

UNE FORÊT SUBALPINE À MÊLÈZE DOMINANT DANS UN VALLON AVALANCHEUX : 9 000 ANS D'HISTOIRE RÉVÉLÉS PAR L'ANALYSE DES MACRORESTES VÉGÉTAUX D'UN LAC DE MAURIENNE

par Olivier Blarquez ^{1,2}, Christopher Carcaillet ^{1,2} et Brice Mourier ^{1,3}

Résumé. Les recherches paléoécologiques réalisées à ce jour dans les Alpes ont sous-estimé la prise en compte de certains processus majeurs comme les avalanches. En outre, l'existence passée de mosaïques écologiques n'a jamais été démontrée. En Maurienne, les peuplements forestiers subalpins de l'Holocène sont considérés comme invariants, avec des forêts homogènes composés uniquement de pin cembro (*Pinus cembra*). La place des espèces résilientes comme le mélèze (*Larix decidua*) dans ces écosystèmes holocènes demeure inconnue. Cette étude envisage l'hypothèse selon laquelle ces espèces aujourd'hui expansionnistes ont comme habitat naturel des milieux perturbés comme les couloirs d'avalanches, et que les paysages forestiers holocènes étaient diversifiés, constitués d'une mosaïque d'habitats. La mise en évidence de cette mosaïque passée est autorisée par l'analyse paléoécologique fondée sur des macrorestes végétaux terrestres dans un contexte à fort régime d'avalanches. La comparaison avec les données provenant d'un site témoin (non soumis aux avalanches) permet d'explorer l'impact des avalanches sur la dynamique à long terme des écosystèmes subalpins passés et sur l'existence d'une mosaïque écologique. L'analyse statistique a permis de mettre en évidence que les sites furent botaniquement assez semblables au début de l'Holocène, avec une abondance du genre *Betula* (bouleaux). À partir de 8 500 ans avant nos jours, les deux sites suivent des trajectoires écologiques différentes. Le site soumis aux avalanches est composé de forêts mixtes à mélèze. La trajectoire du site témoin (non soumis aux avalanches) s'explique par l'abondance du pin cembro (*Pinus cembra*), et l'absence de restes de mélèze. Ces résultats indiquent que des forçages écologiques différents ont contraint la dynamique passée des deux écosystèmes. Les avalanches agissent sur le maintien d'une mosaïque paysagère subalpine, en favorisant les espèces résilientes, dont le mélèze, depuis au moins 8 500 ans avant nos jours.

Mots-clés : Paléoécologie - Forêts subalpines - Dynamique forestière - Holocène - Avalanches - *Larix decidua* - Massif de la Vanoise (Savoie) - Maurienne (Savoie).

A subalpine Larch forest (*Larix decidua* Mill.) in an avalanche valley : 9000 years of history revealed by the analysis of plant remains in a Maurienne lake

Key-words : Paleoecology - Subalpine forests - Forest dynamics - Holocene - Avalanches - *Larix deciduas* - Vanoise Mountains (France) - Maurienne (France).

INTRODUCTION

Les avalanches de neige constituent une perturbation naturelle et majeure des écosystèmes subalpins (Kulakowski *et al.*, 2006 ; Rixen *et al.*, 2007). Selon leurs fréquences, les avalanches sont susceptibles de maintenir ceux-ci à un état d'équilibre dynamique (Oldeman, 1990). La variabilité spatiale et temporelle des avalanches est également susceptible de maintenir une mosaïque de communautés au niveau du paysage dans la ceinture subalpine. Dans les vallées

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

² Paléoenvironnement et chronoécologie (PALECO, EPHE), École pratique des Hautes Études, Institut de botanique, 163 rue Broussonet, 34090 Montpellier, France.

³ Laboratoire CARRTEL (UMR 42 INRA), Université de Savoie, 73376 Le Bourget du Lac, France.

internes des Alpes, une telle mosaïque paysagère est bien représentée. L'étage subalpin (1 700-2 300 m d'altitude) comprend divers écosystèmes comme les prairies principalement localisés en versant sud au sein desquels une dynamique forestière intense s'installe au fur et à mesure de l'abandon agropastoral (Didier, 2001 ; Motta et Lingua, 2005). Cette dynamique est dominée par l'installation précoce du mélèze *Larix decidua*, puis de l'épicéa *Picea abies*, et du pin cembro *Pinus cembra* (Didier, 2001; Risch *et al.*, 2004 ; Motta *et al.*, 2006). L'expansion du pin cembro est intense en haute altitude. En dessous de 2 000 m, la dynamique du sapin *Abies alba* est forte au sein de forêts à pin à crochet *Pinus mugo* ssp. *uncinata*, pin sylvestre *Pinus sylvestris* ou épicéa *Picea abies* (Motta et Garbarino, 2003 ; Motta et Edouard, 2005).

La déprise agropastorale et les avalanches génèrent une forte variabilité des écosystèmes subalpins actuels se matérialisant par une importante mosaïque de paysages. Cependant cette mosaïque actuelle n'est pas révélée par les études paléoécologiques, qui font implicitement état d'écosystèmes forestiers de composition homogène ; l'image d'une ceinture dominée par le pin cembro depuis 9000 cal BP semble être largement acceptée (ex. : David, 1995 ; Carcaillet *et al.*, 1998 ; Carcaillet et Brun, 2000 ; Carneli *et al.*, 2004 ; Ali *et al.*, 2005a ; Muller *et al.*, 2006). Au sein de ces écosystèmes actuellement largement soumis aux activités humaines et ce depuis au plus 6 000 ans (Talon *et al.*, 1998 ; Ali *et al.*, 2005b), la présence de peuplements dominés par les mélèzes n'est révélée que tardivement aux alentours de 2 000 ans avant le présent, en corollaire de l'intensification des activités sylvo-agropastorales lors de l'époque dite de l'Empire romain (David, 1995 ; Nakagawa *et al.*, 2000). L'absence d'enregistrement de mélèze ne serait pas due à son absence au sein des écosystèmes naturels holocènes, mais résulterait d'un manque d'archives dans des contextes écologiques appropriés permettant sa mise en évidence. Cette espèce héliophile, exigeante en termes de ressources et très résiliente, est communément rencontrée au sein des couloirs d'avalanches. Nous formulons donc l'hypothèse que des peuplements de mélèzes auraient pu être entretenus naturellement dans des habitats naturellement perturbés par les avalanches.

