

## COMPARAISONS STATISTIQUES DE PEUPELEMENTS DE DIATOMÉES FOSSILES ET ACTUELLES PROVENANT DES MONTAGNES DE BOLIVIE (1)

Maurice ROUX (2), Simone SERVANT-VILDARY (3)

(2) CNRS-INRA, place Viala, 34060 Montpellier Cedex

(3) Géologue O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Géologie, Muséum d'Histoire Naturelle, 43, rue Buffon, 75005 Paris

### RÉSUMÉ

*L'analyse factorielle des correspondances et la classification hiérarchique ont été utilisées pour tenter d'établir des rapprochements entre la flore actuelle de quatre lacs et deux tourbières situés dans une vallée glaciaire de la Cordillère Orientale des Andes et étagés entre 4 900 et 4 200 m d'altitude et la flore fossile d'une carotte de 9 m de profondeur, effectuée sur la bordure d'un de ces lacs.*

*Les résultats obtenus par ces méthodes sont discutés ici et confrontés à ceux obtenus en 1982 par des méthodes biologiques traditionnelles. La confrontation de ces différents moyens d'approche nous permet de confirmer que les zones de végétation se sont déplacées au cours de l'Holocène, que le déplacement le plus important est daté de 3 120 ans B.P.  $\pm 150$ . Il se situe au sommet du sondage et serait lié à un refroidissement du climat, évalué à 4 °C par rapport à l'actuel.*

MOTS-CLÉS : Analyse statistique — Associations de diatomées fossiles et actuelles — Bolivie.

### RESUMEN

COMPARACIÓN ESTADÍSTICA ENTRE LAS ASOCIACIONES DE DIATOMEAS ACTUALES Y FÓSILES DE LAS MONTAÑAS DE BOLIVIA

*Se utilizaron el análisis factorial y la clasificación jerárquica para establecer comparaciones entre la flora que se desarrolla actualmente dentro de cuatro lagos y dos turberas situados en un valle glaciar en la Cordillera Oriental de los Andes entre 4 900 y 4 200 metros de altura y la flora fósil en un testigo de 9 metros de profundidad sacado en la orilla de uno de esos lagos.*

*Los resultados obtenidos a partir de esos métodos se discuten aquí y se comparan con los obtenidos en 1982 a partir de un método biológico tradicional. La comparación de esos dos métodos permite confirmar que las zonas de vegetación se han trasladado durante el Holoceno, el traslado más importante data de 3 120 años B.P.  $\pm 150$ . Se localiza en la parte superior del testigo y está ligado a un enfriamiento del clima estimado a 4 °C con relación a la temperatura atmosférica actual.*

PALABRAS CLAVES : Analisis estadística — Asociaciones de diatomeas fósiles y actuales — Bolivia.

---

(1) Ce travail a été réalisé dans le cadre des accords de coopération entre l'Université Majeure de San Andres (UMSA) et l'O.R.S.T.O.M.

## ABSTRACT

## STATISTICAL COMPARISONS BETWEEN FOSSIL AND LIVING DIATOM ASSEMBLAGES FROM BOLIVIAN MOUNTAINOUS LAKES

*The factor analysis and the hierarchical analysis were used to make comparisons between the recent flora of four lakes and two peat bogs situated in a glacial valley of the eastern Andean Cordillera between 4 900 and 4 200 meters up and the fossil flora from a core nine meters deep taken along one of these lakes.*

*These results are discussed here and compared with those obtained in 1982 through traditional biological methods. Comparing these different methods allows us to confirm that vegetation areas have displaced in the Holocene and that the biggest schiff dates from 3 120 years B.P.  $\pm 150$ . It occurred at the top of the core and would result from a cooling which was evaluated at 4 °C as compared to the current atmospheric conditions.*

KEY WORDS : Multivariate analysis — Living, fossil Diatom assemblages — Bolivia.

## INTRODUCTION

Une précédente publication (SERVANT-V., 1982) exposait les résultats d'une série d'analyses d'associations de diatomées d'eau douce provenant de la vallée d'Ichu Khota (Cordillère Orientale des Andes boliviennes) et tentait d'établir des rapprochements entre la flore des prélèvements actuels (R) et celle des prélèvements fossiles (P). Les premiers proviennent de 6 stations étagées en altitude entre 4 900 et 4 200 m (il s'agit de lacs ou de tourbières alimentés par un glacier dont le front actuel est à 4 950 m), les seconds proviennent d'une carotte de 9 m de profondeur, située sur la bordure temporairement asséchée du lac Khara Khota situé à 4 310 m. Une datation  $^{14}\text{C}$  effectuée sur une tourbe à 150 cm de profondeur a donné un âge de 3 120 ans B.P.  $\pm 150$ .

Étant donné l'homogénéité d'une part, des conditions climatiques, géologiques et hydrochimiques tout au long de la vallée (il n'y a que 20 km entre le front du glacier et le bas de la vallée), d'autre part des conditions d'échantillonnage (les échantillons actuels sont des vases superficielles et des expressions d'*Isoetes* sous moins de 20 cm d'eau), il paraît raisonnable d'attribuer l'essentiel des fluctuations floristiques dans les différentes stations aux variations de température de l'eau, elles-mêmes conditionnées par la distance au glacier et par l'altitude.

Si l'on est capable de mettre en relation les variations de la flore fossile de la carotte avec celles de la flore actuelle, on doit pouvoir estimer approximativement les déplacements en altitude de ces flores, donc les avancées ou les reculs du glacier dans le passé (aucun mouvement tectonique de grande ampleur n'a été décelé dans cette région depuis l'Holocène). Sachant que la température atmosphérique diminue de 0,8 °C quand on s'élève de 100 m, on est alors en mesure de calculer les variations de température pour chacun des déplacements ainsi déterminés.

C'est cette démarche utilisée dans la publication

précitée et dont nous rappellerons brièvement les conclusions au paragraphe 2, qui a été reprise ici en mettant en œuvre les moyens statistiques et informatiques nécessaires pour pouvoir analyser le tableau complet des résultats de l'étude des diatomées, soit 205 taxons pour 33 relevés fossiles et actuels. L'analyse factorielle des correspondances (AFC) nous a paru la méthode descriptive la mieux adaptée pour schématiser les relations cherchées.

