

Écologie / Ecology

# Paléostructures de végétation à la limite supérieure des forêts dans les Alpes françaises internes

Serge D. Muller<sup>a,\*</sup>, Takeshi Nakagawa<sup>b</sup>, Jacques-Louis de Beaulieu<sup>c</sup>,  
Mona Court-Picon<sup>c</sup>, Séverine Fauquette<sup>a</sup>, Aurélie Genries<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Équipe « Paléoenvironnement », Institut des sciences de l'évolution de Montpellier (Isem), case 061, université Montpellier-2, 34095 Montpellier cedex 05, France

<sup>b</sup> Room 4.20, Geography, Daysh Building, University of Newcastle, Newcastle upon Tyne NE1 7RU, UK

<sup>c</sup> Institut méditerranéen d'écologie et de paléoécologie (IMEP), Europôle méditerranéen de l'Arbois, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

Reçu le 7 juillet 2005 ; accepté après révision le 4 mai 2006

Disponible sur Internet le 9 juin 2006

Présenté par Paul Ozenda

## Résumé

La comparaison de six diagrammes polliniques des Alpes françaises permet de reconstituer les changements passés de la structure de la végétation à la limite supérieure de l'étage subalpin. Des peuplements denses de *Pinus cembra* s'y sont développés entre 6500 et 2400 cal. BP, à la fois dans les Alpes du Sud et du Nord. Les Alpes du Sud semblent toutefois caractérisées par des limites altitudinales plus élevées, comme en témoigne le développement passé de sapinières à 2080 m dans la vallée de l'Ubaye. Cette étude souligne l'importance de la prise en compte des paramètres locaux dans les synthèses régionales ou continentales. **Pour citer cet article : S.D. Muller et al., C. R. Biologies 329 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

## Abstract

**Palaeostructures of vegetation at the upper limit of forests in the inner French Alps.** The comparison of six pollen diagrams from French Alps allows us to reconstruct the past changes of vegetation structure at the upper limit of Subalpine range. Dense populations of *Pinus cembra* developed between 6500 and 2400 cal. BP, both in the southern Alps and the northern ones. Southern Alps seem however to be characterised by higher altitudinal limits, as shown by the past development of fir forests at 2080 m a.s.l. in the Ubaye valley. This study highlights the importance of taking in account local parameters in regional or continental reviews. **To cite this article : S.D. Muller et al., C. R. Biologies 329 (2006).**

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

**Mots-clés :** Holocène ; Montagne ; Étage subalpin ; *Pinus cembra* ; *Abies alba* ; Paléoécologie ; Palynologie

**Keywords :** Holocene ; Mountain ; Sub-alpine range ; *Pinus cembra* ; *Abies alba* ; Palaeoecology ; Palynology

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [smuller@univ-montp2.fr](mailto:smuller@univ-montp2.fr) (S.D. Muller).

## Abridged English version

The interpretation of pollen data in terms of structure and spatial repartition of vegetation is generally limited by two main factors: (1) the homogenisation of pollen rain within an extended geographic zone, and (2) the variable ability of the site to trap pollen, which notably depends on its size and on the structure of the surrounding vegetation. However, particular features of palaeoecological data can be used to integrate these local parameters: some taxa, characterised by low production and dispersion of pollen (*Acer*, *Abies*, *Larix*), translate accurately the local vegetation, and the richness of the pollen record may reveal the filtering action of local plant coverage. The influence of vegetation structure on pollen record has previously been evidenced within the Subalpine range of the inner southern French Alps, in relation with human activities. The study of sites at the transition between the Subalpine range and the alpine one is likely to inform about natural variations of the upper limit of forests.

Six sites ('Plan des Mains', 'Pré Bérard', 'La Soie', 'Cristol', 'Lac des Lauzons', and 'Vallon de Provence'), distributed between 2020 and 2250 m a.s.l. both in southern Alps and northern ones, are compared. Four present similar pollen records, characterised by an optimum of *Abies*, centred on 8000–7000 cal. BP and followed by a *Pinus cembra* phase. This feature, in disagreement with other regional studies, was previously interpreted in the three lower sites as translating the competition between the two species. This would imply a lowering of the upper limit of fir forests, paradoxically contemporaneous of its regional optimum and of the elevation of the treeline.

At Cristol Lake (2248 m a.s.l.), obviously located above the upper limit of fir forests, this palynological event cannot be attributed to competition processes. The reduction of pollen percentages of *Abies* necessarily translates a modification in the record of regional fir forests, which remained dominant in surrounding valleys until Roman times. Several elements may be advanced to explain this contradiction. First, the decrease in *Abies* percentages is contemporaneous of the local development of woods successively formed by *Larix decidua* and *Pinus cembra*, which is attested by the very low pollen dispersion of *Larix* and by the dating of numerous trunks found in the lake sediments. Second, the *Quercetum mixtum* percentages representing the mixed deciduous oak forests developed in valley bottoms present a parallel decrease in two steps. The decreasing pollen record of *Abies* and other regional taxa clearly evidences the constitution of dense populations

of *Pinus cembra*, likely to filter the regional pollen input. The progressive opening of these altitudinal forests, in Roman times, is marked by the better record of regional fir and oak forests, and by the extension of Alpine meadows within the Subalpine range.

Pollen records from 'Plan des Mains', 'Pré Bérard', and 'Vallon de Provence', though localised at lower altitudes (2020, 2075 and 2080 m a.s.l., respectively), are comparable with that of the Cristol Lake: the *Abies* decrease is accompanied by the decrease in other taxa percentages (*Acer*, *Betula*, *Larix*, *Quercetum mixtum*, Poaceae) and contemporaneous of the development of local forests of *Pinus cembra*, attested by stomata occurrences. Except for the *Abies* dynamic, the pollen record from 'La Soie' shows a similar scenario: the development of a local *Pinus cembra* forest is accompanied by the decrease in *Quercetum mixtum*, and Poaceae percentages.