Afin de vérifier cette hypothèse, nous avons analysé et comparé les archives paléoécologiques de deux sites proches soumis à des régimes différents d'avalanches : un site hors système avalancheux (témoin) et un site dans un vallon où la topographie génère nécessairement des avalanches. Les indicateurs paléoécologiques retenus dans cette analyse sont les macrorestes végétaux (graines, feuilles, aiguilles, bourgeons, etc.) dont le faible pouvoir de dispersion (quelques dizaines de mètres) implique une représentation strictement locale de la végétation, aux abords immédiats du lieu de sédimentation. Cette étude s'appuie sur une chronologie précise établie par des datations radiocarbone. Ces végétations soumises à des régimes d'avalanches différents vont différer par leur dynamique, leur composition et leur structure, afin de déterminer la fonction des avalanches sur la diversité paysagère passée des communautés forestières subalpines. Seules les données du lac en contexte avalancheux sont présentées *in extenso*, celles du site témoin (hors avalanches) proviennent d'une autre étude (Mercier, 2005 ; Genries *et al.*, 2009).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Le site d'étude se situe dans la partie centrale de la vallée de la Maurienne (Figure 1). Le lac du Loup (45°11'15"N – 6°32'16"E) est situé sur le versant nord du massif du mont Thabor à 2 032 m d'altitude, sur la commune d'Orelle, et le lac du Thyl à 2 020 m (45°14'26"N ; 6°29'60"E) sur la commune de St-Michel-de-Maurienne (Figure 1). Le lac du Loup est localisé au centre d'un ancien cirque glaciaire dont les pentes longues et abruptes (>30°) favorisent des avalanches très récurrentes. Le lac du Thyl est situé le long d'une pente douce et, de surcroît, le lac se situe sur un épaulement le protégeant des mouvements massifs de neige (Figure 2).

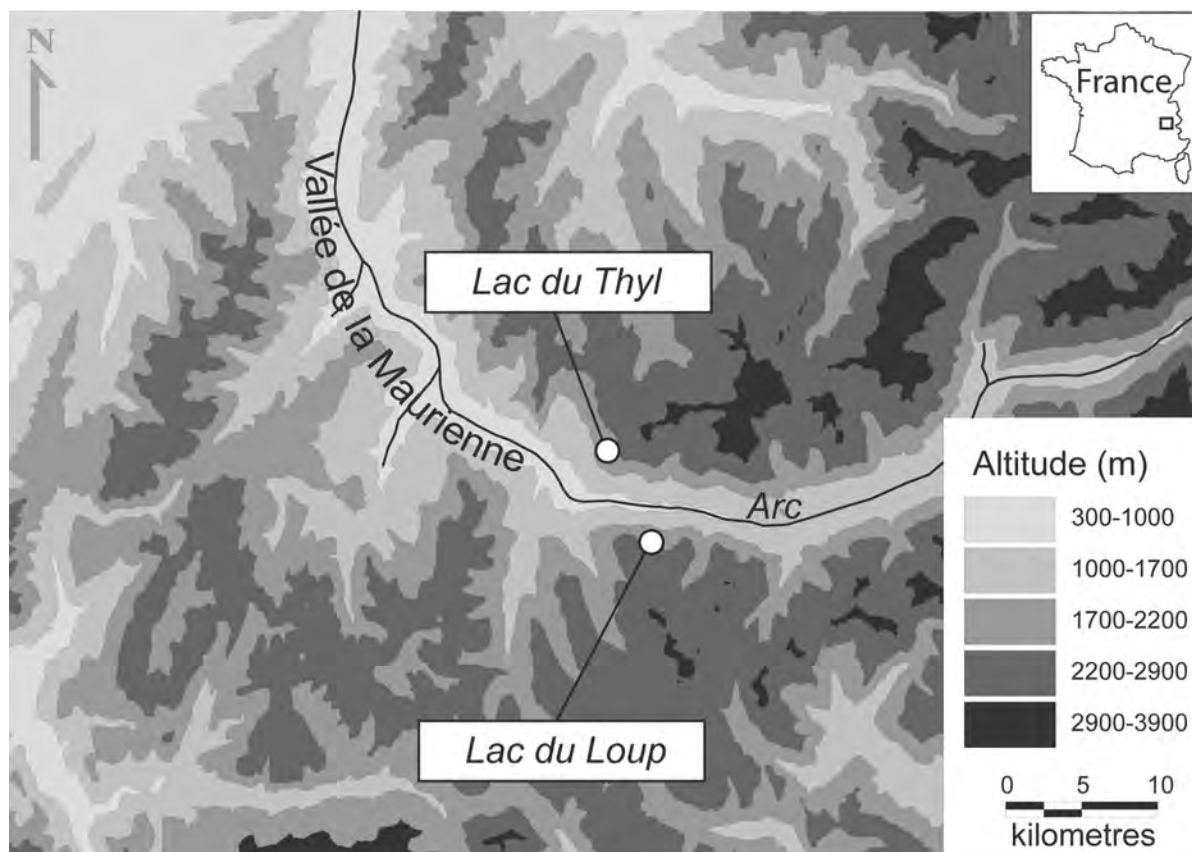


Figure 1. Localisation des deux sites d'étude

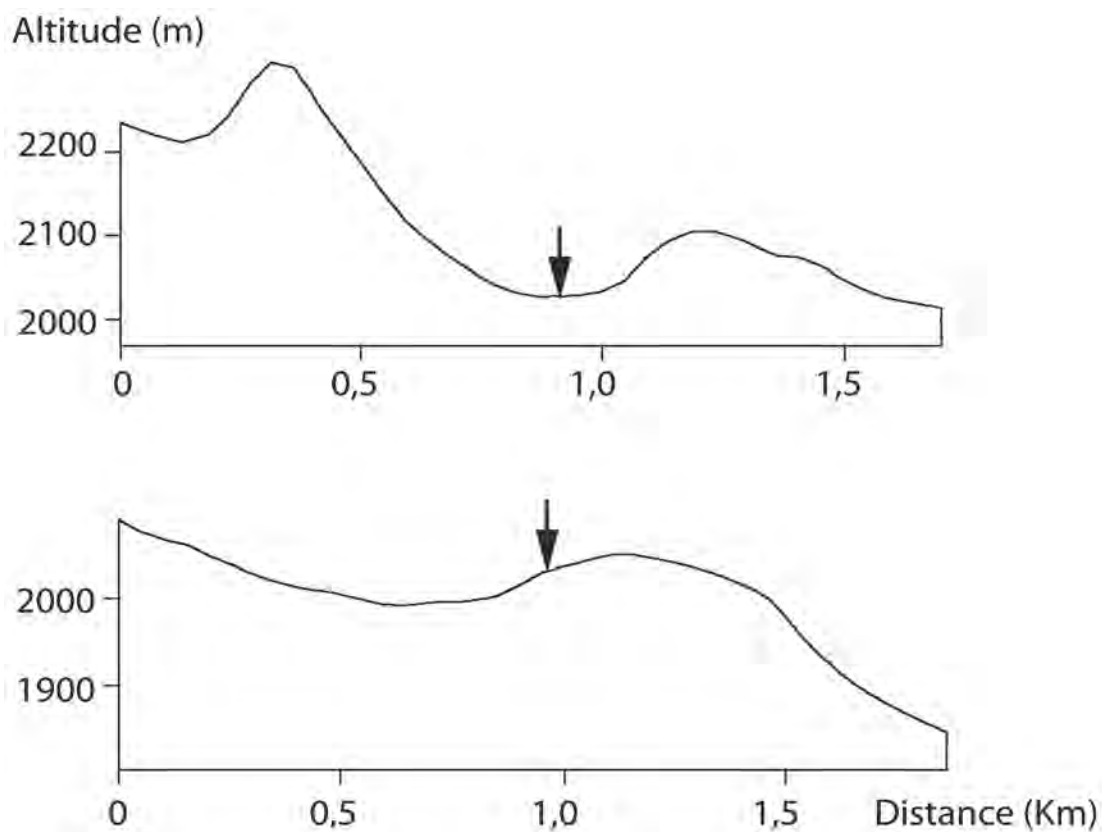


Figure 2. Profil topographique du site des lacs du Loup (a) et du Thyl (b).
La localisation des deux lacs est indiquée par la flèche noire.

