

VARIATIONS DEPUIS 10000 ANS DE LA REPARTITION ET DE LA PRODUCTIVITE DES FORETS D'ALTITUDE DANS LES ALPES ET LE JURA ET SIMULATION DES CHANGEMENTS FUTURS

J. Guiot⁽¹⁾, Beaulieu, J.L. de⁽¹⁾, Bégeot, C.⁽²⁾, Bossuet, G.⁽²⁾, Brugiapaglia, E.⁽¹⁾, Carcaillet, C.⁽¹⁾, Cheddadi, R.⁽¹⁾, Edouard, J.L.⁽¹⁾, Gachet, S.⁽¹⁾, Gadbin, C.⁽¹⁾, Guibal, F.⁽¹⁾, Jolly, D.⁽¹⁾, Keller, T.⁽¹⁾, Magny, M.⁽²⁾, Nakagawa, T.⁽¹⁾, Nicault, A.⁽¹⁾, Ponel, P.⁽¹⁾, Rathgeber, C.⁽¹⁾, Schoellammer, P.⁽²⁾, Richard, H.⁽²⁾, Roche, P.⁽¹⁾, Ruffaldi, P.⁽²⁾, Talon, B.⁽¹⁾

⁽¹⁾IMEP, CNRS UPRES-A 6116, Faculté de St-Jérôme, case 451, F-13397 Marseille Cedex 20

⁽²⁾Laboratoire de Chrono-Ecologie de Besançon, UMR 6565 CNRS, 16 route de Gray, F-25030 Besançon

Article issu du projet PEVS-SEAH / facteurs historiques (non publié) - 1999

Résumé

Les études paléoécologiques menées dans les Alpes (principalement analyses polliniques et macrofossiles) ont largement contribué à mieux comprendre les modalités de la migration postglaciaire des espèces arborescentes et les patrons actuels de distribution de la végétation. Les charbons de bois enfouis dans les sols et les autres macrorestes ont été datés par ¹⁴C et identifiés botaniquement. Pour un site particulier (lac Cristol), les analyses de pollens, d'insectes, de macro-restes végétaux, charbons de bois et tronc d'arbres ont été combinés en une « approche multi-proxy » afin de mieux comprendre les variations de la forêt de montagne en réponse aux changements climatiques globaux et à l'activité anthropique.

Les variations de la limite de la forêt sont de plus de 500 m durant l'Holocène ; cela correspond à des variations de température de plusieurs degrés et des variations de la température de la saison de croissance de plus de 500°C*jours. La période la plus chaude semble avoir été 9000-8000 ans cal B.P. (années calendaires avant le présent). La combinaison de données polliniques et de reconstitutions paléohydrologiques (niveaux lacustres) a permis quant à elle une meilleure précision dans l'évaluation de la variation des précipitations durant l'Holocène (aussi bien dans le Jura que les Alpes). Les hauts niveaux lacustres du début et de la fin de l'Holocène sont de natures en fait assez différentes. Au début de l'Holocène ils sont principalement dus à une évapotranspiration plus faible, et à la fin de l'Holocène à des précipitations plus élevées.

L'ensemble de ces informations a permis de tester un modèle de végétation (Biome3) par une utilisation en mode inverse. Il s'est révélé en fait supérieur à l'approche classique grâce à la possibilité qu'offre la méthode de bien séparer les différents forçages climatiques sur la végétation et sur le bilan hydrique. Partant de ces tests positifs, on a pu prédire l'évolution de la végétation telle qu'elle est enregistrée par le pollen. Dans tous les cas, un doublement de CO₂ permet à la végétation d'évoluer vers des conditions plus tempérées. Quand elle est actuellement de type « forêt mixte tempérée », elle devient une forêt décidue tempérée grâce à des hivers nettement plus doux et à une meilleure efficacité dans l'utilisation de l'eau en été (diminution de la surface stomatale). Même dans le site le plus en altitude (lac Cristol), de forêt sub-alpine (taïga) la végétation devient forêt décidue. La plupart de ces sites ont connu une telle végétation entre 9000 et 8000 ans cal B.P. (fin du Boréal, début de l'Atlantique).

1. INTRODUCTION

Etant donné les échelles de temps couvertes par les processus gérant la dynamique des écosystèmes, la situation actuelle de ces derniers ne peut être pleinement comprise que si l'on adopte une perspective historique. L'évolution actuelle est à la fois le fruit d'un état naturel qui a évolué rapidement à partir du réchauffement climatique du début de l'Holocène et qui a ensuite subi différentes perturbations, d'abord naturelles et puis de plus en plus anthropiques (Pons, 1984). Même si l'évolution future en réponse à un accroissement de l'effet de serre a peu à voir (en terme de forçage) avec l'évolution passée, il est impératif de reconstruire cette dernière et d'en comprendre les forçages naturels et humains, en particulier par l'établissement de modèles dûment validés.

Dans l'optique d'une gestion de l'environnement par les sociétés humaines, s'il est vrai que la majorité des données disponibles concerne les dernières décennies, il est aussi nécessaire de prendre en compte les données plus anciennes. Préhistoriens, ethnologues, spécialistes du milieu (géologues, géomorphologues, paléoécologues) peuvent reconstruire et modéliser l'évolution du milieu depuis la fin du dernier glaciaire, considéré comme état zéro. A partir du 7^e millénaire, dans plusieurs régions du globe, l'homme change ses relations avec la nature : de cueilleur/chasseur, il devient producteur, ce qui entraîne sédentarisation et pression démographique croissante. Au siècle dernier, la révolution industrielle change l'ordre de grandeur de l'action humaine sur l'environnement.

2. DONNEES

L'ancien lac du Locle (47°03'N, 6°43'E) asséché au siècle dernier se trouve à 915 m d'altitude dans le Haut Jura suisse. Les enregistrements faits dans cet ancien lac ont permis de reconstruire : (1) la végétation à partir d'enregistrements polliniques (Schoellammer, 1997), (2) les changements du niveau du lac (Magny *et al.*, 1998) basés sur les changements lithologiques, et l'examen macroscopique des morphotypes de concrétions carbonatées variées (Magny, 1992). La chronologie est basée sur la stratigraphie pollinique et quelques dates AMS.

Le lac de St Léger (44°25'N, 6°20'E) est situé à une altitude de 1308 m dans les Alpes de Haute Provence, à 10 km au nord-ouest de la ville de Seyne. Le lac se trouve sur une crête entre les vallées de la Blanche et de l'Ubaye, toutes deux affluents de la Durance. Le climat est quelque peu influencé par la Méditerranée, avec un minimum de précipitations situé en été. La superficie du lac actuel est de 6400 m² et la profondeur maximale d'eau est de 3 m, mais au début de l'Holocène sa superficie était de 25 000 m². Son bassin versant est de 350 000 m². Le lac n'a pas de déversoir superficiel actuellement. Digerfeld *et al.* (1997) y ont établi des séries d'enregistrements polliniques relatant l'histoire de la végétation, et paléohydrologiques pour les derniers 10000 ans.

L'étude pluridisciplinaire entamée sur le lac de haute altitude de Cristol (6°36'E, 44°59'51'N, 2248 m) dans le Briançonnais vise à reconstruire l'évolution du couvert végétal et de la faune de coléoptères aux abords de ce site, à partir de la déglaciation du début de l'Holocène jusqu'à la période actuelle, en relation avec l'évolution du climat et l'impact des activités humaines. Ce projet fait intervenir différentes disciplines complémentaires : la palynologie (Fauquette et Talon, 1995 ; Nakagawa *et al.*, soumis), l'analyse des macrorestes végétaux (Brugiapaglia *et al.*, en préparation) et l'analyse des macrorestes de coléoptères

(Ponel *et al.*, en préparation) exploitant une même séquence sédimentaire, la dendroécologie exploitant les troncs fossiles immergés dans le lac (Edouard *et al.*, en préparation). Les macrofossiles des sédiments quaternaires sont constitués par des fruits, graines, bois, feuilles, écailles, macrospores des algues et des champignons. La détermination de ces macrorestes fossiles est basée sur la confrontation avec le matériel actuel. Les facteurs qui influencent la composition fossile des graines et des fruits sont liés soit à la structure et à la biologie des plantes, soit aux facteurs externes qui influencent la diffusion, la déposition et la conservation. Parmi les nombreux troncs présents sur le site, 150 bois environ ont été prélevés. Trente-sept datations (10 sur du mélèze et 27 sur du pin cembro) ont été effectuées sur des bois dont les chronologies ne présentaient pas de synchronisme ou pour lesquelles le synchronisme manquait de fiabilité.

L'analyse paléanthracologique nécessite beaucoup d'échantillons et beaucoup de datations. C'est pourquoi l'interprétation des charbons de bois sera basée ici sur quatre secteurs : Briançonnais (lac Cristol), Queyras (vallée de l'Aigue Agnelle), Parpaillon-Haute Ubaye et secteur Restefond-Haute Tinée (Carcaillet et Thinon, 1996 ; Carcaillet, 1996 ; Carcaillet, 1998 ; Carcaillet *et al.*, 1998 ; Talon, 1997 ; Talon *et al.*, 1998). Dans cette partie des Alpes, le contraste entre les versants est particulièrement bien marqué. Les versants exposés au sud sont cultivés ou l'ont été, jusqu'à 2200 m ou plus, et sont occupés par des pâturages jusqu'aux sommets. La limite supérieure de la forêt (mélèze, pin à crochets, pin cembro) est comprise entre 2000 et 2400 m. En revanche, les versants nord sont pour la plupart boisés jusqu'à 2400 m, principalement par des peuplements monospécifiques de mélèzes. Trente-quatre fosses pédologiques ont été ouvertes, réparties le long de transects altitudinaux, de 1950 m à 2919 m d'altitude.

