

Maurice REILLE

Leçons de  
PALYNOLOGIE



et d'analyse pollinique

1990-2013

**Couverture** : Lozère – la tourbière des Nassettes et la crête du Mont Lozère  
Cliché J.-L. de Beaulieu (1969)

À mes étudiants  
M. R



En 2005 - La tourbière des Nassettes et la crête du Mont Lozère, même endroit qu'en 1969

Maurice REILLE

Docteur ès Sciences, Maître de Conférences à l'Université

Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie

Faculté de Sciences de St Jérôme

13397 MARSEILLE Cedex 13 - Venède 48000 BRENOUX

Illustrations originales de l'auteur- 1990

Nouvelle mise en page :  
Claudine. REILLE 2013



# Préface

L'enseignement supérieur doit se nourrir directement des résultats de la recherche.

Cette exigence, si banalement énoncée, n'est plus guère satisfaite que par une faible proportion des ouvrages s'adressant à un public non strictement étudiant et dont l'auteur unique est universitaire. La spécialisation de tout chercheur actuel lui interdit en effet d'élaborer un tel ouvrage avec ses seuls résultats et le recours au travail collectif s'impose le plus souvent.

L'exception remarquable que constitue ce livre tient à la conjonction de trois circonstances particulières :

- l'efficacité et la passion caractérisent l'activité de Maurice REILLE aussi bien dans le domaine de la pédagogie que de la recherche : c'est ainsi qu'au fil des années il a conçu et perfectionné, mettant en œuvre des résultats tous originaux, ces "leçons" dont ont bénéficié plus de dix promotions d'étudiants de Maîtrise de Biologie, de candidats au C.A.P.E.S. ou à l'agrégation de Sciences Naturelles et de nombreux jeunes chercheurs s'initiant à l'analyse pollinique en vue d'un Diplôme d'Études Approfondies ou d'une Thèse,

- l'insertion de Maurice REILLE dans une équipe et sa participation à des programmes de recherches variés lui ont permis de contribuer de façon décisive à des recherches dont l'ouverture dépasse largement celle du champ auquel se trouve habituellement limité un chercheur solitaire,

- surtout, il se trouve que le matériel biologique auquel Maurice REILLE se consacre représente (grâce à des particularités proprement merveilleuses, si bien détaillées dans cet ouvrage) un potentiel d'investigation particulièrement large.

Je suis convaincu que cet ouvrage constituera un précieux recours pour tous les collègues désireux de construire un enseignement de palynologie ou d'analyse pollinique pour les étudiants des trois cycles universitaires ou les élèves du secondaire.

Armand PONS, Directeur du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie



<b>PRÉFACE</b> .....	<b>0</b>
<b>CHAPITRE A</b> .....	<b>3</b>
INTRODUCTION À L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE .....	3
I) Définition et origine du grain de pollen .....	3
Mode d'apparitions successives des cloisons .....	4
Mode d'apparition simultanée des cloisons .....	5
II) Stratification de la paroi pollinique, les apertures .....	2
III) Sculptures et structures de l'exine ; L.O. analyse de la paroi.....	9
<b>CHAPITRE B</b> .....	<b>18</b>
L'INTÉRÊT DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE EN SYSTÉMATIQUE : APPLICATION AU GENRE <i>CISTUS</i> .....	18
I. Morphologie pollinique des espèces de <i>Cistus</i> .....	18
II. Les indications systématiques .....	19
<b>CHAPITRE C</b> .....	<b>22</b>
RELATIONS PLUIE POLLINIQUE-VÉGÉTATION, LEUR INTÉRÊT EN ANALYSE POLLINIQUE	22
I. Transect pollinique dans la montagne de Cagna (Corse) .....	22
II. Origine du pollen dans un site particulier : l'aulnaie tourbeuse de l'embouchure du Fango (Corse) .....	26
<b>CHAPITRE D</b> .....	<b>29</b>
INTRODUCTION À L'ANALYSE POLLINIQUE.....	29
I Principes et méthodes.....	29
II. Technique d'Étude : le diagramme pollinique.....	31
III. Les grands traits de l'histoire de la végétation du sud de l'Europe depuis quelque mille quatre cents siècles .....	33
Introduction .....	33
1. Coup d'œil sur le Riss-Würm (Eémien) et le Würm des Échets (fig. 35) .....	34
2. Le Pléniglaciaire final : l'état zéro (fig. 37) .....	36
3. Un exemple complet d'évolution forestière : celui de l'Aubrac (fig. 37) .....	37
4. Un type de différenciation régionale : l'exemple des Alpes duranciennes (fig. 38).....	41
5. Évolution de la végétation durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées .....	43
IV. Exemple d'étude détaillé d'un site : La tourbière de la "Fouon de la Bique" : Montagne de Margeride, Lozère .....	48
Histoire de la végétation et chronologie.....	51
<b>CHAPITRE E</b> .....	<b>56</b>
EXEMPLES DE L'APPORT DE L'ANALYSE POLLINIQUE DES SÉDIMENTS POSTGLACIAIRES À LA COMPRÉHENSION DE LA VÉGÉTATION ACTUELLE.....	56
I. Les conséquences de l'insularité : L'exemple de la corse.....	56

II. La place naturelle d' <i>Erica arborea</i> et de <i>Quercus ilex</i> en Corse et la valeur sur l'île des peuplements de <i>Pinus halepensis</i> .....	62
III. La végétation des Massifs de l'Incudine et du San Pedrone en corse.....	68
IV. La végétation du mont Lozère.....	70
V. Le cas de <i>pinus silvestris</i> en Margeride.....	73
VI. La végétation du rif occidental marocain.....	75
VII. La vraie valeur des chênaies sclérophylles dans le bassin de la Méditerranée occidentale... 78	
1) La tourbière de Padul (fig. 67).....	79
2) La daya Tighaslant (fig. 68).....	81
VIII. Réponse à la question du pin a crochets dans le massif central.....	83
1 La tourbière de la Barthe (fig. 70).....	84
2 La tourbière de la Pigne (fig. 71).....	85
3. La tourbière des sources du Pontajou (fig. 72).....	86
Conclusion.....	87
IX. L'origine de la station de pin a crochets de la tourbière de pinet et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura.....	88
1. La tourbière de Pinet (fig 73).....	88
2 Le cas des Vosges (fig 74).....	91
3 Le cas du Jura (fig. 75).....	91
Discussion.....	92

## **CHAPITRE F..... 94**

### **LE DIAGRAMME POLLINIQUE, INSTRUMENT COMPLÉMENTAIRE DES DATATIONS ABSOLUES..... 94**

I. Principe de détermination de l'âge d'un échantillon organique par dosage du radiocarbone .	94
II. Exemple de critique des données radiométriques : la datation de l'expansion de <i>fagus</i> et <i>abies</i> dans le massif central (fig. 76).....	95
III. Datation par l'analyse pollinique des éruptions des plus jeunes volcans d'auvergne .....	97

### **ANNEXE ..... 100**

Deux techniques de préparation du pollen pour son observation en microscopie photonique .....	100
---	-----

## **RÉFÉRENCES ..... 154**

## **SOMMAIRE ..... 161**

# CHAPITRE A

## INTRODUCTION À L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE

La palynologie, étymologiquement étude de la poussière, est la science qui s'adresse plus précisément à la poussière végétale que constituent les spores et grains de pollen et vers cette discipline convergent tout un faisceau d'activités scientifiques et pratiques pouvant aller de la géologie et la botanique à la biologie générale et l'agronomie. L'objet de toutes ces recherches est donc très varié.

Décrire les formes étant la première (et trop souvent la seule) des démarches naturalistes, le palynologiste (ou palynologue), quel que soit son but, doit être d'abord un morphologiste, bien que cette étude des formes ne constitue que le premier pas obligé dans la majorité de ses recherches.

Dans les pages qui suivent, dont le contenu a été soumis à l'épreuve de plusieurs années d'enseignement, les exemples utilisés ont été choisis en raison de leur valeur pédagogique et de la possibilité d'être étudiés même avec des microscopes optiques aux performances assez modestes

### **I) DÉFINITION ET ORIGINE DU GRAIN DE POLLEN**

On désigne sous le nom de pollen l'ensemble des spores ou des spores germées mâles (gamétophytes mâles) des plantes à fleurs, Gymnospermes et Angiospermes. On réserve le terme de spores aux cellules qui, produites par quatre (tétraspores) sont directement issues de la méiose (réduction chromatique) et qui sont donc les premiers des haplocytes, pour les distinguer d'autres cellules, haploïdes ou non, ayant une autre origine qui, en étant disséminées jouent aussi un rôle dans la reproduction du végétal et auxquelles on donne le nom de conidies. Deux autres types de cellules jouent aussi un rôle dans la reproduction, ce sont le zygote (ou œuf), le premier des diplocytes directement issu de la caryogamie (phase nucléaire de la fécondation) à l'origine de tout le sporophyte et les gamètes que l'on peut définir d'une façon très générale comme des haplocytes aptes à copuler. Cette aptitude à copuler les distingue fondamentalement des conidies haploïdes (dont la fonction biologique est de germer).

