

IMPACT DES FEUX SUR LA RICHESSE ET LA DYNAMIQUE DES COMMUNAUTÉS FORESTIÈRES SUBALPINES EN VANOISE

par Aurélie Genries^{1,2,3} et Christopher Carcaillet^{1,2}

Résumé. Des analyses de charbons de bois, et de pollen et de spores ont été réalisées sur les sédiments d'un petit lac tourbeux des Alpes de Savoie, afin d'estimer l'impact à court terme des feux holocènes sur la végétation forestière subalpine. L'analyse en continu des mésocharbons a permis de mettre en évidence l'occurrence de 17 feux depuis 9 000 ans. Quatre feux majeurs ont été sélectionnés dans deux situations différentes en terme de fréquence de feux. Les dynamiques végétales ont été reconstituées à haute résolution avant et après ces feux. L'étude de différents paramètres (nature de végétation brûlée, richesse pollinique) a mis en évidence que des incendies isolés durant des périodes à faible fréquence de feux de végétation ont influencé la dynamique forestière subalpine au cours de l'Holocène, ce qui n'a pas été observé lors de feux se produisant en période de haute fréquence, suggérant que ces écosystèmes forestiers étaient en équilibre avec l'occurrence des feux.

Mots-clés : Paléoécologie - Feu - Perturbations - Biodiversité - Holocène - Palynologie - Charbons de bois - Maurienne (Savoie).

Impact of fires on the richness and dynamic of subalpine forest ecosystems in Vanoise

Key-words : Paleocology - Fire - Disturbances - Biodiversity - Holocene - Palynology - Wood charcoals - Vanoise Mountains (France) - Maurienne (France).

INTRODUCTION

Le réchauffement climatique en cours (Jones *et al.*, 2001 ; Dufresne *et al.*, 2002) et les changements de modes de précipitation (Pal *et al.*, 2004 ; Sheffield et Wood, 2008) pourraient influencer les régimes de feux dans les décennies à venir (Grissino-Mayer et Swetnam, 2000 ; Flannigan *et al.*, 2005). De plus, l'abandon des pratiques agricoles dans le sud de l'Europe depuis la fin du XIX^{ème} siècle a conduit à un accroissement du stock de combustible et à une augmentation de la connectivité des massifs forestiers (Roche *et al.*, 1998 ; Chauchard *et al.*, 2007). Dans ce contexte de hausse du risque de feu, cette reconquête des milieux par la végétation soulève la question de leur sensibilité et de leur mode de réponse. Un changement du régime des perturbations pourrait effectivement altérer l'intégrité des écosystèmes, et donc modifier leurs modalités de réponse aux perturbations naturelles (Schumacher et Bugmann, 2006). De plus, des siècles de suppression des forêts et de climat non propice aux feux ont conduit à un manque de connaissances sur l'impact du feu vis-à-vis des écosystèmes de montagne. Pourtant, le feu semble avoir été la perturbation naturelle principale ayant influencé les dynamiques végétales pendant l'Holocène dans les Alpes (Vorren *et al.*, 1993 ; Wick, 1994 ; Tinner *et al.*, 1996 ; Carcaillet, 1998). Les données anthracologiques (charbons de bois dans les

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

² Paléoenvironnements et chronoécologie (PALECO EPHE), École Pratique des Hautes Études, Institut de Botanique, 163 rue Broussonet, 34090 Montpellier, France.

³ Institut des Sciences de l'Évolution (UMR5554 CNRS), Université Montpellier 2, place Eugène Bataillon, Case 061, 34095 Montpellier cedex 05, France.

Correspondance : aurelie.genries@univ-montp2.fr

sols ou les sédiments) attestent l'existence d'incendies anciens dans les écosystèmes de haute montagne (Tessier *et al.*, 1993 ; Carcaillet *et* Thinon, 1996 ; Talon *et al.*, 1998 ; Carnelli *et al.*, 2004 ; Ali *et al.*, 2005).

La plupart de ces travaux a étudié le rôle à long terme des feux (Genries *et al.*, 2009b), et a notamment révélé la présence de communautés ligneuses à plus de 2 500 m d'altitude (Carcaillet *et al.*, 1998 ; Talon *et al.*, 1998 ; Carnelli *et al.*, 2004). La limite supérieure des arbres a ainsi baissé d'au moins 150 m dans le Briançonnais (Nakagawa *et al.*, 2000), et de 300 m environ en Savoie (Carcaillet *et al.*, 1998), dans le Queyras (Talon *et al.*, 1998 ; Ali *et al.*, 2005) et dans les Alpes suisses (Tinner *et al.*, 1996). La structure de cette limite a également été modifiée : dans le massif de la Vanoise, la zone de combat (écotone entre les étages subalpin forestier et alpin asylvatique) constituait probablement une limite supra-forestière plus étendue qu'actuellement (Carcaillet et Brun, 2000).

L'influence à court terme des incendies sur la composition de la végétation forestière n'est pas connue, dans les Alpes françaises en particulier. L'objectif du travail présenté est de mettre en évidence cette influence dans le passé, sur des durées de quelques décennies, en comparant des analyses en haute résolution des charbons de bois et du pollen. Les charbons de bois permettent de reconstruire l'histoire des feux, et les grains de pollen donnent accès aux changements de la végétation passée. Ces analyses ont été réalisées sur les sédiments d'un petit lac tourbeux subalpin dans la vallée de la Maurienne (Savoie, France).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Le lac du Thyl (45°14'26"N, 06°29'59"E ; 2 038 m d'altitude) est un petit lac tourbeux (1 300 m²) avec un bassin versant réduit (<10× surface lac). Le lac, de 50 cm de profondeur d'eau, n'a pas d'affluent et présente un petit effluent intermittent. Il a été précédemment étudié sous le nom de Pré Bérard par David et Barbero (2001) et Muller *et al.* (2006). Il est situé sur la commune de Saint Michel-de-Maurienne (Savoie), dans la haute vallée de la Maurienne. Cette vallée est l'une des plus sèches de l'arc alpin. Son régime d'aridité saisonnière est du type continental européen (Fournier, 1985).