3. METHODES

Nous avons travaillé à deux niveaux développés en parallèle : (1) synthétiser des connaissances sur les dix derniers millénaires en privilégiant une diversité maximale de données paléocéologiques, aptes par leur combinaison à fournir des signaux robustes ; (2) utiliser des modèles mathématiques capables d'expliquer les changements mis en évidence par les données du passé.

3.1. Reconstitution des facteurs ayant marqué les écosystèmes actuels

L'approche pluridisciplinaire ne peut être que la règle de base pour des disciplines impliquant aussi bien les sciences de l'homme que celles de la nature. La synthèse de ces données est basée sur différentes analyses qualitatives ou quantitatives, qui nous donnent accès à l'histoire de la végétation et du climat de l'Holocène.

3.1.1. Reconstitution de la végétation sous forme de biomes

La typologie des biomes que l'on va utiliser est celle de Prentice *et al.* (1992) dont la distribution est basée sur cinq paramètres climatiques : la température moyenne du mois le plus froid (MTCO en anglais), la température moyenne du mois le plus chaud (MTWA), la somme des températures quotidiennes supérieures à 0°C (GDD0) et supérieures à 5°C (GDD5), le rapport entre évapotranspiration réelle et évapotranspiration potentielle ($\alpha = \text{ETR}/\text{ETP}$). Ces biomes sont donc potentiels. Une méthode, appelée « biomisation », a été mise au point par Prentice *et al.* (1996) et améliorée par Tarasov *et al.* (1998) et Peyron *et al.* (1998), qui permet d'attribuer un biome à chacun des spectres polliniques, ce qui permet de

reconstituer de manière objective les fluctuations de la végétation au cours du temps et pour une région donnée.

3.1.2. Reconstitution du climat par la méthode des meilleurs analogues

Pour reconstruire quantitativement le climat à partir de données polliniques, la méthode la plus utilisée est la méthode des analogues (Guiot, 1990 ; Bartlein *et al.*, 1986 ; Prentice *et al.*, 1991). Elle consiste à rechercher dans un lot aussi diversifié que possible d'assemblages polliniques actuels, ceux qui ressemblent le plus à celui du passé que l'on veut reconstruire. Leur similarité est basée sur une distance euclidienne entre racines carrées des pourcentages polliniques (appelée distance carrée de corde). Pour chaque spectre fossile, les quelques spectres actuels ayant la distance la plus faible en fournissent les meilleurs analogues. La moyenne pondérée (selon l'inverse de la distance de corde) des analogues fournit l'estimation du climat. La variabilité entre les analogues donne une idée de la précision que l'on peut espérer de cette estimation. La méthode a été validée en réestimant le climat de chaque spectre actuel à partir de ses plus proches analogues (voir par ex. Guiot, 1990).

3.1.3. Analogues polliniques contraints par les niveaux lacustres

Si l'on dispose d'une courbe de niveaux lacustres (en mètres par rapport au niveau actuel) correspondant aux spectres polliniques, on peut raffiner la sélection des analogues. On peut réduire le choix des analogues à ceux qui sont compatibles avec l'information représentée par les niveaux lacustres. Le paramètre le plus adéquat est sans doute P-E (précipitations moins évapotranspiration réelle) : on rejette les analogues dont la valeur de P-E n'est pas conforme avec la variation du niveau lacustre reconstruit.

3.2. Modélisation de la réponse des écosystèmes au climat

3.2.1. Modélisation la productivité primaire de types fonctionnels de plantes

Le modèle BIOME3 (Haxeltine et Prentice, 1996b) est un modèle d'équilibre qui repose sur la notion de type fonctionnel de plante (PFT), dont la distribution géographique est contrôlée par des contraintes écophysiological. Il représente une tentative d'intégration des deux aspects, biogéographique et biogéochimique, de la végétation (VEMAP members, 1995). Mais ce n'est qu'une étape vers le développement de modèles d'écosystèmes globaux simulant la dynamique de la végétation (Woodward *et al.*, 1998 ; Foley *et al.*, 1998).

Les entrées du modèle sont constituées de données climatiques, concentration du CO₂ atmosphérique, latitude, ainsi que de données sur les différents types de sol, sous la forme de classes de texture de sol provenant des cartes de sol de la FAO (FAO, 1974). A vocation globale, le modèle peut également travailler à l'échelle d'un site si on lui fournit le climat correspondant.

La première partie du modèle repose sur des considérations de contraintes physiologiques hypothétiques ou connues sur différents types de plantes (Woodward, 1987 ; Neilson, 1995 ; Prentice *et al.*, 1992). Chaque PFT peut être considéré comme un vecteur dont les composantes sont des paramètres écophysiological ; par exemple : le type phénologique (sempervirent ou décidu) ou le cumul journalier des températures de croissance au-dessus de 5°C (GDD5) qui caractérise les conditions climatiques nécessaires pour que la couverture foliaire se développe, ou encore le type de plante (en C3 ou en C4). Pour un point donné, un ensemble de contraintes bioclimatiques (MTCO, MTWA, GDD5) est appliqué pour obtenir les PFT potentiellement présents sur cette cellule.

La seconde partie du modèle est l'estimation de la surface foliaire de chaque PFT potentiellement présent. Pour quantifier cette surface, la modélisation repose sur l'équilibre

entre deux effets opposés. Ainsi, l'estimation de l'aire des feuilles peut être assimilée à un problème d'optimisation. L'avantage d'une grande surface foliaire en terme d'interception de la lumière est contrebalancé par le coût en terme d'évapotranspiration. Haxeltine et Prentice (1996a) ont suggéré que la productivité primaire nette (PPN) exprime bien ces avantages et ces coûts. Le problème d'optimisation est donc équivalent, conceptuellement, à maximiser la PPN pour une valeur de la surface foliaire représentée par le LAI (Leaf Area Index).

Après avoir optimisé le LAI, la compétition entre les différents PFT est simulée en utilisant la PPN de chacun comme un indice de compétitivité. Au sein des espèces ligneuses, celle qui aura la plus grande PPN sera qualifiée de « dominante ». Ensuite l'équilibre de compétition entre les plantes ligneuses et les herbacées dans un écosystème de type savane, par exemple, est déterminé par la compétition pour l'eau du sol disponible (Walter, 1971 ; Neilson, 1995 ; Haxeltine et Prentice, 1996b). Les autres facteurs de modification importants sont les différences de physiologie, la perturbation causée par les feux et la compétition pour la lumière (Hopkins, 1992 ; Neilson, 1995).

La troisième partie du modèle est la classification en types de biomes. Cette classification est effectuée à partir du PFT dominant et de la valeur de LAI. Les paramètres de sortie sont essentiellement la PPN et le LAI des différents PFT.

3.2.2. Utilisation en mode inverse de BIOME3

Les approches statistiques des reconstructions climatiques ne permettent pas d'intégrer des facteurs ayant varié de manière beaucoup plus forte dans le passé que maintenant, comme la concentration en CO₂. Le modèle BIOME3 par sa philosophie mécaniste permet d'en tenir compte. Son utilisation nécessite d'être capable d'inverser le modèle à partir des données polliniques. Cela se fait grâce à des algorithmes d'optimisation de Monte-Carlo (Metropolis-Hastings : Guiot *et al.*, sous presse). Dans cette approche, d'autres informations peuvent être prises en compte, telles que le ruissellement (P-E) qui peut être corrélé aux courbes de niveaux lacustres.

La première étape consiste à établir un modèle statistique capable de traduire les simulations de BIOME3 (essentiellement la PPN des différents PFT) en terme de données polliniques (les scores des PFT définis à la section 3.1.1). On appellera cette fonction « fonction de transfert BIOME3-pollen », calibrée sur un lot de plus de 1000 spectres de surfaces. La technique d'optimisation employée est celle des réseaux de neurones.

La seconde étape de la méthode consiste, pour ce site, à faire varier le climat à l'entrée et à comparer les sorties du modèle (via transformation par la fonction de transfert) avec les données polliniques du passé. Grâce à une fonction de vraisemblance qui mesure la corrélation entre modèle et données, on trouve quels sont les scénarios climatiques les plus compatibles avec les données (Guiot *et al.*, sous presse).

4. RESULTATS

4.1. Variations de la végétation dans les Alpes internes du sud

Les résultats qui suivent concernent essentiellement le lac Cristol pour lequel une étude pluridisciplinaire a été menée, sur le modèle de celle du Taillefer (Tessier *et al.*, 1993).

