

**LES ASSEMBLAGES DE CHIRONOMIDAE
ET LES CORTÈGES POLLINIQUES,
OUTILS DE RECONSTITUTIONS QUANTITATIVES
DES CHANGEMENTS DU CLIMAT HOLOCÈNE
UNE APPROCHE CROISÉE AU COL DU PETIT ST BERNARD
LAC « DESSUS-VERNEY », 2280 M**

*QUANTITATIVE RECONSTRUCTION OF HOLOCENE CLIMATE FROM CHIRONOMID AND POLLEN
ASSEMBLAGES, LAKE DESSUS-VERNEY (COL DU PETIT ST BERNARD, 2280 M A.S.L.)
AS A CASE STUDY*

LAURENT MILLET¹, ELENA ORTU¹, YANNICK MIRAS², OLIVER HEIRI³,
MICHEL MAGNY¹, JACQUES-LOUIS DE BEAULIEU⁴.

¹Laboratoire de Chrono-Environnement, UMR 6249 du CNRS, 16 route de Gray, F 25 030 Besançon cedex.

²GEOLAB, UMR 6042 du CNRS, Université Blaise Pascal, 4 rue Ledru, F 63057 Clermont-Ferrand cedex.

³Palaeoecology, Laboratory of Palaeobotany and Palynology, Institute of Environmental Biology,
Utrecht University, Budapestlaan 4, NL-3584 CD Utrecht, The Netherlands.

⁴IMEP, UMR 6116 du CNRS, Europôle Méditerranéen de l'Arbois, Bât. Villemin, BP80, F 13545 Aix-en-Provence cedex 4.

Contact : laurent.millet@univ-fcomte.fr

RÉSUMÉ

Les variations des températures moyennes de juillet pendant les 8000 dernières années ont été reconstituées quantitativement à partir des assemblages de Chironomidae et des cortèges polliniques de l'enregistrement du lac « Dessus-Verney » (2280 m, Alpes du nord, France). Les températures de l'air de juillet et janvier ont été inférées d'après les thanatocénoses de Chironomidae grâce à une fonction de transfert élaborée à partir de l'étude de la distribution actuelle des communautés de Chironomidae dans 114 lacs du Plateau et des Alpes Suisses. Les températures annuelles, de juillet, ainsi que les précipitations annuelles ont été reconstituées d'après les données polliniques par la méthode des analogues modernes appliquée à une base de données composée de 3000 spectres polliniques actuels. Les quantifications des températures de juillet déduites des deux bio-marqueurs ont été comparées à un enregistrement climatique choisi comme référence pour notre zone d'étude : les variations de niveaux de lacs dans le Jura, les Alpes du Nord, et le Plateau Suisse. Le pollen et les Chironomidae concordent pour indiquer une série de refroidissements centrés sur 1700, 2500, 3100, 5400 et 7800 cal. BP synchrones avec des phases de hauts niveaux lacustres. Alors que les assemblages de Chironomidae suggèrent, en accord avec de nombreux travaux antérieurs, un optimum climatique holocène situé entre 6000-7000 cal. BP, les cortèges polliniques ne permettent pas de mettre en évidence une tendance à long terme équivalente. Plusieurs pistes sont proposées pour l'amélioration de la pertinence des reconstitutions climatiques d'après les enregistrements polliniques : (1) l'augmentation de la base de données polliniques actuelle et (2) l'utilisation des reconstitutions quantitatives des températures estivales déduites des Chironomidae comme contrainte pour la sélection des meilleurs analogues polliniques modernes.

MOTS-CLÉS : CHIRONOMIDAE, POLLEN, HOLOCÈNE, PALÉOCLIMAT, TEMPÉRATURE.

ABSTRACT

Changes in July air temperature during the the last 8000 years were inferred from subfossil chironomid and pollen data from Lake Dessus-Verney (2280 m a.s.l., Northern French Alps). July air temperature was inferred from chironomids using an inference model based on the distribution of chironomid assemblages in 114 Swiss lakes. July, January, annual temperatures and annual precipitation were reconstructed from pollen data using the Modern Analogue Technique applied to a modern data set composed of more than 3000 modern pollen spectra. July temperatures derived from both proxies were compared to a reference climate record for the region: the lake-level fluctuations in Jura, northern Alps and the Swiss Plateau. Pollen and Chironomids showed in concert a series of cold reversals at ca 1700, 2500, 3100, 5400 and 7800 cal. BP which were synchronous with high lake-level phases. Whereas chironomid suggest a Holocene climate optimum around 6000-7000 cal. BP in agreement with many previous studies, pollen failed to show equivalent long-term climate variability. This may result from a lack of good analogues in the modern training set. The study of new modern spectra and a constraint of the choice of analogues in the modern pollen data base using chironomid-inferred July temperature are needed to improve the results of pollen-inferred climate reconstruction in the Alpine area.

KEYWORDS: CHIRONOMIDAE, POLLEN, HOLOCENE, PALEOCLIMATE, TEMPERATURE.

INTRODUCTION

L'amélioration de notre perception des changements paléoclimatiques nécessite l'exploration de nouveaux marqueurs mais aussi le perfectionnement continu des méthodes existantes pour la reconstitution quantifiée des paramètres du climat. Depuis les premiers travaux de Walker *et al.* (1991), les assemblages subfossiles de Chironomidae se sont imposés comme nouveaux biomarqueurs paléoclimatiques, et leur utilisation s'est aujourd'hui largement développée. Les peuplements de Chironomidae présentent en effet un grand potentiel intégrateur des conditions environnementales et climatiques. De récentes études ont montré que les températures estivales (température moyenne de l'air en juillet) étaient un des facteurs principaux de contrôle de la distribution des communautés à large échelle géographique (Brooks et Birks, 2001). Ces conclusions ont justifié la mise au point de fonctions de transfert permettant de reconstituer quantitativement les paléotempératures estivales à partir des préférences thermiques des différents taxa composant les assemblages subfossiles (Heiri, 2006). Cette méthode a montré toute son efficacité pour la reconstitution des changements du climat tardiglaciaire et holocène en Europe du nord et dans quelques sites alpins et jurassiens (par ex. Heiri *et al.*, 2003 ; Heiri et Millet, 2005 ; Velle *et al.*, 2005).

Le pollen est un des bio-indicateurs le plus largement exploité pour la quantification du paléoclimat (par ex. COHMAP Members, 1988 ; Peyron *et al.*, 2005). La méthode des «meilleurs analogues» (Guiot, 1990) est une des techniques les plus couramment employées dans le but d'estimer les paléotempératures et les paléoprécipitations holocènes. Cette technique est en constante évolution avec notamment l'amélioration du référentiel actuel pour l'application aux secteurs alpins de haute altitude (Ortu *et al.*, 2006 ; Ortu *et al.*, sous presse). De précédentes investigations ont démontré la complémentarité des Chironomidae et du pollen pour la reconstitution quantifiée des changements du climat pendant le Tardiglaciaire (Peyron *et al.*, 2005).

Les assemblages de Chironomidae et les cortèges polliniques ont été analysés en parallèle le long d'un enregistrement holocène alpin, le lac « Dessus-Verney » (alt. 2280 m) situé à proximité du Col du Petit St Bernard. Sur la base d'une comparaison croisée des reconstitutions paléoclimatiques déduites d'après ces deux bio-marqueurs avec un enregistrement climatique de référence (les variations de niveaux de lacs, Magny, 2004), cette étude vise à évaluer la validité respective de chacune des deux méthodes, leur complémentarité mais aussi de définir et proposer des perspectives pour leur perfectionnement.

I - SITE D'ÉTUDE ET MÉTHODE

Le site d'étude, le lac « Dessus-Verney » est une petite dépression lacustre située au nord du Col du Petit Saint Bernard, à 2280 m d'altitude sur le versant septentrional du mont des Rousses (Figure 1). Le plan d'eau résiduel occupe le centre d'une petite tourbière. Une carotte de sédiment de 1 m de longueur a été prélevée sous une hauteur d'eau de 60 cm depuis un

radeau de tourbe flottant à l'aide d'un carottier russe à main de type GYK.