L'étage subalpin supérieur, au sein duquel le lac se situe, est généralement dominé par une végétation majoritairement composée de conifères (*Pinus cembra*, *Larix decidua*, *Picea abies*) et d'Ericaceae (*Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, *V. myrtillus*, *Rhododendron ferrugineum*) (Bartoli, 1966 ; Gensac, 1972). Au XVIII^{ème} siècle, le territoire de Saint-Michel-de-Maurienne était presque totalement déboisé jusqu'à la déprise agricole de la fin du XIX^{ème} siècle. Aujourd'hui, la végétation environnant le lac est pâturée par des moutons, des vaches et des chevaux de juin à octobre. Elle est constituée de prairies subalpines à *Carex sempervirens* et *Festuca rubra*, et quelques ligneux bas tels que *Juniperus sibirica*, *Rhododendron ferrugineum*, *Cotoneaster integerrima*, *Vaccinium myrtillus* ou *V. uliginosum*.

Prélèvement des sédiments

Un « carottier russe » (Jowsey, 1966) hémicirculaire muni d'une chambre de prélèvement de 1000 × 75 mm a été utilisé pour le prélèvement des sédiments. Quatre carottes ont été extraites, et l'analyse a été menée sur la plus longue d'entre elles (495 cm).

Datations et modèle d'âge

La chronologie est basée sur une série de mesures au ^{210}Pb et 12 datations ^{14}C par AMS réalisées sur des macrorestes terricoles ou sur du sédiment brut. Les âges ^{14}C (années BP = *before present*) ont été étalonnés à l'aide du logiciel Calib 5.0 (Stuiver et Reimer, 1993). Les âges calibrés (années cal. BP) ont été réunis par une courbe lissée pour construire un modèle d'âge-profondeur permettant d'affecter par interpolation un âge à chaque échantillon (Figure 1).

Analyse des charbons

Des volumes de 1 cm^3 ont été extraits en continu le long de la carotte pour quantifier les charbons après défloculation et tamisage ménagé à l'eau du sédiment. Le protocole est basé sur la défloculation des sédiments dans une solution à 3 % de NaP_2O_4 (métaphosphate de sodium), et leur tamisage à travers une maille de $160\ \mu\text{m}$, ce qui garantit l'origine locale ($<500\text{ m}$) des particules de charbon (Higuera *et al.*, 2005). Les charbons ont été comptés sous loupe binoculaire à $\times 40$, et classés selon leur taille à l'aide d'un quadrillage de 10×10 carrés, ayant chacun une surface de $0,0625\text{ mm}^2$. Huit catégories de surfaces de mésocharbon ont été définies sur un gradient exponentiel. Les quantifications de charbon ont alors été reportées en concentrations ($\text{mm}^2.\text{cm}^{-3}$). Le modèle âge-profondeur issu des datations a ensuite été appliqué à ces concentrations afin d'estimer le taux d'accumulation de charbon (TAC, $\text{mm}^2.\text{cm}^{-2}.\text{an}^{-1}$). Les séries de TAC ont été transformées en séries à pas de temps constant (20 ans) en utilisant le programme CHARSTER (Gavin *et al.*, 2006). Enfin, les séries de charbon ont été détendancées afin de reconstruire les événements de feu sur une base statistique (Carcaillet *et al.*, 2009).

Analyse pollinique

L'analyse pollinique a été réalisée dans le but d'obtenir une résolution de 100 ans sur l'ensemble de l'Holocène. Une analyse à haute résolution temporelle a été effectuée autour des quatre feux reconstruits, en échantillonnant le sédiment en continu (tous les centimètres). Ceci a permis de reconstituer la composition de la végétation avant le feu et sur des périodes de 60 à 280 années après feu (dépendamment du taux de sédimentation). Les sommes polliniques minimales sont de 500 grains sur l'ensemble de la carotte, et de 250 grains sur les zones analysées en haute résolution autour des feux. Les identifications polliniques ont été basées sur des atlas (Reille, 1995-1999) et sur la collection de référence de l'Institut des sciences de l'évolution de Montpellier. Les pourcentages polliniques ont été calculés sur la base d'une somme excluant les espèces aquatiques (ex. *Hippuris*, *Potamogeton*), les Cyperaceae et les spores de Ptéridophytes (Berglund et Ralska-Jasiewiczowa, 1986).

Traitement des données

Du fait de différents paramètres propres à chaque espèce (importance de la banque de graines, vitesse de germination des graines, disponibilité des ressources, compétition, ...), chaque espèce ne réagit pas de la même façon après le passage d'un feu, et il est attendu qu'une dynamique végétale se mette en place (Tinner *et al.*, 1999). Pour le vérifier, des analyses statistiques ont été effectuées afin de tester la significativité des éventuels changements du pourcentage de ligneux et du nombre de taxons polliniques avant et après feu. Un test *t* de Student a été réalisé sur les moyennes pré- et post-feu afin de vérifier le degré de différence entre les valeurs.