4.1.1. Analyse pédoanthracologique et autres macrorestes végétaux

Des charbons ont été récoltés dans tous les prélèvements jusqu'à l'altitude de 2919 m. Ce résultat révèle l'importance des feux dans toute l'actuelle zone asylvatique. Des espèces ligneuses ont colonisé, à une époque donnée, l'intégralité de la zone supraforestière actuelle. On peut résumer de la façon suivante l'histoire de la végétation ligneuse dans les Alpes internes du sud (en tenant compte à la fois de l'analyse pédoanthracologique, et de l'analyse des macro fossiles et pollens du Lac Cristol) :

- De 6000 ¹⁴C B.P. à 5000 ¹⁴C B.P., la végétation forestière comprise entre 2000 m et 2400 m est composée d'une forêt de pin cembro, de mélèze et de bouleau. L'analyse macro fossile (appuyée par les résultats de la palynologie sur la même séquence) montre que le bouleau s'est installé en premier, suivi du mélèze et du pin cembro, et que ce dernier prend progressivement de l'importance. Ce peuplement, peu dense car composé d'essences héliophiles, est installé sur un sous-bois d'éricacées.
- A partir de 5000 ¹⁴C B.P. au lac Cristol, à 2248 m d'altitude, le bouleau et le mélèze déclinent au profit du pin cembro. L'analyse des charbons de bois dans les sols du lac Cristol révèle elle aussi une très nette dominance des charbons de pin cembro.
- Entre 4000 et 3000 ¹⁴C B.P., l'analyse anthracologique ne montre pas de grands changements dans la composition des peuplements. Elle permet en revanche d'attester de la présence du mélèze jusqu'à 2670 m d'altitude dans la vallée de l'Ubaye vers 3500 B.P. (Massif du Parpaillon). Les arbres, mélèze et pin cembro, présents simultanément dans tous les assemblages de charbons de bois au-dessus de 2400 m, ont donc colonisé la haute altitude (jusqu'à 2670 m au moins) à la faveur d'un épisode climatiquement favorable.
- De 3000 ¹⁴C B.P. à nos jours : cette période est caractérisée par une accélération de l'ouverture de la forêt, voire de sa destruction. Au lac Cristol, le déclin dans l'enregistrement des macrorestes intervient dans les 30 derniers centimètres de la séquence de tourbe. On peut penser qu'il ne reste autour du lac que quelques individus dispersés, responsables de la production des rares macrorestes encore enregistrés (*Larix*, *Pinus cembra*, *Alnus*, *Betula*, *Salix*). Aujourd'hui, le lac est entouré d'une pelouse et de quelques éricacées et genévriers, mais des régénérations de mélèze et de pin cembro colonisent la pente exposée à l'est du bassin versant, en amont du lac.

Les incendies répétés, combinés ou non aux facteurs climatiques, ont donc contribué non seulement à l'abaissement de la limite supérieure de la végétation forestière de près de 700 m en versant sud et 300 m en versant nord, mais aussi à la modification de la composition de la végétation : les forêts de pin cembro et de mélèze ont laissé la place à un mélézin monospécifique en versant nord.

4.1.2. Analyse paléontomologique (lac Cristol)

Au total, près de 27 000 fragments d'insectes ont été identifiés, correspondant à 287 taxons dont une majorité a été déterminée au niveau spécifique. Les groupes qui ont fait l'objet d'une attention particulière sont les Coléoptères (groupe dominant), les Hyménoptères Formicidae, les Mégaloptères, les Névroptères, les Diptères Bibionidae, les Trichoptères, les Hétéroptères et les Dermaptères.

La diversité écologique des Coléoptères identifiés permet de fournir une grande quantité d'informations originales : (1) composition de la flore et de la végétation locale par l'intermédiaire des insectes phytophages, monophages ou oligophages (Chrysomelidae, Curculionidae, Scolytidae ...); (2) proximité de la limite forestière et degré d'ouverture du milieu par la présence d'espèces terricoles, soit forestières soit de milieux ouverts (Carabidae, Staphylinidae ...); (3) indications climatiques par la présence d'espèces liées aux névés persistants (*Helophorus glacialis*); (4) présence possible de troupeaux, suggérée par l'identification de Coléoptères coprophages; (5) autres indices de présence et d'activités

humaines, comme la mise en évidence de Coléoptères phytophages liés aux plantes nitrophiles des dépôts de troupeaux (*Urtica*, *Plantago* ...).

En l'état actuel du travail, une analyse détaillée de l'évolution des différentes catégories écologiques d'insectes n'est pas encore possible car elle nécessite des investigations assez poussées pour chaque taxon présent. Il est cependant possible d'établir un histogramme montrant l'évolution du nombre d'individus en fonction du temps. Les principaux points mis en évidence par cette analyse préliminaire sont : (1) la présence d'insectes sur la quasi-totalité de la séquence, sauf dans un échantillon (25-20) avec oxydation sur les 25 cm superficiels de la séquence ; (2) une zone à très gros effectifs centrée autour de l'échantillon 60-55 cm (avoisinant 2000 individus par échantillon) et couvrant approximativement la période de 5000 à 3000 ans-¹⁴C B.P.. La majorité des espèces impliquées étant liée aux arbres, il est clair que cette dernière phase correspond à une densification du couvert forestier. On remarque cependant que certaines espèces de Coléoptères liées aux milieux ouverts ou aux névés, telles que *Aphodius mixtus* ou *Helophorus glacialis* sont présentes de manière continue dans la séquence. Le site devait se trouver soit à proximité de la limite forestière, soit à proximité d'une clairière. Parfois une partie de la faune a été entraînée dans le site de dépôt par ruissellement depuis les pentes abruptes qui entourent le lac, ce qui peut poser quelques problèmes d'interprétation.

4.1.3. Analyse des troncs d'arbres (Lac Cristol)

Même s'il n'y a plus d'arbres actuellement sur le site, il en existe encore dans les environs. Ces troncs indiquent une présence continue *in situ* des arbres depuis 8000 ans calendaires avant le présent (noté cal B.P.) et une forte concentration d'arbres datés entre 5500 et 4500 ans cal. Deux espèces sont présentes : le mélèze avant 6000 cal B.P. et depuis 2000 cal B.P. (et de façon sporadique entre ces deux périodes), le pin cembro entre 6500 et 2200 cal B.P. et presque exclusivement vers 6500-5500 cal B.P.. La limite forestière locale a donc toujours été supérieure ou égale à 2200 m (à l'exception peut-être des périodes correspondant aux hiatus). Les hiatus sont attribuables à l'échantillonnage, ou bien représentent une réalité passée de retrait des arbres (abaissement de la limite forestière ?) : il est difficile de trancher à ce stade du travail. L'hiatus récent (500 cal B.P.) pourrait être expliqué par l'action anthropique.

Le mode de représentation incite malgré tout à prendre en compte la concentration des dates comme indicateur de l'abondance des arbres. Dans les périodes identifiées, on constate une forte densité du milieu sylvaïque à pin cembro entre 6200 cal B.P. et 4900 cal B.P., les pins cembro formant une cembraie quasi pure. Pendant les autres périodes, la densité forestière pourrait être moins élevée. La position chronologique du mélèze indiquerait son aptitude colonisatrice à la fin du Boréal et au début de l'Atlantique : c'est en cohérence avec la venue ultérieure du cembro (ce qui s'observe actuellement). La présence du mélèze pendant la période historique et l'absence du cembro peut s'expliquer par les valeurs respectives des deux essences que les montagnards leur attribuaient : le mélèze fournit du bois d'œuvre et un espace de pâturage important même si la qualité de la strate herbacée n'est pas excellente, alors que les forêts de cembro n'offrent pas ces avantages.

Tableau 1. Synthèse des bioindicateurs des fluctuations de la forêt utilisés au Lac de Cristol :

(+) signifie élévation des zones forestières, (-) abaissement, (0) proche d'aujourd'hui.

La synthèse donnant les variations de la **limite de la forêt** est calculée comme suit :

-- majorité d'indicateurs pour un abaissement, ++ majorité pour une élévation,
+ quelques « pas de changement » accompagnés d'un +, 0 exclusivement "pas de changement"

Profondeur	insectes	macrorestes	charbons	troncs	Limite de la forêt
(Présent) 25		-	-	-	--
75-225		-	-	-	--
275	0	-	-	-	--
325-375	+	+	+	0	++
425-475	++	+	+	0	++
525-675	++	+	+	+	++
(5000 ¹⁴ C B.P.) 725	++	0	0	+	++
775	++	0	0	+	++
825-925	+	0	0	+	+
975	+	0		0	+
(6300 ¹⁴ C B.P.) 1025	+	0		0	+
1075	+	+		0	+
1125-1175	0	+		0	+
1200	0	+			+
(8000 ¹⁴ C B.P.) 1225	0	+			+
1250-1300	0	+			+
1325-1450	0	0			0

4.1.4. Synthèse

L'ensemble de ces indicateurs montre que la limite supérieure de la forêt a été plus haute qu'actuellement durant la plus grande partie de l'Holocène, dépassant souvent 2400 m et atteignant durant la période la plus favorable (5000-3000 ans ¹⁴C B.P., soit 5700-3200 cal B.P.) une altitude de 2670 m, comme l'attestent les charbons de bois. Il n'y a pas complet accord avec les troncs d'arbres, mais pour ces derniers l'étude n'est pas encore exhaustive. Après 3000 ans ¹⁴C B.P., la forêt s'ouvre progressivement sous l'effet possible de feux d'origine anthropique. Le diagramme pollinique montre l'apparition de taxons anthropiques (*Rumex*, *Plantago*) ainsi que l'augmentation nette des herbacées après 2000 ans ¹⁴C B.P.. Les insectes ne permettent pas d'attester de cette anthropisation, car il y a peu de coprophages dans la séquence (mais en fait, il y a peu d'insectes au-delà de 2000 ans ¹⁴C B.P.. pour des raisons de mauvaise conservation).