Les premiers résultats qui seront exposés dans le 3<sup>e</sup> paragraphe, ont mis en évidence davantage les différences que les ressemblances entre les associations fossiles et actuelles. Cependant, en réfléchissant sur le problème écologique et sur les propriétés mathématiques de l'AFC, il nous a paru plus judicieux de faire porter les calculs sur le seul groupe des relevés anciens tout en conservant les relevés actuels en éléments supplémentaires, c'est-à-dire sans influence effective sur la détermination des axes factoriels. Ces nouveaux résultats, qui sont très satisfaisants, seront exposés au 4<sup>e</sup> paragraphe avec ceux d'un programme élémentaire visant à évaluer plus précisément les proximités observées entre les relevés sur les graphiques. Enfin nous conclurons par une discussion de ces résultats.

## PREMIÈRES CONSTATATIONS (fig. 1)

Cette figure résume les résultats obtenus à partir d'une analyse empirique des associations de diatomées (SERVANT-V., 1982) ; les espèces vivant dans les stations R1 à R12, ont été séparées en deux groupes : le premier groupe est représenté par les espèces qui se trouvent exclusivement à une altitude donnée (assemblages A, B, C, ... F), le deuxième groupe est composé d'espèces non restrictives (a, b, c, ... f). Le diagramme de la fig. 1 montre comment se distribuent au cours du temps les espèces fossiles du groupe I, qui vivent encore dans cette vallée. Les espèces qui n'ont pas été retrouvées

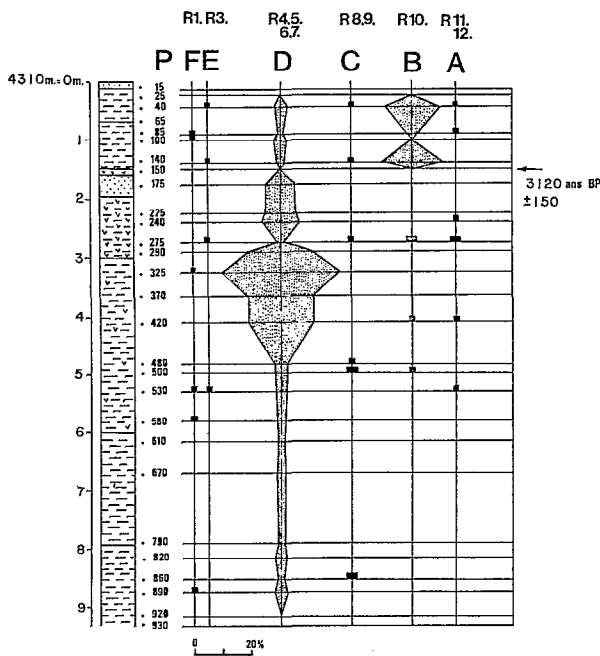


FIG. 1. — Évolution des associations de diatomées dans le sondage de Khara Khota

Proportion des espèces communes aux associations actuelles (A, B, C..., F) situées à des altitudes différentes et aux échantillons du sondage situé à 4 310 m. Exemple : L'échantillon prélevé à 3,25 m de profondeur (code P325) contient 40 % d'espèces trouvées actuellement uniquement dans D (association d'espèces qui ne se développent qu'à 4 450 m) et quelques espèces trouvées actuellement uniquement dans F (lac situé à 4 200 m). Les espèces actuelles des associations E, C, B, A n'ont pas été retrouvées dans la flore fossile du niveau 325. Le reste des espèces fossiles est constitué par des espèces qui ne vivent plus actuellement dans les biotopes étudiés entre 4 200 et 4 900 m

$$\begin{aligned}
 & \text{D (P325)} & = & \quad \Sigma \text{ EE} \\
 & \% \text{ diat. du relevé 325} & \text{ espèces exclusives de R4-7} \\
 = & \Sigma \text{ ET} & - & (\Sigma \text{ EF} + \Sigma \text{ ENE}) \\
 & \text{quantité totale} & & \text{espèces fossiles} & \text{espèces non-exclusives} \\
 & \text{des espèces de} & & \text{non retrouvées} & \text{de R4-R7} \\
 & \text{l'éch. 325} & & \text{dans l'actuel} &
 \end{aligned}$$

dans les milieux actuels considérés, ont été éliminées par la force des choses.

Il apparaît nettement que dans les sédiments, ce sont les groupes D et B (composés d'espèces vivant actuellement exclusivement à l'altitude 4 450 et 4 850 m dans les stations R4 à R7 et R10) qui participent le plus aux associations fossiles et ceci essentiellement dans la partie supérieure de la carotte. Aucun groupe actuel n'est bien représenté dans la partie inférieure de la carotte.

En résumé, si on ne considère que les espèces restrictives, on ne retrouve pas d'homologues actuels

exacts dans les associations fossiles. Cependant, quelques niveaux (325, 370, 420, 140, 40) contiennent une flore qui se rapproche de la flore actuelle D de R4-R7 et B de R10.

C'est à la suite de ces premiers résultats qui, bien que limités, nous offraient d'intéressantes perspectives pour les interprétations paléoclimatiques que nous avons entrepris une analyse statistique pour vérifier ou préciser les rapprochements possibles entre les flores fossiles et actuelles, toutes les données étant alors prises en compte.

Pour les espèces rencontrées dans les échantillons fossiles (relevés anciens) nous avons utilisé le code P suivi d'un chiffre qui correspond à la profondeur (en cm) de l'échantillon dans la carotte. Pour les espèces rencontrées dans les échantillons de vases superficielles (relevés actuels), nous avons utilisé le code R suivi des numéros 1 à 12 correspondant aux différentes altitudes où ont été prélevés les échantillons.

#### ANALYSE DES CORRESPONDANCES SUR L'ENSEMBLE DES RELEVÉS (fig. 2)

Dans la première analyse des correspondances, l'ensemble des espèces des relevés fossiles et actuels a été pris en considération et utilisé dans le calcul des facteurs. Les résultats sur le premier plan factoriel montrent tout d'abord une très grande dispersion des relevés actuels, alors que les relevés anciens apparaissent très homogènes.

La deuxième constatation qui s'impose est que la plupart des relevés fossiles (17 sur 22) se projettent sur le quadrant des coordonnées négatives sur l'axe 1 et positive sur l'axe 2, zone dans laquelle ne figure aucun relevé actuel. Cette situation indique qu'une majorité des relevés anciens ne possède pas d'analogue exact dans les relevés actuels.