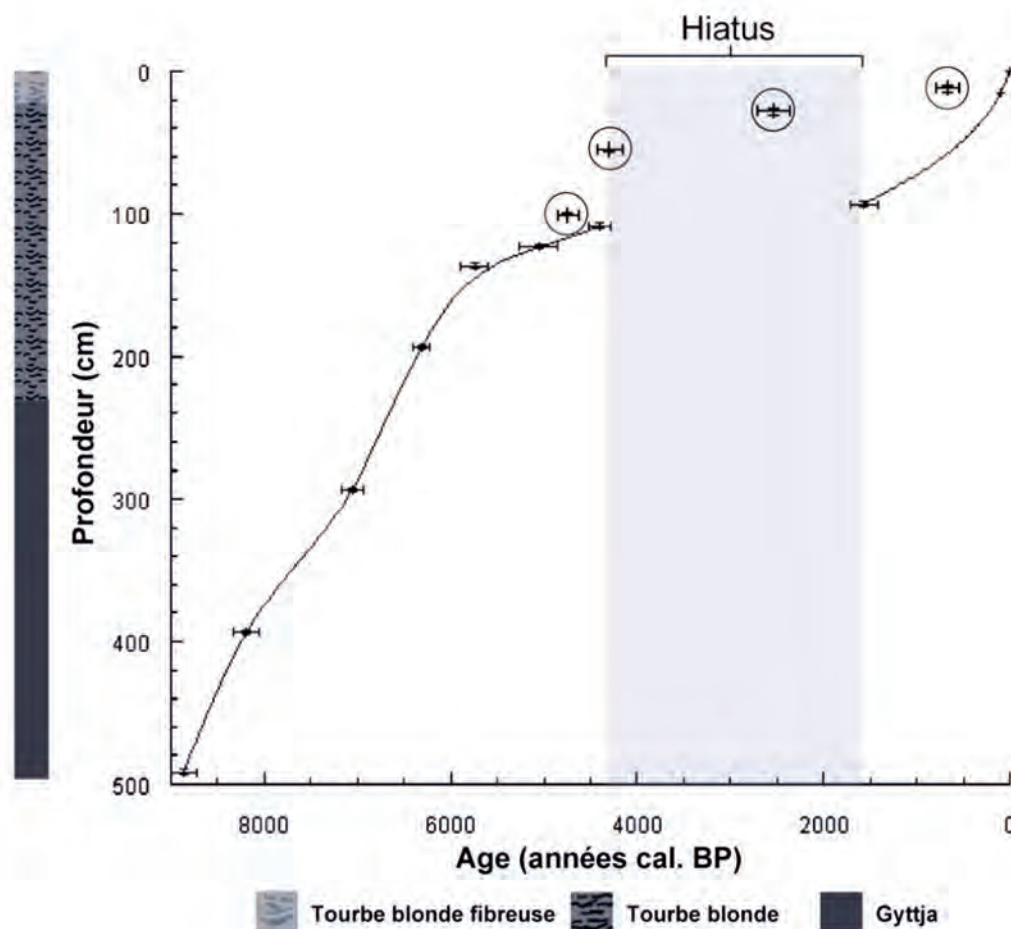


Figure 1. Modèle âge/profondeur des sédiments du lac du Thyl.
 Les cercles indiquent les dates qui n'ont pas été prises en compte dans la construction du modèle.
 Période manquante correspond à un hiatus sédimentaire inexpliqué.

RÉSULTATS

Cadre chronologique et reconstitution des feux

Le modèle âge-profondeur (Figure 1) couvre près de 9 000 ans et présente un hiatus entre 3900 et 1600 ans cal. BP. Les influx de charbon (Figure 2a) indiquent deux phases majeures: (1) entre 9000 et 6600 ans cal. BP, avec un influx de charbon élevé, et (2) de 6600 ans cal. BP à l'actuel, avec un faible influx.

Au total, 17 feux ont été identifiés, avec des intervalles entre feux compris entre 30 et 1 930 ans (Figure 2b). Les deux phases mises en évidence présentent des intervalles moyens entre feux très différents: la première est caractérisée par une haute fréquence de feux (intervalle moyen de 173 ± 61 ans), et la seconde par une basse fréquence, avec seulement 3 feux en 6 600 ans (Figure 2b).