Le tableau 1 donne la synthèse de ces reconstructions. Pour cela, on considère que la limite actuelle de la forêt (en-dessous de 2200 ans) pourrait être en fait à 2400-2500 m si elle était en équilibre avec le climat (information fournie par les charbons de bois). Avant 8000 ans ¹⁴C B.P., elle semble avoir été à cette altitude. De 8000 à 5500 ans ¹⁴C B.P., elle est montée un peu plus haut sous l'effet d'une augmentation des températures. De 5500 à 2500 ans ¹⁴C B.P., elle était encore plus haute et surtout composée de pin cembro. Ensuite, elle s'est abaissée progressivement sous l'effet vraisemblable de la pression anthropique. Considérant que le facteur climatique déterminant pour le passage d'une forêt de montagne à une pelouse alpine est le GDD5 (Prentice *et al.*, 1992), on considère que la forêt est contrainte par ce facteur avant 2500 ans ¹⁴C B.P., et par la pression anthropique après.

L'indice du tableau 1 va être relié aux variations de GDD5. Un GDD5 < 350°C*jours correspond à la toundra, un GDD5 > 900°C*jours à une forêt de conifères. Entre ces deux limites, on peut être dans la steppe, dans la taïga ou dans la forêt décidue froide selon la valeur prise par d'autres paramètres tels que ETR/ETP et/ou MTCO. Mais l'essentiel de la taïga se trouve entre 500 et 900°C*jours. Il semble donc que la quantité de °C*jours nécessaires à un changement significatif de la forêt est de l'ordre de 300. La valeur actuelle de GDD5 au lac de Cristol est de 650°C*jours : en tenant compte que MTCO = -8°C et

ETR/ETP=100%, on est potentiellement dans la taïga et un réchauffement substantiel de 300°C*jours ferait tendre vers la forêt de conifères. Il faut bien noter ici que la perturbation anthropique n'est pas suffisante au niveau du diagramme pollinique pour changer le biome : c'est bien la taïga qui est prédite par la méthode de biomisation de la section 3.1.1.

On va appliquer la méthode des analogues contraints aux données polliniques en ne conservant que ceux dont la valeur de GDD5 correspond à l'indice de limite forestière. La correspondance se fait en tenant compte du fait que la végétation actuelle semble être en équilibre avec un GDD5 correspondant à une taïga (indice=0) et qu'il faut au minimum un changement de $\pm 300^\circ\text{C}\cdot\text{jours}$ pour changer de biome (forêt de conifères ou toundra). Il semble donc naturel de faire correspondre un + à une augmentation de 300°C*jours et un - à une diminution de 300°C*jours. Pour les 275 cm supérieurs de la carotte, on remplace le signe «-» par un «0», imposant ainsi à GDD5 d'être compris entre 150 et 1050 °C*jours, ce qui n'est pas une contrainte très forte. Il en est de même pour la partie inférieure de la carotte (en-dessous de 1300 cm). Pour le reste, pour un indice forestier positif (ou très positif), on impose un $\text{GDD5} > 750^\circ\text{C}\cdot\text{jours}$.

La figure 1 présente les résultats de la reconstitution de GDD5 et MTWA. Comme attendu, en-dessous de 1300 cm (8000 ans ^{14}C B.P.), GDD5 et MTWA étaient proches des valeurs actuelles. Ensuite ces deux paramètres ont atteint des valeurs assez élevées (augmentation d'au moins 600°C*jours et 3°C). Ils ont rejoint des valeurs proches de l'actuel au-dessus de 300 cm (2500 ans ^{14}C B.P.).

4.2. Variations de la forêt dans le Jura (lac du Locle)

On applique la méthode de reconstruction climatique à partir des analogues polliniques actuels contraints par les niveaux lacustres telle qu'elle est décrite à la section 3.1.3. La variable de ruissellement (P-E) est utilisée pour représenter les niveaux lacustres. Actuellement, au lac du Locle, P-E est estimé approximativement à 550 mm. Selon la méthodologie employée, des niveaux supérieurs d'1.50 m au niveau actuel nécessitent un P-E supérieur à 600 mm et des niveaux proches de l'actuel (écart < 0.5 m en valeur absolue) sont contraints par un P-E compris entre 400 et 700 mm.

La figure 2 permet de comparer la courbe des niveaux lacustres (Fig. 2a) à celle de P-E reconstruite par le pollen seul (Fig. 2b) et celle reconstruite par le pollen contraint (Fig. 2c). On s'aperçoit que le pollen arrive à capter les bas niveaux lacustres du début de l'Holocène et de l'Atlantique moyen (après 7000 ans cal B.P.), mais qu'il y a peu de variations entre les deux phases. Le pollen contraint par les lacs permet de reproduire à peu près correctement la courbe des niveaux lacustres. On utilise les analogues polliniques sélectionnés sous contrainte lacustre pour reconstruire les autres paramètres climatiques, en particulier GDD5 (Fig. 2d). On voit que les hauts niveaux lacustres correspondent à une diminution de GDD5 (de l'ordre de 300-500 °C*jours) après 11 000 ans cal B.P. Avant 11 000 ans cal B.P., alors que la taïga remplaçait la forêt mixte et que le niveau du lac était bas (proche du niveau actuel), GDD5 était de 1000°C*jours plus bas que durant les bas niveaux de l'Holocène. L'évènement 8200 ans cal B.P., reconnu dans les glaces du Groenland (Dafil-Jensen *et al.*, 1998) est marqué en été, avec une baisse de 200°C*jours. La comparaison avec la reconstruction climatique du lac de Cristol montre les mêmes tendances : réchauffement au début de l'Holocène entre 11000 et 10500 ans cal B.P., et refroidissement après 7000 ans cal B.P.

4.3. Variations du climat dans les Alpes du sud (lac de St Léger) et validation de BIOME3

Les changements majeurs du niveau du lac de Saint Léger (Digerfeld *et al.*, 1997) sont montrés à la figure 3c. Ce lac semble beaucoup moins sensible que le lac du Locle dans le Jura (Fig. 2a). Néanmoins, on retrouve un trait commun à toute la région (Harrison *et al.*, 1993) : de bas niveaux à partir de 7000 cal B.P. (6000 ans ^{14}C B.P.). Avant 9000 cal B.P. (8000 ans- ^{14}C B.P.), le lac de St Léger n'enregistre pas de fluctuations importantes, contrairement au lac du Locle, ce qui s'explique par le fait que les enregistrements sédimentologiques du passé sont déterminés aussi par des conditions locales (Magny, 1992).

Nous allons tout d'abord utiliser cette courbe de la figure 3c pour contraindre les analogues polliniques, comme nous l'avons fait pour le lac du Locle (section 4.2.1). La courbe reconstruite de P-E reproduit bien les hauts niveaux lacustres avant 7000 ans ^{14}C B.P. et vers 500 ans ^{14}C B.P. Les autres paramètres seront étudiés plus bas conjointement avec les résultats de la modélisation inverse.

Le modèle BIOME3 utilisé en mode inverse (section 3.2.3) permet d'atteindre plusieurs objectifs : (1) reconstruire le climat du passé sous des conditions différentes de l'actuel (faible taux de CO_2) ; (2) inclure plusieurs « proxy » liés au modèle : données polliniques et niveaux lacustres ; (3) tester les performances du modèle sous des conditions différentes de l'actuel, par comparaison avec les reconstructions classiques. Nous nous attacherons aux deux derniers objectifs.

Dans un premier temps, nous avons pris en compte les données polliniques seules du lac de St Léger. Les pourcentages des taxons polliniques sont transformés en scores de PFT (section 3.1.1). Chaque spectre pollinique ainsi transformé est comparé aux sorties de BIOME3 obtenues pour le climat actuel. Pour que sorties du modèle et scores de PFT soient comparables, on applique une fonction de transfert aux sorties du modèle. On essaie d'optimiser la corrélation en modifiant le climat d'entrée selon l'algorithme de Metropolis-Hastings et à l'intérieur de la fourchette [-8, +4°C] pour les températures mensuelles et [-40, +40%] de la valeur actuelle pour les précipitations mensuelles, ce qui donne des distributions de probabilité dont le mode situe la meilleure corrélation entre modèle et données.

Le modèle BIOME3 fournit, en sortie, les paramètres bioclimatiques importants pour la végétation et le bilan hydrique des lacs : E/PE, P-E, GDD5, MTCO, MTWA, etc. La figure 3 en représente quelques-uns. E/PE ne varie pas beaucoup durant l'Holocène. P-E a tendance à être proche de 0 au début de l'Holocène et légèrement négatif ensuite. GDD5 est la plupart du temps positif, avec une distribution bimodale comme la température de juillet. Les précipitations annuelles suivent à peu près P-E.

Dans un second temps, nous avons contraint les données polliniques par les niveaux lacustres. Pour cela, au lieu de balayer tout l'espace climatique (-8 à +4°C pour T et -40 à +40% pour P), nous avons rejeté les valeurs de P et T qui ne donnaient pas une valeur de P-E cohérente avec les niveaux lacustres. On rejette les cas où :

- ✓ le niveau du lac < 0.5 m (en valeur absolue) et $\delta(\text{P-E}) < 100$ mm en valeur absolue
- ✓ le niveau du lac > 0.5 m et $\delta(\text{P-E}) < 0$ mm
- ✓ le niveau du lac < -0.5 m et $\delta(\text{P-E}) > 0$ mm

par rapport aux valeurs actuelles. Cela donne les résultats notés BIOME3/LACS à la figure 3.