Les cortèges polliniques ont été analysés à partir d'échantillons de 1 à 2 cm³ prélevés tous les 5 cm le long de la carotte. L'intervalle d'échantillonnage a été réduit à 2,5 cm sur une courte portion à la base de l'enregistrement. Les échantillons de gyttja et de tourbe

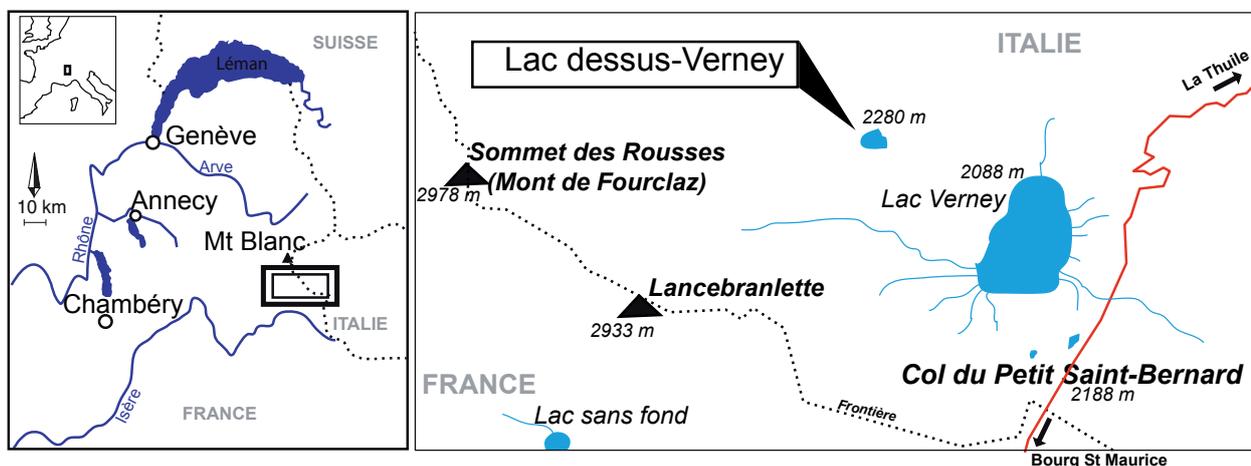


Figure 1 - Localisation géographique du lac de Dessus-Verney.

ont été préparés selon la méthode de Faegri et Iversen (1989). Un minimum de 400 grains de pollen de plantes vasculaires terrestres a été compté par niveau. Les pourcentages polliniques ont été calculés sur la base des sommes totales dont sont exclus le pollen de *Pinus*, le pollen des taxa aquatiques, hygrophytiques et les spores. La courbe « apophytes » regroupe la somme du pollen des Indicateurs Polliniques d'Anthropisation (IPA) (Behre, 1981 ; Court-Picon *et al.*, 2005). La séquence pollinique a été subdivisée en une succession de biozones (PAZ-1 à 5).

La méthode des « meilleurs analogues » (Guiot, 1990) a été appliquée aux assemblages polliniques afin de reconstituer quantitativement les variations de quatre paramètres climatiques : température annuelle, température de janvier, température de juillet et précipitations annuelles. La base de données qui comprend environ 3000 spectres polliniques a été complétée par 210 spectres prélevés dans les Alpes franco-italiennes pour l'application de la méthode aux secteurs de haute montagne. Sur la base du calcul de la distance de chord, la méthode sélectionne *s* (ici $s=8$) spectres polliniques modernes (distance < 0,63) et fournit une estimation du paléoclimat pour chaque niveau fossile. Les paramètres climatiques actuels ont été interpolés à partir des données météorologiques provenant des stations disponibles en utilisant un réseau de neurones. La reconstitution du paléoclimat se base sur la moyenne pondérée de ces valeurs climatiques actuelles.

Pour l'analyse des assemblages subfossiles de Chironomidae, 32 échantillons de 1 cm d'épaisseur ont été prélevés tous les 2,5 cm le long de la séquence sédimentaire entre les profondeurs 95 et 10 cm. Les derniers centimètres de l'enregistrement, composés exclusivement de tourbe fibreuse se sont révélés stériles en capsules céphaliques de Chironomidae. Une moyenne de 86 spécimens par niveau a été identifiée

au genre ou au groupe d'espèces à l'aide des clefs de détermination de Wiederholm (1983) et de Brooks *et al.* (2007). Le diagramme des abondances relatives a été réalisé grâce au logiciel TILIA-graph (Grimm, 1991). La subdivision en biozones (CAZ) de la succession des assemblages de Chironomidae s'appuie sur une analyse de *cluster* stratigraphiquement contrainte réalisée à l'aide du Logiciel ZONE (Lotter et Juggins, 1991). Le nombre de biozones statistiquement différentes a été évalué par la méthode des « bâtons brisés » (Bennett, 1996). La richesse taxonomique a été estimée par une analyse de raréfaction réalisée à l'aide du logiciel « *Analytic Rarefaction* » (<http://www.uga.edu/strata/software/Software.html>). Les températures moyennes de l'air du mois de juillet ont été reconstituées grâce à une fonction de transfert établie d'après la distribution de 91 taxa de Chironomidae dans les sédiments de surface de 100 lacs situés dans les Alpes Suisses entre 490 et 240 m d'altitude (Heiri et Lotter, 2005 ; Bigler *et al.*, 2006.). Après transformation des abondances relatives (racine carrée), les températures moyennes de l'air en juillet ont été calculées d'après une régression de type WA-PLS (Ter-Braak et Juggins, 1993) grâce au programme C2 (Juggins, 2003).

Neuf échantillons ont été envoyés au Laboratoire de Poznan pour datation radiocarbone AMS. Les âges radiocarbone ont été calibrés à deux sigma à l'aide de Calib 5.1 (Stuiver *et al.*, 1998). Sur l'ensemble de ces dates seules deux ont été finalement retenues et acceptées (Tableau 1, Miras *et al.*, 2006). Une combinaison possible entre effet réservoir et présence de schistes houillers stéphano-permiens fragmentés de manière infinitésimale dans les sédiments semble être la cause du vieillissement de la majorité (7 sur 9) des âges obtenus incohérents avec la stratigraphie pollinique (Miras *et al.*, 2006).

Datations radiocarbone et calibration des âges ; évaluation des résultats.							
Site	Code laboratoire	Code échantillon (cm)	Nature de l'échantillon	Années non calibrées BP	Années calibrées BP	Années calendaire BC/AD	Evaluation
Dessus Verney	Poz-10372	Dv 94-95	Restes de plantes	1890±40	1901-1720	[49-230] AD	acceptée
	Poz-9614	Dv 94-95	Tourbe	4295±35	4893-4827	2944-2878	refusée ¹
	Poz-9650	Dv 118-120	Tourbe	5890±40	6798-6634	4849-4685	refusée ²
	Poz-9651	Dv 123-125	Tourbe	6640±40	7580-7458	5631-5509	refusée ²
	Poz-9655	Dv 131-132	Tourbe	4250±35	4868-4808	2919-2702	acceptée
	Poz-9652	Dv 144-150	Tourbe	8760±50	9920-9555	7971-7606	refusée ³
	Poz-10373	Dv 152-153	Restes de plantes	1250±60	1293-1056	894-657	refusée ⁴
	Poz-9653	Dv 153-154	Tourbe	11550±60	13558-13264	11609-11315	refusée ⁴
Poz-9654	Dv 160-163	argile	12810±70	15440-14885	13491-12936	refusée ⁴	

¹ incohérent avec la première occurrence de *Juglans* estimée à 2200 uncal. BP (Beug, 1975);

² incohérent avec l'installation de *Picea* datée dans la région de ca 3000 uncal. BP (David, 1993; Beaulieu *et al.*, 1993; Brugiapaglia, 1996);

³ incohérent avec le début du maximum d'*Abies* daté dans la région de 6200 uncal. BP (David, 1993);

⁴ incohérent: les assemblages polliniques sont typiques de la période Atlantique;

Tableau 1 - Dates radiocarbone livrées par la séquence sédimentaire du lac de Dessus-Verney.