Ainsi défini, le pollen est, quant à son origine, exactement l'homologue de la spore (plus précisément la spore mâle lorsque les spores sont sexuées) des cryptogames vasculaires. Dans ces

conditions la question se pose de savoir pourquoi on emploie deux termes différents, spore et pollen, pour parler de la même entité biologique. Il y a deux raisons à cela :

- la première est d'ordre biologique : chez les cryptogames vasculaires, la spore germe le plus souvent en un petit gamétophyte chlorophyllien d'aspect algal (d'où le nom de prothalle) pluricellulaire, capable de mener une existence libre **à l'extérieur ou dans l'enveloppe** de la spore alors que chez les phanérogames la germination de la spore se fait toujours **à l'intérieur** de l'enveloppe de la spore et aboutit à une masse cytoplasmique ne contenant que quelques noyaux (cénocyte paucinucléé) dépourvu de chlorophylle

- la deuxième est d'ordre morphologique : on sait reconnaître par leur forme, une spore de cryptogame vasculaire et une spore (grain de pollen) de phanérogame.

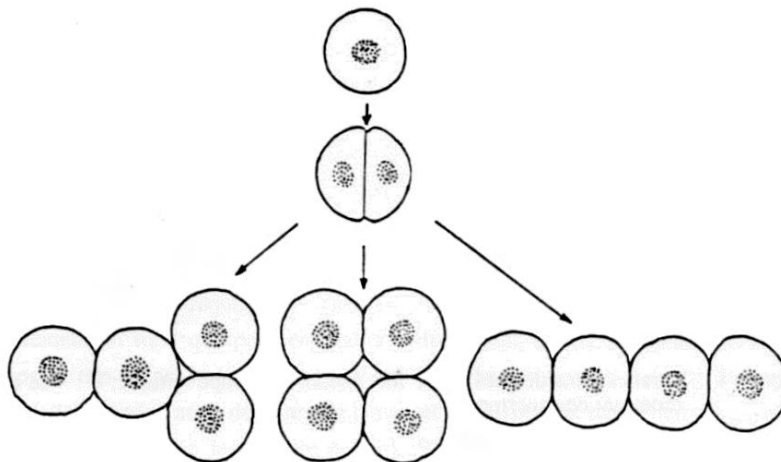
Comme on le **voit l'enveloppe de la spore** est le seul point commun aux deux types d'objets dont il est question et c'est bien à cela que doit être attribué le nom de pollen. Ce point de vue, qui apporte déjà une première restriction à la définition que nous avons proposée, justifie que le pollenanalyste et le géologue qui ne découvrent, dans les sédiments qu'ils étudient, que des squelettes externes, des parois, et le méliissopalynologue (le spécialiste du contenu en pollen des miels) ou l'apiculteur, qui s'adressent à du matériel vivant (avec cytoplasme et noyau...), désignent sous le terme général de **pollen** les objets de leur étude.

Pour comprendre les formes polliniques et savoir les décrire, il faut remonter au moment de la formation des spores. Celles-ci sont produites par quatre lors de la réduction chromatique dans les sporanges ou les sacs polliniques des anthères des fleurs qui sont leurs homologues. Au cours de la réduction chromatique, une cellule mère de spores, à  $2n$  chromosomes, aboutit à la suite de deux divisions **subintrantes** dont la première est réductionnelle, à une tétrade de spores haploïdes.

Il y a deux types de tétrades : les tétrades planes et les tétrades tétraédriques ; le type de tétrade dépend du mode d'apparition des cloisons au cours de la méiose (réduction chromatique<sup>1</sup>)

### Mode d'apparition successive des cloisons

La cellule mère de spores à  $2n$  chromosomes se divise réductionnellement puis les deux cellules issues de cette division se séparent par une cloison (fig. 1).



**Figure 1** : Mode d'apparitions successives des cloisons au cours de la méiose : formation des tétrades planes

<sup>1</sup> L'usage de la pâte à modeler est un moyen pédagogique très utile, non seulement pour expliquer les formes qui découlent de chaque type de tétrade, mais aussi pour concrétiser tous les éléments que nous aurons à traiter.



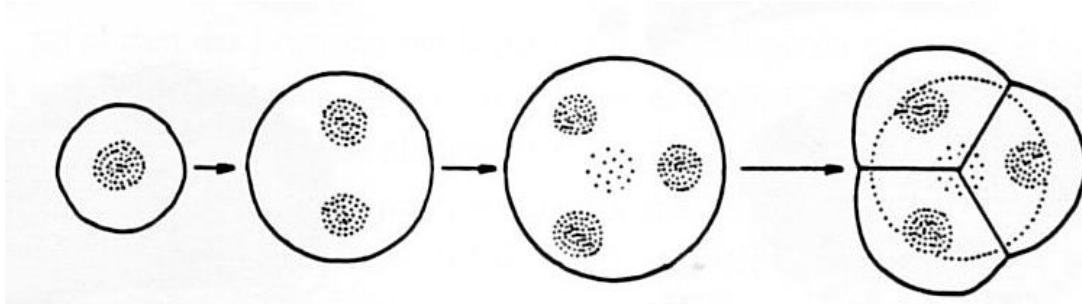
Chacune de ces deux cellules se divise à son tour (équationnellement) et de part et d'autre de la première cloison, les cellules filles ainsi formées (les spores) s'isolent par des cloisons qui sont, soit perpendiculaires, soit parallèles à la première cloison formée. Les trois possibilités ainsi offertes réalisent des tétrades dites planes.

### Mode d'apparition simultanée des cloisons

Les deux divisions de la méiose ont lieu sans qu'aucune cloison n'apparaisse.

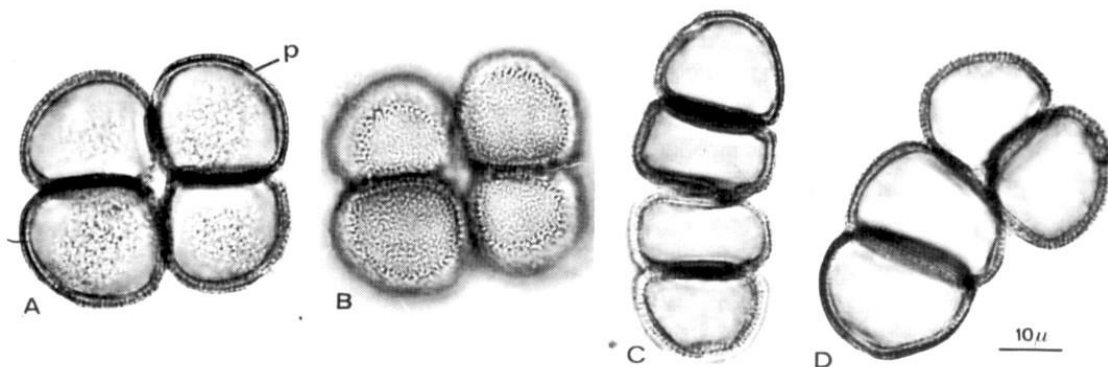
Les quatre noyaux des spores entourés de leur cytoplasme et contenus dans l'enveloppe de la cellule mère constituent ainsi un petit cénocyte au sein duquel (comme c'est toujours le cas dans les syncytiums) les noyaux se disposent à égale distance les uns des autres, occupant les sommets d'un tétraèdre régulier fictif (trois sur un plan, le quatrième en dehors).

C'est à ce moment seulement que les cloisons qui les isoleront apparaissent **simultanément** pour aboutir à la constitution d'une tétrade dite tétraédrique (fig. 2).



**Figure 2** : Mode d'apparition simultanée des cloisons à la fin de la méiose : formation des tétrades tétraédriques.

Dans l'immense majorité des cas, les tétrades se désagrègent et les spores sont émises isolément de sorte que pour en étudier la formation, on est obligé de recourir à des coupes dans de très jeunes sporanges ou anthères. Fort heureusement, il existe des végétaux chez lesquels les tétrades ne se désagrègent jamais et qui dispersent naturellement ces tétrades (auxquelles on donne aussi le nom de pollen). C'est ainsi que *Typha latifolia*, la grande massette, émet des tétrades planes parmi lesquelles le type crucié est le plus fréquent (notons au passage que chacune des spores de cette tétrade cruciée présente à son sommet extérieur un petit orifice, **un pore**, sur la signification duquel nous reviendrons et qui apparaît comme une simple interruption localisée du **réseau ornemental** que l'on peut distinguer sur la paroi) (fig. 3A).



**Figure 3** : Trois types de tétrades planes chez *Typha latifolia*  
 A et B tétrades cruciées, p= pore au pôle distal de chaque spore  
 C tétrades linéaires  
 D tétrades de type intermédiaire

La plupart des Éricacées ont la particularité de disperser des tétrades tétraédriques et ce type peut être facilement observé sur du pollen d'*Erica arborea* ou mieux, d'*Arbutus unedo* qui est une grosse tétrade globuleuse et lisse. Lors de l'observation microscopique, ces tétrades se présentent dans des positions quelconques (on tirera toujours le meilleur profit, pour interpréter la position spatiale, de l'usage d'un modèle en pâte à modeler).