Il convient cependant de mentionner le groupe des relevés anciens P40, 100, 140, 85 et 275 très proches des actuels R1, R3 et R10, ce qui peut paraître surprenant étant donné l'éloignement et la différence d'altitude entre R1, R3 et R10. En réalité ce premier résultat, bien qu'incomplet, met en évidence que ces relevés anciens se détachent bien de tous les autres et qu'il sera nécessaire d'aller plus loin dans l'analyse pour vérifier si ce groupe peut ou non être scindé en deux comme il apparaît dans la figure 1 (4<sup>e</sup> paragraphe).

Le fait le plus significatif dans cette analyse est qu'elle isole sur l'axe 1, les relevés actuels R11 et R12, les plus élevés en altitude et sur l'axe 2 les relevés R8, R9. Ces séparations sont dues à un petit lot d'espèces exclusives de ces relevés ou généralement abondantes. En se reportant aux listes des contributions fournies par l'ordinateur, on

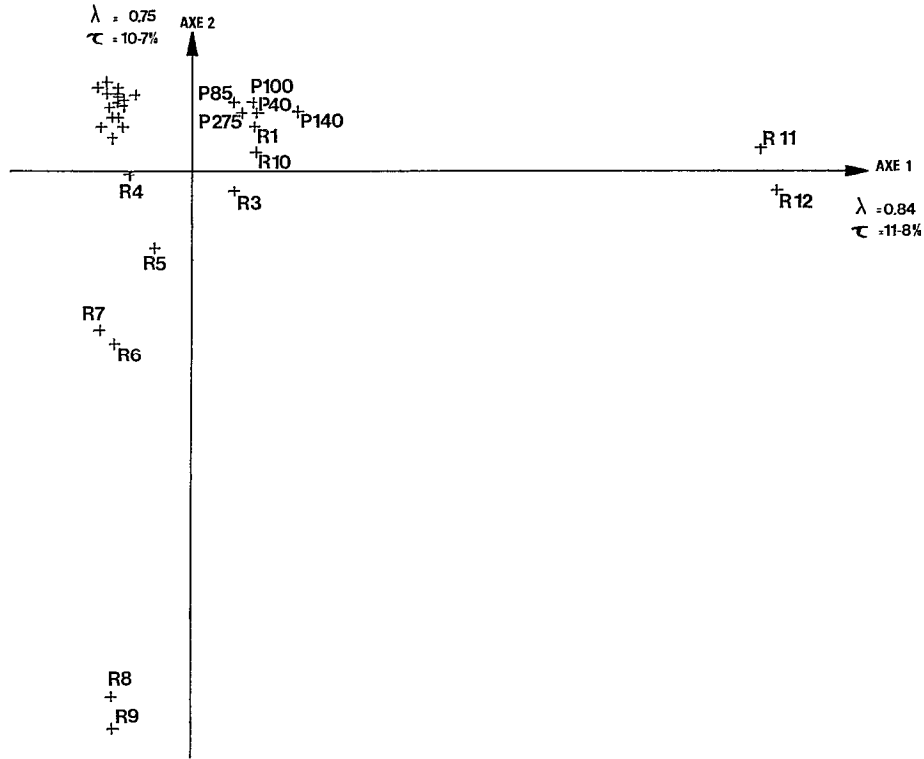


FIG. 2. — Analyse factorielle des correspondances ; tous relevés actifs (axes 1 et 2) (en haut à gauche 17 relevés anciens uniquement)

retrouve immédiatement ces espèces. Pour l'axe 1, ce sont par ordre de contribution décroissante : 12 (*Achnanthes lapponica* var. *ninkei*), *Ii* (*Achnanthes fraudulenta*) 683 (*Navicula mutica* var.) 271 (*Hantzschia amphioxys*) 189 (*Pinnularia borealis*) 708 (*Neidium affine* var. *amphirhynchus*).

Pour l'axe 2 ce sont 303 (*Nitzschia lacuum*) 765 (*Surirella linearis*) 83 (*Achnanthes minutissima*) 575 (*Cymbella ventricosa*).

Si on dresse la comparaison des poids des relevés actuels (Somme de leurs effectifs) avec (colonne 1) et sans (colonne 2) leurs espèces uniquement trouvées dans l'actuel :

	Colonne 1	Colonne 2	Écart
Écart faible.....	R4 9784	8186	1598
	R5 9998	7198	2800
	R10 9751	8430	1320
Écart élevé.....	R8 9740	1330	8410
	R9 9710	1850	7960
	R11 9860	2420	7440
	R12 9860	2410	7450
Écart moyen.....	R1 9810	6320	3490
	R3 9360	6680	3680
	R6 9890	4140	5750
	R7 10020	6840	3180

On voit que pour la plupart des relevés et notamment R8, R9, R11 et R12 les différences sont sévères, ce qui confirme que ces relevés contiennent en abondance des espèces qui ne se retrouveront pas dans les relevés fossiles. Par contre, pour les relevés R4, R5 et R10, les écarts sont faibles, ce qui veut dire qu'un plus grand nombre d'espèces actuelles pourront être retrouvées dans les relevés anciens.

Cette constatation est importante à souligner car elle confirme les résultats schématisés dans la figure 1 où l'on voyait que peu de situations actuelles se retrouvent dans le passé et que les mieux représentées sont bien R4-5 et R10.

L'examen des axes suivants n'apporte guère plus de renseignements relativement à notre problème. En effet, les axes 3, 4, 5 et 6 établissent essentiellement des subdivisions entre les relevés actuels, toujours dues à un petit nombre d'espèces exclusives ou quasi exclusives. La seule précision intéressante provient de la séparation entre les relevés R1, R3 et le relevé R10 sur les axes 5 et 6. Mais la position intermédiaire entre ces deux pôles, des relevés P40, P140, P85, P100 et P275 demande à être éclaircie.

Une autre analyse des correspondances a été faite en supprimant les relevés R11 et R12 et R8,

R9. Ceci a eu pour effet de faire disparaître certains axes de l'analyse précédente, mais n'apporte guère d'informations nouvelles. En effet l'axe 1 regroupe d'un côté R1, R3 et R10 avec les relevés anciens P40, P140, P85, P100 et P275 et de l'autre côté le reste des relevés. Cet axe ressemble donc à l'axe 1 de l'analyse précédente.