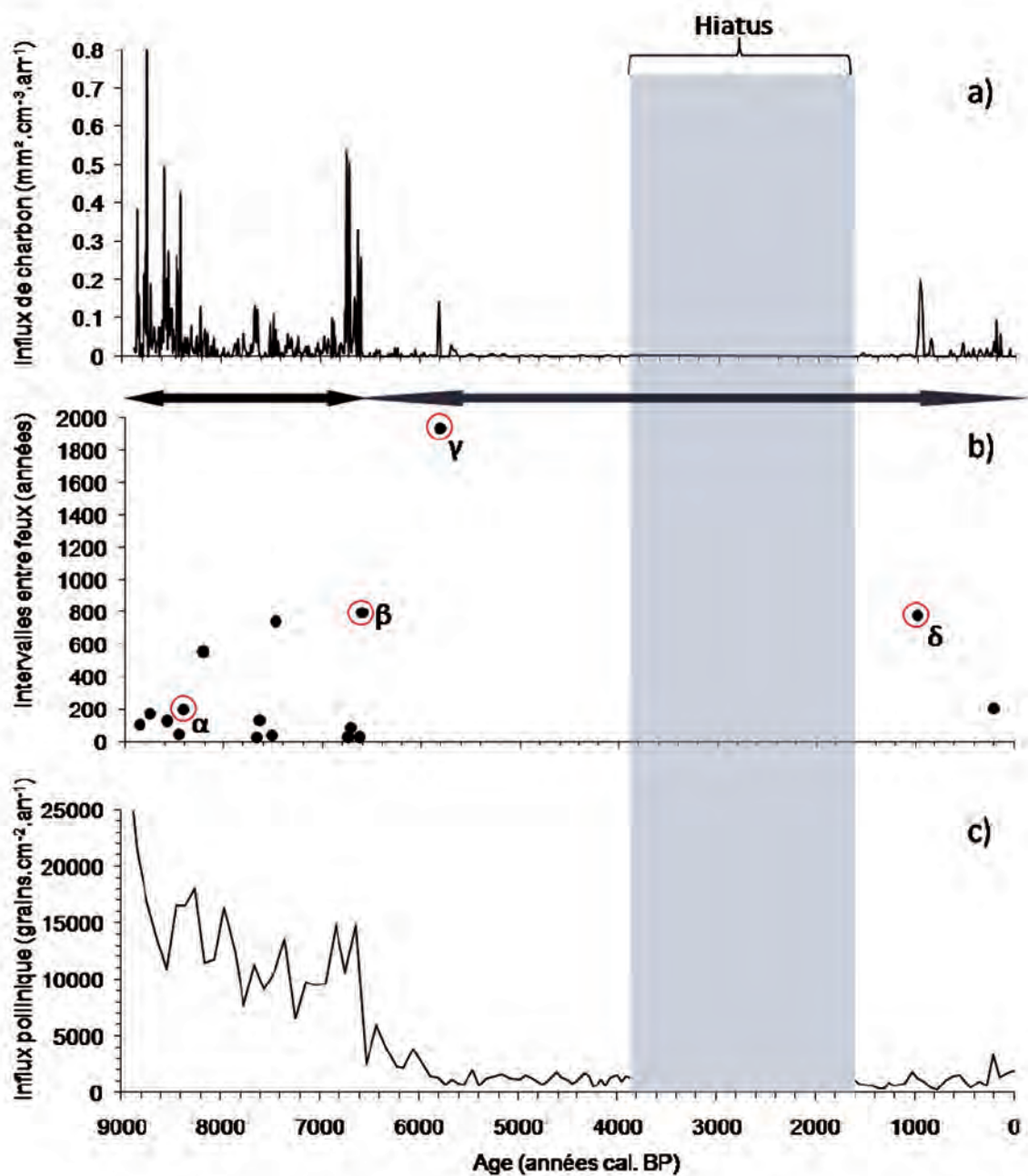


Figure 2. Influx de charbon (a), intervalles entre les feux (b), influx pollinique (c) au lac du Thyl. La zone grisée correspond au hiatus sédimentaire.

Afin d'étudier la dynamique post-feu selon des fréquences d'incendie variées, quatre feux ont été sélectionnés: α et β dans la partie inférieure de la séquence sédimentaire ; γ et δ dans la partie supérieure. Les feux α et β interviennent chacun à la fin d'une série d'incendies espacés d'environ 140 ans pour α et de 70 ans pour β . Les feux γ et δ ne sont précédés d'aucun incendie dans les 500 ans qui les précèdent. Le feu α est daté à 8410 ans cal. BP, le feu β à 6600 ans cal. BP, le feu γ à 5810 ans cal. BP et le feu δ à 970 ans cal. BP (Figure 2b).

Diagramme pollinique

Les résultats sont présentés sous la forme d'un diagramme en pourcentages, où figurent les 4 séquences α , β , γ et δ correspondant aux feux des mêmes noms (Figure 3). 32 taxons sur les 106 identifiés, ont été représentés sur le diagramme simplifié. La séquence α présente très peu de variations. Les apports polliniques y sont dominés par *Pinus* ($18\pm 1\%$) et *Alnus* ($17\pm 1\%$). L'enregistrement pollinique d'*Alnus* est dominé par le type *incana*. *Abies*, *Acer*, *Betula*, les Apiaceae et les Poaceae, avec des valeurs de 5 à 10 %, constituent majoritairement le reste des apports polliniques. Le pourcentage de Cyperaceae est peu élevé (5 %).

La séquence β montre de fortes variations et se caractérise par 3 phases. Les deux premières correspondent aux 20 ans avant et après le feu, daté à 6600 ans cal. BP. Elles sont dominées par *Pinus* ($37\pm 1\%$), dont $10\pm 1\%$ de *Pinus cembra*. Le feu marque une hausse des pourcentages des Apiaceae et des Poaceae, tandis que *Betula* passe de 10 à 5 %. Le pourcentage des Cyperaceae oscille entre 5 et 10 % pendant ces deux phases, alors qu'il atteint 40 % pendant la 3^{ème} phase.

La séquence γ se caractérise par un nombre plus important de taxons herbacés. Les Apiaceae, les Asteraceae, les Ranunculaceae et les Poaceae se développent après le début du feu. L'apport pollinique de *Juniperus*, de 15 % au début de la zone, chute à moins de 1 %. Le pourcentage pollinique de *Pinus*, qui domine les autres ligneux, baisse d'environ 20 % tandis qu'après le feu, la proportion de *Pinus* augmente.

La séquence δ est marquée par la présence de nombreux taxons herbacés : Rosaceae, *Plantago*, Cannabinaceae et Poaceae (dont le type céréales). Pour chacun de ces taxons, le pourcentage pollinique augmente après feu. Les Poaceae et les Cyperaceae représentent, respectivement, 10 et 30 % des apports polliniques après le feu δ . Les aulnes (*Alnus*) sont représentés par le type *viridis* alors qu'avant 6500 ans cal. BP ils étaient surtout représentés par le type *incana*. Les pourcentages polliniques de *Betula* et *Pinus* baissent après le passage du feu, avec une augmentation de la part des pollens de pins indifférenciés pendant la séquence.

Rapport ligneux-herbacées et richesse pollinique avant et après feu

La moyenne du pourcentage en ligneux avant les feux α et β n'est pas significativement différente de celle qui est observée après ces feux (Tableau I). Par contre, les feux γ et δ sont associés à une baisse significative du pourcentage de ligneux de 7,7 et 9,3 % respectivement (test t ; $p = 0,01$). Pour ce qui est de la séquence sédimentaire entourant le feu β , seuls les 3 niveaux post-feu ont été intégrés dans les calculs. En effet, le passage du lac en tourbière à 228 cm de profondeur correspond à une modification du mode d'enregistrement du site et aurait pu biaiser les résultats.