II - RÉSULTATS

BIOSTRATIGRAPHIES ET RECONSTITUTIONS CLIMATIQUES QUANTITATIVES

1 - La stratigraphie pollinique

L'interprétation du diagramme pollinique en termes de dynamique végétale a déjà été plus largement développée dans une publication précédente (Miras *et al.*, 2006, Figure 2) :

- **PAZ-1** (93-81 cm, 6 échantillons) : combinés à des valeurs assez fortes du rapport PA/T (60 à 70 %), les fréquences de *Pinus* qui domine les assemblages sont stables et fortes (entre 70 et 80 %) même si elles accusent une légère tendance à la baisse en fin de zone. La biozone est caractérisée par des pourcentages élevés de *Corylus* (maximum 30 %) et de *Betula* (maximum 20 %). Les occurrences régulières d'*Abies* attestent l'approche de cette essence dans le secteur du Petit Saint-Bernard. Sont également présentes des essences mésophiles de l'étage collinéen : *Quercus* mais aussi *Ulmus* et *Tilia* pour lesquelles la représentation pollinique est optimale. Le cortège pollinique herbacé est dominé par les Poaceae (moyenne : 15 %).

- **PAZ-2** (81-68 cm, 5 échantillons) : l'augmentation des fréquences d'*Abies* jusqu'à 40 % témoigne du développement des sapinières montagnardes. Parallèlement, les valeurs de *Corylus*, d'*Ulmus* et de *Tilia* décroissent nettement (quelques pourcents). La biozone est aussi caractérisée par l'apparition de *Pinus cembra* avec des fréquences autour de 10 %. Les pinèdes paraissent donc s'étendre à l'étage sub-alpin.

- **PAZ-3** (68-61 cm, 3 échantillons) : la biozone est marquée par les toutes premières occurrences de *Picea* qui suggèrent l'approche de cette essence dans le secteur du Petit Saint-Bernard. Cette dynamique s'accompagne d'un recul des fréquences polliniques d'*Abies* qui oscillent désormais autour de 20 %.

- **PAZ-4** (61-36 cm, 10 échantillons) : en dépit d'une décroissance progressive des taux de *Pinus* (de 60 à 40 %), le rapport PA/T reste assez fort (moyenne : ca 60 %) quoique très variable (minimum 40 %). La biozone est marquée par des fréquences élevées de *Picea* (jusqu'à 30 %), témoignage de l'installation des pessières. A l'étage montagnard, le sapin tend à régresser légèrement (stabilité des pourcentages d'*Abies* autour de 20 %) pendant que le hêtre se développe sensiblement. Parallèlement, les Poaceae progressent fortement (20 %). De très nombreuses apophytes (*Plantago* sp., *Artemisia*, *Rumex*) dont certaines font leur apparition (*Plantago lanceolata*) connaissent une hausse généralisée, témoignage de possibles activités anthropiques dans le secteur étudié.

- **PAZ-5** (36-0 cm, 10 échantillons) : la représentation pollinique maximale de *Picea* (de 20 à 45 %) suggère l'étendue des pessières aux étages montagnard et subalpin principalement au détriment des pinèdes comme le montre la baisse des fréquences de *Pinus*

jusqu'à un minimum de 10 %. Les sapinières se maintiennent (taux d'*Abies* stabilisés vers 15 %). Les pourcentages d'*Alnus* et *Alnus viridis* augmentent (jusqu'à 12 et 5 % respectivement). Le pollen non arboréen progresse remarquablement (de 25 à 40 %) ; il est largement dominé par les Poaceae (jusqu'à 20 %) et par une présence optimale de très nombreuses rudéro-steppiques comme *Artemisia*, *Rumex*, et des marqueurs pastoraux tels *Plantago lanceolata*, *Potentilla*, ou *Bellis*-type. On remarque aussi les premières occurrences de *Cerealia*-type et de *Secale*. Enfin, *Castanea* et *Juglans* apparaissent de façon régulière.

Les reconstitutions paléoclimatiques obtenues à partir du pollen sont présentées par la figure 3. Nous nous bornerons ici à ne décrire en détail que les reconstitutions des températures de juillet qui seront ultérieurement comparées à celles inférées des assemblages de Chironomidae.

Pendant PAZ-1 (93-81 cm), les températures de juillet sont comprises entre 15 et 18 °C, les reconstitutions présentent une étroite marge d'erreur. La transition PAZ-1/PAZ-2 est marquée par une baisse abrupte des températures inférées qui sont ensuite comprises entre 11 °C et 15 °C. On peut noter que les valeurs reconstruites à la base de cette zone montrent une marge d'erreur importante avec une borne minimale vers 7°C à 80 cm. Pendant PAZ-3, on constate une baisse des températures de juillet qui passent de 15 à 10 °C avec une marge d'erreur inférieure ou égale à 7,5 °C. PAZ-4 est caractérisée par plusieurs fluctuations des températures de juillet qui oscillent entre 8 et 17 °C. Un événement froid identifié vers 45 cm est encadré par deux phases plus chaudes de 58 à 48 cm et de 42 à 36 cm. Pendant PAZ-5, d'une manière générale, les températures de juillet augmentent par rapport à la biozone précédente pour être comprises entre 12 et 16 °C. Un refroidissement important (3 °C d'amplitude) peut être noté à 35 cm, un autre plus ténu à 22 cm.

2 - Les assemblages de Chironomidae

Sur l'ensemble de la séquence, 15 taxa différents ont été identifiés (Figure 4). D'une façon générale, *Dicrotendipes* domine largement les assemblages avec des abondances relatives qui atteignent jusqu'à 90% dans certains échantillons. Ce taxon colonise fréquemment le littoral des grands lacs et les petits plans d'eau où il est associé avec les macrophytes aquatiques (Moller-Pillot et Buskens, 1990 ; Brodersen *et al.*, 2001). Dans la plupart des bases de données actuelles des fonctions de transfert climatiques, *Dicrotendipes* est classé parmi les taxa « tempérés » (par ex. Larocque *et al.*, 2001 ; Barley *et al.*, 2006).