Sur l'axe 2, s'étirent du côté négatif les relevés actuels R4, R5, R6, R7, alors que tous les autres relevés sont du côté positif. Là encore cet axe ressemble à son homologue de l'analyse précédente.

En revanche, l'axe 3 n'a plus la même allure puisqu'il oppose cette fois R10 associé à P40, P140 du côté positif à R1, R3, P85, P100, P275 du côté négatif, mais le groupe P85, 100, 275 se trouve très voisin de l'origine des coordonnées... les contributions sur les axes suivant nous paraissent trop uniformément réparties pour en tirer des conclusions sûres.

Tout au long des analyses que nous venons de décrire, un important noyau de 17 prélèvements anciens (P890 à P175 en excluant P275) a fait preuve d'une remarquable cohésion sans qu'il soit possible de le rapprocher d'aucun relevé actuel. Rappelons, en effet, que supprimer certains relevés fait, du même coup, disparaître certaines espèces propres à ces relevés et modifie donc les poids relatifs des autres espèces, dont l'AFC tient compte comme on sait. Toutefois nous avons pensé que cette pondération, originalité de la méthode, a certainement masqué les relations que nous cherchions entre les associations floristiques anciennes et actuelles. Ces dernières comportent un certain nombre de taxons en abondance assez forte pour creuser la différence avec les flores fossiles.

De plus, notre objectif étant d'évaluer les fluctuations climatiques au cours du temps, il nous a paru logique de ne faire porter l'analyse que sur les relevés anciens, tout en mettant les relevés actuels en éléments supplémentaires (c'est à dire sans influence sur la détermination des axes factoriels) pour avoir sur les graphiques leurs positions, relativement à cette évolution temporelle. C'est ce que nous allons exposer maintenant.

#### ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES DES SEULS RELEVÉS ANCIENS (fig. 3 a et b)

L'analyse ne portant que sur les relevés anciens fait éclater le noyau très homogène observé dans les analyses précédentes. Sur le plan des deux premiers facteurs (fig. 3 a) expliquant 35,5 % de l'inertie totale du nuage (21,2+14,3) l'ensemble des prélèvements fossiles se scinde en trois groupes très inégaux.

Les relevés P40, 100, 140, 85, et P275 qui appa-

raissent détachés du noyau dans les analyses précédentes sont isolés dès l'axe 1. Le noyau lui-même se partage en P860, P820 du côté de l'axe 2 positif et le reste du côté négatif. Mais l'information importante apportée par cette analyse provient des relevés actuels qui se répartissent sans ambiguïté dans ces trois groupes : R1, R3, R10 avec le premier groupe (P40, 140, 100, 85, 275) rapprochement déjà vu dans les analyses antérieures, R6-R7 avec P820-860, enfin R4-5 avec le reste des relevés.

Cette disposition apporte une donnée nouvelle par rapport aux suppositions que l'on pouvait faire avant les calculs informatiques, il s'agit du rapprochement des relevés anciens P820-860 avec R6-7. Elle pose deux nouveaux problèmes. Les relevés R1-3 les plus bas dans la vallée se trouvent proches du relevé R10 qui est dans une position élevée. Outre le problème écologique, cela rend difficiles les déductions climatiques relatives aux relevés P85-100 et P275 en position intermédiaire entre ces relevés.

Aucune séparation nette n'apparaît entre les relevés anciens P790 à P480 et P420 à P290, ces deux groupes restant rapprochés aux mêmes relevés actuels R4-5.

Sur le plan des facteurs 1 et 3 (fig. 3 b), le premier groupe des relevés fossiles (P40-100-140-85 et 275) se scinde en deux, P40 et P140 proches de R10 du côté positif et P85-100 et 275 du côté négatif. Mais on peut objecter à juste titre que ces deux premiers plans factoriels sont loin de résumer toute l'information du tableau, c'est pourquoi nous avons réalisé pour la circonstance un programme d'ordinateur élémentaire pour calculer, à partir des coordonnées factorielles sur les 4 premiers axes (56,6 % d'inertie) et pour chaque relevé ancien, ses distances aux relevés actuels (tabl. I).

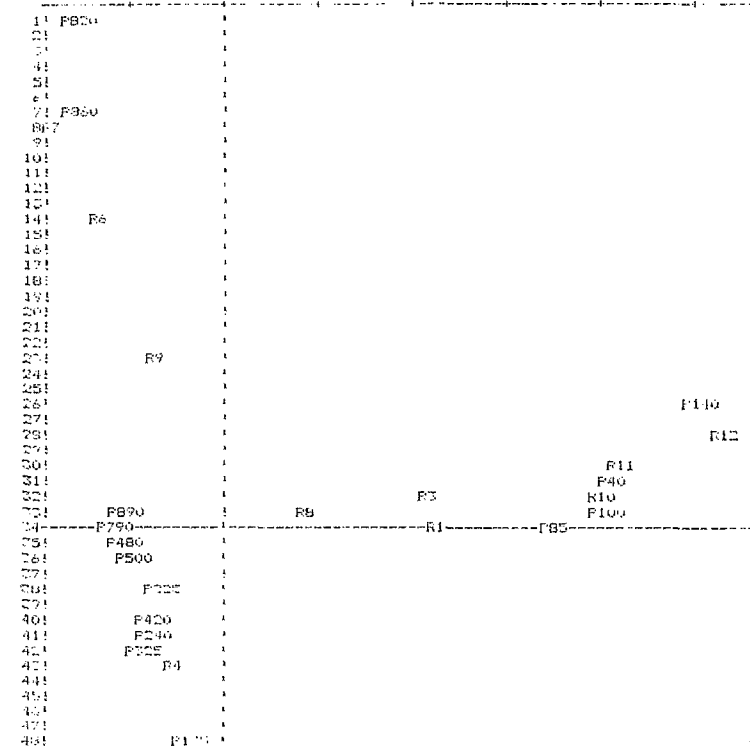
Ces calculs permettent de rapporter les conditions écologiques des relevés P85, 100 et 275 à celles de R1-R3. Quant au rapprochement insolite entre R1, R3 et R10 il est probable qu'on puisse l'attribuer à un effet de la méthode statistique. Pour connaître les causes de ce rapprochement qui s'effectue essentiellement sur l'axe 1, il convient d'examiner les espèces ayant de fortes contributions sur cet axe : 116 (*Melosira distans* var. *alpigena*) (162), 136 (*Diatoma hiemale* var. *mesodon*) (115), 139 (*Melosira palagonica*) (113). Nous donnons entre parenthèses la valeur de la contribution en pourcentage (voir paragraphe 6 B).