La richesse pollinique (nombre de taxons) n'a pas varié de façon significative entre la période avant et celle après les feux α , β et γ (Tableau I). Par contre, une moyenne de 34,0 taxons est observée avant le feu δ , tandis qu'elle est de 39,6 après (au profit des taxons herbacés; Figure 3), ce qui constitue une différence significative (test t ; $p = 0,01$).

Feux étudiés	Moyenne		<i>t</i> calculé	<i>t</i> limite	Significativité
	Avant	Après			
Moyenne des pourcentages de ligneux (abondance relative)					
α	69,7	67,8	1,769	2,093	ns
β	80,6	81,8	0,926	2,776	ns
γ	84,4	76,7	6,595	2,145	**
δ	66,6	57,4	7,558	2,145	**
Moyenne du nombre de taxons polliniques avant et après feux (richesse)					
α	32,3	32,1	0,291	2,093	ns
β	28,0	28,7	0,650	2,776	ns
γ	33,3	31,2	2,022	2,145	ns
δ	34,0	39,6	4,389	2,145	**

Tableau I. Tests t de Student de significativité des différences de moyennes des pourcentages de ligneux et du nombre de taxons polliniques avant et après les incendies (ns = non significatif ; * significatif p=0,05 ; ** significatif p=0,01).

DISCUSSION

Impact des feux sur la structure de la végétation

Le feu, considéré comme facteur de destruction totale ou partielle de biomasse (Grime, 1977), est à l'origine de profonds bouleversements des communautés mixtes montagnardes dans le Tessin (Suisse), avec la mise en place de successions secondaires (Tinner *et al.*, 1999). Nos données ne mettent pas en évidence de tels changements de végétation entre les quatre séquences sélectionnées. Bien que cette absence de résultat puisse être liée aux échelles de perception différentes des données polliniques et anthracologiques, il suggère que les feux subalpins n'ont pas systématiquement conduit à une destruction significative de la biomasse locale conduisant à modifier durablement les communautés subalpines.

Toutefois, certains résultats apparaissent significatifs. Les feux α et β sont survenus dans des environnements semblables composés par *Pinus cembra*, *Betula*, *Alnus* type *incana*, *Acer* et *Abies* (Figure 3), à la fin de périodes marquées par de fortes fréquences de feux (173 ± 61 ans en moyenne; Figure 2b). Les végétations qui précédaient les feux α et β comprenaient des feuillus pionniers ou post-pionniers (*Betula*, *Alnus*, *Acer*; Figure 3) révélant la persistance d'un environnement perturbé (David et Barbero, 2001). L'occurrence de ces incendies semble ne pas avoir influencé de manière significative la végétation, ce qui indique son importante résilience. Ceci peut expliquer qu'aucune réaction type de la végétation au feu n'ait été mise en évidence à l'aide de la séquence pollinique à basse résolution (100 ans) ni même avec les séquences à haute résolution (continu pré- et post-feu).

Les feux γ et δ sont survenus après de longues périodes sans feux (≥ 790 ans). Les communautés végétales autour du site n'étaient probablement plus résilientes aux feux. La chute des pourcentages polliniques des taxons ligneux (Figure 3), et l'accroissement des pourcentages du pollen non arboréen (Tableau I) pourraient donc être interprétés comme traduisant des modifications structurelles du milieu. En effet, le feu γ a eu lieu dans une végétation fermée dominée par *Pinus cembra* (Figure 3). Sachant qu'il faut parfois 120 ans avant qu'un pin cembro commence à produire du pollen en abondance (Contini et Lavarello, 1982), on peut penser que le feu γ daté de 5810 ans cal. BP ait été très destructeur. Toutefois, le feu γ apparaît ne pas avoir modifié la structure forestière du milieu environnant, puisque les résultats ne

montrent pas d'augmentation de la richesse pollinique pour le feu γ , alors qu'elle a été mise en évidence pour le feu δ . Ce dernier est survenu dans un milieu ouvert, marqué par une forte représentation des taxons herbacés. Les taxons apparus après le feu δ sont pour la majorité liés à l'accroissement des pratiques agropastorales, comme Cannabaceae, *Plantago*, Rosaceae ou céréales (Behre, 1981). Ceci correspond probablement à un développement des activités humaines au niveau de la vallée, et suggère un lien entre le feu et des pratiques agropastorales. Par ailleurs, la courbe de l'influx de charbon laisse supposer que l'événement de feu δ a été le plus sévère et/ou le plus proche, puisqu'il s'étale sur 3 niveaux, c'est-à-dire sur environ 50 ans (Figure 2a).

Évaluation de la nature des feux

Bien que les feux γ et δ soient associés à des régressions significatives du pourcentage pollinique de certains taxons ligneux (Tableau I), la majorité de ces ligneux a continué à polliniser dans les décennies qui ont suivi les incendies, le pourcentage de ligneux enregistré demeurant supérieur à 50 %. Ceci suggère que ces feux ont affecté les arbres, mais qu'ils n'ont pas complètement détruit la canopée (Genries *et al.*, 2009a).

Dans les forêts subalpines à pin cembro, seuls les arbres âgés d'au moins 60 ans seraient en mesure de se reproduire en raison du caractère tardif de leur maturité sexuelle (Contini et Lavarello, 1982). Le dénombrement des graines et des aiguilles de *Pinus cembra* (Mercier *et al.*, 2009) suggère que les feux étaient des feux de surface, qui ont épargné les arbres matures et principalement brûlé les pins cembro du sous-bois. Il est également possible que ces feux étaient peu étendus ou qu'ils se soient produits loin du lac. Cette dernière hypothèse est tout de même peu vraisemblable au vu de l'importance des pics d'influx de charbon correspondant à ces feux (Higuera *et al.*, 2005), et de la topographie entourant le lac (faible surface du bassin versant).