Prélèvement du sédiment et préparation des échantillons

Le forage a été effectué en mars 2006 sur lac gelé. Cette méthode permet d'une part, de forer au centre du lac afin de disposer de la plus ancienne série sédimentaire possible, d'autre part, d'assurer (i) des conditions stables de forage par comparaison avec une plate-forme flottante en été, (ii) la verticalité des prélèvements, (iii) une mesure précise de la colonne d'eau et (iv) de l'épaisseur des sédiments et de l'interface eau libre/sédiment. Le forage a été réalisé à l'aide d'un carottier de type "Russe" (Jowsey, 1965). Les sédiments extraits du lac se présentent sous forme de carottes hémicylindriques (1000×75 mm). Chaque carotte a été découpée en continu à chaque centimètre ; chaque échantillon (ou niveau) représente ainsi 1 cm de sédiment. Le volume des échantillons a été mesuré par déplacement d'eau (Bhiry et Filion, 2001) afin de normaliser les comptages par volume (Birks, 2001). Avant un tamisage ménagé à l'eau sur un tamis de 160 µm, les échantillons sont défloculés à chaud dans une solution aqueuse de KOH pour dissocier les liaisons des acides humiques et fulviques, afin de libérer les macrorestes végétaux contenus dans la gyttja (matrice sédimentaire de boue algale).

Identification et comptage des macrorestes

L'identification et le comptage des macrorestes végétaux ont été effectués sous loupe binoculaire (×6,3 à 57). L'identification des macrorestes a été réalisée par comparaison avec des échantillons de collections de référence, de l'Herbier de Montpellier, et des atlas de référence (ex. Cappers *et al.*, 2006).

La distinction des espèces de pins susceptibles de s'être développées dans le passé aux alentours du site (*Pinus sylvestris*, *P. mugo* ssp. *mugo*, *P. mugo* ssp. *uncinata*) a été assurée par l'observation anatomique de coupes transversales d'aiguilles, au microscope à lumière transmise (×50 à 500). Le ratio hauteur/largeur des cellules épidermiques est dans la majorité des cas supérieur à 2 pour *P. mugo* (ssp. *mugo* et ssp. *uncinata*), compris entre 1 et 2 pour *P. sylvestris* (Boratyńska et Bobowicz, 2001). La distinction entre les deux sous-espèces de *P. mugo* n'est pas réalisable sur le matériel fossile partiellement dégradé. La détermination s'est donc limitée à *P. mugo* subsp. *mugoluncinata* et sera notée *P. mugo*.

Datations

La chronologie des carottes du lac du Loup a été établie à l'aide de 9 mesures ¹⁴C obtenues par spectrométrie de masse par accélération (AMS par convention). Les dates radiocarbone ont été calibrées à 2σ à l'aide du logiciel Calib (Stuiver et Reimer, 1993) version 5.0.1 et grâce à la base de données IntCal04. Nous avons choisi arbitrairement la médiane de la plage de valeurs calibrées ($p=1,0$) pour établir le modèle numérique. Les dates sont données en années calibrées avant le présent noté cal. BP (Before Present = 1950 par convention). Le modèle numérique âge/profondeur est fondé sur une interpolation par lissage entre les dates. Cette méthode permet de lisser le taux d'accumulation du sédiment en fonction du temps et élude le biais lié à un nombre insuffisant ou irrégulier de dates.

Représentation des résultats

Dans les diagrammes de macrorestes, les valeurs ont été exprimées en influx, ou nombre de fragments par unité de surface et par an (nb.cm⁻².an⁻¹). Les taxons représentant moins de 1% de la quantité totale de macrorestes sont représentés en présence/absence. Pour aider à la description, le zonage des diagrammes est fondé sur l'influx de macrorestes des taxa arboréens atteignant plus de 1% de la quantité totale de macrorestes. Ces zones représentent des périodes pour lesquelles les enregistrements de macrorestes restent statistiquement stables en termes de composition et d'abondance. Cependant les assemblages de macrorestes peuvent présenter une certaine variabilité temporelle. Ainsi certaines zones sont subdivisées en sous-zones statistiquement représentatives. Ce zonage est obtenu par une analyse de la dissimilarité entre niveaux adjacents, réalisée par le programme CONISS qui met en place une procédure

multivariée d'analyse incrémentée de la somme des carrés sous contrainte, c'est-à-dire la stratigraphie (Grimm, 1987).

Analyses numériques

Les données de macrorestes du lac du Loup sont comparées à des données de macrorestes disponibles pour un site proche (Mercier, 2005). Les données de ce site ne sont pas décrites ici, car ce site est utilisé en tant que site "témoin référentiel" dans l'analyse statistique. Les analyses numériques ont été réalisées sur les séquences synchrones des séries sédimentaires du lac du Loup et du lac du Thyl en s'appuyant sur la chronologie établie par Mercier (2005), c'est-à-dire de 8850 à 1800 années BP. Une interpolation linéaire des courbes d'influx de macrorestes des deux sites a été réalisée. Au total 354 niveaux avec une résolution de 20 ans ont été interpolés et simulés de 1800 à 8850 BP. L'interpolation linéaire a été réalisée par la fonction aspline du programme Akima 0.5-1 sous le logiciel R 2.4.1 (Akima, 1970 et 1991). Les assemblages de macrorestes sont donc comparables à date égale entre les deux sites sur les séries sédimentaires des lacs du Loup et du Thyl de 1800 à 8850 BP.

Une analyse en composante principale (ACP) a été réalisée sur les valeurs d'influx de macrorestes interpolées entre les assemblages de macrorestes des deux sites. Cette analyse a été réalisée sur les taxa arboréens principaux atteignant plus de 1% de la quantité totale de macrorestes. Les données ont été centrées réduites au préalable afin de ne considérer que les variations de l'amplitude des changements de macrorestes et pour s'affranchir de différences d'ordre taphonomique inter-site comme la valeur absolue des influx (Fuller, 1998).