These observations suggest that the changes experienced by the northern sites do not translate an interspecific competition, but a modification of the regional pollen record induced by the closing of local tree communities. This is not the case for the two southernmost sites. High percentages of *Abies* pollen and the absence of change in the regional pollen input at Vallon de Provence translate the local development of a fir forest around 8380 cal. BP, which evolved towards a *Pinus cembra* wood without change of forest structure. On the contrary, 'Lac des Lauzons' exemplifies the local maintenance of woods constituted by *Betula* and *Pinus cembra*, during the main part of the Holocene. The open structure of these communities is attested by the continue occurrences of heliophilous species (*Alnus alnobetula* and Ericaceae) and the pollen record of regional taxa (*Abies*, *Quercetum mixtum*, *Fagus*, *Picea*). *Pinus cembra*, despite its early pollen occurrences (since 10 800 cal. BP), did not constitute there the dense forests observed in the other sites.

The available palaeoecological data evidences the past development of dense *Pinus cembra* forests between 2000 and 2250 m a.s.l., both in southern and northern Alps. These forests, sufficiently closed to filter the extra-local pollen input, developed from ca 6500 cal. BP until Roman clearance. Their simultaneous spread at the scale of the internal French Alps, difficult to conciliate with a migratory pattern, would rather indicate an elevation of the altitudinal limit of forests, involving local taxa. The extended geographic range of the zone suggests a climatic control. The elevation of the forest limit could indicate a temperature increase, while the spread of *Pinus cembra* would be induced by an increase in fire frequency, a climatic dryness and/or

the immigration of its scattering bird (*Nucifraga caryocatactes*). Pine forests disappeared between 2430 and 2060 cal. BP from the three northern sites, consequently to human-induced clearance of Subalpine ecosystems.

The comparison of the six pollen diagrams also evidences some differences between the four northern sites and the two southern ones. Although the first ones show a closing of the local vegetation between 6500 and 6000 cal. BP, the second ones were characterised by a constant vegetation structure throughout the Atlantic period: closed forests at ‘Vallon de Provence’ and open ones at ‘Lac des Lauzons’. Moreover, both sites have recorded the development of fir above 2000 m a.s.l., which could reveal a south–north gradient of the altitudinal repartition of vegetation in the French Alps.

Finally, this study evidences once again the difficulty to interpret pollen assemblages in mountain context and the interest of macrofossil analyses, which allow us to specify the composition of local vegetation. It also highlights the importance of taking in account local parameters, such as the size of the site and the structure of the local plant coverage, with the aim of improving regional or continental pollen-based syntheses.

## 1. Introduction

Depuis plus de cinquante ans, des recherches paléocologiques sont menées dans les Alpes françaises pour en comprendre les dynamiques végétales passées. À la suite du travail pionnier de Becker [1], de nombreuses études palynologiques [2–9] ont permis de préciser les grands traits de l’histoire de la végétation de cette région. L’analyse pollinique étant limitée en terme de reconstitution spatiale des communautés végétales [10], les travaux récents y associent généralement des indicateurs locaux, tels que les macrorestes, les charbons, les insectes ou les stomates. Cette démarche pluridisciplinaire a en particulier été mise en oeuvre pour reconstituer les fluctuations de la limite supérieure des arbres au cours de l’Holocène [6–9,11–18].

Les principales difficultés pour interpréter les données polliniques en termes de structure de végétation sont essentiellement liées à deux facteurs :

- (1) l’homogénéisation de la pluie pollinique au sein d’une zone géographique donnée (cette homogénéisation est toutefois relative et dépend des capacités de production et de dispersion du pollen, variables selon les taxons ; caractérisés par de faibles production et dispersion polliniques, certains comme *Acer* et *Larix* traduisent ainsi fidèlement le milieu environnant) ;
- (2) la capacité du site à piéger le pollen (le pollen d’origine locale est mieux enregistré dans les petits sites que dans les grands [19], et dans les milieux fermés que dans les milieux ouverts [20]).

L’influence déterminante de la structure forestière ou asylvatique de la végétation locale sur l’enregistrement pollinique a déjà été mise en évidence au sein de l’étage subalpin des Alpes internes du Sud [21], défini selon le découpage biogéographique proposé par Ozenda [22,23]. Les variations du couvert végétal reconstituées dans ce travail ne concernaient toutefois que la seconde moitié de l’Holocène, en lien avec les activités anthropiques. L’étude de sites localisés dans la partie supérieure de l’étage subalpin est susceptible d’apporter des informations de même nature sur les variations naturelles des structures de végétation à la limite supérieure des forêts. Nous proposons ici une comparaison de six diagrammes polliniques, réalisés dans les Alpes françaises internes, entre 2020 et 2250 m d’altitude (Tableau 1).

## 2. Matériel et méthodes

Les pourcentages polliniques ont été calculés par rapport à des sommes polliniques excluant les Cyperaceae, les plantes aquatiques et les spores de Ptéridophytes. Les sommes polliniques respectives sont de 300

Tableau 1  
Sites utilisés dans l’étude

Site	Altitude (m)	Longitude	Latitude	Zone géographique	Carotte	Nombre de dates	Méthode de datation	Référence
Cristol	2248	06°36’E	45°00’N	Briançonnais	CRI-1	2	Convent.	[14,15]
					CRI-2	3	AMS	[9,23]
Lac des Lauzons	2180	06°17’E	44°47’N	Champsaur	LDL	11	AMS	
Plan des Mains	2080	06°34’E	45°21’N	Vanoise	PDM	5	Convent.	[8,19]
						8	AMS	[19]
Pré Bérard	2020	06°30’E	45°14’N	Maurienne	PB	3	AMS	[22]
Soie (Ia)	2110	06°26’E	45°08’N	Maurienne	SOI	5	Convent.	[3]
Vallon de Provence	2075	06°24’E	44°23’N	Ubaye	VDP	7	Convent.	[2]