Impact du feu sur la végétation : peut-on généraliser ?

Les résultats montrent qu'il doit être envisagé que les incendies n'ont pas systématiquement un effet sur la diversité taxinomique pollinique, ou que celui-ci peut être négligeable. Par ailleurs, aucune relation entre les incendies et la richesse pollinique n'a été mise en évidence, ce dernier paramètre étant difficile à interpréter. En outre, il existe divers types d'incendies qui diffèrent par leur intensité, leur étendue et leur contexte environnemental (Johnson, 1985). Plusieurs études antérieures réalisées dans des contextes biogéographiques différents ont mis en évidence de grandes disparités de réponse des écosystèmes naturels aux incendies : tandis que ces derniers n'ont pas d'effet significatif sur les formations forestières boréales analogues aux forêts subalpines à divers titres (Carcaillet *et al.*, 2001), ils apparaissent être un élément majeur de la dynamique forestière dans les Alpes suisses (Tinner *et al.*, 1999). Néanmoins, l'étude de Tinner *et al.*, (1999) a été réalisée sur des lacs de faible altitude (377 et 416 m) en zone de transition entre le collinéen et le montagnard dans la région d'influence climatique méditerranéenne. Cette localisation est susceptible de réduire les apports polliniques lointains, particulièrement importants dans les sites de haute altitude (Ortu *et al.*, 2006). Par conséquent, les modifications de la végétation environnante engendrées par le passage d'un incendie peuvent être masquées dans les enregistrements sédimentaires par les apports polliniques régionaux et lointains. En outre, les fortes variations de l'enregistrement du pollen, qui peuvent être liées aux conditions stationnelles (Coûteaux, 1981), rendent délicate l'interprétation des fluctuations observées. La petite taille du site étudié permet toutefois d'obtenir certaines informations sur la végétation locale (Jacobson et Bradshaw, 1981 ; Muller *et al.*, 2006).

L'impact d'un incendie sur la végétation dépend de sa composition, et plus particulièrement du degré de résistance ou de résilience des espèces qui la constituent. Même si les feux α et β d'une part, γ et δ d'autre part sont semblables car ils interviennent dans une même période de fréquence d'incendies, tous sont survenus dans des contextes différents pour de nombreux autres critères, ce qui pourrait expliquer l'absence de réponse identique de la végétation. Ainsi, lorsque les feux γ et δ sont survenus, la quantité de biomasse au sol accumulée pendant les périodes sans feux, était peut-être plus importante que lors des feux α et β . Il est donc possible

que les feux γ et δ aient été plus intenses, donc détectables au niveau pollinique. Aussi, la diversité du couvert végétal détermine fortement sa réponse au passage du feu : certaines espèces brûlent plus facilement que d'autres, et d'autres sont adaptées à des régimes élevés de perturbations telles que *Betula* (Schulze *et al.*, 2005).

Par ailleurs, une étude menée sur *Pinus albicaulis* (espèce vicariante, analogue et jumelle de *P. cembra* sur le continent américain) suggère que le feu favorise le développement de la communauté (Tomback *et al.*, 2001). Une fréquence de feux relativement élevée serait même nécessaire au maintien de *P. albicaulis* en favorisant les conditions de dispersion et d'enfouissement des graines par le casse-noix. En outre, l'étude montre que la population de *P. albicaulis* décline depuis que des mesures ont été prises afin de réduire le nombre d'incendies. L'analyse pollinique (Figure 3), indique que *P. cembra* a longtemps été présent autour du lac du Thyl. Enfin, cette espèce s'est installée sur le site lorsque la fréquence des incendies était assez élevée (Figure 2b) dans un environnement de feuillus (Figure 3). L'installation de communautés de *P. cembra* pourrait donc être favorisée par le feu. Il en est de même pour *Betula* et *Alnus* très présents au début de l'Holocène sous pression ignée.

Mode de sédimentation et influx de charbon et de pollen

La courbe d'influx de charbon présente deux phases, la première avec des influx élevés, et la seconde avec des influx plus faibles (Figure 2a). Parallèlement, il ressort que l'influx pollinique est plus élevé ($13\ 280 \pm 880$ grains.cm⁻².an⁻¹) pendant la période ancienne, que pendant la période récente ($1\ 340 \pm 110$ grains.cm⁻².an⁻¹) (Figure 2c). La chute d'influx pollinique il y a 6 600 ans est associée à la fermeture centripète du lac et à sa transformation vers une tourbière. C'est en effet à ce niveau que le sédiment passe d'une gyttja tourbeuse à une tourbe blonde composée de restes d'Hypnacées et de Cyperaceae. Une phase de sécheresse attestée dans les Alpes du sud pourrait en être à l'origine (Digerfeldt *et al.*, 1997). Par ailleurs, la présence continue de *Pediastrum integrum*, une algue d'eau libre eutrophe, avant ce changement de sédiment, et sa quasi-absence dans les niveaux suivants, confirment le comblement de la dépression qui aura certainement débuté plusieurs siècles plus tôt. Une hypothèse possible pour expliquer la chute des influx de pollen et de charbon à ce niveau consiste donc en une filtration des eaux de ruissellement alimentant le lac par la ceinture tourbigène herbacée. La chute de l'influx de charbon pourrait donc être le résultat d'un changement du mode de sédimentation. Une autre hypothèse implique un changement rapide des nutriments dans le bassin versant peu avant le changement de sédimentation. En effet, une étude parallèle portant sur l'analyse des éléments géochimiques (Mourier, 2008) montre une transformation de grande ampleur dans les signatures chimiques sédimentaires contemporaines des chutes d'influx pollinique et de charbon. Cette modification du cycle géochimique et du rythme d'érosion affectant les sols aurait pu affecter le couvert végétal, et donc le combustible pour des feux éventuels. Du fait de l'existence de ces différents paramètres, probablement liés les uns aux autres, il apparaît très difficile de statuer sur l'existence d'un changement de fréquence des incendies pendant l'Holocène.