RÉSULTATS

Chronologie et taux d'accumulation sédimentaire

La partie supérieure du forage du lac du Loup n'est pas disponible, c'est-à-dire les 50 premiers centimètres de sédiments à partir de l'interface eau libre/sédiment. Le carottier employé ne convient pas à l'extraction de sédiments trop liquides. La série sédimentaire débute au niveau 200 cm en dessous du niveau de l'eau (1800 cal. BP) et se termine au niveau 385 cm (9135 cal. BP, Tableau I, Figure 3).

Zonage

Le zonage des diagrammes d'influx de macrorestes fait apparaître 3 zones principales pour le lac du Loup, pouvant être séparées en sous-zones (Figure 4).

- **Loup-1a (9080-8450 cal. BP)** (Figure 4) : Les assemblages de macrorestes sont largement dominés par *Betula* sp. (bouleau) durant cette période. *Pinus cembra* (pin cembro) et *Larix decidua* (mélèze) sont présents en très faible quantité dès le début de la zone.
- **Loup-1b (8400-7500 cal. BP)** : Entre 8400 et 8000 cal. BP, les assemblages sont dominés par *Betula* sp. ainsi que par *Pinus* type *mugoluncinata* (pin mugou ou p. à crochet). Aux alentours de 8200 à 8000 cal. BP une chute de ces deux taxa s'accompagne d'une augmentation de représentation du mélèze ainsi que d'*Abies alba* (sapin), puis du pin cembro aux alentours de 7700 cal. BP. Une première occurrence du genre *Vaccinium* s'effectue vers 8000 cal. BP. Les graines de ce genre ne possèdent pas de réel critère diagnostique permettant une détermination spécifique : il s'agit donc de *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum* ou *V. vitis-idaea*. La fin de cette période est caractérisée par des assemblages mixtes composés de feuillus (ex. *Betula* sp.) et de conifères (*Abies*, *Pinus cembra*, *Larix*), les conifères représentant l'essentiel des macrorestes.

Profondeur sous la surface du lac (cm)	Code Laboratoire	Age ¹⁴ C (années BP)	Étendue des âges calibrés (années calibrées BP)
202-205	Poz-18280	1985 ± 30	1876-1995
223-225	SacA-8347	2630 ± 30	2723-2786
240-242	SacA-6901	3385 ± 30	3559-3701
278-281	SacA-6902	4790 ± 30	5470-5593
300-303	SacA-6900	5040 ± 40	5708-5902
340-342	SacA-6899	5640 ± 40	6315-6494
360-366	SacA-8349	5795 ± 35	6496-6671
373-378	SacA-8350	7785 ± 40	8454-8632
380-385	Poz-18282	8160 ± 50	9008-9262

Tableau I. Dates ¹⁴C pour le lac du Loup.

Les datations ont été réalisées par spectrométrie de masse par accélération (AMS) sur des macrorestes végétaux terrestres contenus dans le sédiment : aiguilles de *Pinus cembra* et de *Larix decidua*, graines de *Betula* sp.

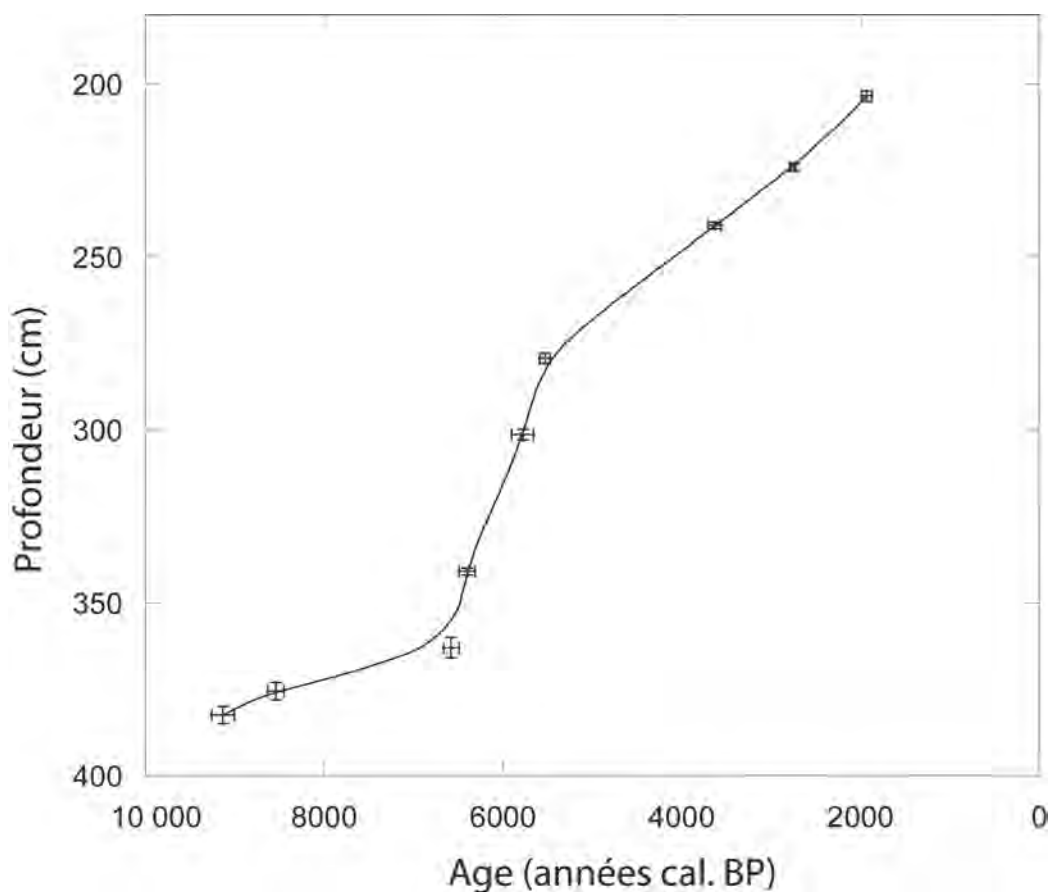


Figure 3. Distribution des dates radiocarbone et modèle âge/profondeur pour le lac du Loup.

La profondeur est exprimée en cm sous la surface de l'eau, les âges sont donnés en années calibrées BP (avant 1950).