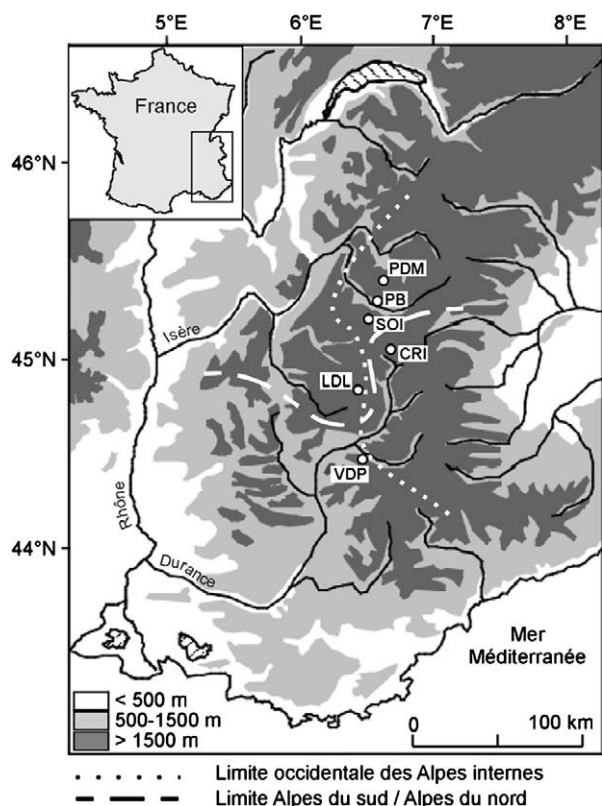


Fig. 1. Localisation des sites dans les Alpes françaises : CRI, Cristol ; LDL, Lac des Lauzons ; PB, Pré Bérard ; PDM, Plan des Mains ; SOI, La Soie ; VDP, Vallon de Provence (d'après [2,3,9,14,15,19,22,23]).

pour le Vallon de Provence [2], de 500 pour la Soie [3], Pré Bérard [24], les Lauzons (M. Court-Picon, données non publiées) et Cristol [9,25], et de 1000 pour le Plan des Mains [17] (Fig. 1). Les diagrammes polliniques ont été réalisés à l'aide du logiciel GpalWin [26].

La chronologie de l'étude est basée sur 50 dates radiocarbone (26 dates AMS et 24 dates conventionnelles ; Tableau 1), étalonnées à l'aide du logiciel Calib 5.0 [27]. Des interpolations lissées ont été réalisées pour chaque site, à l'aide du logiciel 3Pbase [28]. Basées sur les âges calendaires (en années cal. BP), elles correspondent au modèle d'âge-profondeur le plus simple, à l'intérieur des intervalles de confiance  $2\sigma$  (Fig. 2). L'utilisation d'autres modèles d'âges serait susceptible de modifier légèrement les chronologies proposées dans le cadre de cette étude, sans pour autant en changer les conclusions.

### 3. Résultats

À l'instar de la plupart des séquences sédimentaires étudiées dans les Alpes françaises entre 1000 et 2000 m d'altitude [2–9], la tourbière de la Soie et le lac des

Lauzons témoignent de la prédominance du sapin dans l'étage subalpin depuis environ 8000 cal. BP jusqu'à l'époque romaine (Fig. 3). Ces deux sites ont également enregistré la dynamique de la limite supérieure de cet étage :

- (1) à la Soie (2110 m), une formation mixte de pins type sylvestre (qui, dans la zone d'étude, comprend *Pinus sylvestris* et *P. uncinata*) et de bouleaux aurait occupé les environs du site jusqu'à l'installation d'une cembraie, vers 6000 cal. BP. Ce peuplement, dont le développement local est attesté par la présence de stomates, régressa à l'époque gallo-romaine [3] ;
- (2) le lac des Lauzons (2180 m) présente un enregistrement pollinique de *Pinus cembra* à la fois très précoce (dès 10 800 cal. BP) et très faible. La mauvaise préservation des grains de pollen suggère cependant que sa représentation pollinique y est fortement sous-estimée, ce que confirme la présence de macrorestes, à la fois dans le sondage et dans un site archéologique adjacent, daté de l'âge du bronze ancien/moyen [29,30]. L'analyse macrofossile (M. Court-Picon, données non publiées) met, par ailleurs, en évidence la présence locale de *Betula* depuis le Tardiglaciaire jusque vers 3300 cal. BP. Ses faibles pourcentages polliniques suggèrent toutefois qu'il n'occupait que les abords du site, dans un environnement dominé par les Poaceae, les Ericaceae et *Alnus alnobetula* (anciennement *A. viridis*). Vers 7200 cal. BP, il constitua, avec *Pinus cembra*, une formation mixte à la limite supérieure des sapinières. Ces peuplements arborés régressèrent entre 3900 et 2000 cal. BP au profit des pelouses alpines.

Les quatre autres sites présentent un optimum d'*Abies* centré autour de 8000–7000 cal. BP (Fig. 3). Cette particularité a été interprétée différemment, sur la base des fluctuations des courbes polliniques des autres taxons :

- (3) au vallon de Provence (2075 m), les forts pourcentages polliniques d'*Abies*, supérieurs à 40%, sont considérés comme indiquant la proximité de la sapinière subalpine. Leur réduction, vers 6500 cal. BP, est attribuée à une activité pastorale, qui aurait temporairement abaissé la frange altitudinale supérieure de la sapinière [2,31] ;
- (4) à Cristol (2248 m), une formation mixte de *Larix* et *Betula* aurait régressé vers 6500 cal. BP au profit d'une cembraie, dont le développement local est attesté par la présence de troncs subfossiles