Les courbes de GDD5 (Fig. 3a) sont assez stables jusqu'en 2000 ans B.P. Une période de grande variabilité est détectée par la méthode BIOME3. Contrairement à ce qui est obtenu avec les deux autres méthodes, les analogues avant 7000 ans ^{14}C B.P. indiquent une diminution des températures d'été en liaison avec des niveaux lacustres élevés. Ceci est conforme aux reconstructions de GDD5 au lac de Cristol à partir de la limite supérieure de la forêt (Fig. 1). Pour ETR/ETP (Fig. 3b), il n'y a pas de grandes différences entre les trois

reconstructions. La comparaison de P-E obtenue à partir de BIOME3/LACS est très proche de la courbe des lacs.

En conclusion, malgré quelques petites divergences peu significatives, BIOME3 semble simuler aussi bien la végétation que le bilan hydrique. Les variations du climat durant l'Holocène étant de l'ordre de celles prévues pour un doublement de CO₂, on va pouvoir utiliser ce modèle pour faire de la prévision.

4.4. Prédiction des changements potentiels de la structure de la forêt d'altitude dans les Alpes et le Jura

Pour la prévision de l'effet d'un changement global (climat et effet direct du CO₂) sur les écosystèmes des Alpes, on utilise le modèle ARPEGE de Météo-France (Dequé *et al.*, 1998). Sa grille est de 2.79° en latitude et 3° en longitude. Il donne une augmentation de température de 2 à 3°C, tandis que le signal est moins net pour les précipitations. Ces valeurs sont cohérentes avec l'ensemble des simulations compilées par Kattenberg *et al.* (1995). Pour simplifier, et surtout parce que leur simulation est très variable d'un modèle à l'autre, on considère que les précipitations ne changent pas. Ce problème est limité car en montagne la température contraint plus la végétation que les précipitations. Pour les températures, on peut travailler en terme d'altitude apparente : la diminuer de 400 m permet, en prenant un gradient altitudinal de 0.5 à 0.6°C par 100 m (Ozenda, 1981), de rendre compte d'une augmentation de 2-3°C. Le tableau 2 présente les changements climatiques qui en découlent pour les trois sites considérés. On remarque bien que les précipitations changent peu.

Afin de bien vérifier l'effet individuel du changement de température et de celui du CO₂, on fait deux expériences de sensibilité. La première consiste à appliquer les changements décrits au tableau 2 avec un taux de CO₂ de 350 ppmv, et la seconde à y ajouter l'effet physiologique du doublement de CO₂ (700 ppmv). Les résultats sont comparés à l'expérience de contrôle (climat et CO₂ actuels). Ces valeurs de climat et de CO₂ sont entrées dans BIOME3, dont les sorties sont introduites dans la fonction de transfert donnant les scores polliniques simulés des PFT (voir figure 4).

Dans le Jura, la figure 4a montre qu'actuellement au lac du Locle les PFT forestiers dominants sont ts (tempéré décidu) et ctc (conifère tempéré). Cette combinaison donne un biome de forêt mixte tempérée (COMX). Le poids des plantes steppiques (cgs) n'est pas négligeable, ce qui indique que la limite forestière n'est pas loin. L'augmentation des températures ne change pas beaucoup les PFT du lac du Locle, qui se trouve sans doute loin des marges géographiques de son biome.

Du point de vue des biomes, on observe les évolutions suivantes : le biome est actuellement COMX (forêt mixte tempérée) ; une augmentation de température ne le change pas réellement, mais l'ajout de l'effet physiologique du CO₂ fait passer le site dans le biome de forêt décidue tempérée (TEDE). Au lac du Locle, GDD5 est actuellement 1400°C*jours et passe à 1900°C*jours sous un doublement de CO₂. De telles valeurs ont été atteintes au Boréal et à l'Atlantique (entre 9000 et 8000 ans cal B.P. : figure 2). En conclusion, un doublement de CO₂ rendrait les conditions propices à l'extension d'une chênaie mixte en lieu et place de la végétation actuelle.

Dans les Alpes, la figure 4b montre qu'actuellement à St Léger, les PFT forestiers dominants sont également ts (tempéré décidu) et ctc (conifère tempéré). Cette combinaison donne un biome de forêt mixte tempérée (COMX). Le poids des plantes steppiques (cgs) est également important. L'accroissement des températures diminue tous les scores des PFT, sans doute par une augmentation de l'aridité du site qui est actuellement sous influence

méditerranéenne. Cependant l'effet direct de l'augmentation du CO₂ compense cette aridité en permettant une diminution de la surface stomatale qui induit à son tour une plus grande efficacité dans l'utilisation de l'eau disponible.

Du point de vue des biomes, on observe les évolutions suivantes : une augmentation de température fait passer COMX à TEDE, de même pour l'ajout de l'effet physiologique du CO₂. L'augmentation de température fait passer GDD5 à 1740°C*jours, soit une augmentation de 420°C*jours, une valeur qui ne semble avoir été atteinte qu'entre 8000 et 7000 ans ¹⁴C B.P. (8900-7900 ans cal B.P.), au début de l'Atlantique (figure 3 : BIOME3/LACS).

La figure 4c montre qu'actuellement, au lac de Cristol, les PFT forestiers dominants sont bs (boréal décidu) et dans une moindre mesure bec (boréal conifère) et ctc (conifère tempéré). Le PFT ts est absent. Cette combinaison donne un biome de taïga. Le poids des plantes steppiques (cgs) est plus important que les autres PFT, ce qui signifie que la limite forestière (potentielle) est vraiment proche. L'augmentation des températures diminue tous les scores des PFT bs et bec, mais accroît celui de ts. L'effet direct de l'augmentation du CO₂ amplifie encore cette tendance.

Du point de vue des biomes, on observe les évolutions suivantes : actuellement TAIG, une augmentation de température le fait passer à COMX ; et l'ajout de l'effet physiologique du CO₂ à TEDE. Le doublement de CO₂ a donc un effet drastique sur les sites de transition comme le lac de Cristol. L'augmentation de température fait passer GDD5 à 870°C*jours, soit une augmentation de 220°C*jours. Cette valeur est dépassée entre 8900 et 3200 ans cal B.P. (1300 à 300 cm : figure 1).

Tableau 2. Climat actuel des quatre sites et changements adoptés pour la simulation des forêts d'altitude aux quatre sites ; ceux-ci sont obtenus par une diminution de 400 m en altitude ; MTCO est la température moyenne du mois le plus froid, MTWA la température moyenne du mois le plus chaud ; Tmin est la température minimale absolue.

Site	Altitude	MTCO	MTWA	Tannuelle	Pannuelle	GDD5	Tmin
Locle	915m	-1.7°C	15.7°C	6.7°C	1190 mm	1400°C*jours	-28.8°C
	500m	0°C	17.9°C	8.9°C	1058 mm	1900°C*jours	-24.5°C
St Léger	1308m	-1.6°C	17.4°C	7.7°C	824mm	1280°C*jours	-26.5°C
	900m	1.1°C	19.8°C	10.3°C	805mm	1700°C*jours	-22.6°C
Cristol	2248m	-8.0°C	12.2°C	3.0°C	818mm	650°C*jours	-35.7°C
	1850m	-4.7°C	14.5°C	5.0°C	822mm	870°C*jours	-31.6°C

5. DISCUSSION ET PERSPECTIVES

Les études paléoécologiques menées dans les Alpes (principalement analyses polliniques et macro-fossiles) ont largement contribué à mieux comprendre les modalités de la migration postglaciaire des espèces arborescentes et les patrons actuels de distribution de la végétation (Beaulieu, 1977 ; Wegmüller, 1977 ; Burga, 1988 ; David, 1995, 1997 ; Berglund *et al.*, 1996). Cependant, la résolution spatiale de ces analyses reste insuffisante pour décrire avec précision les fluctuations altitudinales de la limite supérieure des arbres (Ponel *et al.*, 1992 ; Tessier *et al.*, 1993 ; Amman & Wick, 1993 ; Oeggl & Wahlenmüller, 1994 ; Tinner *et al.*, 1996 ; David, 1997 ; Haas *et al.*, 1998), principalement en raison de la rareté en altitude des sites

humides propices à de telles investigations (Bortenschlager, 1993). Cependant, certains sols minéraux de stations bien drainées, situées au-dessus de la limite actuelle des arbres, ont conservé des indices de l'expansion postglaciaire des arbres en altitude, sous la forme de processus pédogénétiques (sols composés, paléosols) ou de macrorestes carbonisés. Les charbons de bois enfouis dans de tels sols peuvent non seulement être datés par le taux de radiocarbone (Tinner *et al.*, 1996), mais aussi être identifiés botaniquement (Cherubini *et al.*, 1995 ; Carcaillet, 1996, 1998 ; Talon 1997 ; Carcaillet *et al.*, 1998 ; Talon *et al.*, 1998). La nature des espèces arborescentes qui ont colonisé l'actuelle zone supra-forestière peut ainsi être connue, de même que l'époque de leur présence sur le site.

L'analyse des charbons de bois a été appliquée dans les Alpes du sud, d'une part pour évaluer l'altitude maximale atteinte par les arbres au cours de l'Holocène et reconstituer la composition de l'étage supra-forestier d'altitude, d'autre part pour évaluer l'importance des feux, qu'ils soient naturels ou anthropiques, dans les patrons de distribution actuels de la végétation des étages subalpin et alpin.