#### CLASSIFICATION HIÉRARCHIQUE (fig. 4).

Une dernière question a encore nécessité un approfondissement. La figure 1 semblait montrer une coupure dans la composition floristique des

VALEURS DES EXTREMA  
 XINF = -680 XSUF = 1986  
 YINF = -1439 YSUP = 1842  
 AXE HOR = 1 AXE VERT. = 3 PAGE NO 1/1  
 REPRESENTATION DES RELEVÉS

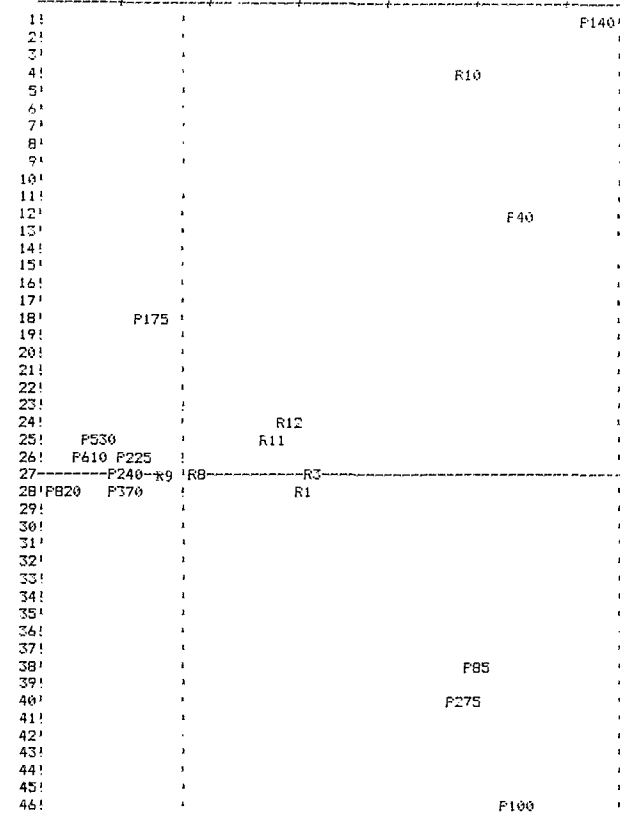
VALEURS DES EXTREMA  
 XINF = -754 XSUF = 2116  
 YINF = -996 YSUP = 2162  
 AXE HOR = 1 AXE VERT. = 2 PAGE NO 1/1  
 RELEVÉS



LISTE DES POINTS CACHES

- P275 LIGNE 24 COL. 53 PAGE 1
- P520 LIGNE 35 COL. 9 PAGE 1
- P670 LIGNE 35 COL. 6 PAGE 1
- P610 LIGNE 26 COL. 7 PAGE 1
- P580 LIGNE 26 COL. 8 PAGE 1
- R5 LIGNE 40 COL. 8 PAGE 1
- P290 LIGNE 41 COL. 9 PAGE 1
- P370 LIGNE 41 COL. 12 PAGE 1

FIG. 3 a. — AFC des seuls relevés anciens (relevés actuels en éléments supplémentaires) axes 1 et 2



LISTE DES POINTS CACHES

- P290 LIGNE 26 COL. 7 PAGE 1
- P325 LIGNE 26 COL. 8 PAGE 1
- P670 LIGNE 26 COL. 4 PAGE 1
- P790 LIGNE 26 COL. 5 PAGE 1
- P890 LIGNE 26 COL. 6 PAGE 1
- R5 LIGNE 26 COL. 9 PAGE 1
- P420 LIGNE 27 COL. 8 PAGE 1
- P480 LIGNE 27 COL. 6 PAGE 1
- P500 LIGNE 27 COL. 7 PAGE 1
- P580 LIGNE 27 COL. 5 PAGE 1
- R4 LIGNE 27 COL. 12 PAGE 1
- R6 LIGNE 27 COL. 11 PAGE 1
- R9 LIGNE 27 COL. 15 PAGE 1
- P860 LIGNE 28 COL. 1 PAGE 1
- R7 LIGNE 28 COL. 5 PAGE 1

FIG. 3 b. — AFC des seuls relevés anciens (relevés actuels en éléments supplémentaires) axes 1 et 3

relevés anciens situés au-dessous de 5 m et ceux situés entre 5 m et 3 m, coupure qui n'apparaît pas dans le tableau 1 où nous voyons que l'ensemble des relevés entre 890 et 290 se rapproche de R4-5.

En examinant les coordonnées sur l'axe 6 (5,78 % d'inertie) on a pu voir que les relevés P530 ; 580 ; 610 ; 670 ; 790 ; 890 (au-dessous de 5 m) s'opposent à P225, 290, 325, 370, 420, 480 (au-dessus de 5 m) et les contributions de ces points à cet axe sont

généralement élevées ; il semble donc que cette séparation soit réelle. Cependant, pour lever toute ambiguïté, nous avons effectué une classification hiérarchique (moment d'ordre 2 d'une partition prenant comme point de départ les distances euclidiennes usuelles calculées sur les coordonnées des relevés sur les 6 premiers axes factoriels). Cette classification a confirmé de façon très nette nos conclusions précédentes.