Notons que la paroi de ces tétrades d'*Arbutus* porte des sillons régulièrement disposés qui, dans le détail, compliquent un peu l'observation (fig. 4).

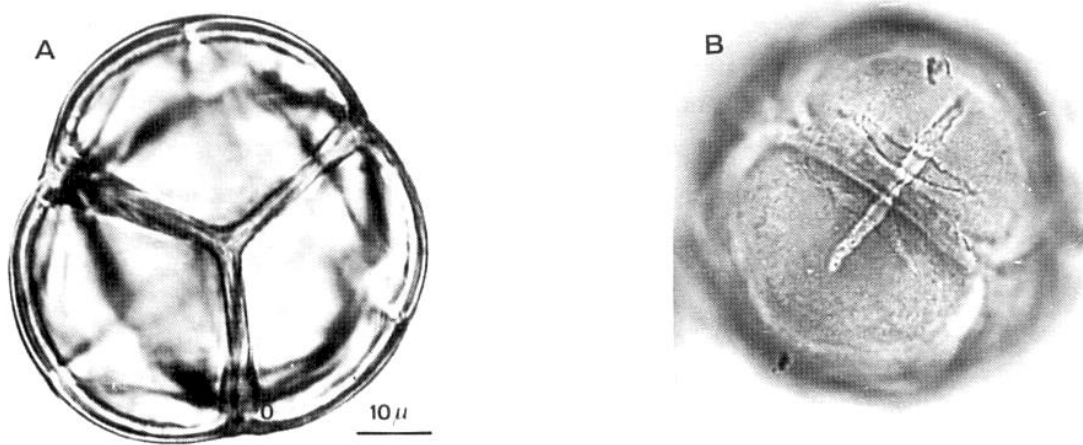


Figure 4 : Tétrades tétraédriques d'*Arbutus unedo*. A. Coupe optique; B : Vue superficielle montrant des apertures.

La forme des spores prises isolément est différente selon le type de tétrade qui leur a donné naissance :

- dans le cas d'une tétrade cruciée où chaque spore est en contact avec deux de ses sœurs, chacune d'elles a un peu la forme d'un quartier d'orange et présente une face interne à la tétrade (face proximale) qui est un dièdre et une face externe bombée (face distale).

- dans le cas d'une tétrade tétraédrique où chaque spore est en contact avec trois de ses sœurs, la face interne, proximale, est un trièdre.

Pour s'en convaincre, il suffit de désagréger délicatement et d'observer des modèles de tétrades en pâte à modeler après que les spores aient été préalablement bien imbriquées les unes dans les autres par **compression** : à l'évidence, cette compression agissant sur des assemblages que réalisent les deux types de tétrades les plus communs (crucié et tétraédrique) est responsable des deux principaux types de formes de spores.

Tous les caractères de la spore sont orientés par rapport à la position que celle-ci occupait dans la tétrade :

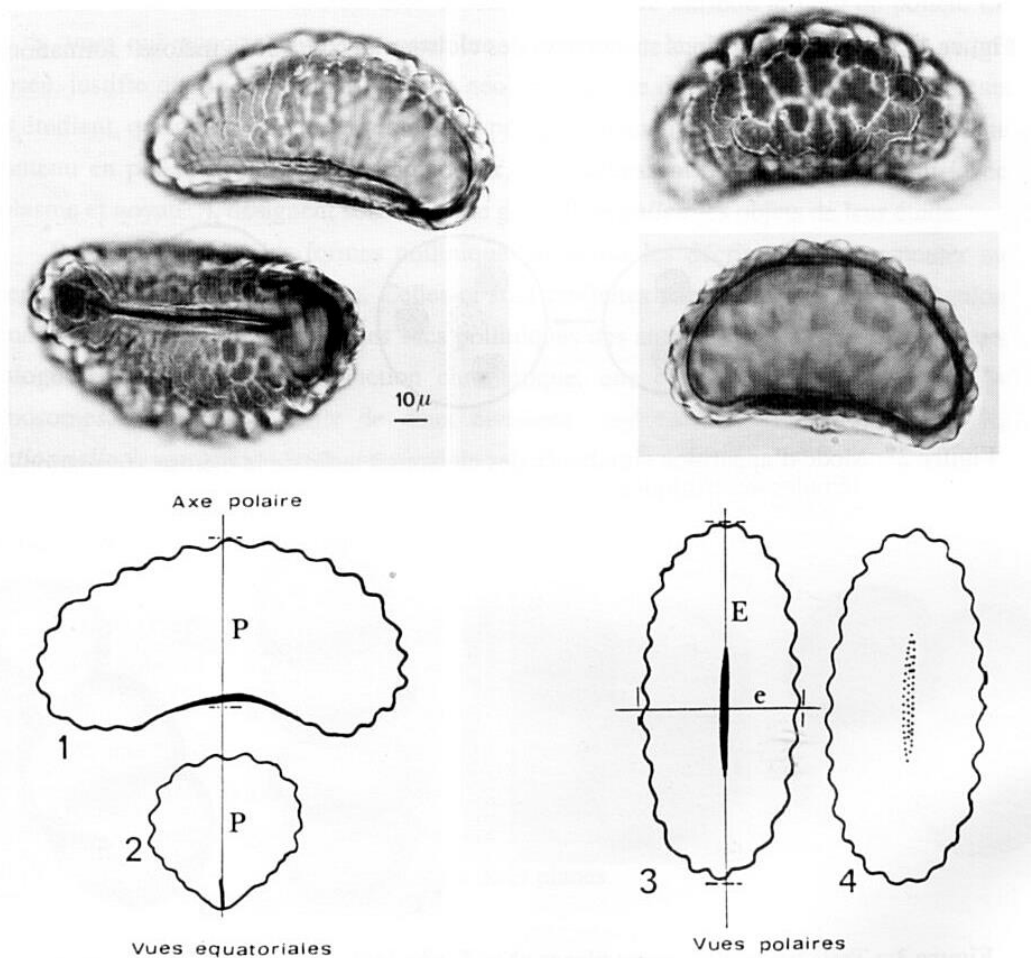
- le point de la spore le plus proche du centre de la tétrade est le **pôle proximal** ;
- le point qui lui est diamétralement opposé, par rapport au centre de la spore est le **pôle distal** (c'est à cet endroit que nous avons situé un pore dans chacune des spores de *Typha latifolia*) ;
- la ligne qui joint les pôles est l'**axe polaire**,
- le plan perpendiculaire à l'axe polaire et qui sépare les deux faces dissemblables de la spore est le **plan équatorial**.

Ces quatre éléments fondamentaux suffisent à orienter, **comme sur un globe terrestre**, tous les caractères de la spore.

Ces deux types de forme de spore peuvent être observés et facilement comparés dans une préparation contenant en mélange des spores de *Polypodium vulgare* (en forme de quartier d'orange) et des spores d'*Osmunda regalis* (à face proximale triédrique). Les unes proviennent nécessairement de tétrades cruciées, les autres de tétrades tétraédriques. Les deux types de spores présentent à leur pôle proximal une **cicatrice** bien reconnaissable, unique et allongée chez *Polypodium* (fig. 5). Elle est triradiée chez *Osmunda* (fig. 6).

C'est une fissure de la paroi sporale au niveau de l'arête ou des arêtes du dièdre ou trièdre proximal. Cette **cicatrice** que l'on nomme aussi *laesura* est le lieu par où la spore s'ouvre lors de la germination. La cicatrice permet de distinguer fondamentalement deux types morphologiques de spores : les spores monolètes (à une seule *laesura*) et les spores trilètes (à *laesura* triradiée). Ces deux types sont hétéropolaires puisque les deux pôles sont dans chaque cas très dissemblables ; la spore d'*Osmunda* est dite équiaxe ou bréviaxe (la longueur de l'axe polaire est égale ou inférieure à celle du diamètre équatorial), celle de *Polypodium* peut être qualifiée d'allongée équatorialement.

Dans la préparation microscopique, ces spores apparaissent dans des positions quelconques que l'on peut d'ailleurs modifier si le milieu de montage est liquide (glycérine pure par ex.) En touchant la lamelle couvre-objet avec l'extrémité d'une aiguille montée. Quelques "vues" particulières seront utiles à la description (le mot "vue" est utilisé ici au sens de la perspective graphique).



**Figure 5** : Spore monolète de *Polypodium vulgare*. 1. Grand contour méridien; 2. Petit contour méridien; P. Longueur de l'axe polaire; 3 et 4. Vues polaires proximale et distale montrant le contour équatorial; E. Grande dimension équatoriale; e. Petite dimension équatoriale.

- Dans la "vue polaire", qui est soit distale soit proximale, l'œil de l'observateur se situe dans le prolongement de l'axe polaire. Dans cette "vue", lorsque la spore est disposée au centre du champ du microscope (qui est l'endroit où doivent être faites toutes les observations), l'axe polaire coïncide avec l'axe optique du microscope. Cette "vue" permet de juger de la forme et des dimensions du contour équatorial (par mise au point sur le plan équatorial).