CONCLUSION

L'étude anthracologique et pollinique d'un petit lac subalpin de Vanoise confirme son histoire en partie forestière, alors qu'il est actuellement entouré de pelouses. Les analyses ont montré que le scénario de dynamique pré- post-feu est variable d'un feu à l'autre. Les résultats suggèrent par ailleurs que la canopée productrice de pollen n'était que faiblement affectée par les incendies, qui auraient davantage brûlé les arbres immatures de sous-bois. Cela indiquerait qu'il n'existe pas une réponse-type de la végétation après le passage des feux, car ceux-ci se produisent dans des conditions physiques toujours différentes. Par ailleurs, certains taxons manifestent une bonne résilience aux perturbations (*Betula*). Le pin cembro *Pinus cembra*

semble avoir été favorisé par les feux lors de son expansion au début de l'Holocène, ou pour le moins il y serait indifférent. La réalisation d'études similaires sur d'autres lacs subalpins, n'ayant pas encore évolué en tourbières et se trouvant peu exposés aux vents, permettrait de vérifier les résultats obtenus.

Remerciements. Nous remercions Adam Ali, Sarah Ivorra et Boris Vannière pour l'aide apportée sur le terrain, ainsi que Jacqueline Ferrier, Serge D. Muller et Patrick Schevin pour leur aide durant les traitements et les analyses polliniques. Le premier auteur a bénéficié d'une allocation de recherche MENRT et le travail réalisé a été financé par le programme national ECCO (INSU-CNRS). Cette publication est la contribution ISEM 2008-100.

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 tree line: a synthesis based on charcoal data from soils and travertines. *J. Biogeogr.*, 32 : 1659-1669.
- Bartoli C. (1966). Etudes écologiques sur les associations végétales forestières de la Haute-Maurienne. *Ann. Sci. For.*, 23 : 432-751.
- Behre K.E. (1981). The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen Spores*, 23 : 225-245.
- Berglund B.E. et Ralska-Jasiewiczowa M. (1986). Pollen analysis and pollen diagrams. Dans : *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology* / sous la dir. de B.E. Berglund. New York ; Londres : J. Wiley. (International geological correlation programme ; project 158B). p. 455-484.
- 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., Ali A.A., Blarquez O., Genries A., Mourier B., Bremond L. (2009). Spatial variability of fire history in subalpine forest: from natural to cultural regimes. *Ecoscience* 16(1) : 1-12.
- Carcaillet C., Bergeron Y., Richard P.J.H., Fréchette B., Gauthier S. et Prairie Y.T. (2001). Change of fire frequency in the eastern Canadian boreal forests during the Holocene : does vegetation composition or climate trigger the fire regime ? *J. Ecol.*, 89 : 930-946.
- Carcaillet C. et Brun J.-J. (2000). Changes in landscape structure in the northwestern Alps over the 7000 years: lessons from soil charcoal. *J. Veg. Sci.*, 11 : 705-714.
- Carcaillet C., Talon B. et Barbéro M. (1998). *Pinus cembra* et incendies pendant l'Holocène, 300 m au-dessus de la limite actuelle des arbres dans le massif de la Vanoise (Alpes du nord-ouest). *Écologie*, 29 : 277-282.
- Carcaillet C. et Thinin M. (1996). Pedaanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palyno.*, 91 : 399-416.
- Carnelli A.L., Theurillat J.P., Thinin 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.
- Chauchard S., Carcaillet C. et Guibal F. (2007). Patterns of land-use abandonment control tree-recruitment and forest dynamics in mediterranean mountains. *Ecosystems*, 10 : 936-948.
- Contini L. et Lavarello Y., (1982). Le pin cembro (*Pinus cembra* L.) : répartition, écologie, sylviculture et production. Paris : INRA. 197 p.
- Coûteaux M. (1981). Caractérisation pollenanalytique en Oisans des milieux forestiers et des milieux supraforestiers dans l'actuel et dans le passé. Dans : *La limite supérieure de la forêt et sa valeur de seuil : colloque de Perpignan, 16 avril 1981* / organisé par Gérard Soutadé [et al.] ; [Ed. par la] Commission d'étude des phénomènes périglaciaires, Commission de la géographie des montagnes, Institut d'estudis andorrans, Centre de géographie physique de Paris X. Perpignan : Institut d'études andorranes, 1982. p. 139-159.
- David F. et Barbéro M. (2001). Les érables dans l'étage subalpin : une longue histoire. *C. R. Acad. Sci. Paris, Série III*, 324 : 159-164.