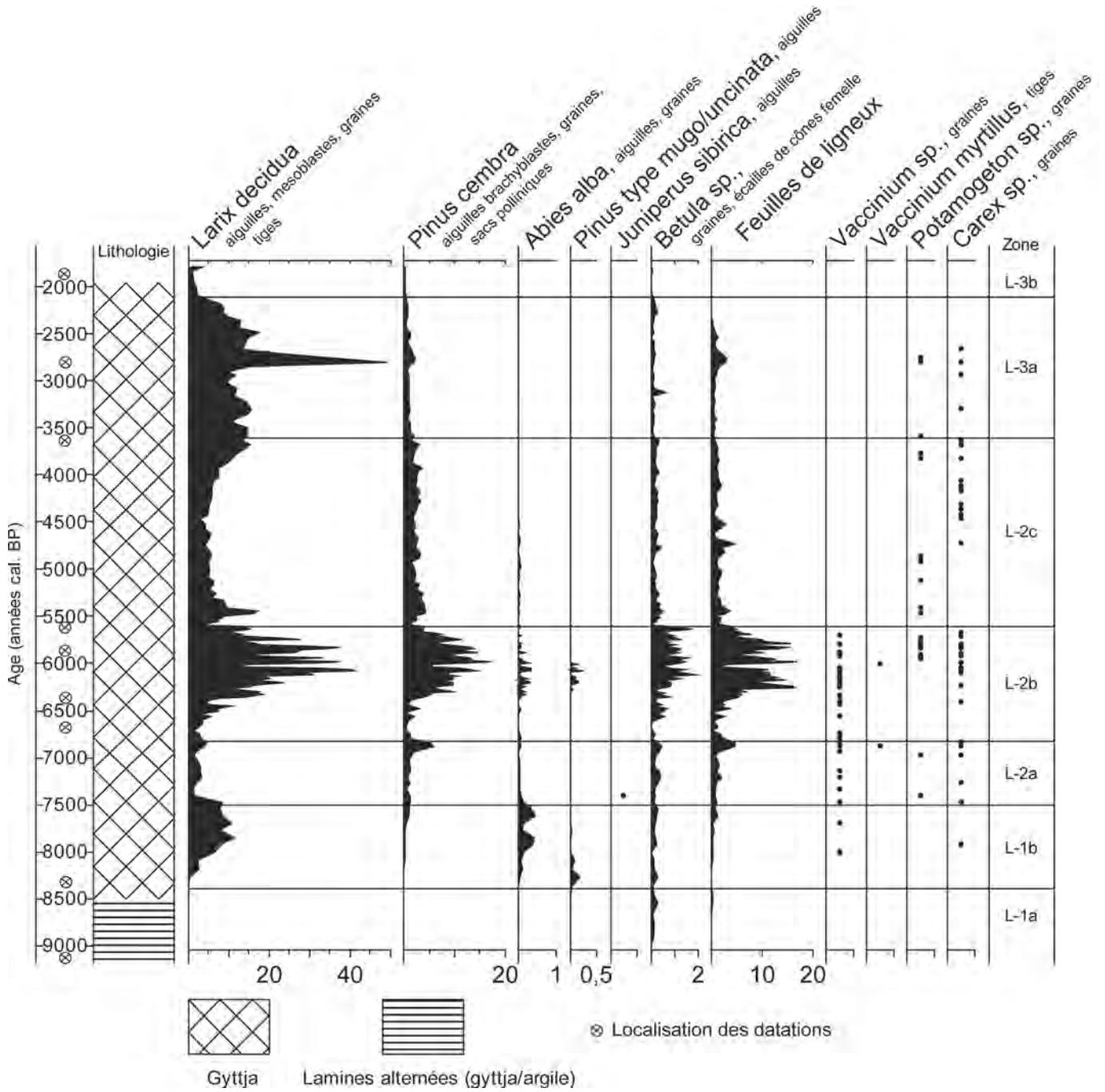


Figure 4. Diagramme simplifié des influx de macrorestes par taxon en fonction du temps, pour le lac du Loup.

Les taxa représentés par un point sont donnés en présence/absence.

Les âges sont donnés en années BP.

- **Loup-2a (7500-6800 cal. BP)** : dès 7500 cal. BP, on assiste à une chute de l'influx du mélèze qui se maintient néanmoins à des taux élevés. Le pin cembro qui est relativement stable depuis 7700 cal. BP connaît un pic d'influx à partir de 7000 cal. BP. Les airelles sont plus fréquemment représentées durant la fin de cette période. Des fragments de jeunes tiges de myrtille (*Vaccinium myrtillus*) sont notés lors du pic de pin cembro. La fin de cette période est caractérisée par des assemblages mixtes composés de feuillus (ex. *Betula* sp.) et de conifères (ex. *Abies*, *Pinus cembra*, *Larix*), ces derniers représentant le principal groupe de taxa.
- **Loup-2b (6800-5600 cal. BP)** : Cette période débute par une forte diminution des influx des taxa de 6700 à 6400 cal. BP. Dès 6400 cal. BP, leurs influx augmentent à nouveau. Le seul taxon à ne pas suivre ce schéma est *P.* type *mugoluncinata* dont la présence est simplement attestée lors de la chute entre 6700 et 6500 cal. BP, alors qu'il n'était plus observé depuis 7700 cal. BP, date de l'essor du pin cembro (L-1b). Tous les taxa connaissent un maximum holocène aux alentours de 6000 cal. BP, avec des influx moyens respectifs sur la période 6400-5600 cal. BP de $20,0 \pm 4,0$, $9,0 \pm 2,0$ et $0,9 \pm 0,2$ nb.cm⁻².an⁻¹ pour le mélèze, le pin cembro et les bouleaux. Les valeurs d'influx après 6000 cal. BP commencent à régresser. *Betula* fait exception, profitant temporairement de la chute de *Pinus cembra*, de *Larix*, d'*Abies* et de *Pinus mugo* avant de chuter eux-mêmes dès 5600 cal. BP, soit 400 ans après. La fin de cette période souligne la disparition totale du pin mugo ainsi que des airelles (*Vaccinium* sp.).
- **Loup-2c (5600-3600 cal. BP)** : Les valeurs d'influx de mélèze, de pin cembro et de bouleaux sont significativement plus faibles durant cette période que précédemment, avec par exemple une moyenne de $7,0 \pm 2,0$ contre $18,0 \pm 5,0$ nb.10 cm⁻².an⁻¹ pour la période précédente et pour le mélèze, (différence significative à $p < 0,05$, test U de Mann-Whitney). Le sapin est irrégulièrement représenté et disparaît définitivement à partir de 4500 cal. BP. En général, l'influx des principaux taxa (*Larix*, *Pinus cembra*, *Betula*) reste relativement stable durant l'ensemble de la période, avec une nette dominance du mélèze.

En résumé, la période comprise entre 7500-3600 cal. BP est marquée par la suprématie des restes de mélèze sur ceux des autres taxa forestiers, les restes de mélèze représentant en moyenne $69 \pm 5\%$ de l'influx total de macrorestes. Deux événements principaux de chute d'influx des taxa forestiers ont eu lieu, l'un à partir de 6700 cal. BP, l'autre à partir de 5600 cal. BP. Ce furent des événements majeurs tous les taxa ayant été touchés. Cette période est également marquée par la disparition de *P. mugo* au-delà de 6000 cal. BP, de *Vaccinium* sp. au-delà de 5600 cal. BP, et d'*Abies alba* au-delà de 4500 cal. BP.