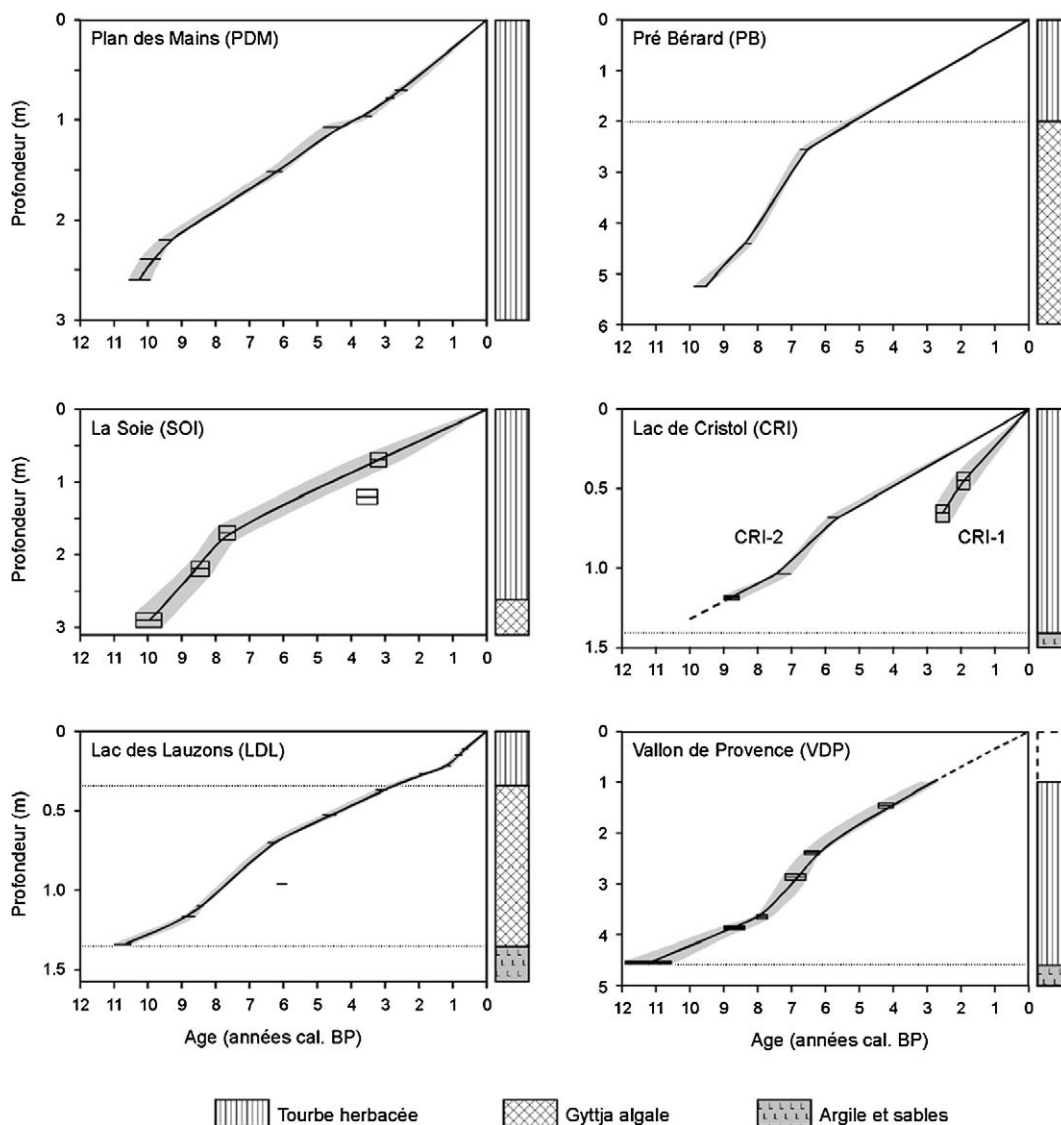


Fig. 2. Modèles d'âge-profondeur (d'après [2,9,14,15,19,22,23]).

conservés dans les sédiments du lac. La limite supérieure de la pinède aurait ensuite fluctué autour de l'altitude du site jusqu'à l'époque romaine, période où la végétation locale redevint steppique. La réduction du pourcentage pollinique d'*Abies*, contemporain du développement de la cembraie, est notée, mais n'est pas interprétée [9,25] ;

- (5) à Pré Bérard (2020), une formation mixte d'*Acer*, *Abies* et *Alnus* se serait maintenue à la limite supérieure des sapinières subalpines entre 8800 et 6600 cal. BP. La réduction des pourcentages polliniques de ces trois espèces est interprétée comme une régression de leurs populations locales

au profit d'une bétulaie, elle-même rapidement supplantée par une cembraie, dont le développement local est attesté par l'abondance des macrorestes [32]. Cette dernière aurait finalement disparu à l'époque romaine [24] ;

- (6) au Plan des Mains (2080 m), les forts pourcentages d'*Abies* (30%) sont interprétés comme indiquant la proximité de la sapinière entre 8200 et 7250 cal. BP, à une époque où les environs du site auraient été occupés par une bétulaie. Cette formation aurait ensuite régressé au profit d'une cembraie entre 7250 et 6350 cal. BP. Les forts pourcentages polliniques de *Pinus cembra*, associés à des oc-