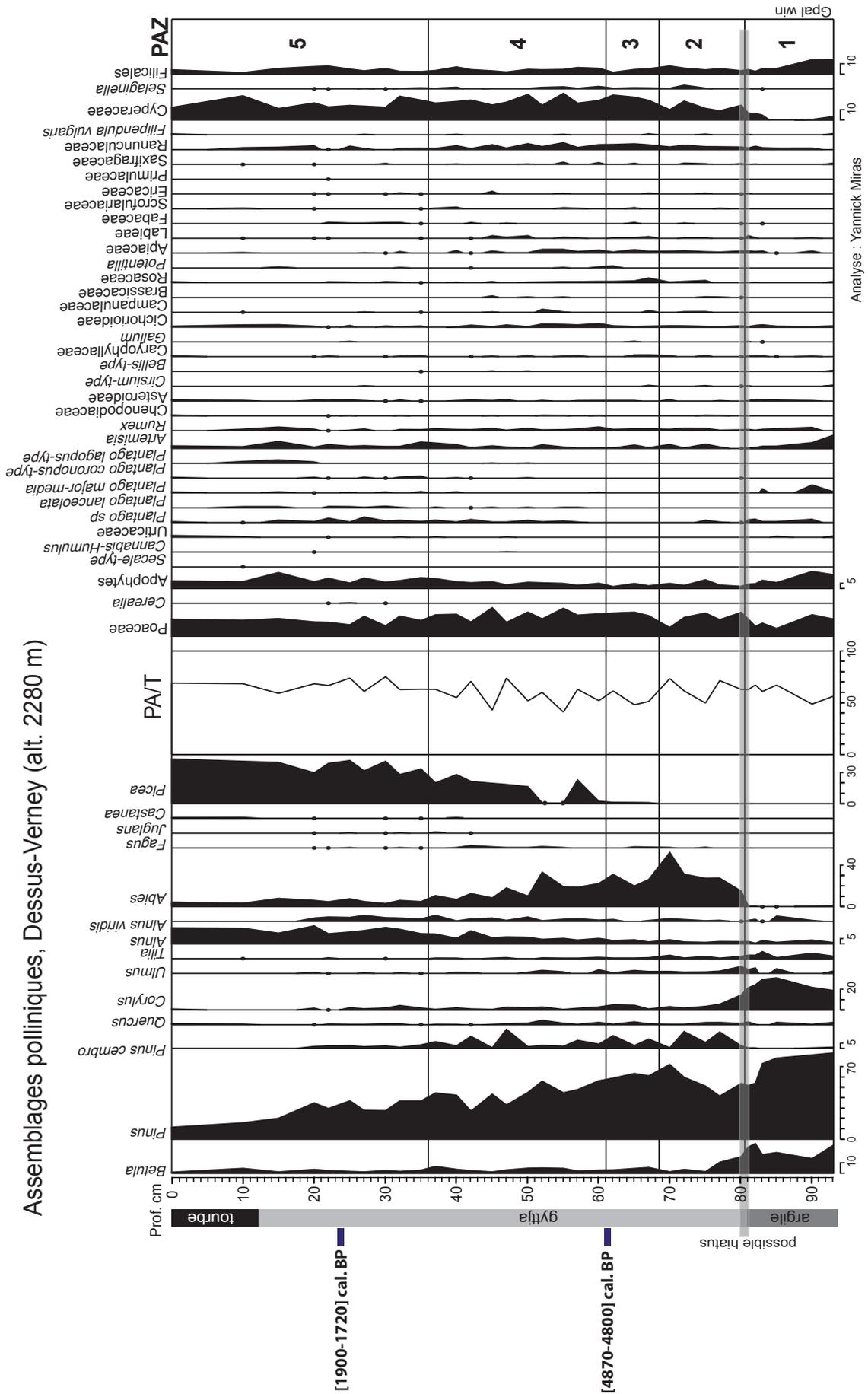


Figure 2 - Diagramme pollinique simplifié, d'après Miras et al. (2006).

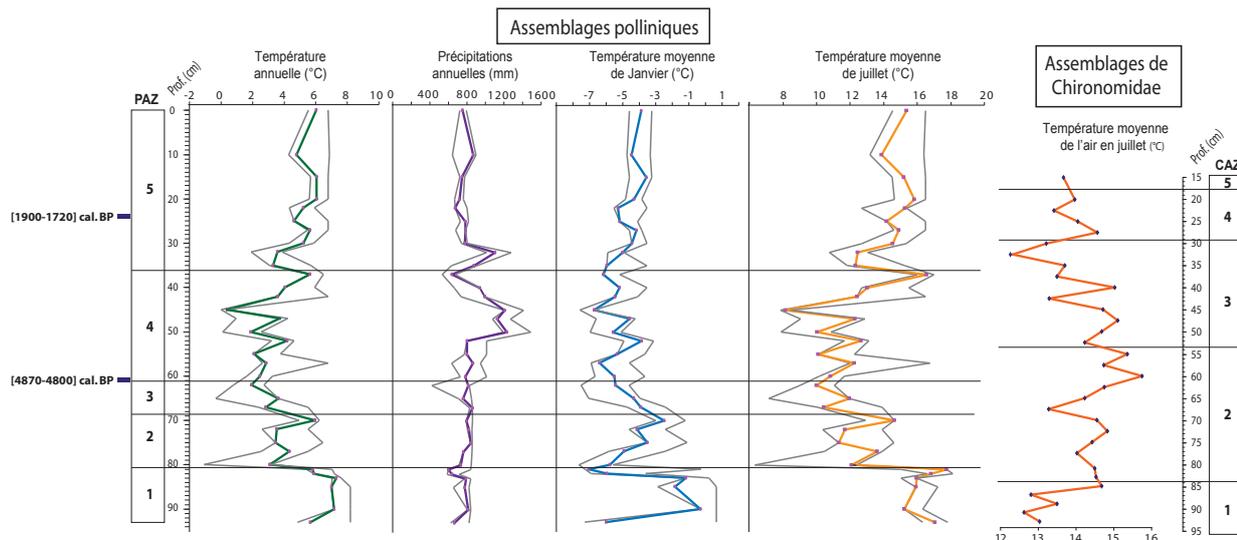


Figure 3 - Reconstitutions paléoclimatiques d'après les cortèges polliniques et les assemblages de Chironomidae.

L'analyse de cluster a permis d'identifier 5 biozones d'après les fluctuations des abondances relatives des différents taxa (Figure 4).

- **CAZ-1** (93-84 cm, 5 échantillons) : la faible richesse taxonomique suggère un habitat aquatique peu diversifié et des conditions climatiques contraignantes (Figure 4). La zone est largement dominée par *Dicrotendipes* dont l'abondance relative est toujours supérieure à 70%. La biozone est aussi caractérisée par la présence de *Psectrocladius sordidellus*-type (10-15%) et de *Cricotopus/Orthocladus* (<5%). Ces 3 taxa sont plus communément associés à la présence de macrophytes aquatiques dans la zone littorale des grands lacs et dans les petits plans d'eau (Moller-Pillot et Buskens,

1990 ; Brodersen *et al.*, 2001). Les assemblages évoluent donc un petit lac peu profond et assez homogène. Dans ces conditions de faible profondeur, la présence de *Tanytarsus lugens*-type à 163 (<1%) et à 161 cm (4%) suggère des températures estivales relativement fraîches (Hofmann, 1986).

- **CAZ-2** (84-53,5 cm, 11 échantillons) : l'accroissement de la richesse taxonomique (environ 10) matérialise probablement une diversification de l'habitat aquatique et une amélioration des conditions climatiques. Malgré une baisse de ses abondances relatives vers une moyenne de 40%, *Dicrotendipes* demeure l'un des taxa dominants (Figure 4). L'apparition et le développement rapide de nouveaux taxa parmi lesquels *Chironomus gr. plumo-*