- Dans les "vues équatoriales", l'œil de l'observateur se situe quelque part dans le prolongement du plan équatorial, et par mise au point au niveau de l'axe polaire (coupe optique méridienne), il peut apprécier la forme et les dimensions des différents **contours méridiens**.

Dans le cas des formes fortement dissymétriques, l'observation des profils méridiens doit tenir compte de la tendance naturelle qu'ont les spores à se disposer préférentiellement selon l'orientation la plus stable. Ainsi pour la spore de *Polypodium*, étant donné son allongement dans un sens, le plus petit contour méridien sera moins fréquemment rencontré en milieu liquide.

- Le terme "vue méridienne", pourtant communément employé, est très **ambigu** et sera volontairement délaissé (la plupart des auteurs désignent sous ce vocable ce que nous avons appelé "vue équatoriale"<sup>2</sup>).

**L'ornementation** de la membrane est très différente dans les deux types de spores : celle d'*Osmunda* est pourvue de nombreuses verrues de forme variée ; ces sculptures apparaissent assez distinctement dans les contours que permettent de découvrir les coupes optiques (fig. 6).

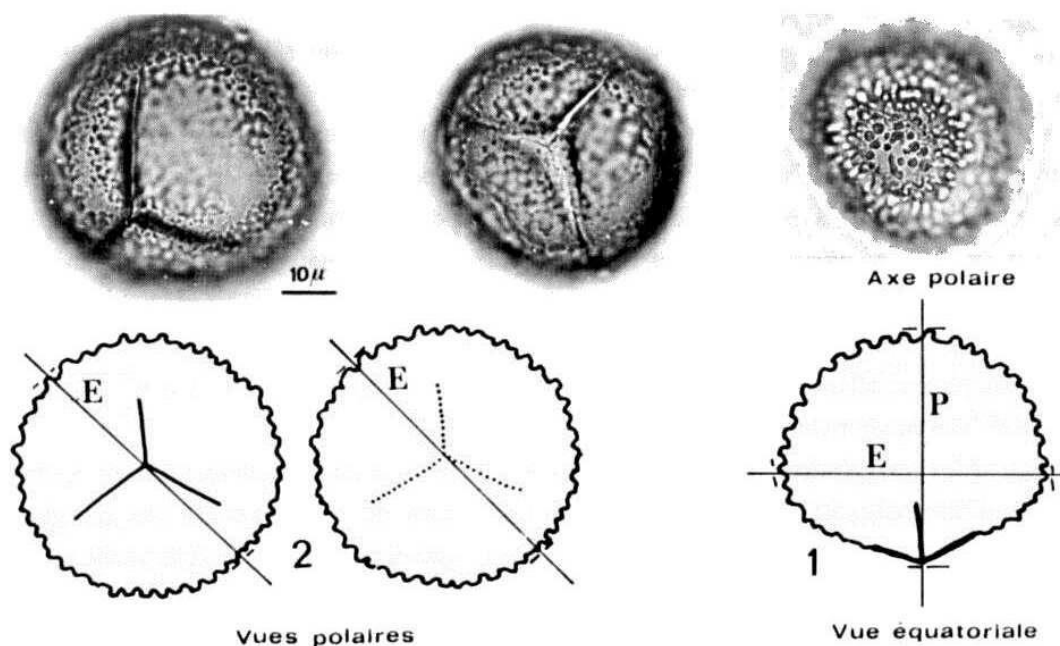


Figure 6 : Spore trilète d'*Osmunda regalis*. 1. Contour méridien; 2. Contours équatoriaux; P. Longueur de l'axe polaire; E. diamètre équatorial.

Spores monolètes et spores trilètes sont donc des formes acquises par compression au sein des tétrades cruciées ou tétraédriques. Cette intime imbrication des spores est directement liée à **la durée du stade tétrade** ; or, **le stade tétrade n'est long que chez les cryptogrammes vasculaires**. Chez les plantes à fleurs où les deux types de tétrades se rencontrent également, le stade tétrade est bref (sauf, bien sûr, chez *Typha latifolia* et les *Éricacées* où les spores ne sont jamais séparées),

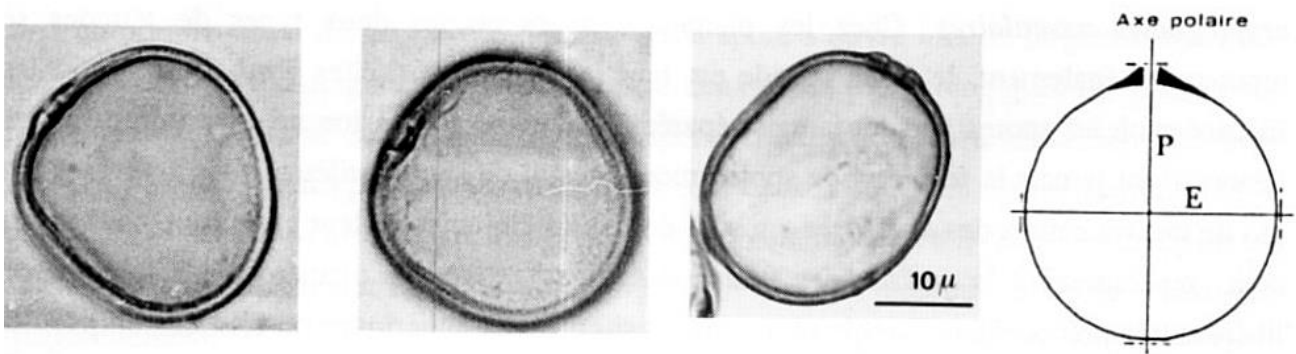
<sup>2</sup> En effet, toutes les "vues" sont des "vues méridiennes" et la plus "méridienne" devrait être la vue polaire (dont l'acception n'a pourtant jamais prêté à confusion) puisque l'axe polaire est le seul à appartenir à tous les plans méridiens !



aucune compression ne se manifeste et les spores n'ont jamais la forme ni de spores monolètes ni de spores trilètes, elles ne présentent pas de cicatrice mais des **apertures** qui sont des zones amincies de leur paroi (que nous avons déjà rencontrées à la surface des spores d'*Arbutus*). Chez les phanérogames, les spores, libérées très précocement, sont le plus souvent simplement sphériques ou sont des ellipsoïdes de révolution.

**On sait donc reconnaître par leur forme les spores des cryptogrammes vasculaires de celles des plantes à fleurs** : c'est une des deux raisons que nous avons invoquées pour distinguer ces dernières sous le nom de grains de pollen.

Deux exemples peuvent immédiatement venir à l'appui de cette conclusion. Du pollen de gourbet (*Ammophila arenaria*) et de chêne (*Quercus pubescens*, par exemple) peut être observé en mélange dans une même préparation. Le pollen de la graminée est sphérique, sa paroi est lisse et ne présente qu'une seule aperture (ou ouverture) qui est un petit pore rond bordé d'un anneau. Ce grain de pollen, nous le savons par des coupes dans de jeunes anthères, est issu d'une tétrade cruciée ; il ne présente pas de trace de cicatrice ni de face diédrique parce que le stade tétrade a été très court. Le pore est également l'homologue de celui que nous avons repéré sur les faces externes des spores de la tétrade de *Typha* : il est donc situé au pôle distal (ce grain de pollen est hétéropolaire) et tous les autres caractères facilement orientés par rapport à l'axe polaire (fig. 7).



**Figure 7** : Pollen monoporé de Graminée sauvage; vues équatoriales montrant le pore, au pôle distal.

Ceci a d'ailleurs une valeur générale chez toutes les Monocotylédones : dans ce groupe de plantes, l'aperture (qui est soit un pore, soit un sillon) est généralement unique et se trouve située au pôle distal. **L'aperture lorsqu'elle est unique est donc toujours polaire ; elle est proximale lorsqu'il s'agit d'une cicatrice (cryptogames vasculaires), distale lorsqu'il s'agit d'un pore ou d'un sillon (Monocotylédones).**

Le pollen ellipsoïdal de *Quercus* est lui aussi sans cicatrice, bien que nous sachions (par des coupes dans de jeunes anthères) qu'il provient de tétrades tétraédriques. Il présente trois apertures allongées qui sont des sillons (ou colpus) dont l'observation à un stade précoce montre qu'ils sont méridiens ce qui est **toujours le cas des sillons lorsqu'ils sont 3 ou 3n en symétrie rayonnante**. Rien toutefois ne distingue chacun des pôles sur ce grain de pollen isopolaire où seule la direction de l'axe polaire peut être repérée. Il est longiaxe (la longueur de l'axe polaire P est supérieure au diamètre équatorial E), son contour équatorial est circulaire, son contour méridien elliptique. **L'ornementation** de sa paroi paraît formée de très nombreuses petites verrues basses et serrées qui procurent aux contours une fine irrégularité (fig. 8).