- **Loup-3a (3600-2000 cal. BP)** : *Betula* et *Pinus cembra* chutent dès 3600 cal. BP ; leurs influx sont plus bas qu'ils ne l'étaient lors de la période précédente (L-2c) : de $0,24 \pm 0,05$ à $0,13 \pm 0,05$ nb.cm⁻².an⁻¹ pour les bouleaux, et de $2,7 \pm 0,4$ à $1,0 \pm 0,2$ nb.cm⁻².an⁻¹ pour le pin cembro (L-2c versus L-3a, différence significative à $p < 0,05$, test U). Cette chute est à mettre en relation avec l'augmentation de l'influx du mélèze. En 300 ans, de 3900 à 3600 cal. BP, l'influx du mélèze a doublé, passant de $7,5 \pm 2,0$ à $14,0 \pm 4,0$ nb.cm⁻².an⁻¹ de la zone L-2c à L-3a (différence significative à $p < 0,05$, test U). Enfin, un pic de macrorestes est enregistré de 2800 à 2400 cal. BP. Fait remarquable, ce pic concerne principalement *Pinus cembra* et *Larix*. Pour *Larix*, les valeurs d'influx sont extrêmes, avec une valeur moyenne de 23 ± 7 nb.cm⁻².an⁻¹.
- **Loup-3b (2050-1780 cal. BP)** : Seuls trois taxa sont observés lors de cette période : *Larix*, *Pinus cembra* et *Betula*. Les valeurs d'influx chutent sévèrement durant cette période, avec une moyenne de $2,5 \pm 0,7$ nb.cm⁻².an⁻¹, toutes espèces confondues.

Analyse en composante principale (ACP)

Une ACP a été réalisée sur une matrice contenant les deux séries macrofossiles du lac du Loup et du lac du Thyl afin de discerner leurs trajectoires au cours de l'Holocène sur une base quantitative (influx de macrorestes centrés-réduits, âge synchronisé). Les deux premières composantes principales de l'espace factoriel portent respectivement 46,1 et 32,5% de la

variance totale (Figure 5), soit près de 80% de l'information de la matrice des données. La composante n°1 discrimine *Larix*, en valeur positive, de *Betula* et *Alnus*, en valeur négative. La composante n°2 oppose *P. cembra* et *Betula* en valeur positive, aux taxa caractérisés par de faibles occurrences comme *P. type mugol/uncinata*, *Abies*, *Sorbus* et *Acer* en valeur négative. Au début de l'Holocène (8850 à 7790 cal. BP), les deux séries présentent des similitudes au sein du plan factoriel 1/2, sans jamais se confondre pour autant (Figure 5). Si les assemblages du lac du Loup se situent sur la composante n°2 de l'ACP en raison de l'abondance de *P. cembra* et de *Betula*, ceux du L. du Thyl sont distribués autour du pôle négatif de la composante n°2 caractérisée par *Alnus* et *Betula*. Au cours de cette période, les assemblages du lac du Loup s'éloignent significativement de ceux du lac du Thyl, et ce jusqu'à la fin de l'Holocène. Dès 7770 cal. BP les assemblages du lac du Loup se caractérisent par l'abondance de *Larix decidua* alors que ceux du Thyl sont marqués par *Pinus cembra* et l'absence de *Larix decidua* et ce, jusqu'à la fin de l'Holocène.

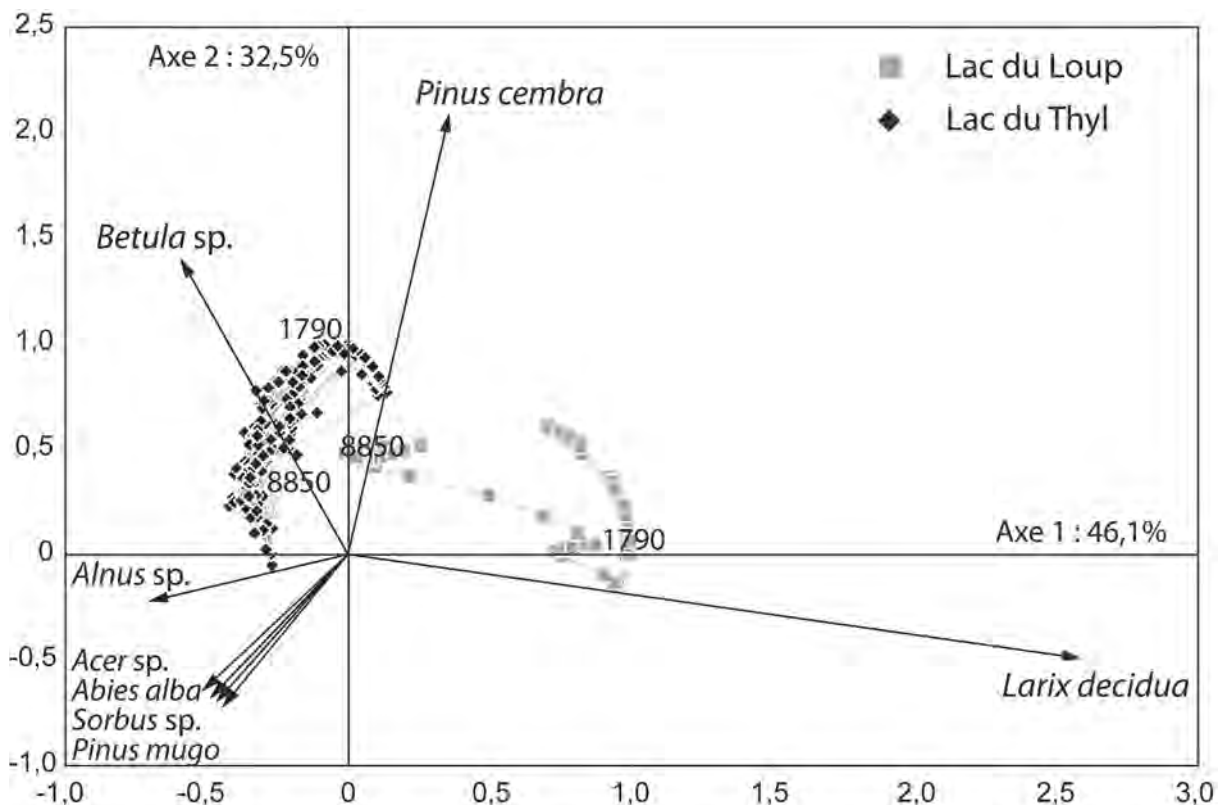


Figure 5. Premier plan factoriel de l'analyse en composante principale (ACP) réalisée sur les données d'influx de macrorestes des deux sites, les losanges noirs illustrent la trajectoire des communautés du lac du Thyl, et les carrés gris représentent la trajectoire du lac du Loup, les dates sont données en années calibrées BP.