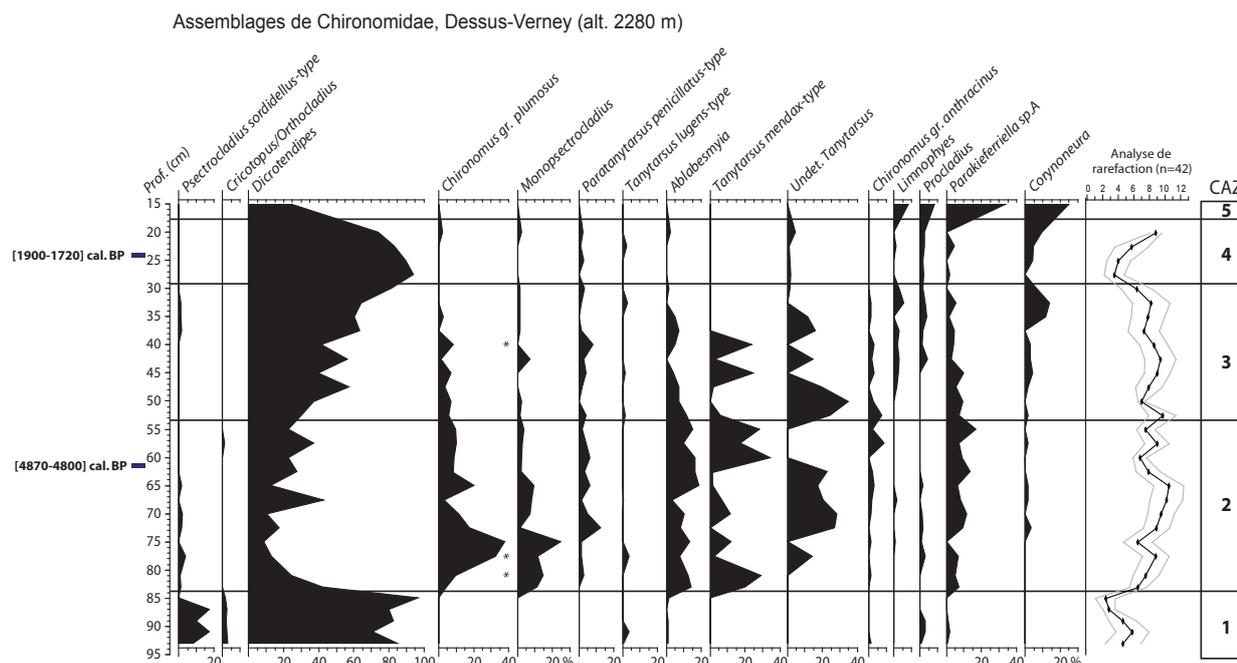


Figure 4 - Diagramme simplifié des assemblages de Chironomidae subfossiles.

sus (jusqu'à 37 %), *Monopsectrocladius* (jusqu'à 24 %) indiquent des sédiments avec une forte accumulation de matière organique (habitats de type « vases organiques ») et une dégradation des conditions d'oxygénation (hypoxie). Ces déductions sont corroborées par la présence de *Chaoborus* (Famille des Chaoboridae) attestée par l'identification de plusieurs mandibules (Figure 4). Mis à part *Dicrotendipes*, l'ensemble des taxa dominants de la biozone sont classés dans le groupe « thermophiles » des bases de données actuelles des fonctions de transfert. Ainsi, à la faveur d'une augmentation du niveau du petit plan d'eau et/ou de conditions climatiques plus favorables, le milieu aquatique se diversifie. Alors que la zone littorale est probablement colonisée par *Dicrotendipes*, *Ablabesmyia*, *Paratanytarsus* et plusieurs espèces de *Tanytarsus*, dans la zone plus profonde où les eaux sont probablement hypoxiques, les sédiments marqués par une forte accumulation organique sont colonisés par *Chironomus*, *Monopsectrocladius* et quelques *Chaoborus*.

- **CAZ-3** (53,5-29 cm, 10 échantillons) : la biozone est caractérisée par une augmentation progressive des abondances relatives de *Dicrotendipes* qui atteignent

plus de 80 % à la fin de la biozone alors que les taxa thermophiles apparus lors de la biozone précédente comme *Chironomus*, *Monopsectrocladius*, *Paratanytarsus* et *Tanytarsus* déclinent régulièrement (Figure 5). On remarque l'apparition à la fin de la biozone de *Corynoneura*, souvent associé aux macrophytes aquatiques, et de *Lymnophyes*, dont certaines espèces sont aussi terrestres ou semi-terrestres. Cette dynamique des assemblages associée à la baisse continue de la richesse taxonomique pendant la biozone suggère une homogénéisation des habitats aquatiques liée à des conditions climatiques progressivement plus contraignantes (refroidissement) potentiellement couplées avec un abaissement relatif du plan d'eau.

- **CAZ-4** (29-17,5 cm, 4 échantillons) : la biozone est caractérisée par les fortes abondances relative de *Dicrotendipes* (moyenne de 83 %). La richesse taxonomique est faible, et, dans le prolongement de la dynamique amorcée lors de la biozone précédente, de nombreux taxa disparaissent ou ne sont présents que très sporadiquement (Figure 5). Les assemblages de Chironomidae de cette biozone suggèrent la prévalence d'un bas niveau du plan d'eau.

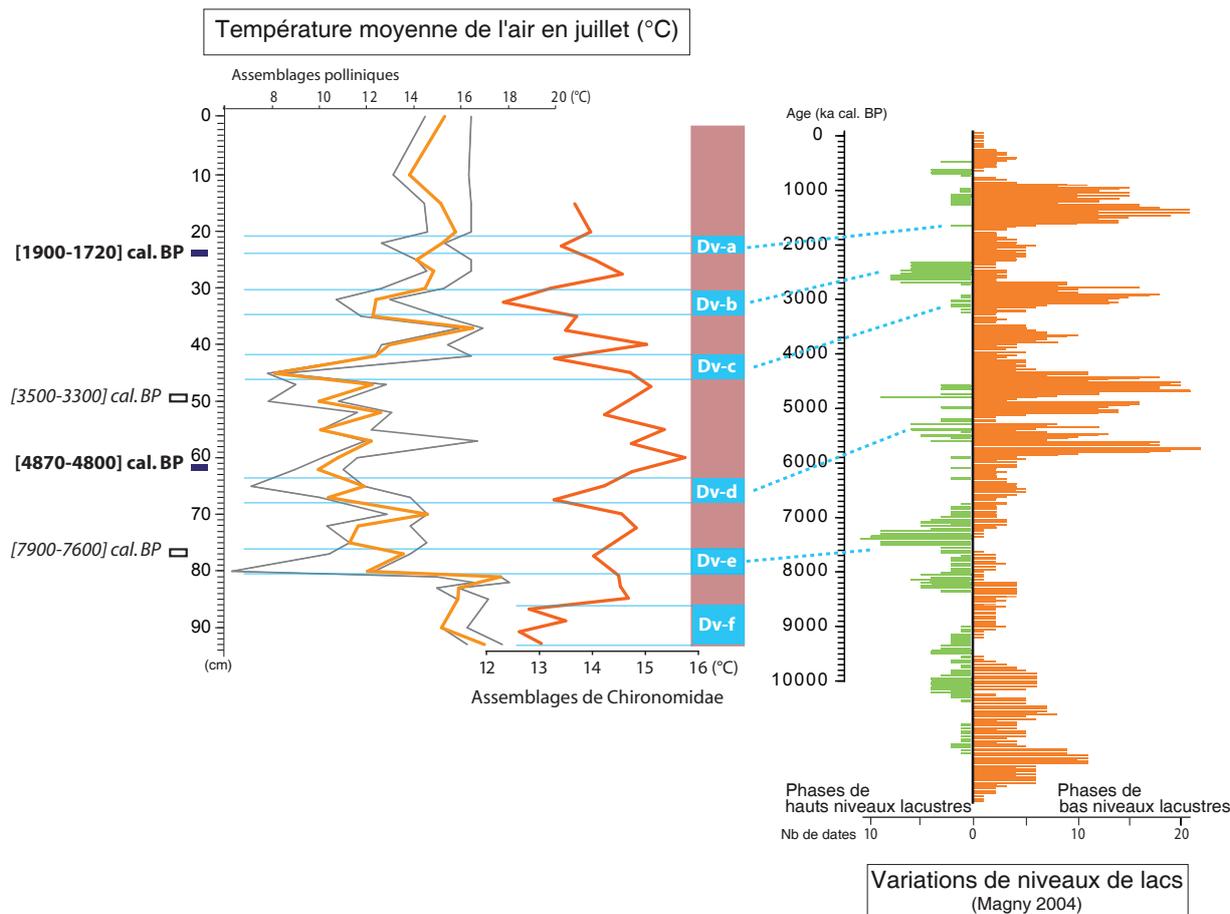


Figure 5 - Comparaison croisée des reconstitutions des températures estivales déduites du pollen et des Chironomidae avec la distribution des dates radiocarbone des hauts et des bas niveaux lacustres dans le Jura, les Alpes du nord et le Plateau Suisse (d'après Magny, 2004).