TABLEAU I

Distances entre relevés anciens et actuels comptées d'après les quatre premiers facteurs de l'AFC

	R1	R3	R4	R5	R6	R7	R8	R9	R10	R11	R12
P40	1482	1376	2298	2389	2755	3108	1947	2326	897	515	922
P85	<u>831</u>	1000	1930	2112	2474	2889	1188	2024	2693	1487	1901
P100	<u>1482</u>	1568	2407	2584	2810	3189	1639	2408	3374	2048	2326
P140	2547	2301	3162	3214	3403	3672	2873	3077	<u>1065</u>	1390	1185
P175	2488	2949	<u>2436</u>	2478	3195	3501	2777	3080	3174	3323	3965
P225	1437	1232	470	<u>360</u>	1730	2186	897	1015	2711	2103	2588
P240	1441	1326	255	<u>200</u>	1829	2299	931	1168	2819	2224	2735
P275	1058	<u>1016</u>	1932	2111	2497	2914	1170	1907	2890	1593	1920
P290	1548	1412	319	<u>221</u>	1887	2339	1033	1212	2850	2241	2790
P325	1497	1399	224	<u>162</u>	1909	2364	1028	1252	2806	2265	2781
P370	1449	1313	<u>275</u>	<u>286</u>	1884	2348	924	1195	2844	2218	2717
P420	1494	1338	342	<u>283</u>	1850	2307	950	1156	2857	2239	2731
P480	1561	1359	691	<u>469</u>	1487	1930	949	801	2869	2259	2737
P500	1545	1321	616	<u>448</u>	1625	2072	931	910	2864	2224	2692
P530	1497	1336	633	<u>390</u>	1474	1922	938	817	2778	2217	2717
P610	1612	1407	663	<u>433</u>	1568	2006	1019	889	2867	2287	2762
P580	1578	1369	635	<u>431</u>	1587	2031	970	892	2879	2266	2739
P670	1591	1420	662	<u>403</u>	1503	1942	1014	855	2858	2302	2793
P790	1593	1399	725	<u>481</u>	1453	1891	994	787	2867	2286	2767
P820	2693	2659	2904	2693	916	<u>500</u>	2417	1681	3669	3197	3576
P860	2394	2321	2482	2262	482	<u>79</u>	2042	1244	3455	2941	3341
P890	1533	1337	761	<u>529</u>	1380	1823	944	705	2803	2216	2700

NOEUDS	AINES	BENJ	DIAM	POIDS	NOEUDS	AINES	BENJ	DIAM	POIDS
23	11	12	6	2	38	37	31	3539	14
24	16	18	8	2	39	1	4	5608	2
25	15	19	10	2	40	38	5	7163	15
26	24	17	20	3	41	39	36	8554	6
27	22	25	21	3	42	33	40	9852	17
28	9	10	26	2	43	41	42	16164	22
29	6	14	29	2					
30	29	13	65	3					
31	27	26	72	6					
32	30	7	108	4					
33	21	20	116	2					
34	23	23	201	4					
35	3	8	348	2					
36	2	35	578	3					
37	34	32	760	8					

DISCUSSION (fig. 5).

Dans ce paragraphe, nous allons comparer les résultats que nous avons obtenus avec les deux méthodes utilisées. Mais nous tenons tout d'abord à souligner que l'analyse statistique a consisté à établir des relations entre la flore actuelle et la flore fossile sans qu'à aucun stade de l'analyse, les données écologiques (auto-écologie, température, altitude) ne soient intervenues dans les calculs.

Cela est une précision particulièrement importante à évoquer, car on peut, dès à présent, dire que les interprétations proposées antérieurement, qui s'appuyaient sur des données partielles (espèces rencontrées seulement à une altitude donnée) choisies en fonction d'une hypothèse de départ qui aurait pu être critiquée, ces interprétations sont confirmées dans les grandes lignes par l'analyse statistique.

Nous allons examiner maintenant niveau par niveau les précisions, les corrections ou les confirmations qu'a apportées la méthode mathématique, ce qui nous permettra de mettre en évidence l'enrichissement mutuel d'une utilisation conjointe des méthodes biologiques traditionnelles et l'analyse factorielle des correspondances.

Analyse n° 1, AFC, tous relevés actifs

(Se reporter à la fig. 2).

Sur cette figure, deux groupements d'échantillons se distinguent. Le premier (P40, 140, 85, 100, 275)

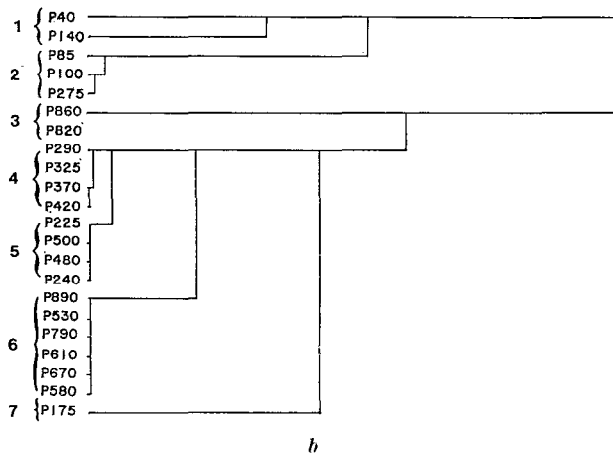


FIG. 4. — Classification hiérarchique

## % d'espèces actuelles dans les associations fossiles

	P	1) Espèces restrictives						2) Espèces non restrictives						
		R	R1	R3	R4-7	R8-9	R10	R11-12	R1	R3	R4-7	R8-9	R10	R11-12
		F	E	D	C	B	A	f	e	d	c	b	a	
Relevés fossiles situés du côté positif	85	/	/	/	/	8	/	/	0,4	1,9	13	22	8,6	
	100	1	/	2	/	/	/	1	/	0,9	42	7	15	
	275	/	0,6	1,2	0,6	0,6	1,2	/	0,6	/	29	3	2	
	40	/	0,4	2	0,4	18	1,6	/	0,8	3	5	8	6	
	140	/	0,8	1,6	0,4	22	/	/	/	3	29	2	10	
Relevés fossiles situés du côté négatif	325	0,6	/	40	0,3	/	/	/	/	30	5	3	2	
	530	1	/	3,4	/	/	/	/	/	11	1	1	1	
	820	/	/	5,7	/	/	/	/	/	38	8	/	1	

est situé du côté positif de l'axe 1, le deuxième est situé du côté négatif de l'axe 1, il comprend tous les autres relevés.

Nous allons essayer de comprendre ce que représente cette séparation en deux groupes des relevés anciens sur le plan paléo-écologique. Nous allons reprendre les comptages de diatomées et voir comment se répartissent les espèces actuelles dans les associations fossiles.

Pour le groupe qui se situe du côté négatif de l'axe 1, nous ne prendrons que trois échantillons représentatifs sur les 17 qui le composent pour simplifier le tableau.

Les espèces qui participent le plus aux associations fossiles situées du côté positif de l'axe appartiennent au groupement B (espèces restrictives de la station R10 située à 4 850 m d'altitude) et aux groupements c et b (espèces non restrictives des stations R8-9 et R10).