DISCUSSION

Impact des avalanches sur la dynamique forestière subalpine

La présence continue du mélèze de 9000 à 2000 cal. BP autour du lac du Loup et son absence aux abords du lac du Thyl traduisent la différence de processus écologiques sur la composition des communautés forestières. La divergence rapide des trajectoires des deux sites (Figure 5), plus particulièrement le déplacement de la trajectoire écologique du lac du Loup vers des assemblages dominés par le mélèze, tend à appuyer l'hypothèse du rôle des avalanches dans la

structuration des communautés forestières. Le mélèze présente à priori une forte résilience : il est intolérant à l'ombre, sa faible capacité compétitrice et un fort pouvoir de dispersion et de germination sur sol nu en font une espèce de milieux perturbés (Solichon, 1993). Le mélèze pourrait aussi être lié au régime d'incendies : des feux récurrents favoriseraient son développement aux dépens du pin cembro (Gobet *et al.*, 2003 ; Ali *et al.*, 2005b), mais cette hypothèse ne peut être validée en l'absence de données sur les régimes passés d'incendie au lac du Loup. Un autre facteur pouvant expliquer l'absence du mélèze aux abords du lac du Thyl est l'exposition, celle-ci pouvant agir sur la distribution du mélèze qui se retrouve aujourd'hui préférentiellement en versant nord (Muller *et al.*, 2000).

En écologie, les paysages sont typiquement composés de trois types d'éléments fondamentaux : matrice, taches et corridors. Les corridors sont des interruptions linéaires de la matrice paysagère répondant à cinq types de fonctions écologiques principales, celles d'habitat, de transport, de filtre, de source et de puits (Forman et Godron, 1986). Dans la mesure où ils répondent à ces cinq fonctions écologiques, les couloirs d'avalanches sont à considérer comme des corridors à part entière, d'origine géomorphologique (Butler, 2001). Parmi ces cinq fonctions écologiques inhérentes aux corridors, celle d'habitat implique que les avalanches peuvent maintenir une végétation "en équilibre dynamique" distincte de la végétation coniférienne de la matrice (Erschbamer, 1989 ; Butler, 2001). Johnson (1987) a mis en évidence que la fréquence des avalanches, en relation principalement avec la pente (McClung, 2003), est corrélée avec le taux de survie des arbres. Ainsi dans une zone où la fréquence des avalanches est élevée, le taux de mortalité est élevé pour les arbres ; les espèces résilientes sont donc favorisées. L'absence d'enregistrements paléoécologiques faisant état de forêts caractérisées par le mélèze dans les Alpes occidentales serait donc à mettre en relation avec un déficit de sites à fort régime d'avalanches, soulignant une distorsion dans le regard porté sur les environnements passés.

Histoire de la végétation

Bien que les deux sites présentent des similitudes compositionnelles au début de l'Holocène (Figure 5), avec une phase d'installation forestière post-glaciaire classique (David et Barbero, 1995) dominée par les bouleaux, on constate très rapidement des divergences qui les conduisent dans des trajectoires écologiques très différentes et jamais comparables de 8850 à 7790 cal. BP (Figure 5). Près du lac du Thyl, entre 8200 et 6450 cal. BP, un écosystème mixte composé d'un couvert forestier diversifié à pins cembro, sapins, aulnes et bouleaux se met en place (Genries *et al.*, 2009). En revanche, une végétation plus diversifiée s'implante dans un premier temps au lac du Loup : zone L-1b (Figure 4) avec une dominance du mélèze principalement, avec le sapin et du pin mugo/à crochet. La végétation du lac du Loup s'homogénéise à partir de 7700 cal. BP (Figure 4, L-2a), avec la dominance de mélèze et de pin cembro, l'influx du mélèze étant le double de celui du pin cembro de 7500 à 4000 cal. BP (Figure 4). Cet influx de mélèze augmente à partir de 4000 cal. BP jusqu'à représenter trente fois celui du pin cembro. La prépondérance du mélèze au sein de l'écosystème du lac du Loup suggère une forte influence des avalanches dans la structuration et la composition passée des forêts locales. Cela corrobore l'hypothèse selon laquelle, la structure et la composition des écosystèmes soumis aux avalanches résultent principalement d'un régime de perturbation qui surpasse l'influence directe d'autres facteurs comme ceux du climat (Kulakowski *et al.*, 2006 ; Rixen *et al.*, 2007). *A contrario*, les assemblages du lac du Thyl de 7500 à 2000 cal. BP sont composés principalement de pin cembro et de bouleau, ce qui implique une trajectoire historique divergente de la forêt du lac du Loup (Figure 5) avec par conséquence, une influence de facteurs autres que les avalanches dans la structuration de cet écosystème.

La fin de l'Holocène montre des divergences de composition probablement dues aux activités sylvo-agropastorales à partir de 3200 cal. BP au lac du Thyl et 2100 cal. BP au lac du Loup (Figure 4, L-3b). Il en résulte que les taxa forestiers diminuent fortement dans le second site et disparaissent du premier. Ce diachronisme de 1000 ans environ peut s'expliquer par le fait que les versants exposés au sud furent généralement déboisés avant les versants exposés au nord, l'exposition y aurait été plus favorable aux activités agropastorales (Oeggel, 1994).

CONCLUSION

Nous avons mis en évidence un élément de la mosaïque écologique passée des écosystèmes forestiers subalpins de haute Maurienne. De 9000 à 2000 cal. BP un peuplement mixte à mélèze et pin cembro s'est maintenu durablement au lac du Loup. *A contrario*, au lac du Thyl, aucun reste de mélèze n'a été enregistré durant cette période. Les végétations des deux sites étaient proches au début de l'Holocène, puis divergèrent rapidement suite à des forçages écologiques de nature différente. En raison du plan d'échantillonnage, le forçage naturel le plus susceptible d'avoir maintenu l'écosystème forestier du lac du Loup dans un état d'équilibre dynamique est constitué par les avalanches. Le maintien au sein du paysage d'une espèce hautement résiliente, le mélèze, plaide pour cette hypothèse. L'absence d'enregistrements paléoécologiques faisant état de la mosaïque de communautés passée au sein du paysage des Alpes occidentales est due à un manque d'études de sites soumis à de forts régimes de perturbations naturelles. Ces régimes de perturbations naturelles doivent être suffisamment soutenus pour maintenir les écosystèmes forestiers à un état d'équilibre dynamique naturellement dominé par du mélèze.