Ces analyses combinées en une « approche multi-proxy » aux analyses polliniques, d'insectes, de macrorestes végétaux et autres indicateurs liés à la végétation, permettent de mieux comprendre les variations de la forêt de montagne. Ces indicateurs paléoécologiques sont souvent qualitatifs, mais une mise en œuvre de techniques statistiques appropriées permet d'évaluer quantitativement les paramètres climatiques qui induisent ces changements.

Les variations de la limite de la forêt ont été de plus de 500 m durant l'Holocène, cela correspond à des variations de température de plusieurs degrés et des variations de GDD5 de plus de 500°C*jours. La période la plus chaude semble avoir été 9000-8000 ans cal B.P.

La combinaison de données polliniques et de reconstitutions paléohydrologiques (niveaux lacustres) a permis quant à elle une meilleure précision dans l'évaluation de la variation des précipitations durant l'Holocène (aussi bien dans le Jura que dans les Alpes). Les hauts niveaux lacustres du début et de la fin de l'Holocène sont de nature en fait assez différente. Au début de l'Holocène, ils sont dus principalement à une évapotranspiration plus faible et à la fin de l'Holocène, à des précipitations plus élevées.

L'ensemble de ces informations a permis de tester un modèle de végétation (Biome3) par une utilisation en mode inverse. Il s'est révélé en fait supérieur à l'approche classique grâce à la possibilité qu'offre la méthode de bien séparer les forçages climatiques sur la végétation et sur le bilan hydrique.

Partant de ces tests positifs, il nous a semblé raisonnable de prédire l'évolution de la végétation telle qu'elle est vue par le pollen. Dans tous les cas, un doublement de CO₂ permet à la végétation d'évoluer vers des conditions plus tempérées. Une végétation de type « forêt mixte tempérée » peut passer à une forêt décidue tempérée grâce à des hivers nettement plus doux et une meilleure efficacité dans l'utilisation de l'eau en été (diminution de la surface stomatale). Même dans le site le plus en altitude (lac de Cristol), de forêt subalpine (taïga) la végétation devient forêt décidue ou mixte. La plupart de ces sites ont connu une telle végétation entre 9000 et 8000 ans cal B.P. (fin du Boréal, début de l'Atlantique). Même si on ne peut pas prendre cette période pour un analogue réel (le taux de CO₂ y était de 280 ppmv), le modèle Biome3 montre que la végétation y était alors proche de ce qu'on peut attendre pour le siècle futur. A la condition toutefois que l'homme ne modifie pas cette évolution.

Nous avons établi dans cette étude une méthodologie apte à mieux faire comprendre les changements de la végétation et du climat, à valider les modèles nécessaires à cette compréhension et à prédire l'évolution des écosystèmes (en terme de composition et de

productivité) pour le siècle futur. Nous prévoyons de développer cette recherche selon plusieurs axes.

En ce qui concerne les données, le point faible reste les datations qui ne sont pas assez nombreuses pour bien synchroniser les différents événements de l'Holocène. Pour les charbons de bois, en particulier, c'est fondamental pour obtenir un historique des feux de forêt (climatiques et/ou anthropiques). Beaucoup d'autres séquences polliniques sont disponibles, mais quelques-unes devraient être traitées en haute résolution. Une approche spatiale, basée à la fois sur ces données polliniques et sur des images satellitaires de la végétation actuelle, permettra de reconstruire avec plus de détails les fluctuations holocènes des forêts d'altitude. La prise en compte de l'action anthropique est encore insuffisante. Sa détection par des bioindicateurs doit être accompagnée des données de l'archéologie et de l'histoire (pour les périodes plus récentes). D'un point de vue modélisation, il faudra améliorer le modèle ou utiliser un modèle plus performant, incluant le cycle de l'azote et une certaine dynamique (mortalité, compétition).

6. REFERENCES CITEES

- Ammann, B., and Wick, L., 1993. Analysis of fossil stomata of conifers as indicators of the alpine tree line fluctuations during the Holocene. In "Oscillations of the Alpine and Polar Tree Limits in the Holocene" (B. Frenzel, Ed.). Paläoklimaforschung 9, 175-185.
- Bartlein, P.J., Prentice, I.C., Webb, T. III, 1986. Climatic response surfaces from pollen data for some eastern North American taxa. *Journal of Biogeography*, 13, 35-57.
- Beaulieu, J.-L. de (1977). Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. Thèse Doct. ès Sciences, Université Aix-Marseille III, 358 p.
- Berglund, B.E., Birks, H.J.B., Ralska-Jasiewiczowa, M., and Wright, H.E. (Eds) (1996). *Palaeoecological events during the last 15000 years*. Willey & Sons, Chichester, Great Britain.
- Bortenschlager, S. (1993). Das höchst gelegene Moor der Ostalpen "Moor am Rofenberg" 2760 m. *Dissertationes Botanicae* 196, 329-334.
- Burga, C.A. (1988). Swiss vegetation history during the last 18000 years. *New Phytologist*, 110, 581-602.
- Carcaillet, C. & Thinon, M., 1996. Pedoanthracological contribution to the study of the evolution of the upper treeline in the Maurienne Valley (North French Alps): methodology and preliminary data. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 91, 399-416.
- Carcaillet, C., 1996. Evolution de l'organisation spatiale des communautés végétales d'altitude depuis 7000 B.P. dans la vallée de la Maurienne (Alpes de Savoie, France) : une analyse pédoanthracologique. Thèse de Doctorat en Sciences, Aix-Marseille III, France.
- Carcaillet, C., 1998. A spatially precise study of fires, climate and human impact within the Maurienne Valley, North French Alps. *Journal of Ecology*, 86, 384-396.
- Carcaillet, C., Talon, B., and Barbero, 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). *Ecologie*, 29, 277-282.
- Cherubini, P., Berli, S., & Schoch, W. (1995). Analisi antracologica per la ricostruzione della storia della vegetazione e negli incendi boschivi negli ultimi 7000

- anni nelle Centrovalli (Ticino, Svizzera). *Bolletino della Societa Ticinese di Scienze Naturali*, 83, 113-120.
- David, F., 1995. Vegetation dynamics in the Northern French Alps. *Historical Biology*, 9, 269-295.
- David, F., 1997. Holocene tree limit history in the northern French Alps: stomata and pollen evidence. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 97, 227-237.
- Dafil-Jensen, D., Mosegaard, K., Gundestrup, N., Clow, G. D., Johnsen, S. J., Hansen, A. W., & Balling, N., 1998. Past Temperatures Directly From the Greenland Ice Sheet. *Science*, 282, 268-271.
- Déqué, M., Marquet, P., Jones, R.G., 1998. Simulation of climate change over Europe using a global variable resolution general circulation model. *Climate Dynamics*, 14: 173-189.
- Digerfeldt, G., Beaulieu, J.L. de, Guiot, J., Mouthon, J., 1997. Reconstruction and paleoclimatic interpretation of Holocene lake-level changes in Lac de Saint-Léger, Haute-Provence, southeast France. *Palaeo-geography, Palaeo-climatology, Palaeo-ecology*, 136, 231-258.
- FAO, 1974 Soil map of the world 1:5,000,000. FAO, Paris.
- Fauquette, S., Talon, B., 1995. - Histoire de la végétation forestière d'un site du Briançonnais: le Lac de Cristol (Hautes-Alpes, France). *C.R. Acad. Sci. Paris, sér. IIa*, 321, 255-262
- Foley, J. A., Levis, S., Prentice, I. C., Pollard, D., and Thompson, S. L., 1998 Jun. Coupling Dynamic Models of Climate and Vegetation. *Global Change Biology*, 4, 561-579.
- Guiot, J., 1990. Methodology of paleoclimatic reconstruction from pollen in France. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 80, 49-69.
- Guiot, J., Torre, F., Jolly, D., Peyron, O., Boreux, J.J. and Cheddadi, J.J., sous presse. Inverse vegetation modelling: a tool to reconstruct palaeoclimates under Changed CO₂ conditions. *Ecological Modelling*.
- Haas, J.N., Richoz, I., Tinner, W., and Wick, L. (1998). Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss Plateau and at the timberline in the Alps. *The Holocene*, 8, 301-309.
- Harrison, S. P., Prentice, I. C., and Guiot, J., 1993. Climatic Controls on Holocene Lake-Level Changes in Europe. *Climate Dynamics*, 8, 189-200.
- Haxeltine, A., and Prentice, I. C., 1996a. A general model for light-use efficiency of primary production. *Functional Ecology* 10, 551-561.
- Haxeltine, A., and Prentice, I. C., 1996b. Biome3 : An equilibrium terrestrial biosphere model based on ecophysiological constraints, resource availability, and competition among plant functional types. *Global Biogeochemical Cycles* 10, 693-709.
- Hopkins, B., 1992. Ecological processes at the forest-savanna boundary. *Nature and Dynamics of the forest-savanna boundaries*, Furley PA et al. (eds), Cahpman and Hall, London, 21-33.
- Kattenberg, A., Giorgi, F., Grassl, H., Meehl, G. A., Mitchell, J. F. B., Stouffer, R. J., Tokioka, T., Weaver, A. J., and Wigley, T. M. L., 1996. Climate Models-Projections of Future Climate. In *Climate Change 1995. The Science of Climate Change*, J. A. Lakeman, ed. (Cambridge: IPCC), pp. 285-358.
- Magny, M., 1992. Holocene lake-level fluctuations in Jura and the northern subalpine ranges, France : regional pattern and climatic implications. *Boreas*, 21, 319-334.
- Magny, M., Schoellammer, P., Richard, H. and Bossuet, G., 1998. A high-resolution of Late Younger Dryas to mid Holocene palaeohydrological changes from the palaeolake Le Locle, Swiss Jura. *CRAS*, 326, 787-793.