## II) STRATIFICATION DE LA PAROI POLLINIQUE, LES APERTURES

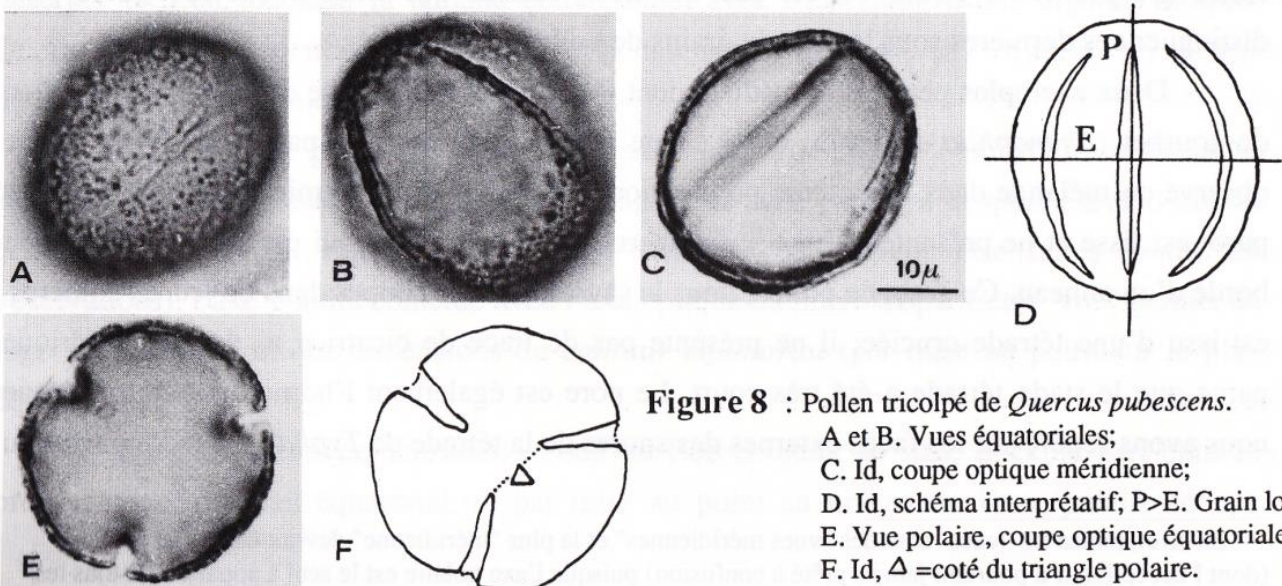
La partie vivante du pollen est entourée d'un système de parois qui constitue le **sporoderme**. Ce sporoderme est double : vers l'intérieur du grain de pollen ou de la spore, l'intine, de nature pectocellulosique, n'est pas autre chose que la membrane squelettique qui caractérise toutes les cellules végétales.

Cette intine disparaît assez rapidement par oxydation lors de l'incorporation du pollen dans un sédiment par exemple. Elle était **absente** des spores et grains de pollen que nous avons pris jusqu'à présent comme exemples. En effet, du pollen frais ou provenant d'échantillons d'herbier n'est pas observable directement car le contenu cellulaire auquel s'ajoute l'intine, souvent épaisse, et les substances oléorésineuses enrobantes le rendent opaque. Tous les échantillons destinés à l'étude microscopique doivent subir une préparation préalable qui est le plus souvent une acétolyse. Ce traitement appliqué à tous les échantillons dont nous avons proposé l'observation ne conserve plus de la spore que sa **paroi externe, l'exine** (qui n'est pour l'essentiel qu'une différenciation secondaire de l'intine) dont l'extraordinaire résistance à la corrosion chimique lui a permis d'échapper à l'acétolyse. Ainsi acétolysés, les spores et grains de pollen dont il ne reste plus que l'exine, ont un aspect très semblable à celui des spores et grains de pollen conservés dans les sédiments.

Cette exine est donc bien la seule partie commune à tous ces objets vivants ou fossiles auxquels on donne le nom général de pollen et cette constatation autorise une seconde restriction à la définition que nous avons proposée pour ce terme : au sens le plus strict, **le pollen est l'enveloppe externe de la spore mâle des plantes à fleurs** (REILLE, 1970).

À proprement parler, le mot "pollen" désigne la substance constitutive de la paroi : la sporopollénine (une des substances chimiques les plus résistantes du monde vivant, assez voisine de la cutine des cuticules et de la chitine des Arthropodes). Le mot ne devrait être employé qu'au singulier : ainsi, une des deux revues internationales exclusivement consacrées à la palynologie a pour titre «pollen et spores».

L'exine est elle-même double : à la couche interne non structurée, on donne le nom d'endexine alors que **l'ectexine** désigne la couche la plus externe. Cette ectexine est très structurée, c'est elle qui porte la particularité pollinique : sa complication est telle qu'il n'y a pas deux espèces végétales qui aient rigoureusement la même ectexine. Cette distinction entre endexine et ectexine est assez facile à faire sur du pollen de chêne, par exemple, en pratiquant des coupes optiques dans la paroi : l'ectexine est constituée par l'ensemble des verrues qui forment **l'ornementation** de la paroi : son



**Figure 8** : Pollen tricolpé de *Quercus pubescens*.

- A et B. Vues équatoriales;
- C. Id, coupe optique méridienne;
- D. Id, schéma interprétatif; P>E. Grain longiaxe;
- E. Vue polaire, coupe optique équatoriale;
- F. Id,  $\Delta$  =coté du triangle polaire.

épaisseur est à peu près égale à celle de l'endexine (on écrit, pour abrégé, ect/end = 1).

La paroi est amincie au niveau des apertures dont la fonction biologique est de permettre les variations de volume du contenu cellulaire et la germination du tube pollinique.

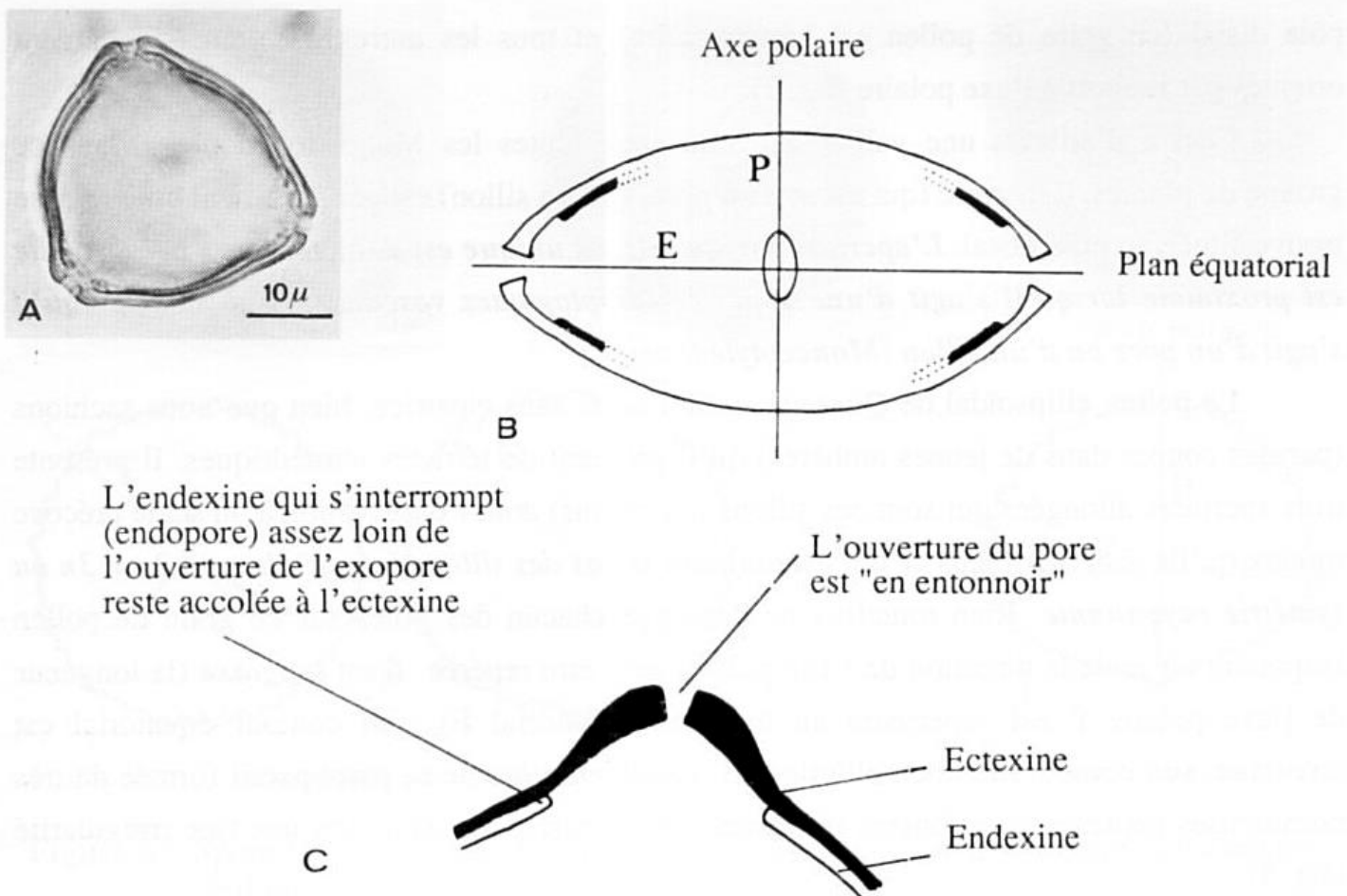
Ces apertures, qui sont par leur forme soit des pores isodiamétriques, soit des sillons allongés, peuvent intéresser l'ectexine seule (ectoapertures) ou à la fois l'ectexine et l'endexine (apertures complexes) et dans ce cas ectoapertures et endoapertures peuvent être de forme identique, exactement superposées ou non ou de formes différentes.