BIBLIOGRAPHIE

- Akima H. (1970). A new method of interpolation and smooth curve fitting based on local procedures. *J. Ass. Comput. Mach.*, 17 : 589-602.
- Akima H. (1991). A method of univariate interpolation that has the accuracy of a third-degree polynomial. *ACM Trans. Math. Softw.*, 17 : 341-366.
- Ali A.A., Carcaillet C., Talon B., Roiron P. et Terral J.-F. (2005a). *Pinus cembra* (arolla), 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 travertines. *J. Biogeogr.*, 32 : 1659-1669.
- Ali A.A., Roiron P., Guendon J.-L., Poirier P., et Terral J.-F. (2005b). Holocene vegetation responses to fire events in the inner French Alps (Queyras Massif): data from charcoal and geomorphological analysis of travertine sequences. *Holocene*, 15 : 149-155.
- Bhiry N., et Filion L. (2001). Analyse des macrorestes végétaux. Dans : *Écologie des tourbières du Québec-Labrador / sous la dir. de S. Payette et L. Rochefort*. Québec : Les Presses de l'Université Laval. p. 259-272.
- Birks H.H. (2001). Plant macrofossils. In : *Tracking Environmental Change using Lake Sediments / sous la dir. de J.P. Smol, H.J.B. Birks et W.M. Last*. Dordrecht : Kluwer Academic Publishers. p. 49-74.
- Boratyńska K. et Bobowicz M.A. (2001). *Pinus uncinata* Ramond taxonomy based on needle characters. *Plant Syst. Evol.*, 227 : 183-194.
- Butler D.R. (2001). Geomorphic process-disturbance corridors: a variation on a principle of landscape ecology. *Prog. Phys. Geogr.*, 25 : 237-248.
- Cappers R.T.J., Bekker R.M. et Jans J.E.A. (2006). *Digital Seed Atlas of the Netherlands*. Eelde : Barkhuis Publishing. 502 p.
- Carcaillet C., Talon B., et Barbero M. (1998). *Pinus cembra* et incendies au cours de l'Holocène, 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres dans les Alpes du nord-ouest. *Ecologie*, 29 : 277-282.
- Carcaillet C. et Brun J.-J. (2000). Change of landscape structure during the last 7000 years in the north-western Alps: lessons from soil charcoal. *J. Veg. Sci.*, 11 : 705-714.
- Carneli A. L., Theurillat J.-P., Thinon M., Vadi G. et Talon B. (2004). Past uppermost tree limit in the Central European Alps (Switzerland) based on soil and soil charcoal. *Holocene*, 14 : 393-405.
- David F. (1995). Mise en place des forêts d'altitude en Vanoise et périphérie. *Travaux scientifiques du Parc national de la Vanoise*, 19 : 91-106.
- David F. et Barbero M. (1995). De l'histoire du genre *Betula* dans les Alpes Françaises du Nord. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 89 : 455-467.
- Didier L. (2001). Invasion patterns of European larch and Swiss stone pine in subalpine pastures in the French Alps. *For. Ecol. Manag.*, 145 : 67-77.
- Erschbamer B. (1989). Vegetation on avalanche paths in the Alps. *Plant Ecol.*, 80 : 139-146.
- Forman R. T. T. et Godron M. (1986). *Landscape Ecology*. New York : Wiley. 619 p.

- Fuller J. L. (1998). Ecological impact of the mid-holocene hemlock decline in southern Ontario, Canada. *Ecology*, 79 : 2337-2351.
- Genries A., Mercier L., Lavoie M., Muller S.D., Radakovitch O. et Carcaillet C. (2009). Role of fire frequency in local alteration of cembra pine population. *Ecology*, sous presse.
- 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. *Veg. Hist. Archaeobot.*, 12 : 143-163.
- Grimm E. C. (1987). CONISS : a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Comput. Geosci.*, 13 : 13-35.
- Johnson E. A. (1987). The relative importance of snow avalanche disturbance and thinning on canopy plant populations. *Ecology*, 68 : 43-53.
- Jowsey P. C. (1965). An improved peat sampler. *New Phytol.*, 65 : 245-248.
- Kulakowski D., Rixen C. et Bebi P. (2006). Changes in forest structure and in the relative importance of climatic stress as a result of suppression of avalanche disturbances. *For. Ecol. Manag.*, 223 : 66-74.
- McClung D. M. (2003). Magnitude and frequency of avalanches in relation to terrain and forest cover. *Arct. Antarct. Alp. Res.*, 35 : 82-90.
- Mercier L. (2005). Rôle fonctionnel à long terme des feux sur la diversité biologique et la dynamique des communautés forestières alpines. DEA BEE : Université Montpellier 2 : Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. 27p.
- Motta R. et Edouard J. L. (2005). Stand structure and dynamics in a mixed and multilayered forest in the Upper Susa Valley, Piedmont, Italy. *Can. J. For. Res.*, 35 : 21-36.
- Motta R. et Garbarino F. (2003). Stand history and its consequences for the present and future dynamic in two silver fir (*Abies alba* Mill.) stands in the high Pesio Valley (Piedmont, Italy). *Ann. For. Sci.*, 60 : 361-370.
- Motta R. et Lingua E. (2005). Human impact on size, age, and spatial structure in a mixed European larch and Swiss stone pine forest in the Western Italian Alps. *Can. J. For. Res.*, 35 : 1809-1820.
- Motta R., Morales M. et Nola P. (2006). Human land-use, forest dynamics and tree growth at the treeline in the Western Italian Alps. *Ann. For. Sci.*, 63 : 739-747.
- Muller S. D., David F. et Wicha S. 2000. Impact de l'exposition des versants et de l'anthropisation des versants sur la dynamique forestière dans les alpes du sud (France). *Geogr. Phys. Quat.*, 54 : 231-243.
- Muller S.D., Nakagawa T., de Beaulieu J.-L., Court-Picon M., Fauquette S. et Genries A. (2006). Paléostrutures de végétation à la limite supérieure des forêts dans les Alpes françaises internes. *C. R. Biologies*, 329 : 502-511.
- Nakagawa T., Edouard J. L. et de Beaulieu J.-L. (2000). A scanning electron microscopy (SEM) study of sediments from Lake Cristol, southern French Alps, with special reference to the identification of *Pinus cembra* and other Alpine *Pinus* species based on SEM pollen morphology. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 108 : 1-15.
- Oeggl K. (1994). The palynological record of human impact highland zone ecosystems. *Monografie di Natura Bresciana*. p. 107-122.
- Oldeman R. A. A. (1990). *Forests : elements of sylvology*. Berlin : Springer-Verlag. 624 p.
- Rixen C., Haag S., Kulakowski D. et Bebi. P. (2007). Natural avalanche disturbance shapes plant diversity and species composition in subalpine forest belt. *J. Veg. Sci.*, 18 : 735-742.
- Risch A. C., Schütz M., Krüsi B. O., Kienast F., Wildi O. et Bugmann H. (2004). Detecting successional changes in long-term empirical data from subalpine conifer forests. *Plant Ecol.*, 172 : 95-105.
- Solichon J.-M. (1993). Structuration et évolution des mélézins des Alpes-Maritimes à partir de méthodes diachroniques comparatives : régénération et dynamique spatiale. Thèse doctorat : Écologie : Université d'Aix-Marseille 3 (Marseille), 89 p.
- Stuiver M. et Reimer P. J. (1993). Extended 14C database and revised CALIB radiocarbon calibration. *Radiocarbon*, 35 : 215-230.
- Talon B., Carcaillet C. et Thinin M. (1998). Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Geogr. Phys. Quat.*, 52 : 1-14.