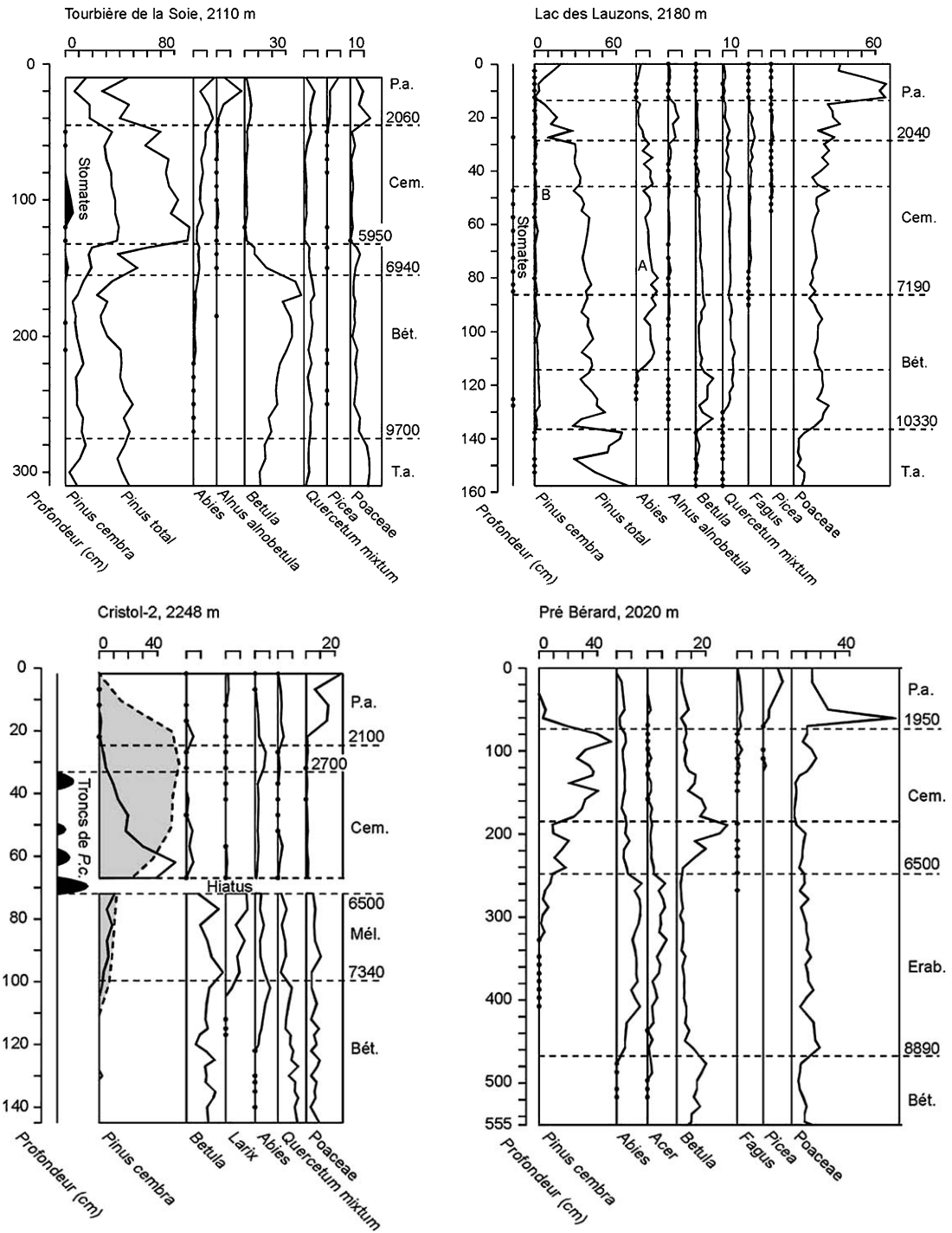


Fig. 3. Courbes polliniques sélectionnées (d'après [2,3,9,19,22,23]). Les points représentent des pourcentages inférieurs à 1%. Les âges à droite des diagrammes sont notés en années calendaires (cal. BP). Le taxon *Quercetum mixtum* regroupe les principaux taxons constitutifs de la chênaie mixte (*Quercus pubescens*-type, *Ulmus*, *Fraxinus*, *Tilia*). Les formations végétales correspondant aux zones polliniques sont : Bét., Bétulaie; Cem., Cembraie; Erab., Érablière; Mél., Mélézin; P.a., Pelouse alpine; Sap., Sapinière; T.a., Toundra alpine. Des informations supplémentaires concernant *Pinus cembra* sont notées sur certains diagrammes. Les stomates ont été dénombrés lors des comptages polliniques. Sur le diagramme de Cristol, la courbe grisée correspond au pourcentage de grains de pollen dénombrés au microscope électronique à balayage et la courbe noire indique les périodes d'accumulation de troncs. La corrélation entre ces dernières et le diagramme pollinique est basée sur les âges radiocarbone étalonnés [9,23].



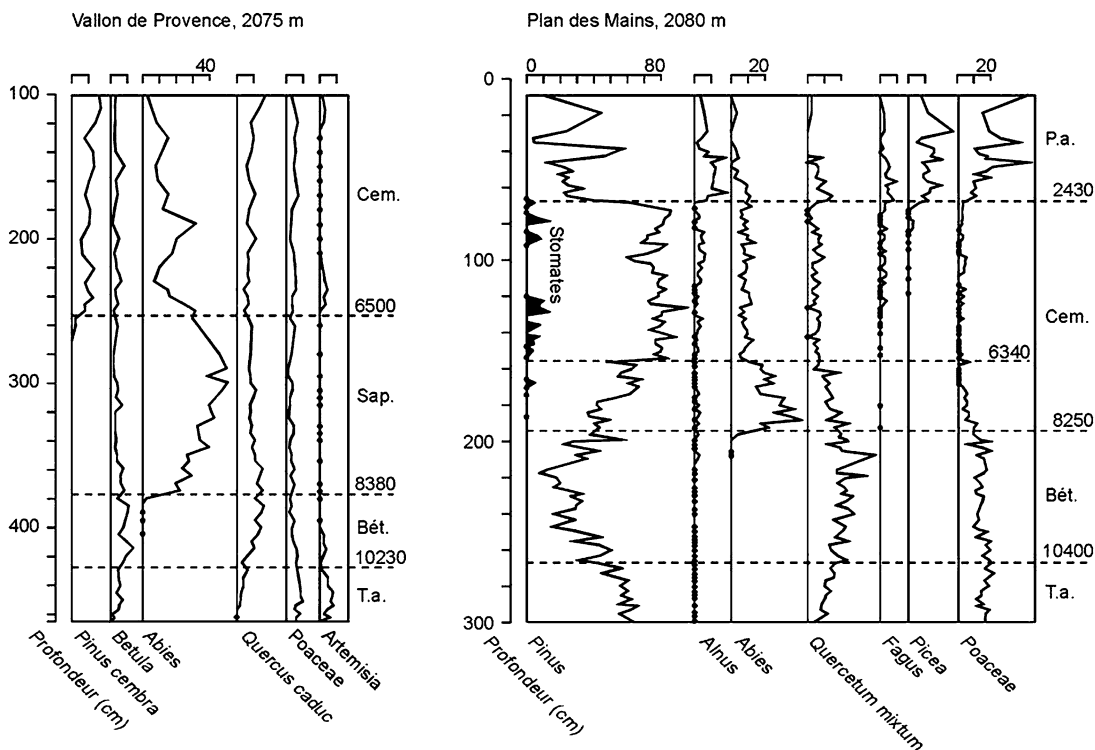


Fig. 3. (Suite).

currences de stomates, suggèrent l'existence locale de boisements permanents jusqu'aux défrichements anthropiques datés vers 2400 cal. BP [17].

