charcoal data from soils and travertine. *J. Biogeogr.* 32 : 1659-1669.
- Berggren G. (1969). *Atlas of seeds and small fruits of Northwest-European plant species. Part 2, Cyperaceae.* Suède, Stockholm : Swedish Museum Natural History.
- BioImages. <http://www.bioimages.org.uk/>
- Birks H.J.B. et Birks H.H. (1980). *Quaternary Palaeoecology.* Londres : E. Arnold. VIII-289 p.
- Burel F., Baudry J., Clergeau P., Constant P. et Eybert M.C. (1992). Approche spatiale des phénomènes écologiques : échelles et hiérarchie. *Bull. Ecol.* 23 : 93-101.
- Camaret S., Guérin B. et Leclerc D. (1998). Impact of Nutcracker (*Nucifraga caryocatactes* L.) on the spatial distribution of Swiss Stone Pine (*Pinus cembra* L.) regeneration. *Bull. Soc. Zool. Fr.* 123(4) : 383-392.
- Carcaillet C. (1998). A spatially precise study of Holocene fire history, climate and human impact within the Maurienne valley, North French Alps. *J. Ecol.*, 86 : 384-396.
- Carcaillet C. (2007). Charred particles analyses. In : *Encyclopedia of Quaternary Science* / sous la dir. de S.A. Elias. Amsterdam ; Boston ; Paris : Elsevier. p. 1582-1593.

- 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., Bergman I., Delorme S., Hörnberg G. et Zackrisson O. (2007). Long-term fire frequency not linked to prehistoric occupations in northern Swedish boreal forest. *Ecology*, 88 : 465-477.
- Chas E. (1994) *Atlas de la flore des Hautes-Alpes*. Gap : Conservatoire botanique national de Gap-Charance ; [Caussois] : Conservatoire des espaces naturels de Provence et des Alpes du Sud ; [Gap] : Parc national des Ecrins. 1 vol. (816 p.).
- Chatfield C. (1975). *The analysis of time series: theory and practice*. Londres : Chapman and Hall. 1 vol. (263 p.).
- Clements F.E. (1916). *Plant succession : an analysis of the development of vegetation*. Washington DC : Carnegie Institute. 512 p. (Publication ; 242).
- David F. et Barbero M. (2001). Les érables dans l'étage subalpine : une longue histoire. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série Sci. Vie*, 324 : 159-164.
- Davis B.A.S., Brewer S., Stevenson A.C., Guiot J. et Data Contributors (2003). The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. *Quat. Sci. Rev.*, 22 : 1701-1716.
- Didier (2001). Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *For. Ecol. Manag.*, 145 : 67-77.
- Egler F.E. (1954). Vegetation science concepts. I. Initial floristic composition – a factor in old-field vegetation development. *Vegetatio*, 4 : 412-418.
- Figueiral I. et Carcaillet C. (2005). A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal. *Quat. Sci. Rev.*, 24 : 2466-2476.
- Flannigan M.D., Bergeron Y., Engelman O. et Wotton B.M. (1998). Future wildfire in circumboreal forests in relation to global warming. *J. Veg. Sci.*, 9 : 469-476.
- Gavin D.G., Hallett D.J., Hu F.S., Lertzman K.P., Prichard S.J., Brown K.J., Lynch J.A., Bartlein P. et Peterson D.L. (2007). Forest fire and climate change in western North America: insights from sediment charcoal records. *Frontiers Ecol. Environ.*, 7 : 499-506.
- Gensac P. (1974). Catalogue écologique des plantes vasculaires du Parc national de la Vanoise et des régions limitrophes. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, t. IV : 1-232.
- Gobet E., Tinner W., Hochuli P.A., van Leeuwen J.F.N. et Ammann B. (2003). Middle to Late Holocene vegetation history of the Upper Engadine (Swiss Alps): the role of man and fire. *Veget. History Archaeobot.*, 12 : 143-163.
- Green D.G. (1981). Time-series and post-glacial forest ecology. *Quat. Res.*, 15 : 265-277.
- Johnson E.A. (1992). *Fire and vegetation dynamics : studies from the North American boreal forest.*, Cambridge : Cambridge University Press. 129 p. (Cambridge Studies in Ecology).
- Kutzbach J., Gallimore R., Harrison S., Behling P., Selin R., Laarif F. (1998). Climate and biome simulations for the past 21,000 years. *Quat. Sci. Rev.*, 17 : 473-506.
- Moe D. et Odland A. (1992). The influence of the temperature climate on the vertical distribution of *Alnus incana* (Betulaceae) through the Holocene in Norway. *Acta Bot. Fenn.*, 144 : 35-49.
- Motta et Lingua (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.
- Mouillot F., Rambal S. et Joffre R. (2002). Simulating climate change impacts on fire frequency and vegetation dynamics in Mediterranean-type ecosystems. *Global Change Biol.*, 8 : 423-437.
- Ozenda P. (1985). *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*. Paris : Masson. 330 p.
- Schoch W.H., Pawlik B. et Schweingruber F.H. (1988). *Botanische Makroreste = Botanical macroremains = Macrorestes botaniques*. Berne : P. Haupt. 227 p. Textes en allemand, anglais et français.
- SeedID. [http://www.ag.ohio-state.edu/~seedbio/seed\\_id/index.htm](http://www.ag.ohio-state.edu/~seedbio/seed_id/index.htm)
- Thirault E. (2004). *Echanges néolithiques : les haches alpines*. Montagnac : M. Mergoïl. 468 p.-50 p. de pl. (Préhistoires ; 10). Texte remanié de Th. de doctorat : Histoire : Lyon 2 : 2001.
- Tinner W., Ammann B. et Germann P. (1996). Treeline fluctuations recorded for 12,500 years by soil profiles, pollen, and plant macrofossils in the Central Swiss Alps. *Arctic Alp. Res.*, 28 : 131-147.
- Tinner W., Hubschmid P., Wehrli M., Ammann B. et Conedera M. (1999). Long-term forest fire ecology and dynamics in southern Switzerland. *J. Ecol.*, 87 : 273-289.
- Tinner W., Conedera M., Gobet E., Hubschmid P., Wehrli M. et Ammann B. (2000). A palaeoecological attempt to classify fire sensitivity of trees in the southern Alps. *Holocene*, 10 : 565-574.
- Tomback D.F., Holtmeyer F.K., Mattes H., Carsey K.S. et Powell M.L. (1993). Tree clusters and growth form distribution in *Pinus cembra* a bird disperse pine. *Arct. Alp. Res.*, 25 : 374-381.

- Tomback D.F., Arno S.F. et Keane R.E. (2001). *Whitebark Pine Communities : ecology and restoration*. Washington, DC : Island Press. 440 p.
- Van der Knaap W.O., van Leeuwen J.F.N., Finsinger W., Gobet E., Pini R., Schweizer A., Valsecchi V., Ammann B. (2005). Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea*, and *Quercus* since 15000 years in and across the Alps, based on pollen-percentage threshold values. *Quat. Sci. Rev.*, 24 : 645-680.
- Vorren K.D., Morkved B. et Bortenschlager S. (1993). Human impact on the Holocene forest line in the Central Alps. *Veget. History Archaeobot.*, 2 : 145-156.
- Whelan R.J. (1995). *The ecology of fire*. Cambridge : Cambridge University Press. 346 p. (Cambridge studies in ecology).