- Les trois sillons méridiens du pollen de *Quercus* sont des ectoapertures, et ceci a une valeur générale : **les sillons, lorsqu'ils sont les seules apertures, sont toujours des ectoapertures**. Ce type de pollen tricolpé est très répandu chez les Dicotylédones.

- **Le pore du pollen d'*Ammophila*** est une aperture complexe dans laquelle ectoaperture, bordée par un anneau d'épaississement de l'ectexine, et endoaperture sont exactement superposées.

- **Le pollen de *Corylus*** présente trois apertures qui sont des pores. Lorsque plusieurs pores sont situés sur un même plan (ce qui est évidemment le cas lorsqu'il n'y en a que trois), ce plan est toujours le plan équatorial. Ce grain de pollen isopolaire est donc fortement bréviaxe et son contour équatorial est subtriangulaire (fig. 9).

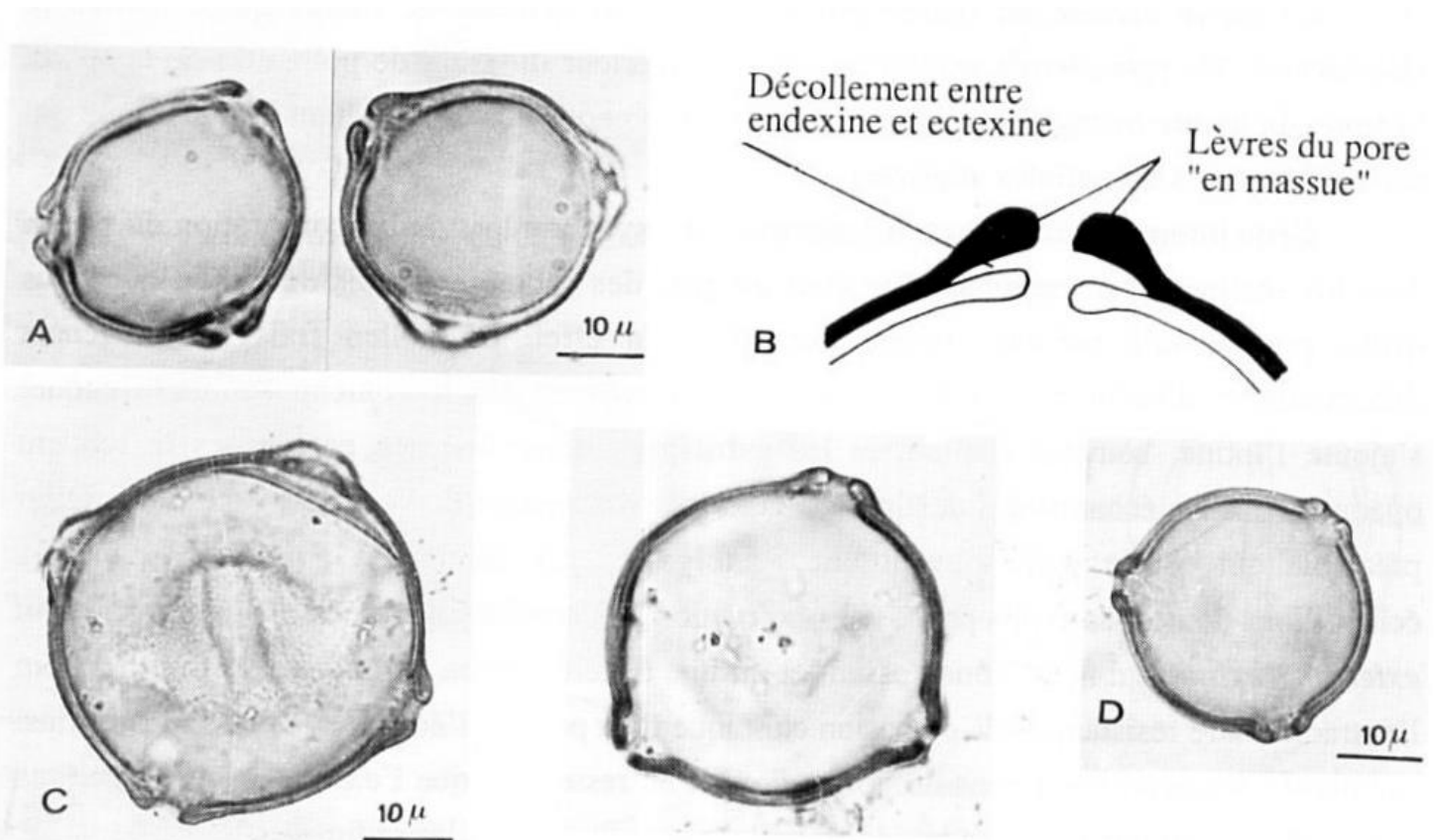
L'analyse de la structure du pore en coupe optique équatoriale (vue polaire) et de face (vue équatoriale) fait apparaître qu'ectoaperture et endoaperture sont concentriques, l'endopore ayant un diamètre au moins quatre fois supérieur à celui de l'ectopore. Les lèvres de l'ectoaperture sont "en



**Figure 9** : Le pollen tripore de *Corylus avellana*. A. Vue polaire montrant le contour équatorial subtriangulaire; B. Schéma interprétatif d'une vue équatoriale; P<E. Grain bréviaxe; contour méridien elliptique; C. Schéma de la structure du pore.

entonnoir" et l'endexine qui s'interrompt assez loin de cette ouverture externe reste accolée à l'ectexine à ce niveau.

C'est sur l'analyse de ces caractères de l'aperture que repose la distinction entre le pollen de *Corylus* et celui de *Betula* qui est exactement de même type triporé. Chez *Betula*, ectoaperture et endoaperture sont des pores concentriques de diamètres à peu près identiques, les lèvres de l'ectoaperture ne sont pas "en entonnoir" mais "en massue" et, surtout, il existe autour du pore une zone où endexine et ectexine sont nettement décollées (fig. 10)

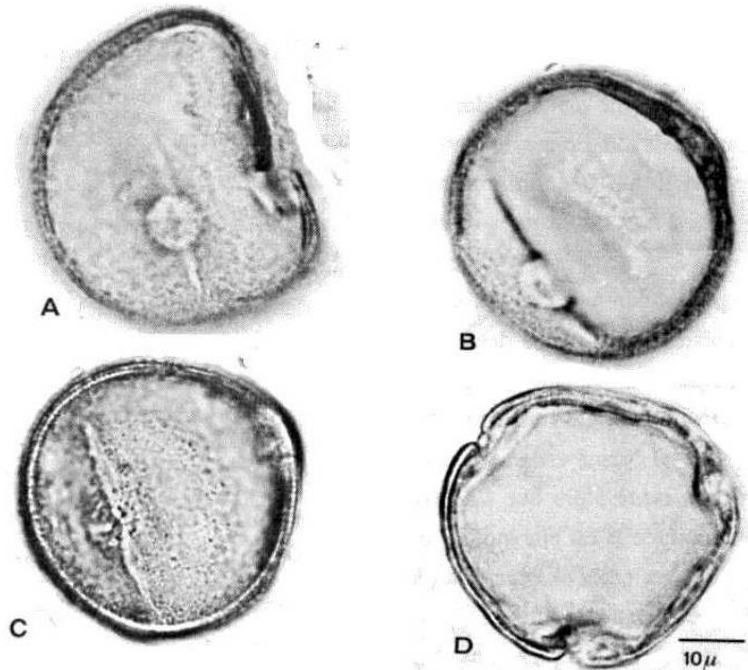


**Figure 10** : Le pollen triporé de trois genres de Betulacées. A. *Betula verrucosa* : vues polaires, coupes optiques équatoriales; B. *Betula* structure du pore en coupe; C. *Carpinus betulus* : grains de pollen tri ou tétraporés vues polaires, coupes optiques équatoriales; D. *Ostrya carpinifolia* : vue polaire, coupe optique équatoriale.



- Le pollen de *Fagus silvatica* présente trois sillons méridiens auxquels sont associés trois pores équatoriaux formant trois ouvertures complexes : c'est le type tricolporé (fig. 11).

**Figure 11** : *Fagus silvatica* : pollen de type tricolporé. A,B,C. vues équatoriales ;  
A. mise au point sur un pore équatorial = endoaperture ; C. mise au point sur colpus méridien = ectoaperture ; D. vue polaire, contour équatorial circulaire.