Les espèces qui participent le plus aux associations fossiles situées du côté négatif de l'axe appartiennent au groupement D pour les espèces restrictives des stations R4 à R7 situées à 4 450 m d'altitude et pour les espèces non restrictives au groupement d.

Or ces groupements se trouvaient à l'altitude 4 310 m (altitude du sondage) ils se sont donc déplacés de 4 850 m vers 4 310 m pour les relevés situés du côté positif de l'axe et se sont déplacés de 4 450 vers 4 310 m pour les relevés situés du côté négatif de l'axe. Puisqu'on considère que ces déplacements sont liés à l'extension du glacier, elle-même liée à des variations de la température, on en déduit que plus le déplacement est important plus le refroidissement est intense :

L'axe 1 est un axe de température, les relevés fossiles 85, 100, 275, 40, 140, situés dans la partie supérieure de la coupe et du côté positif de l'axe, représentent un épisode de refroidissement plus

intense que tous les autres relevés, situés dans la partie inférieure de la coupe, du côté négatif de l'axe.

Ce premier résultat est en accord avec les conclusions antérieurement proposées (SERVANT-V., 1982). Nous examinerons maintenant plus en détail ce qui se passe à l'intérieur du groupe des relevés anciens situés du côté positif de l'axe.

*Calcul des distances entre relevés actuels et relevés anciens (tabl. 1 et fig. 3 b)*

Sur la fig. 3 b, les relevés anciens P40-P140, proches du relevé actuel R10 sont situés du côté positif de l'axe 3, ils s'opposent aux relevés anciens P85-P100 et P275, proches de R1-R3 situés du côté négatif de l'axe 3.

	P	R	R1	R3	R8	R10	R11
		F	E	C	B	A	
Côté — de l'axe 3	85	831	1000	1188	2693	1487	
	100	1482	1568	1639	3334	2048	
	275	1058	1016	1170	2890	1593	
Côté + de l'axe 3	40	1482	1376	1947	897	515	
	140	2547	2301	2873	1065	1390	

Le calcul des distances entre ces relevés précise que P40 est en réalité proche de R11 et P140 de R10. R11 et R10 sont les stations situées le plus haut dans la vallée, à 4 900 et 4 850 m d'altitude. Au moment de la sédimentation de P40 et P140, les zones de végétation représentées par A et B se situaient à 4 310 m, elles se sont donc déplacées de 590 et 540 m vers le bas. La descente de ces zones est liée



à l'extension du glacier, à une diminution de la température que nous avons auparavant évaluée à 4°, l'analyse statistique suggère que le refroidissement est plus intense pour P40 (proche de 5°).

Les associations de diatomées de P40 et P140 permettent de situer le refroidissement maximum dans la partie supérieure de la carotte ; il est daté de  $3\,120 \pm 150$  ans B.P.

Du côté négatif de l'axe 3, les relevés anciens P85 et P100 sont rapprochés de R1, la station située le plus bas dans la vallée, et P275 est rapproché de R3, la station située à 4 310 m, altitude où a été effectué le sondage. P275 représente la situation actuelle à 4 310, il n'y a pas eu déplacement de la zone E.

Les relevés P85 et P100 sont caractérisés par l'association F qui se situe actuellement à l'altitude 4 200 m, c'est-à-dire à 110 m au-dessous de l'altitude où se trouvent ces relevés. Il y a eu remontée de la zone F donc recul du glacier et élévation de la température par rapport à l'actuel, évaluée à environ +1 °C.

Ces résultats ne concordent pas avec ceux qui avaient été proposés auparavant. S'il avait été démontré que les différences de température avaient effectivement existé entre P40-140 et P85-100 et 275, elles avaient été évaluées à seulement 2° (— 4° à — 2°), or si l'on tient compte des données de la statistique, ces différences seraient de l'ordre de 5° (— 4° à +1°).

Nous allons essayer d'expliquer pourquoi l'AFC établit de préférence le rapprochement de P85-100 et 275 à R1-R3 plutôt qu'à R8-R9 comme le suggère l'analyse empirique des associations floristiques.

Les trois relevés P85-P100 et P275 ont ceci en commun (qui les distinguent de tous les autres relevés) de contenir en abondance deux espèces :

P	<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>mesodon</i>	<i>Melosira patagonica</i>
P 85.....	13 %	16 %
P 100.....	25 %	27 %
P 275.....	20 %	7 %

Bien qu'en très faible quantité, ces deux espèces sont présentes dans R1-R3, ce qui peut être une des raisons qui expliquent leur rapprochement à ces trois relevés anciens. Mais cela ne peut être la seule raison, car ces espèces existent également dans R8-R9.

P	R	R1	R3	R4-7	R8-9	R10	R11-12	R1	R3	R4-7	R8-9	R10	R11-12
	F	E	D	G	B	A		f	e	d	c	b	a
P225.....	0,6	/	15	0,3	/	/		0,6	/	39	3	7	/
P325.....	0,6	/	40	0,3	/	/		0,6	1	30	5	3	2
P530.....	1	/	3,4	/	/	/		/	/	11	1	1	/

R	<i>Diatoma hiemale</i> var. <i>mesodon</i>	<i>Melosira patagonica</i>
R1.F.....	/	0,4 %
R3.E.....	0,2 %	/
R8.C.....	/	0,5 %
R9.C.....	1 %	/

Or on remarque que les effectifs des espèces non restrictives de R8-R9 sont beaucoup plus importants pour ces trois relevés que les espèces non restrictives de R1 et R3 qui sont négligeables (voir tableau ci-dessous).

P	R	f	e	d	c	b	a
		R1	R3	R4-7	R8-9	R10	R11-12
85.....	/	0,4	1,9	13	22	8,6	
100.....	1,5	/	0,5	42	7	15	
275.....	/	0,6	/	29	3	2	

Le problème du rapprochement des relevés P85-100 et 275 à R1-R3 plutôt qu'à R8-R9 soulevé par la statistique reste donc sans réponse.

Nous avons représenté dans la fig. 5, les courbes de variations de température établies par l'une et l'autre méthode, et nous remarquons que les divergences les plus importantes se situent au niveau de ces trois points 85, 100 et 275. L'allure générale des courbes est cependant identique.