- Nakagawa T., Edouard J.L., de Beaulieu J.L., " SEM (Scanning Electron Microscope) pollen analysis in the lake Cristol, French southern Alps : the use of SEM enables more reliable pollen identification of *Pinus cembra* and other *Pinus* species of the region " soumis à *Palaeogeography, Palaeoclimatology & Palaeocology*.
- Neilson, R. P., 1995. A model for predicting continental scale vegetation distribution and water balance. *Ecological Application* 5, 362-386.
- Oeggl, K., and Wahlmüller, N. (1994). A mesolithic seasonal dwelling site in the high-alpine region of the eastern Alps. In "Aspects of archaeological palynology: methodology and applications" (O.K. Davis, Ed.), A.A.S.P. Contributions Series 29, 147-160.
- Ozenda, 1981. *Végétation des Alpes sud-occidentales*. Editions du CNRS, 258p.
- Peyron, O., Guiot, J., Cheddadi, R., Tarasov, P., Reille, M., Beaulieu, J.L. de, Bottema, S., Andrieu, V., 1998. Climatic reconstruction in Europe for 18,000 yr B.P. from pollen data. *Quaternary Research*, 49, 183-196
- Ponel, P., Beaulieu J.-L. de, and Tobolski, K. (1992). Holocene palaeoenvironments at the timberline in the Taillefer Massif, French Alps: a study of pollen, plant macrofossils and fossils insects. *The Holocene*, 2, 117-130.
- Prentice, I.C., Bartlein, P.J., and Webb, T. III (1991) Vegetation and climate change in eastern North America since the last glacial maximum. *Ecology*, 72, 2038-2056.
- Prentice, I. C., Cramer, W., Harrison, S. P., Leemans, R., Monserud, R. A., and Solomon, A. M. (1992). A global biome model on plant physiology and dominance, soil properties and climate. *Journal of Biogeography*, 19, 117-134.
- Prentice, I. C., Guiot, J., Huntley, B., Jolly, D., & Cheddadi, R., 1996. Reconstructing biomes from palaeoecological data: a general method and its application to European pollen data at 0 and 6 ka. *Climate Dynamics*, 12, 185-194.
- Pons, A., 1984. Les changements de la végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation étroite avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia*, 38, 427-439.
- Schoellammer, P., 1997. Recherches des signatures paléoclimatiques dans les remplissages lacustres et fini-würmiens du Locle (Neuchâtel, Suisse) et d'Ilay (Jura, France) à partir des analyses palynologiques, minéralogiques et géochimiques. Thèse Sciences, Université de Neuchâtel, 425p.
- Talon, B., 1997. Etude anatomique et comparative de charbons de bois de *Larix decidua* Mill. et de *Picea abies* (L.) Karst. C.R. Acad. Sci. Paris (accepté).
- Talon, B., Carcaillet, C., and Thimon, M., 1998. Études pédoanthracologiques des variations de la limite supérieure des arbres au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Géographie physique et Quaternaire*, 52, 193-206.
- Tarasov, P.E., Cheddadi, R., Guiot, J., Bottema, S., Peyron, O., Belmonte, J., Ruiz-Vasquez, V., Saadi, F. & Brewer, S., 1998. A method to determine warm and cool steppe biomes from pollen data; application to the Mediterranean and Kazakhstan regions. *Journal of Quaternary Sciences*, 13, 335-344.
- Tessier, L., Beaulieu, J.-L. de, Coûteaux, M., Edouard, J.-L., Ponel, P., Rolando, C., Thomas, A., Thimon, M., and Tobolski, K., 1993. Holocene palaeoenvironment at the timberline in the Alps (Taillefer Massif, French Alps): a multidisciplinary approach. *Boreas*, 22, 244-254.
- Tinner, W., Ammann, B., and Germann, P., 1996. Treeline fluctuations recorded for 12,500 years by soil profiles, pollen and plantmacrofossils in the Central Swiss Alps. *Arctic and Alpine Research*, 28, 131-147.

- VEMAP Members, 1995. Vegetation/Ecosystem mapping and analysis project (VEMAP) : a comparison of biogeography and biochemistry models in the context of global change. *Global Biogeochemical Cycles*, 9, 407-437.
- Walter, H., 1971. Ecology of tropical and subtropical vegetation. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Wegmüller, S. 1977. Pollenanalytische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der französischen Alpen (Dauphiné). Verlag Paul Haupt Bern, 185 p.
- Woodward, F.I., 1987. *Climate and Plant Distribution*, Cambridge University Press Edition, New York.
- Woodward, F. I., Lomas, M. R., and Betts, R. A., 1998. Vegetation-Climate Feedbacks in a Greenhouse World. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences*, 353, 29-38.

Figure 1. Reconstruction climatique au lac Cristol; méthode des analogues polliniques contraints par l'indice de limite forestière

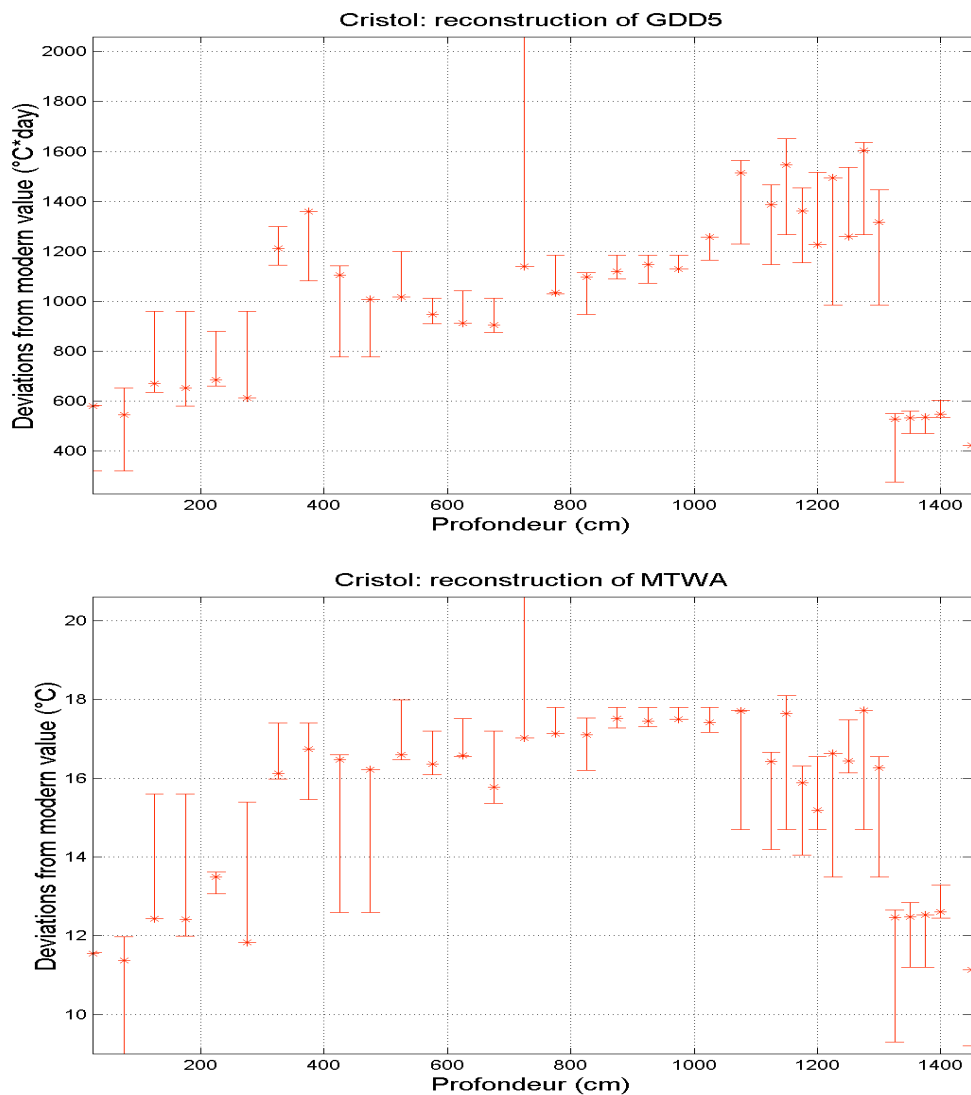


Figure 2. Lac locle (a) niveaux lacustres (Magny et al. 1998); (b) reconstitution de P-E (runoff) à partir des données polliniques seules; (c) reconstitution de P-E à partir des données polliniques contraintes par les niveaux lacustres; (d) reconstitution de GDD5 à partir des données polliniques contraintes par les niveaux lacustres.