#### 4. Discussion

Dans les trois sites localisés entre 2020 et 2080 m d'altitude (Pré Bérard, Plan des Mains et vallon de Provence), la réduction des pourcentages polliniques d'*Abies* a été interprétée comme le remplacement de sapinières locales ou proches par des pinèdes de *Pinus cembra*, sous l'effet d'une compétition entre les deux espèces [2,17,24]. Cette interprétation s'accorde avec les données fossiles [2,12] et actuelles [33], qui attestent le développement de peuplements de sapins jusqu'à plus de 2000 m d'altitude. Elle implique cependant un abaissement de la limite supérieure de la sapinière (éloignement de la source pollinique), paradoxalement contemporain de son optimum régional et de l'élévation de la limite supérieure des arbres [9,12,25].

Au lac de Cristol, situé à 2248 m d'altitude, bien au-dessus de la limite supérieure des sapinières, ce même événement pollinique ne peut être attribué à des phénomènes de compétition. La réduction des pourcentages polliniques d'*Abies* y traduit nécessairement une modification de l'enregistrement des sapinières régionales.

Or, ces dernières restent dominantes dans les vallées environnantes jusqu'à l'époque romaine, sans montrer de régression entre 7000 et 6000 cal. BP [2,3,7–10,21]. Cette époque est, en revanche, caractérisée par le développement local de boisements de *Larix decidua*, puis de *Pinus cembra*, attestés par la très faible dispersion pollinique de *Larix* (enregistrement local) et la présence dans le lac de nombreux troncs des deux espèces [9,14,15,25]. La chute en deux temps de la courbe pollinique d'*Abies*, similaire à celle du *Quercetum mixtum* (Fig. 3), correspondrait donc à une fermeture progressive du milieu, qui filtrerait l'apport pollinique régional [20,21]. La détermination partielle de *Pinus cembra* au microscope optique [2] a suscité une analyse complémentaire au microscope électronique, qui confirme la présence locale ou proche de cembraies jusqu'à l'époque romaine [9,25]. L'augmentation du pourcentage pollinique d'*Abies* vers 2700 cal. BP (Fig. 3) laisse supposer une légère ouverture du milieu local, suffisante pour permettre l'enregistrement des sapinières subalpines. L'ouverture définitive des abords du lac, à l'époque romaine, est marquée par l'extension des pelouses alpines et l'enregistrement de la chênaie mixte qui se développe en fond de vallée [33].

Malgré la différence d'altitude entre Cristol et les trois autres sites, les diagrammes polliniques présen-

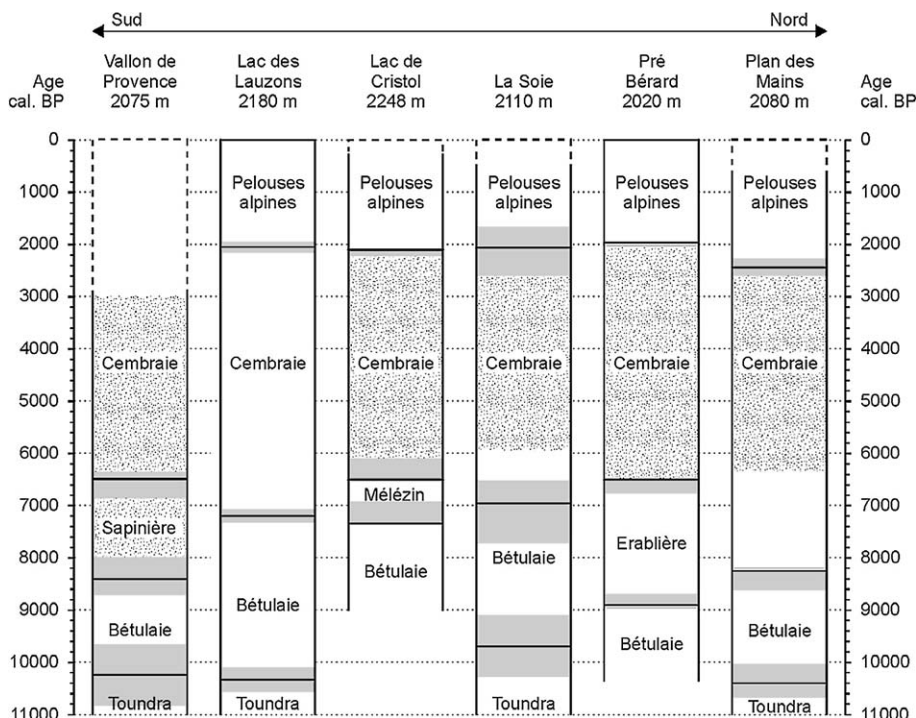


Fig. 4. Dynamiques locales de végétation. Les zones grisées correspondent aux intervalles de confiance à  $2\sigma$ . Les périodes caractérisées par un couvert forestier fermé autour du site sont en pointillés.

tent d'importantes similitudes. La réduction des pourcentages polliniques d'*Abies* correspond systématiquement au développement local de cembraies autour de 6500 cal. BP (occurrences de stomates et de troncs; Fig. 3). Elle est généralement accompagnée par la chute d'autres taxons (*Acer* à PB; *Betula*, *Larix*, *Quercetum mixtum* et *Poaceae* à CRI; *Quercetum mixtum* et *Poaceae* à PDM). La disparition locale des cembraies à l'époque romaine est enfin marquée par un meilleur enregistrement de l'ensemble de ces taxons, auxquels s'ajoutent *Fagus* et *Picea* dans les Alpes du Nord. La tourbière de la Soie présente un scénario tout à fait similaire : le développement des cembraies y est accompagné par une réduction de l'enregistrement pollinique des chênaies mixtes et des herbacées. Seule différence, l'enregistrement pollinique d'*Abies* n'apparaît pas modifié par ce changement.