#### La classification hiérarchique (fig. 4)

Nous allons maintenant considérer le groupement homogène constitué par 17 relevés situés sur le côté négatif de l'axe et qui s'opposent aux 5 relevés dont nous avons parlé en A et B.

Ces 17 relevés présentent une remarquable cohésion malgré la séparation de P820 et P860 rapprochés de R6-7 qui ne sont en réalité qu'une variante de R4-5, situés à la même altitude.

Il faut arriver à la classification hiérarchique pour voir ce groupe se scinder en trois groupes principaux :

- groupe 1 P225, 240, 480, 500 ;
- groupe 2 P290, 325, 370, 420 ;
- groupe 3 P530, 580, 610, 790, 890.

Pour simplifier nous n'indiquons dans le tableau ci-dessous qu'un échantillon représentatif de chacun des trois groupes que nous voulons comparer.



D'après le calcul, ces trois groupes se rapprochent des mêmes relevés actuels R4-7. Dans le tableau ci-dessus, on peut voir qu'effectivement, ce sont les espèces de l'association D et d des relevés R4-7 qui sont les plus abondantes. Mais peut-on considérer que le groupe 3 (représenté dans le tableau par l'échantillon P530) qui ne contient que 3,4 % des espèces restrictives de D et 11 % des espèces non restrictives de d, peut-il être au même titre que les deux autres groupes, rapproché de R4-R7 ?

Il est vraisemblable que dans les calculs, cette différence ne soit pas suffisante pour isoler le troisième groupe, eu égard aux faibles effectifs que ce relevé partage avec les autres associations.

Nous pensons cependant que les échantillons du groupe 3 contiennent une flore dont la composition est très éloignée des associations actuelles, même de l'association D de R4-R7.

Il semble que des homologues actuels meilleurs devraient pouvoir exister dans des biotopes situés à des altitudes inférieures à 4 200 m. Ces biotopes ne sont pas aisés à utiliser, s'il existe effectivement en Bolivie, des lacs et des tourbières au-dessous de 4 200 m, ils ne se trouvent plus dans le même contexte. Des facteurs supplémentaires, qui ne pourront pas être aisément isolés, vont se surimposer au facteur altitude et rendront plus difficile l'interprétation des variations floristiques.

Pour le moment, nous considérons sans pouvoir

le démontrer de manière absolue, qu'il y a eu pour certains niveaux situés dans la moitié inférieure de la coupe (et contrairement à ce qui se passe pour la moitié supérieure) non une descente mais une remontée des étages de végétation, ce qui représente un réchauffement par rapport à l'actuel, de la température.

Préciser ce résultat est l'un des points que nous nous fixons dans l'étude plus poussée que nous espérons pouvoir entreprendre très prochainement sur ces milieux boliviens.

#### REMERCIEMENTS

Ce travail a été effectué dans le cadre d'une Convention entre l'Université majeure de San Andres (UMSA La Paz) et l'Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre Mer (O.R.S.T.O.M. Paris).

Nous tenons spécialement à remercier de leur aide : les Directeurs du Convenio L. A. RODRIGO et M. SERVANT ainsi que l'équipe qui a participé aux recherches dans la vallée d'Ichu Khota.

C. ARCE ; J. P. CARMOUZE (Chimie des eaux). J. P. COLLOT (Botanique). J. Ch. FONTES (datation <sup>14</sup>C). L. A. RODRIGO ; C. VARGAS (Sédimentologie). M. SERVANT (Stratigraphie) ; et enfin A. FOUCAULT du Laboratoire de Géologie du Muséum pour avoir accepté de relire le manuscrit.

Manuscrit reçu au Service des Éditions de l'O.R.S.T.O.M.,  
le 23 février 1984

#### BIBLIOGRAPHIE

- AADY (B.), 1976. — Cyclic climatic variations in climate over the past 5,500 yr. reflected in raised bogs. *Nature* 263 : 281-284.
- BENZECRI (F. et J.P.), 1978. — Analyse des correspondances. Session d'analyse des données. Documentation, tome II, INSEE-ISUP. Paris, 1978.
- BRUNO (M. G.), LOWE (R. L.), 1980. — Differences in the distribution of some bog diatoms : a cluster analysis. *The American midland Naturalist*, 104 (1) : 70-79.
- COLLOT (D.), 1979. — Vegetación acuática del valle de Ichu Khota, comparación con el valle de Ovejhuño. Inst. Geodin. y Limnol. Convenio UMSA-O.R.S.T.O.M., La Paz, Bolivia : 23-27.
- FENELON (J.P.), 1978. — Informatique et statistique. Mise en évidence des contraintes méthodologiques liées à l'utilisation de l'informatique. Session d'analyse des données. Documentation, tome I, INSEE-ISVP. Paris, 1978.
- INTIRE (Mc. cD.), 1973. — Diatom associations in Yaquina estuary Oregon : a multivariate analysis. *J. Phycol.*, 9 : 251-259.
- JATKAR (S.A.), RUSHFORTH (S.R.), BROTHERTON (J.D.), 1979. — Diatom floristics and succession in a peat bog near Lily lake. Summit County Utah. *Great Basin Naturalis*, 39 (1) : 15-43.
- JOHNSON (Sc.), 1967. — Hierarchical clustering schemes. *Psychometrika*, 32 : 241-254.
- PRITCHARD (N.M.), ANDERSON (J.P.), 1971. — Observations on the use of cluster analysis in botany with an ecological exemple. *J. Ecol.*, 59 : 727-747.
- RODRIGO (L.A.), ORTUNO (F.), VARGAS (C.), 1979. — Características geológicas, morfológicas y sedimentarias de los lagos Khara Khota y Khotia. Inst. Geodin. y Limnol. Convenio UMSA-O.R.S.T.O.M., La Paz, Bolivia : 1-8.
- ROUX (M.), 1978. — Le codage des données en vue de l'analyse factorielle des correspondances. — Session d'analyse des données. Documentation, tome I, INSEE-ISVP, Paris, 1978.
- ROUX (M.), 1979. — Estimation des paléoclimats d'après l'écologie des Foraminifères. *Les Cahiers de l'Analyse des données*, IV (1) : 61-79.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1982. — Altitudinal zonation of mountainous diatom flora in Bolivia : application to the study of the quaternary. *Acta Geologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, 25 (1-2) : 179-210.