- **CAZ-5** (17,5-15 cm, 1 échantillon) : cette biozone n'est représentée que par un unique échantillon, elle est caractérisée par les plus fortes abondances relatives de *Limnophyes* (8%) et de *Corynoneura* (25 %) pour l'ensemble de l'enregistrement. Cette composition taxonomique particulière est le premier signe du comblement du lac qui sera ensuite remplacé par une tourbière comme le montre l'accumulation de tourbe fibreuse au sommet de la carotte d'où aucune capsule céphalique de Chironomidae n'a pu être extraite.

Les températures moyennes de l'air en juillet reconstituées sont comprises entre 12°C à 16°C (Figure 3). L'enregistrement débute par une phase froide, correspondant à la biozone CAZ-1, marquée

par des températures oscillant autour d'une moyenne de 13°C. Pendant CAZ-2 et la première moitié de CAZ-3 (jusqu'à 40 cm), les températures sont plus élevées (moyenne à 14,5°C) avec un maximum de 15,75°C atteint à 60 cm (Figure 3). Deux brefs événements froids peuvent être identifiés à 67,5 cm et 42,5 cm (13,3°C). La partie terminale de CAZ-3, comprise entre 40 et 29 cm, est marquée par des températures de l'air de juillet plus froides puisqu'elles varient autour de 13,20°C de moyenne (Figure 3). La fin de l'enregistrement (CAZ-4 et CAZ-5) est caractérisée par une augmentation relative des températures inférieures qui atteignent une moyenne de 14°C.

III - DISCUSSION

1 - Indépendance des reconstitutions

Avant de discuter les concordances et discordances éventuelles entre les signaux climatiques déduits des Chironomidae et des cortèges polliniques, il convient de s'interroger sur l'indépendance des reconstitutions déduites des Chironomidae par rapport au pastoralisme et à la dynamique de végétation locale.

La relation entre les communautés de Chironomidae et les conditions climatiques justifie les reconstitutions quantitatives des paleotempératures à partir des thanatocénoses grâce aux fonctions de transfert bâties sur l'étude d'un référentiel actuel.

Cependant, d'autres facteurs environnementaux et limnologiques locaux comme les conditions d'oxygénation (Quinlan et Smol, 2001), la nature de l'habitat aquatique (McGarrigle, 1981), et les relations inter-spécifiques (Millet *et al.*, sous presse) peuvent exercer une influence qui peut parfois devenir prépondérante sur les assemblages de Chironomidae. Dans ces contextes particuliers, les reconstitutions quantitatives des variations du climat déduites des Chironomidae peuvent être faussées. La dynamique du couvert végétal (limite forestière) et des pratiques agro-pastorales sur le bassin versant a déjà été reconnue comme origine potentielle de ce type de perturbation dans plusieurs archives lacustres alpines (Heiri et Lotter, 2003 ; Heiri *et al.*, 2003). De façon schématique, l'augmentation du couvert forestier et du pastoralisme peuvent conduire à un changement de nature, à une augmentation des apports en matière organique pour les systèmes lacustres, et à une dégradation consécutive des conditions d'oxygénation des eaux. Ces conditions peuvent devenir contraignantes pour la faune aquatique, et favoriser le développement de certaines espèces comme *Chironomus gr. plumosus* plus particulièrement adaptées à ces milieux. Comme dans les fonctions de transfert les optima thermiques de ces taxa sont élevés, leur développement conduit à une surévaluation des températures dans les reconstitutions.

A l'opposé de leurs effets supposés (sur-évaluations) sur les reconstitutions inférées d'après les Chironomidae, l'apparition vers 42 cm et le développement postérieur des indices de pastoralisme repérés dans le diagramme pollinique coïncident globalement avec des températures plus froides comme par exemple à 42,5 cm et entre 40 et 29 cm. Ainsi le développement du pastoralisme aux abords du lac Dessus-Verney ne semble pas exercer une influence suffisamment forte sur le biotope aquatique pour troubler le signal climatique reconstitué d'après les Chironomidae.

C'est pendant la biozone PAZ-2 (à partir de 81 cm), que les taux les plus élevés d'*Abies* (20 %) suggèrent, compte tenu de l'altitude du site (2280 m) et de l'histoire régionale des variations de la limite forestière (Brugiapaglia, 2007), une augmentation relative du couvert forestier sur le bassin versant avec probablement une formation clairsemée de sapins et de pins cembro. Ce développement supposé du couvert arboré sur le bassin-versant ne coïncide avec aucune variation significative des températures déduites des Chironomidae. L'augmentation des températures se produit à 85 cm, elle précède donc nettement l'accroissement des pourcentages d'*Abies*. C'est probablement l'augmentation des températures estivales qui favorisent, pour une part, l'élévation de la limite forestière dans le massif.

Cette confrontation du signal climatique déduit des Chironomidae avec la dynamique de la végétation et les indices du pastoralisme suggèrent finalement que ces changements de l'environnement local ne sont pas d'une intensité suffisante pour avoir engendré directement des modifications dans les assemblages et fausser ainsi la reconstitution quantitative des températures estivales.

2 - Concordances et discordances entre les deux types de reconstitutions

Le seul moyen d'évaluer et de discuter la validité

respective des reconstitutions quantitatives fournies par l'une ou l'autre des méthodes consiste à comparer les signaux déduits avec des enregistrements climatiques choisis comme références dans notre zone d'étude. Les reconstitutions paléoclimatiques obtenues à Dessus-Verney sont donc comparées avec la courbe des variations de niveaux de lac (Magny, 2004) sur la base des âges radiocarbone obtenus à 24,5 cm et 61,5 cm (intervalle calibré à deux sigma [1720-1900] et [4800-4870 BP], respectivement), et de la dynamique de végétation mise en évidence à Dessus-Verney et bien datée par ailleurs sur d'autres enregistrements proches :

- les premières véritables formations à *Picea* reconstituées à 50 cm à Dessus-Verney sont datées entre 3500 et 3300 cal BP au Lac du Clou situé à une altitude comparable (2370 m) et éloigné de seulement 13 km au sud (David, 1993) ;
- à 77 cm, le développement de forêts d'*Abies* à plus basse altitude combinée au recul des chênaies diversifiées et des formations à *Corylus* des vallées de plus basses altitudes est daté dans les Alpes du Nord entre 7900 et 7600 cal BP (David, 1993).

La confrontation des reconstitutions climatiques inférées des assemblages de Chironomidae et des cortèges polliniques permet d'identifier une série d'événements froids communs, de Dv-a à Dv-e, intercalés entre des phases plus chaudes (Figure 4). Par rapport aux repères chronologiques disponibles pour la séquence, les positions relatives de ces événements froids centrés respectivement aux environs de 1700, 2500, 3100, 5400, et 7800 cal. BP permettent de proposer une corrélation avec des phases de péjorations climatiques identifiées dans la courbe des niveaux de lacs (Magny 2004) et d'autres enregistrements climatiques européens (Haas *et al.*, 1998 ; Magny et Haas, 2004 ; Holzhauser *et al.*, 2005 ; Velle *et al.*, 2005). A l'inverse, les phases caractérisées par des températures plus élevées s'ajustent bien avec des périodes marquées par des bas niveaux lacustres.