Ces observations indiquent clairement que les changements survenus dans les sites septentrionaux ne traduisent pas des phénomènes de compétition interspécifique, mais une modification de l'enregistrement pollinique extra-local lié à une modification de la structure du couvert végétal local (fermeture du milieu). Il n'en est pas de même pour les deux sites les plus méridionaux. Les forts pourcentages polliniques d'*Abies* et l'absence de variation des apports régionaux au vallon

de Provence (Fig. 3) traduisent le développement local d'une sapinière fermée dès 8350 cal. BP, qui se serait enrichie en *Pinus cembra* vers 6550 cal. BP sans modification de la structure forestière. Le lac des Lauzons (Fig. 3) témoigne, quant à lui, du développement local de *Pinus cembra*, au sein de formations de *Betula* et *Alnus alnobetula*. Le caractère ouvert de ces peuplements est attesté tout au long du postglaciaire par le maintien local des taxons héliophiles (*Betula*, *Alnus alnobetula*, *Ericaceae*) et par l'enregistrement continu des formations végétales régionales (*Quercetum mixtum*, *Abies*, *Fagus* et *Picea*).

## 5. Conclusion

Les données paléocologiques (pollen, stomates, macrofossiles) mettent en évidence l'existence passée de cembraies denses entre 2000 et 2250 m d'altitude, à la fois dans les Alpes du Sud et du Nord (Fig. 4). Ces peuplements, suffisamment fermés pour filtrer l'apport pollinique régional, se seraient constitués entre 6500 et 6000 cal. BP pour ne régresser qu'avec les défrichements anthropiques de l'époque romaine. Leur développement apparemment simultané à l'échelle des Alpes françaises internes est difficilement conciliable avec un processus migratoire, et indiquerait plutôt une élévation



de la limite supérieure des forêts à partir d'éléments déjà présents (M. Court-Picon, données non publiées). L'étendue géographique de la zone concernée permet de supposer un contrôle climatique de ce phénomène. L'élévation de la limite forestière pourrait être attribuée à une hausse des températures, tandis que l'expansion de *Pinus cembra* traduirait plutôt une augmentation de la fréquence des incendies [34], un assèchement du climat et/ou l'immigration de son disséminateur, le casse-noix moucheté (*Nucifraga caryocatactes*). Les cembraies disparaissent entre 2430 et 2060 cal. BP dans les quatre sites septentrionaux, sous l'influence des activités anthropiques qui morcellent les boisements d'altitude. Cette ouverture des écosystèmes forestiers se révèle favorable aux pelouses et prairies alpines, qui s'étendent alors dans l'étage subalpin. La régression des écosystèmes forestiers d'altitude s'accompagne par ailleurs du développement des formations secondaires de *Larix decidua* et *Pinus uncinata* au sein de l'étage subalpin inférieur [21].

La comparaison des six diagrammes polliniques met également en évidence des différences entre, d'une part, les quatre sites septentrionaux et, d'autre part, les deux méridionaux. Tandis que les premiers montrent une fermeture du milieu vers 6500–6000 cal. BP, les seconds témoignent d'une continuité dans la structure de la végétation locale à l'échelle de l'Holocène : forêts denses au vallon de Provence et ouvertes au lac des Lauzons. Ces deux sites ont en outre enregistré la présence locale d'*Abies* à plus de 2000 m d'altitude (peuplement dense au vallon de Provence et occurrence isolée au lac des Lauzons), ce qui suggère un gradient d'étagement des formations végétales entre le sud et le nord des Alpes françaises. Le lac des Lauzons, enfin, révèle l'hétérogénéité passée de la structure et de la composition de la limite supérieure des arbres, probablement liée aux conditions stationnelles (exposition, topographie...).

Cette étude met une fois de plus en relief la difficulté d'interpréter les assemblages polliniques en contexte de montagne [10] et l'intérêt de leur associer des analyses macrofossiles dans le but de préciser la composition de la végétation locale [11]. Elle souligne également l'importance de la prise en compte des paramètres locaux, tels que la taille du site [19] et la structure du couvert végétal local [20], qui permettrait d'affiner les synthèses régionales ou continentales basées sur des données palynologiques (par exemple, [35–37]).

## Références

- [1] J. Becker, Étude palynologique des tourbes flandriennes des Alpes françaises, Mém. Serv. Carte géol. Alsace Lorraine, vol. 11, 1952 (61 p.).