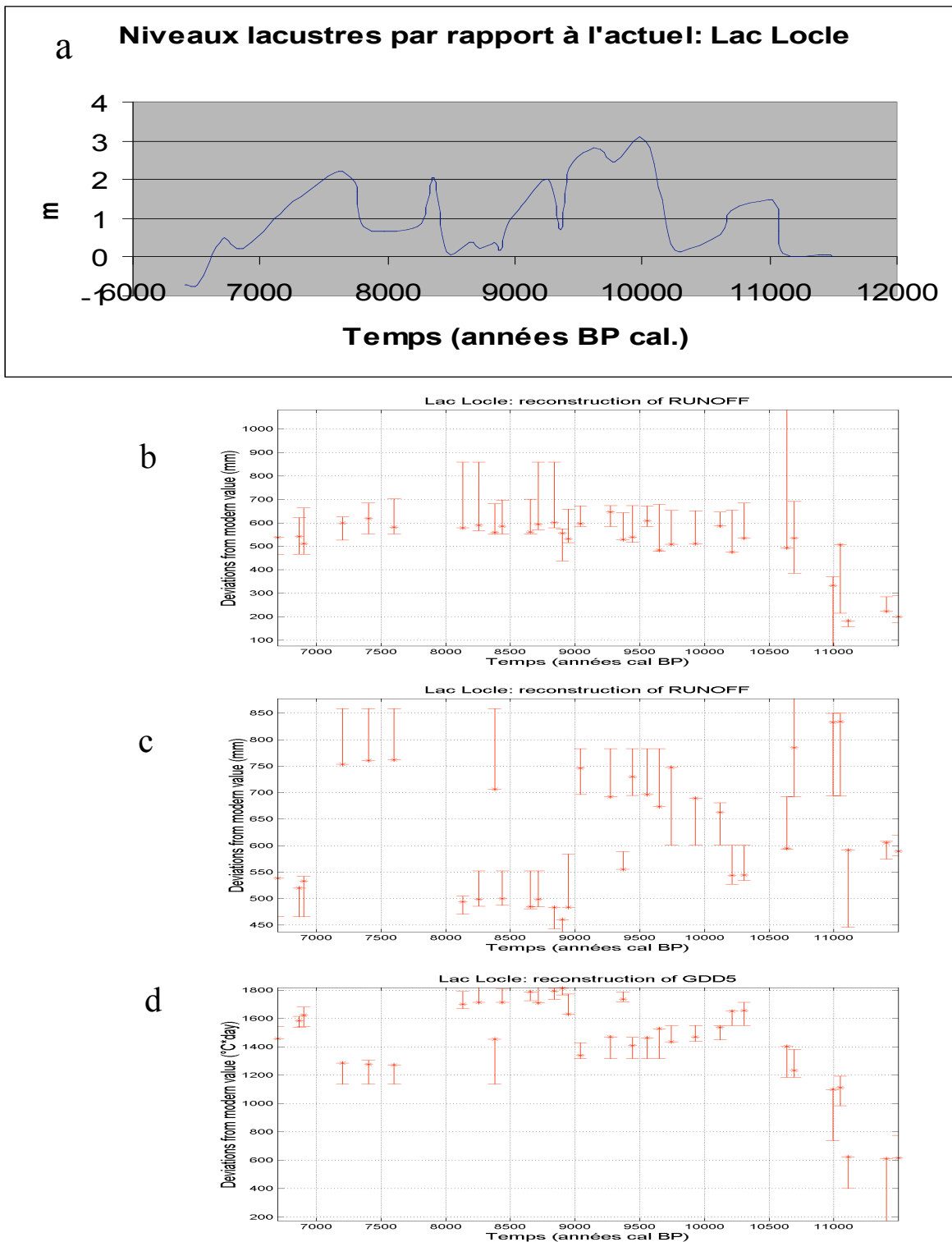


Figure 3. Reconstruction du climat à St-Léger par trois méthodes (analogues contraints par les niveaux lacustres, modélisation inverse simple, modélisation inverse avec contrainte par les niveaux lacustres). Trois paramètres sont reconstruits (avec lissage superposé): (a) GDD5; (b) ETR/ETP; (c) P-E avec comparaison avec les niveaux lacustres.

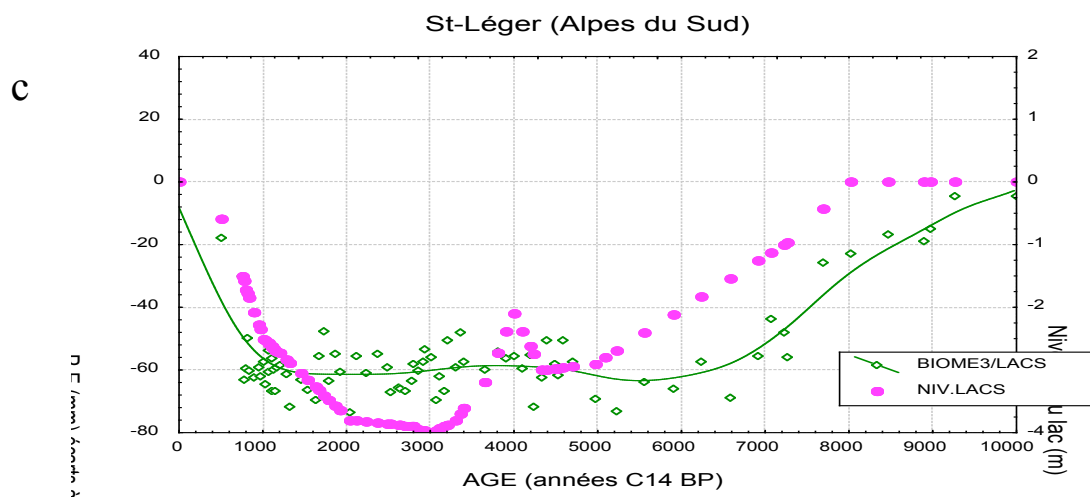
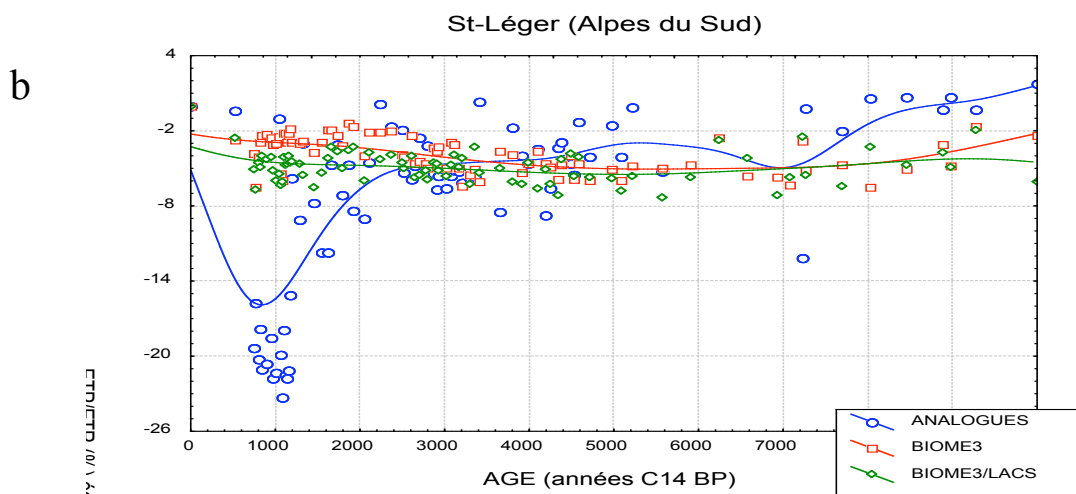
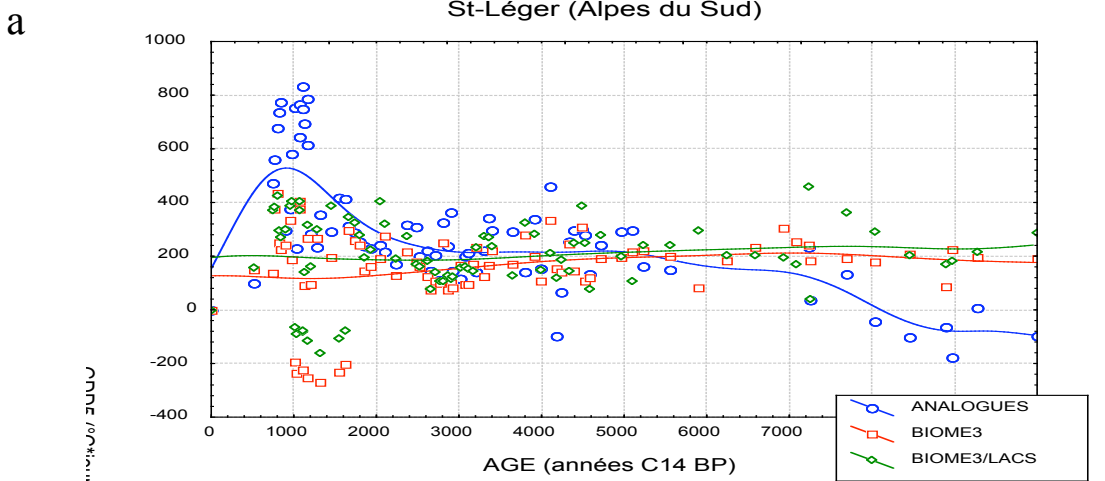


Figure 4. Simulation de l'évolution des scores de pfts au lac Locle (Jura) pour l'actuel, pour une augmentation de température de 2-3°C et un taux de CO₂ actuel (T+C=), et pour une augmentation de température de 2-3°C et un taux de CO₂=700 ppmv (T+C+).