Cependant, si dans la partie supérieure de l'enregistrement (de 0 à 45 cm), on constate une concordance entre les valeurs des températures reconstituées, la portion comprise entre 45 cm et 85 cm est marquée par une grande différence (de 2 à 3°C) des valeurs déduites d'après les deux proxies. Dans les reconstitutions inférées d'après le pollen, les températures sont nettement plus faibles pendant cette phase que dans le reste de l'enregistrement. A l'opposé, dans les quantifications dérivées des Chironomidae, les fortes abondances relatives de *Chironomus*, de *Monopsectrocladius* et de *Tanytarsus mendax*-type dans les assemblages conduisent à la reconstitution des températures les plus élevées de l'enregistrement. Ces taxa sont plus fréquemment trouvés dans les lacs de basse altitude, chauds, de la base de données de la fonction de transfert suisse (Heiri et Lotter, 2005). Le large consensus

sur le caractère thermophile de ces taxa (par ex. Barley *et al.*, 2006 ; Larocque *et al.*, 2001) suggère que les reconstitutions de températures élevées déduites des Chironomidae ne semblent pas ici devoir être remises en cause. Les résultats fournis par les assemblages de Chironomidae sont par ailleurs en accord avec l'âge de l'optimum climatique holocène compris entre 6000 et 7000 cal. BP selon les sites (Velle *et al.*, 2005). Entre 45 et 85 cm, comme la majorité des analogues modernes des assemblages fossiles de pollen proviennent de formations supra-forestières, des températures plus faibles sont donc estimées pour cette partie de la séquence. L'interprétation des cortèges polliniques suggère la présence d'un milieu forestier ouvert. La dynamique de remplacement du sapin par l'épicéa en limite supérieure des forêts n'a sans doute aucun équivalent parmi les analogues modernes du référentiel. Les reconstitutions des températures estivales, mais aussi très probablement celles des autres paramètres climatiques inférées d'après les spectres fossiles, sont donc potentiellement faussées pour cette période. D'une façon générale, il est toujours difficile d'interpréter en termes de variations du climat des assemblages polliniques dominés par *Abies*. En effet, les sapinières ont presque disparu dans les Alpes Occidentales principalement en raison des déboisements pratiqués dès l'époque romaine (Küster, 1994 ; Ortu *et al.*, 2003).

Entre 85 et 93 cm, la composition des assemblages de Chironomidae (abondances relatives plus élevées de *Dicretodipes*, *Psectrocladius* et *Tanytarsus* type *lugens*) conduit à la reconstitution d'un événement froid. Les cortèges polliniques conduisent au contraire à la reconstitution de températures plus élevées que dans la partie supérieure de l'enregistrement. Ces résultats peuvent être attribués à la dominance du pin dans les assemblages polliniques, responsables de la sélection d'analogues dans les formations à taïga, caractérisées par des températures estivales chaudes. En l'absence de repère chronologique fiable pour la base de la séquence aucune corrélation ne peut être proposée pour le dernier événement froid (Dv-f) probablement antérieur à 8000 BP. Pour cet événement, la validité des reconstitutions respectives fournies par les deux proxies ne peut donc pas être discutée.

3 - Perspectives méthodologiques

Même si cette étude suggère que les reconstitutions quantitatives déduites des assemblages de Chironomidae sont probablement fiables, de nombreuses améliorations de cette méthode encore jeune sont encore nécessaires. Une des pistes communément évoquée est la progression dans le niveau d'identification des spécimens pour l'instant limitée au genre pour la plupart des taxa (Brooks *et al.*, 2007). Un genre comme *Tanytarsus* dans l'enregistrement du lac de Dessus-Verney (Figure 4) peut en effet regrouper un grand nombre d'espèces aux

exigences écologiques très variées. Les reconstitutions seront donc d'autant plus fines que le niveau d'identification sera précis. Ensuite, l'augmentation du référentiel actuel demeure indispensable. La base de données disponible pour les Alpes comprend une centaine de lacs, mais son domaine d'application reste encore restreint au versant nord du massif. De plus, le nombre de sites actuels de haute altitude reste encore limité malgré des contributions récentes.

A propos des quantifications proposées d'après le pollen, cette étude complète des travaux antérieurs pour montrer que des perfectionnements sont encore nécessaires pour améliorer la fiabilité des résultats dans les zones de haute montagne. Le signal climatique inféré sera d'autant plus pertinent que l'on disposera dans la base de données actuelle de « bons analogues » aux assemblages subfossiles. Un des moyens de développer la fiabilité des reconstitutions est donc d'améliorer le référentiel pollinique à partir d'échantillonnages de surface selon des transects altitudinaux. Cette stratégie

permettra notamment de renforcer la représentation pollinique dans le référentiel actuel des sapinières résiduelles, formations végétales très répandues au cours de l'Holocène dans tout l'arc alpin et aujourd'hui quasi inexistantes dans les Alpes occidentales, mais que l'on peut encore trouver dans les Alpes orientales. Pour pallier le manque actuel de bons analogues et la difficulté de positionner le site d'étude par rapport aux variations de la limite supérieure des arbres dans le passé, une des solutions envisagée est de contraindre le choix parmi les analogues modernes des assemblages polliniques fossiles par les valeurs de températures de juillet reconstituées à partir des assemblages de Chironomidae. Cette étape permettrait de maintenir ainsi une cohérence dans la sélection d'analogues modernes dans des formations arborées ou asylvatiques contrôlées par ce facteur climatique. Une stratégie équivalente a déjà été testée et appliquée avec succès en combinant les assemblages polliniques et les variations de niveaux de lacs (Magny *et al.*, 2001).

CONCLUSION

La concordance avec la courbe des variations de niveaux de lac et d'autres enregistrements climatiques holocène européens, suggère, dans l'état actuel de la résolution chronologique de la séquence, la validité et la pertinence de la courbe des températures moyennes de juillet déduite des assemblages de Chironomidae. Les cortèges polliniques permettent de proposer des reconstitutions climatiques plus complètes avec, en plus des températures estivales, les températures annuelles, de janvier et les précipitations annuelles. Cependant, si les grains de pollen mettent bien en évidence la variabilité de haute fréquence et plus particulièrement la récurrence de plusieurs événements froids (Dv-a à

Dv-e), des problèmes liés au manque de bons analogues actuels entraînent un biais dans la reconstitution de la variabilité climatique à long terme (optimum climatique holocène).

Outre l'enrichissement nécessaire du référentiel actuel, une reconstitution quantitative pertinente des variations du climat peut exploiter la complémentarité des deux bio-marqueurs en s'appuyant sur une stratégie « multiproxies ». Contraindre le choix des analogues modernes des assemblages polliniques fossiles par les valeurs de températures de juillet reconstituées à partir des assemblages de Chironomidae apparaît comme une piste à explorer pour de futures investigations.

Remerciements

Cette étude a reçu le soutien financier d'un programme INTERREG 3A : « Alpis Graia, Archéologie sans frontières au col du Petit Saint-Bernard ».