- [2] J.-L. de Beaulieu, Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène des Alpes méridionales françaises, thèse, université d'Aix-Marseille-3, 1977.
- [3] S. Wegmüller, Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné), P. Haupt, Bern, Suisse, 1977.
- [4] M. Coûteaux, Recherches pollenanalytiques en Oisans : le plateau de Brande (L'Alpe-d'Huez, Isère, France), Bull. Soc. R. Bot. Belg. 115 (1982) 91–106.
- [5] J. Clerc, Recherches pollenanalytiques sur la paléocologie tardiglaciaire et holocène du bas Dauphiné, thèse, université Aix-Marseille-3, 1988.
- [6] F. David, Évolutions de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du Nord depuis la fin des temps glaciaires, thèse, université d'Aix-Marseille-3, 1993.
- [7] F. David, Vegetation dynamics in the northern French Alps, Hist. Biol. 9 (1995) 269–295.
- [8] F. David, Mise en place des forêts d'altitude en Vanoise et périphérie, Trav. Sci. Parc Natl Vanoise 19 (1995) 91–106.
- [9] T. Nakagawa, Études palynologiques dans les Alpes françaises centrales et méridionales : Histoire de la végétation tardiglaciaire et holocène, thèse, université Aix-Marseille-3, 1998.
- [10] F. David, Dynamique de la végétation dans les Alpes françaises du Nord, in: Abstracts of the 8th International Palynological Congress, Aix-en-Provence, 1992, p. 31.
- [11] M. Coûteaux, Présence, datages et signification phytosociologique de macrorestes de *Pinus* et de pollens de *Pinus cembra* L. à 2050 m dans le vallon de la Lavey (massif des Écrins, Isère, France), Rev. Paleobiol. NS (1984) 55–62.
- [12] P. Poneil, J.-L. de Beaulieu, K. Tobolski, Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps: a study of pollen, plant macrofossils and fossil insects, The Holocene 2 (1992) 117–130.
- [13] L. Tessier, J.-L. de Beaulieu, M. Coûteaux, J.-L. Edouard, P. Poneil, C. Rolando, M. Thion, A. Thomas, K. Tobolski, Holocene palaeoenvironment at the timberline in the Alps (Taillefer Massif, French Alps): a multidisciplinary approach, Boreas 22 (1993) 244–254.
- [14] S. Fauquette, Etude paléocologique (pollen et macrorestes) d'un site du Briançonnais : le Lac de Cristol (Hautes-Alpes, France), Palynosciences 3 (1995) 51–68.
- [15] S. Fauquette, B. Talon, Histoire de la végétation forestière d'un site du Briançonnais : le Lac de Cristol (Hautes-Alpes, France), C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II 321 (1995) 255–262.
- [16] C. Carcaillet, Évolution de l'organisation spatiale des communautés végétales d'altitude depuis 7000 ans BP dans la vallée de la Maurienne (Alpes de Savoie, France) : une analyse pédoanthracologique, thèse, université d'Aix-Marseille-3, 1996.
- [17] F. David, Holocene tree limit in the northern French Alps stomach and pollen evidence, Rev. Palaeobot. Palynol. 97 (1997) 227–237.
- [18] C. Carcaillet, S.D. Muller, Holocene tree-limit and distribution of *Abies alba* in the inner French Alps: anthropic or climatic changes?, Boreas, submitted for publication.
- [19] G.L. Jacobson Jr., R.H.W. Bradshaw, The selection of sites for paleovegetational studies, Quat. Res. 16 (1981) 80–96.
- [20] H. Tauber, Differential pollen dispersion and the interpretation of pollen diagram, Danm. Geol. Unders. Raekke 2 (1965) 1–69.
- [21] S.D. Muller, F. David, S. Wicha, Impact de l'exposition et de l'anthropisation sur la dynamique forestière dans les Alpes du Sud (France), Géogr. Phys. Quat. 54 (2000) 227–239.

- [22] P. Ozenda, Végétation des Alpes sud-occidentales, notice détaillée des feuilles 60 Gap – 61 Larche – 67 Digne – 68 Nice – 75 Antibes, Éditions du CNRS, Paris, 1981.
- [23] P. Ozenda, La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen, Masson, Paris, 1985.
- [24] F. David, M. Barbero, Les érables dans l'étage subalpin : une longue histoire, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 324 (2001) 159–164.
- [25] T. Nakagawa, J.-L. Edouard, J.-L. de Beaulieu, 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. Palynol. 108 (2000) 1–15.
- [26] C. Goeury, GPALWin : gestion, traitement et représentation des données de la paléocologie, in : Actes du XV<sup>e</sup> symposium de l'APLF, Lyon, 1997 (p. 31).
- [27] M. Stuiver, P.J. Reimer, Extended <sup>14</sup>C database and revised CALIB radiocarbon calibration program, Radiocarbon 35 (1993) 215–230.
- [28] J. Guiot, C. Goeury, 3Pbase – a software for statistical analysis of paleoecological and paleoclimatological data, Dendrochronologia 14 (1996) 123–135.
- [29] M. Segard, K. Walsh, M. Court-Picon, L'occupation de la haute montagne dans les Alpes occidentales. Apport de l'archéologie et des analyses paléoenvironnementales, in : Actes du colloque « Permanence et changements dans les sociétés alpines : état des lieux et perspectives de recherche », 2003, pp. 17–30.
- [30] M. Court-Picon, K. Walsh, F. Mocchi, J.-M. Palet Martinez, M. Segard, Occupation de la montagne et transformation des milieux dans les Alpes méridionales au cours de l'âge du bronze : Approche croisée des données palynologiques et archéologiques en Champsaur et Argentières (Hautes-Alpes, France), in : Actes du colloque CTHS « 129<sup>e</sup> congrès des sociétés historiques et scientifiques : Le Temps », Besançon, 2004.
- [31] J.-L. de Beaulieu, C. Goeury, Les premiers signes de l'anthropisation dans les Alpes françaises d'après l'analyse pollinique, in : H. Richard (dir.), Néolithisation précoce. Premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques, Presses Universitaires Franc-Comtoises, Besançon, 2004, pp. 163–171.
- [32] L. Mercier, Rôle fonctionnel à long terme des feux sur la diversité biologique et la dynamique des communautés forestières alpines, DEA, université Montpellier-2, 2005.
- [33] G. Cadel, J.-C. Gilot, Feuille de Briançon, carte au 100 000<sup>e</sup>, Doc. Carte Végét. Alpes 1 (1963) 91–141.
- [34] A. Genries, Absence d'impact à court terme des feux holocènes sur la richesse et la dynamique des communautés forestières subalpines en Savoie, DEA, université Montpellier-2, 2005.
- [35] S. Brewer, R. Cheddadi, J.-L. de Beaulieu, M. Reille, Data contributors, The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period, For. Ecol. Manage. 156 (2002) 27–48.
- [36] R. Terhürne-Berson, T. Litt, R. Cheddadi, The spread of *Abies* throughout Europe since the last glacial period: combined macrofossil and pollen data, Veget. Hist. Archaeobot. 13 (2004) 257–268.
- [37] W.O. van der Knaap, J.F.N. van Leeuwen, W. Finsinger, E. Gobet, R. Pini, A. Schweizer, V. Valsecchi, B. Ammann, Migration and population expansion of *Abies*, *Fagus*, *Picea* and *Quercus* since 15 000 years in and across the Alps, based on pollen percentage threshold values, Quat. Sci. Rev. 24 (2005) 645–680.