Dans ce type pollinique lui aussi très répandu chez les Dicotylédones **le sillon est toujours l'ectoaperture et le pore l'endoaperture.**

Dans d'assez nombreux cas, l'endoaperture associée aux sillons méridiens n'est pas un pore mais un sillon équatorial. C'est par exemple le cas dans chacune des spores de la tétrade d'*Arbutus* dont nous pouvons maintenant réaliser un modèle complet en pâte à modeler. Dans cette tétrade, chaque spore présente trois ouvertures complexes (dont les endoapertures sont des sillons équatoriaux) et chaque ectoaperture d'une spore est en contact, au niveau équatorial, avec une ectoaperture d'une spore voisine (fig. 12).

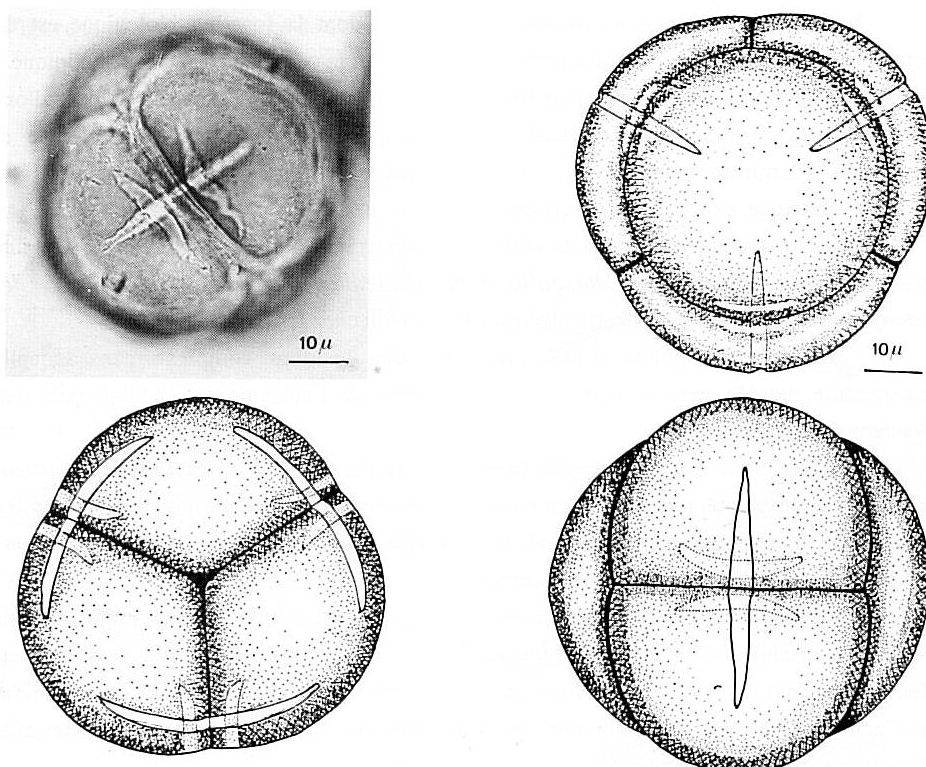


Figure 12 : Quelques "vues" de la tétrade tétraédrique d'*Arbutus unedo*.

La répartition et le nombre des apertures sont à l'origine de la distinction des différents "types polliniques" dont nous avons déjà rencontré quelques représentants (fig. 13).

Dans cette planche photographique tous les grains de pollen sont figurés au même **grandissement** afin de faciliter la comparaison de leurs tailles. Ceci est l'occasion d'attirer l'attention sur deux notions trop souvent confondues : le grossissement et le grandissement.

Le **grossissement** d'un appareil d'optique (d'un microscope par exemple) exprime le rapport des angles sous lesquels on voit l'objet avec l'instrument et à l'œil nu. Si l'angle sous lequel on voit l'objet à l'œil nu est supposé égal à 1, le nombre qui exprime le grossissement indique donc l'angle sous lequel on voit l'objet avec le microscope. Le grossissement d'un microscope est obtenu en multipliant la puissance de l'oculaire par celle de l'objectif (ces nombres sont gravés sur les objectifs et oculaires).

Le **grandissement (ou agrandissement)** exprime le rapport qui existe entre la dimension de l'image réelle de l'objet (sa photographie par exemple) et la dimension de l'objet.

Ces deux notions sont trop souvent confondues ou mélangées ce qui est une source abondante d'erreurs ou d'ambiguïtés. Par exemple lorsqu'un objet est observé au grossissement 400 et photographié à ce grossissement on peut obtenir de cet objet des images photographiques Ph1, Ph2, Ph3, Ph4, de différentes tailles, c'est-à-dire avec des grandissements différents, mais toutes sont au grossissement 400 (fig. 14).

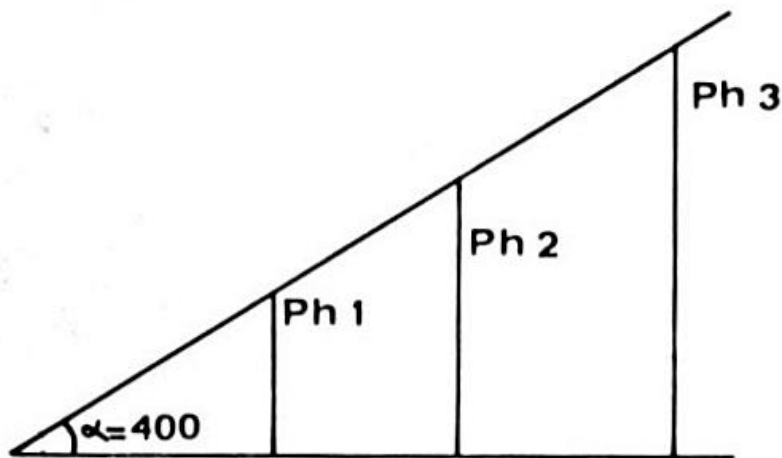


Figure 14. Différents grandissements de l'image d'un objet à grossissement constant.  
Ph1, Ph2, Ph3 photographies à différents grandissements

Quant à la façon de noter les images de la manière suivante : x 400, elle devrait toujours exprimer le grandissement (c'est-à-dire indiquer dans le cas précis que l'objet est 400 fois plus petit que son image), mais elle est beaucoup trop ambiguë car le lecteur averti ne sait pas si l'auteur ne confond pas, comme c'est hélas trop souvent le cas, grossissement et grandissement !

La seule façon de faire figurer des images sans aucune ambiguïté est de les accompagner d'une échelle graphique, sans autre mention.

Les types polliniques, qui permettent un premier tri facile des formes polliniques, n'ont qu'une valeur systématique aléatoire. C'est ainsi que le type triporé se rencontre à la fois chez plusieurs genres de Bétulacées, d'Urticacées, de Moracées et chez *Myriophyllum*, *Myrica* et *Casuarina*. Par contre, le type monoporé avec un anneau autour du pore ne se rencontre pratiquement que chez les Graminées. Les différents types polliniques peuvent se définir selon le **tableau suivant** dans lequel, pour chaque type pollinique, est cité en exemple un végétal, si possible de notre flore.

#### ◆ Grains habituellement en groupes fixes

- \* Plus de quatre grains par groupe (16 ou 24) ..... Polyade, *Acacia dealbata*
- \* Groupes de quatre grains ..... Tétrade, *Typha*, *Arbutus*
- \* Groupes de deux grains ..... Dyade, *Scheuchzeria*

#### ◆ Grains habituellement libres les uns des autres

##### \* Exine présentant de vastes expansions (- pollen) :

- Expansions au nombre de 2 et en forme de ballonnets      Bi-ailé, *Pinus*
- Expansions nombreuses (5-18) en forme de longues crêtes      Polypliqué, *Ephedra*

##### \* Exine dépourvue de vastes expansions :

- \* **Aucune ouverture** : pollen ou spore ... Inaperturé, Alète, *Equisetum Juniperus*
- \* **Aperture en cicatrice** (-spores) :
  - Cicatrice rectiligne ..... Monolète, *Polypodium*
  - Cicatrice triradiée ..... Trilète, *Osmunda*
- \* **Apertures en pore ou en sillon (-pollen) :**
  - Un seul sillon ..... Monocolpé, *Lilium*
  - Un seul pore ..... Monocolporé, *Ammophila*, Graminées

##### \* Plusieurs apertures :

##### \* Exine sans lacunes de formes fixes :

##### \* Apertures toutes en sillons indépendants :

- ..... Deux sillons ..... Dicolpé, *Hypocoum*
- ..... Trois sillons ..... Tricolpé, *Quercus*

##### Plus de trois sillons :

- Sillons tous méridiens ..... Stéphanocolpé, *Rosmarinus*
- Certains sillons, ou tous, non méridiens      Péricolpé, *Polygonum amphibium*

##### \* Apertures toutes en pores :

- Deux pores ..... Diporé, *Broussonnetia*
- Trois pores ..... Triporé, *Corylus*, *Betula*
- Plus de trois pores :
  - Pores tous dans la zone équatoriale.      Stéphanoporé, *Ulmus*, *Alnus*
  - Pores plus ou moins uniformément répartis sur toute la surface du grain      Périporé, *Saponaria*

##### \* Apertures toutes complexes et indépendantes :

- Trois apertures ..... Tricolporé, *Fagus*
- Plus de trois apertures dans la zone équatoriale      Stéphanocolporé *Anchusa*
- Plus de trois apertures dont certaines au moins hors de la zone équatoriale      Péricolpé, *Rumex pro parte*
- Des sillons à côté d'apertures complexes ..... Hétérocolporé, *Lythrum salicaria*

##### \* Aperture en anneau, spirale, etc, provenant de la fusion des sillons      Syncolpé *Myrtus*, *Aphyllantes*

##### \* Exine avec lacunes de formes fixes ..... Fenestré, *Taraxacum*

#### Tableau de détermination du type pollinique

### Un cas particulier : le pollen à ballonnets des Gymnospermes (Fig. 15 )

Ce type pollinique que l'on qualifie parfois de bi-ailé ou de vésiculé se rencontre chez les pins, sapins, cèdres, épicéas, avec des variations qui permettent de distinguer les genres (fig. 16).