- Digerfeldt G., Beaulieu de J.-L., Guiot J. et Mouthon J., (1997). Reconstruction and paleoclimatic interpretation of Holocene lake-level changes in Lac de Saint-Léger, Haute-Provence, southeast France. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.*, 136 : 231-258.
- Dufresne J.L., Friedlingstein P., Berthelot M., Bopp L., Ciais P., Fairhead L., Le Treut H. et Monfray P. (2002). On the magnitude of the positive feedback between future climate change and the carbone cycle. *Geophys. Res. Lett.*, 29, 1405, doi : 10.1029/2001GL013777.
- Flannigan M.D., Logan K.A., Amiro B.D., Skinner W.R. et Stocks B.J. (2005). Future area burned in Canada. *Climatic Change*, 72 : 1-16.
- Fournier J. (1985). Contribution à l'étude des Alpes intermédiaires françaises : la moyenne Maurienne; bioclimatologie, groupements forestiers et impacts humains. Thèse 3^{ème} cycle : écologie appliquée : Grenoble 1., 88 p.
- Gavin D.G., Hu F.S., Lertzman K. et Corbett P. (2006). Weak climatic control of stand-scale fire history during the late Holocene. *Ecology*, 87 : 1722-1732.
- Genries A., Mercier L., Lavoie M., Muller S.D., Radakovitch O. et Carcaillet C. (2009a). The effect of fire frequency on local cembra pine populations. *Ecology*, 90(2) : 476-486.
- Genries A., Muller S.D., Carcaillet C., Mercier L. et Bircker L. (2009b). Local-scale processes control spatial variability of subalpine vegetation trajectories during the Holocene in the Maurienne valley (French Alps). *Ecoscience*, 16(1) : 13-24.
- Gensac P. (1972). Notice explicative de la carte écologique Moûtiers Parc national de la Vanoise 1/100000. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, II : 49-73.
- Grime J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *Am. Nat.*, 111 : 1169-1194.
- Grissino-Mayer H.D. et Swetnam T.W. (2000). Century-scale climate forcing of fire regimes in the American Southwest. *Holocene*, 10 : 213-220.
- Higuera P.E., Sprugel D.G. et Brubaker L.B. (2005). Reconstructing fire regimes with charcoal from small-hollow sediments: a calibration with tree-ring records of fire. *Holocene*, 15 : 238-251.
- Jacobson Jr. G.L. et Bradshaw R.H.W. (1981). The selection of sites for paleovegetational studies. *Quat. Res.*, 16 : 80-96.
- Johnson E.A. (1985). Disturbance: the process and the response. An epilogue. *Can. J. For. Res.*, 15 : 292-293.
- Jones P.D., Osborn T.J. et Briffa K.R. (2001). The evolution of climate over the last millennium. *Science*, 292 : 662-667.
- Jowsey P.C. (1966). An improved peat sampler. *New Phytol.*, 65 : 245-248.
- Mercier L., Genries A., Lavoie M., Ali A.A., Bircker L., Carcaillet C. (2009). Histoire des feux et de la dynamique végétale : reconstruction paléobotanique d'un écosystème subalpin de Vanoise méridionale. *Trav. sci. Parc natl. Vanoise*, XXIV : 7-18.
- Mourier B. (2008). Contribution de l'approche sédimentaire à la reconstitution de l'histoire des sols - Définition de traceurs pédologiques et applications sur des sédiments lacustres de montagne (Maurienne, Savoie, France). Thèse de Doctorat : Université de Savoie, Chambéry.
- Muller S.D., Nakagawa T., Beaulieu J.-L. de, Court-Picon M., Fauquette S. et Genries A., (2006). Paléostructures 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 Beaulieu J.L. de (2000). A scanning electron microscopy (SEM) study of sediments from lake Cristol, Southern French Alps, with special reference to identification of *Pinus cembra* and other alpine *Pinus* species based on SEM pollen morphology. *Rev. Paleobot. Palyno.*, 108 : 1-15.
- Ortu E., Brewer S. et Peyron O., (2006). Pollen-inferred palaeoclimatic reconstructions in mountain areas: problems and perspectives. *J. Quat. Sci.*, 21(6) : 615-627.
- Pal J.S., Giorgi F. et Bi X. (2004). Consistency of recent European summer precipitation trends and extremes with future regional climate projections. *Geophys. Res. Lett.*, 31 : L13202.1-L13202.4.
- Reille M. (1995-1999). *Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Marseille : Laboratoire de botanique historique et palynologie. 4 vol. (vol. 1 : 535 p. ; vol. 2 : 329 p. ; vol. 3 : 523 p. ; vol. 4 : 243 p.)
- Roche P., Taton T. et Médail F. (1998). Relative importance of abiotic and land use factors in explaining variation in woody vegetation in a French rural landscape. *J. Veg. Sci.*, 9 : 221-228.
- Schulze E.-D., Wirth C., Mollicone D. et Ziegler W. (2005). Succession after stand replacing disturbances by fire, wind throw, and insects in the dark Taiga of Central Siberia. *Oecologia*, 146 : 77-88.

- Schumacher S. et Bugmann H. (2006). The relative importance of climatic effects, wildfires and management for future forest landscape dynamics in the Swiss Alps. *Global Change Biol.*, 12 : 1435-1450.
- Sheffield J. et Wood E.F. (2008). Projected changes in drought occurrence under future global warming from multi-model, multi-scenario, IPCC AR4 simulations. *Clim. Dyn.*, 31 : 79-105.
- Stuiver M. et Reimer P.J., (1993). Extended ¹⁴C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. *Radiocarbon*, 35 : 215-230.
- Talon B., Carcaillet C. et Thinon M. (1998). Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géogr. Phys. Quat.*, 52 : 195-208.
- Tessier L., Beaulieu J.-L. de, Coûteaux M., Edouard J.-L., Ponel P., Rolando C., Thinon M., Thomas A. et Tobolski K. (1993). Holocene palaeoenvironments at the timberline in the French Alps ; a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22 : 244-254.
- 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. *Artic 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.
- Tomback D.F., Arno S.F. et Keane R.E. (2001). *Whitebark Pine Communities*. Washington, DC : Island Press. 440 p.
- Vorren K.D., Mørkved B. et Bortenschlager S. (1993). Human impact on the Holocene forest line in the Central Alps. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 2 : 145-156.
- Wick L. (1994). Early Holocene reforestation and vegetation change at a lake near the alpine forest limit: Lago Basso (2 250 m asl), northwestern Italy. *Diss. Bot.*, 234 : 555-563.