BIBLIOGRAPHIE

- BARLEY E.M., WALKER I.R., KUREK J., CWYNAR L.C., MATHEWES R.W., GAJEWSKI K., FINNEY B.P., 2006. A northwest North American training set: distribution of freshwater midges in relation to air temperature and lake depth. *Journal of Paleolimnology*, 36, 295-314.
- BEHRE K.E., 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. *Pollen et spores*, 23, 225-245.
- BENNETT K.D., 1996. Determination of the number of zones in a biostratigraphical sequence. *New Phytologist*, 132, 155-170.
- BIGLER C., HEIRI O., KRŠKOVA R., LOTTER A.F., STURM M., 2006. Distribution of diatoms, chironomids and cladocerans in surface sediments of thirty mountain lakes in south-eastern Switzerland. *Aquatic Sciences*, 68, 154-171.
- BRODERSEN K.P., ODGAARD B., VESTERGAARD O., ANDERSON N.J., 2001. Chironomid stratigraphy in the shallow and eutrophic Lake Søbygaard, Denmark: Chironomid-Macrophyte co-occurrence. *Freshwater Biology*, 46, 253-267.
- BROOKS S.J., BIRKS H.J.B., 2001. Chironomid-inferred air temperatures from Lateglacial and Holocene sites in north-west Europe: progress and problems. *Quaternary Science Reviews*, 20, 1723-1741.
- BROOKS S.J., LANGDON P.G., HEIRI O., 2007. The identification and use of Palaeartic Chironomidae larvae in palaeoecology. *Quaternary Research Association Technical Guide*, 10, 276 pp.
- BRUGIAPAGLIA E., 2007. Evoluzione altitudinale spazio-temporale degli alberi durante gli ultimi 12000 anni in valle d'Aosta (Italia). *Il Quaternario*, 20(2), 195-212.
- COURT-PICON M., BUTTLER A., BEAULIEU J.L., 2005. Modern pollen-vegetation relationships in the Champsaur valley (French Alps) and their potential in the interpretation of fossil pollen records of past cultural landscapes. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 135, 13-39.
- COHMAP MEMBERS, 1988. Climatic changes of the last 18 000 years: Observations and model simulations. *Science*, 241, 1043-1052.
- DAVID F., 1993. Evolution de la limite supérieure des arbres dans les Alpes françaises du nord depuis la fin des temps glaciaires. Thèse, Université d'Aix-Marseille III, Marseille.
- FAEGRI K., IVERSEN, J., 1989. Textbook of Pollen analysis, 4th edition. Wiley and Sons, Chichester.
- GRIMM E.C., 1991. TILIA and TILIA GRAPH Software. Illinois State Museum
- GUIOT J., 1990. Methods and programs of statistics for paleoclimatology and paleoecology. In J. Guiot et L. Labeyrie (éd.), Quantification des Changements Climatiques : Méthodes et Programmes. Institut National des Sciences de l'Univers (INSU-France), Monographie n° 1.
- HAAS J.N., RICHOUZ I., TINNER W., WICK L., 1998. Synchronous Holocene climatic oscillations recorded on the Swiss Plateau and at timberline in the Alps. *The Holocene*, 8, 301-304.
- HEIRI O., 2006. Chironomid records - Postglacial Europe. In S.A. Elias (éd.) *Encyclopedia of Quaternary Sciences*, vol 1. Elsevier, Amsterdam, 390-398.
- HEIRI O., LOTTER A.F., 2003. 9000 years of chironomid assemblage dynamics in an Alpine lake: long-term trends, sensitivity to disturbance and resilience of the fauna. *Journal of Paleolimnology*, 30, 273-289.
- HEIRI O., LOTTER A.F., 2005. Summer temperature reconstruction in the Alps based on fossil assemblages of aquatic organisms: a review. *Boreas*, 34, 506-516.
- HEIRI O., MILLET L., 2005. Reconstruction of Late Glacial summer temperatures from chironomid assemblages in Lac Lautrey (Jura, France). *Journal of Quaternary Science*, 20, 31-44.
- HEIRI O., LOTTER A.F., HAUSMANN S., KIENAST F., 2003. A chironomid-based Holocene summer air temperature reconstruction from the Swiss Alps. *THE HOLOCENE*, 13(4), 477-484.
- HOFMANN W., 1986. Chironomid analysis. In Berglund, B.E. (Ed.), *Handbook on Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley, Chichester, 715-727.
- HOLZHAUSER H., MAGNY M., ZUMBÜHL H.J., 2005. Glacier and lake level variations in west-central Europe over the last 3,500 years. *The Holocene*, 15, 789-801.
- JOWSEY P.C., 1966. An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65, 245-248.
- JUGGINS S., 2003. C² User guide. Software for ecological and palaeoecological data analysis and visualisation. University of Newcastle, Newcastle upon Tyne.
- KÜSTER H., 1994. The economic use of Abies wood as timber in central Europe during Roman times. *Vegetation History and Archaeobotany* 3, 25-32.
- LAROCQUE I., HALL R.I., GRAHN E., 2001. Chironomids as indicators of climatic and environmental change: a 100-lake training set from a subarctic region of northern Sweden (Lapland). *Journal of Paleolimnology*, 26, 307-322.
- LOTTER A.F., JUGGINS S., 1991. POLPROF, TRAN and ZONE: programs for plotting, editing and zoning pollen and diatom data. INQUA-Subcommission for the study of the Holocene *Working Group on Data-Handling Methods, Newsletter*, 6, 4-6.
- MAGNY M., 2004. Holocene climatic variability as reflected by mid-European lake-level fluctuations and its probable impact on prehistoric human settlements. *Quaternary International*, 113 (1), 65-79.
- MAGNY M., HAAS J.N., 2004. A major widespread climatic change around 5300 cal. Yr BP at the time of the Alpine Iceman. *Journal of Quaternary Science*, 19, 423-430.
- MAGNY M., GUIOT J., SCHOELLAMMER P., 2001. Quantitative reconstruction of Younger Dryas to mid-Holocene paleoclimates at Le Locle, Swiss Jura, using pollen and lake-level data. *Quaternary Research*, 56, 170-180.
- MCGARRIGLE M.L., 1980. The distribution of chironomid communities and controlling sediment parameters. In Murray, D.A. (éd.), L. Derravaragh, Ireland. Chironomidae. Ecology, Systematics, Cytology and Physiology. Pergamon Press, Oxford, 275-282.
- MILLET L., ARNAUD F., HEIRI O., MAGNY M., VERNEAUX V. and DESMET M., sous presse. Late Holocene summer temperature reconstruction from chironomid assemblages of Lake Anterne, northern French Alps. *The Holocene*.

- MIRAS Y., MILLET M., GUITER F., PONEL P., DE BEAULIEU J.-L., GOZLAR T., 2006. Dynamique des écosystèmes et impact de l'homme dans le secteur du Col du Petit St-Bernard au cours de l'Holocène. *Alpis Graia Archéologie sans frontières au col du Petit St-Bernard, actes du séminaire de clôture*, 31-50.
- MOLLER-PILLOT H.K.M., BUSKENS R.F.M., 1990. De larven der Nederlandse Chironomidae (Diptera). Deel C: Autoekologie en verspreiding. *Nederlandse Faunistische Mededelingen*, 1C, 1-277.
- ORTU E., BREWER S., PEYRON O., 2006. Pollen-inferred palaeoclimate reconstructions in mountain areas: problems and perspectives. *Journal of Quaternary Science*, 21(6), 615-627.
- ORTU E., DAVID F., CARAMIELLO R., 2003. Rôle de l'homme dans l'histoire de la végétation de la vallée Ellero (Alpes Maritimes ; Italie). *Comptes rendus Biologie, Académie des sciences*, Paris, 326, 631-637.
- ORTU E., PEYRON O., BORDON A., BEAULIEU DE J.L., Caramiello R., Siniscalco S., sous presse. Lateglacial and Holocene climate oscillations in the South-western Alps: an attempt at quantitative reconstruction. *Quaternary International*.
- PEYRON O., BÉGEOT C., BREWER S., HEIRI O., MAGNY M., MILLET L., RUFFALDI P., VAN CAMPO E., and YU G., 2005. Late-Glacial climatic changes in Eastern France (Lake Lautrey) from pollen, lake-levels, and chironomids. *Quaternary Research*, 64, 197-211.
- QUINLAN R., SMOL J.P., 2001. Setting minimum head capsule abundance and taxa deletion criteria in chironomid-based inference models. *Journal of Paleolimnology*, 26, 327-342.
- STUIVER M., REIMER P.J., BARD E., BECK J. W., BURR G.S., HUGHEN K.A., KROMER B., MCCORMAC G., VAN DER PLICHT J., SPURK, M., 1998. Intcal98 radiocarbon age calibration, 24000-0 cal BP. *Radiocarbon*, 40, 1041-1083.
- TER-BRAAK C.J.F., JUGGINS S., 1993. Weighted averaging partial least squares regression (WA PLS): an improved method for reconstructing environmental variables from species assemblages. *Hydrobiologia*, 269/270, 485-502.
- VELLE G., BROOKS S.J., BIRKS H.J.B., WILLASSEN E., 2005. Chironomids as a tool for inferring Holocene climate: an assessment based on six sites in southern Scandinavia. *Quaternary Science Reviews*, 24(12-13), 1429-1462.
- WALKER I.R., SMOL J.P., ENGSTROM D.R., BIRKS H.J.B., 1991. An assessment of Chironomidae as quantitative indicators of past climatic change. *Canadian Journal Fisheries Aquatic Sciences*, 48, 975-987.
- WIEDERHOLM T., 1983. Chironomidae of the Holarctic region. Keys and Diagnoses. Part 1. Larvae. *Entomologica Scandinavica Supplement*, 19, 1-457.