Chaque grain de pollen présente un corps de grain qui renferme, de son vivant, les éléments du prothalle et qui sur pollen acétolysé est limité intérieurement par une endexine, toujours homogène. Ce corps de grain est flanqué de deux ballonnets qui sont des expansions de l'ectexine résultant à cet endroit, d'un décollement entre endexine et ectexine. De l'air occupe cet espace. Ces ballonnets aident ainsi à la sustentation du grain de pollen dans l'air et à sa dispersion par le vent.

Des éléments de parois, de même nature (mais de forme différente) que ceux qui, sur le corps du grain relient endexine et ectexine pendent à l'intérieur des ballonnets en réalisant un réseau d'alvéoles. Entre les ballonnets l'exine est amincie, réduite parfois à la seule endexine. Cette région amincie est la zone germinale par où sortira le tube pollinique : elle a donc valeur d'aperture.

Pour orienter un tel grain de pollen, il faut essayer de le replacer dans une tétrade. Quel que soit le type de tétrade envisagé, crucié ou tétraédrique (nous savons déjà que ce type de tétrade est effectivement celui des pins) on se rend compte que les ballonnets ne peuvent prendre place qu'à **l'extérieur** de la tétrade : ils sont donc distaux et la zone germinale située au pôle distal. Nous avons déjà signalé le caractère général de cette situation : lorsque l'aperture est unique elle est polaire, distale, si ce n'est pas une cicatrice.

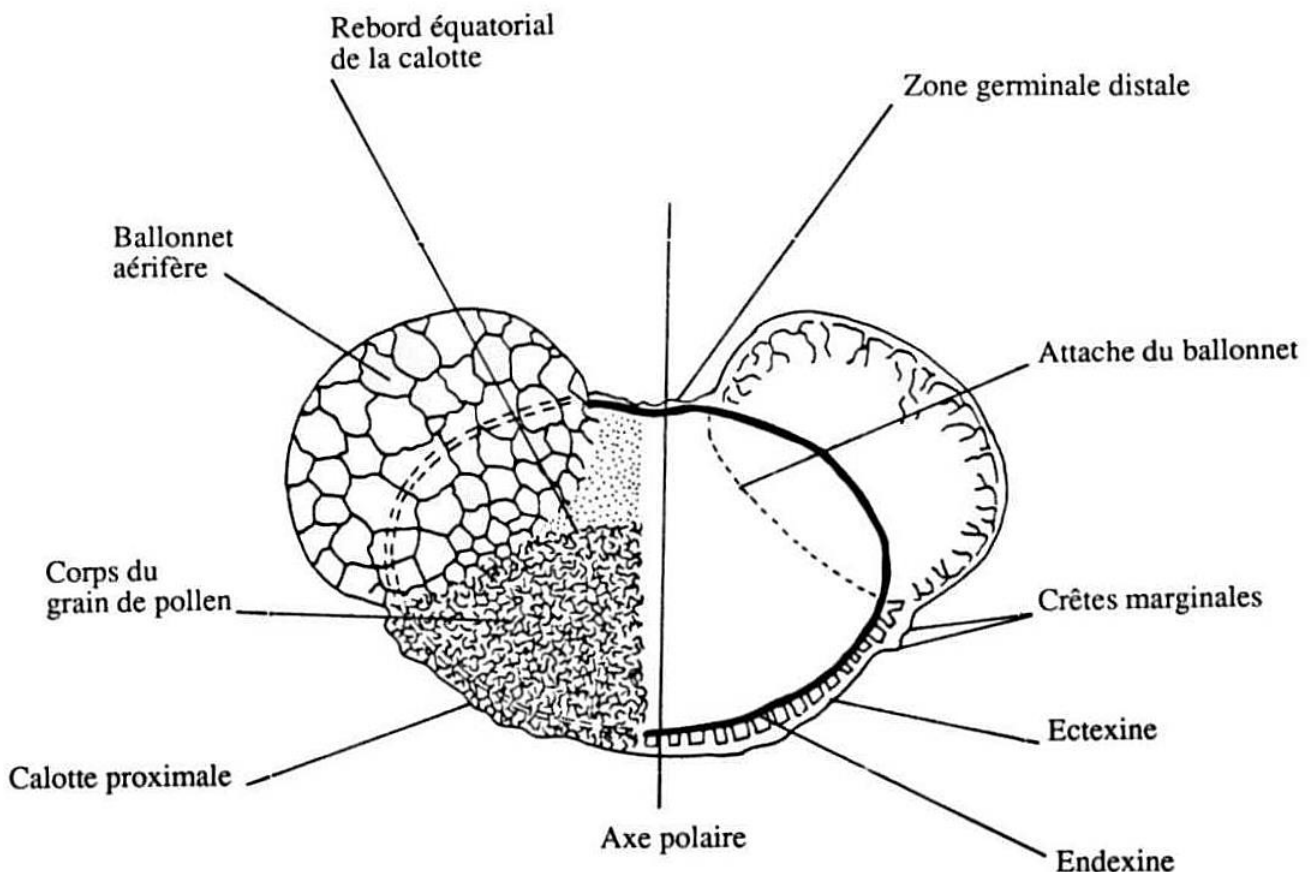


Figure 15 : Schéma de grain de pollen bi-ailé en vue équatoriale.



### III) SCULPTURES ET STRUCTURES DE L'EXINE ; L.O. ANALYSE DE LA PAROI

Comme l'endexine, l'ectexine peut, elle aussi, être homogène et non structurée, mais elle est le plus souvent formée d'éléments de sculpture de formes variées qui peuvent être des verrues, des gemmules (verrues brièvement pédonculées), des échinules, des bacules (éléments isodiamétriques, on dit un bacule) ou des clavules (éléments à extrémité distale renflée). La répartition spatiale de ces éléments peut être très variée à la surface de l'exine et aboutir à la réalisation de motifs ornementaux compliqués tels que stries ou réseaux. Il arrive fréquemment que des clavules fusionnent par leurs extrémités distales, soit dans le sens de leur alignement lorsqu'ils sont alignés, soit dans toutes les directions lorsqu'ils sont uniformément répartis. Le résultat de cette coalescence est la réalisation d'une nouvelle assise externe que l'on nomme le toit ou tectum, qui apparaît soutenu par les parties proximales libres des clavules qui prennent désormais le nom de columelles. Ces tectums, qu'ils soient continus sur toute la surface de l'exine extra-aperturale (en dehors des apertures) ou limités aux murs que réalise l'alignement des columelles, peuvent à leur tour porter des éléments de sculpture aussi variés que ceux qui constituent les exines intectées (verrues, échinules ...) et qui peuvent former des éléments d'ornementation divers (fig. 17).

On donne le nom de **sculpture** à tout ce qui se rapporte aux éléments externes des tectums et aux exines intectées et **structure** à tous les éléments infratectaux ou intéressant le *tectum* lui-même.

L'exine, par sa complexité et sa particularité, est porteuse d'un grand nombre d'informations morphologiques, c'est pourquoi, en dehors de la reconnaissance du type pollinique et des particularités aperturales, l'analyse de l'exine doit toujours être conduite de façon approfondie.

Étudier une exine n'est pas chose aisée et consiste en fin de compte à réussir la gageure d'étudier avec un appareil d'optique qui fournit des images planes (le microscope), une paroi à forte courbure dont l'épaisseur est souvent inférieure à la profondeur de champ des objectifs utilisés. Ce délicat exercice suppose que l'observateur ait de bons yeux, un bon microscope et surtout une méthode d'observation parfaitement adaptée au problème.

La méthode d'observation utilisée est dite "L.O. analyse" c'est-à-dire analyse par lumière-obscure. Elle consiste à observer au centre du champ du microscope une très petite surface (localement assimilable à un plan) d'exine extra-aperturale dans laquelle on réalise différents niveaux de mise au point dans toute l'épaisseur de l'ectexine, depuis le sommet des sculptures jusqu'à l'endexine (ceci suppose évidemment que la portion de membrane observée est celle qui est la plus proche de l'œil de l'observateur et non celle qui lui est diamétralement opposée). Ce procédé d'investigation optique exige que l'objet à observer soit disposé exactement au centre du champ et que le microscope soit parfaitement réglé, dans les conditions dites de «l'éclairage de Köhler».

#### Réalisation de l'éclairage de Köhler

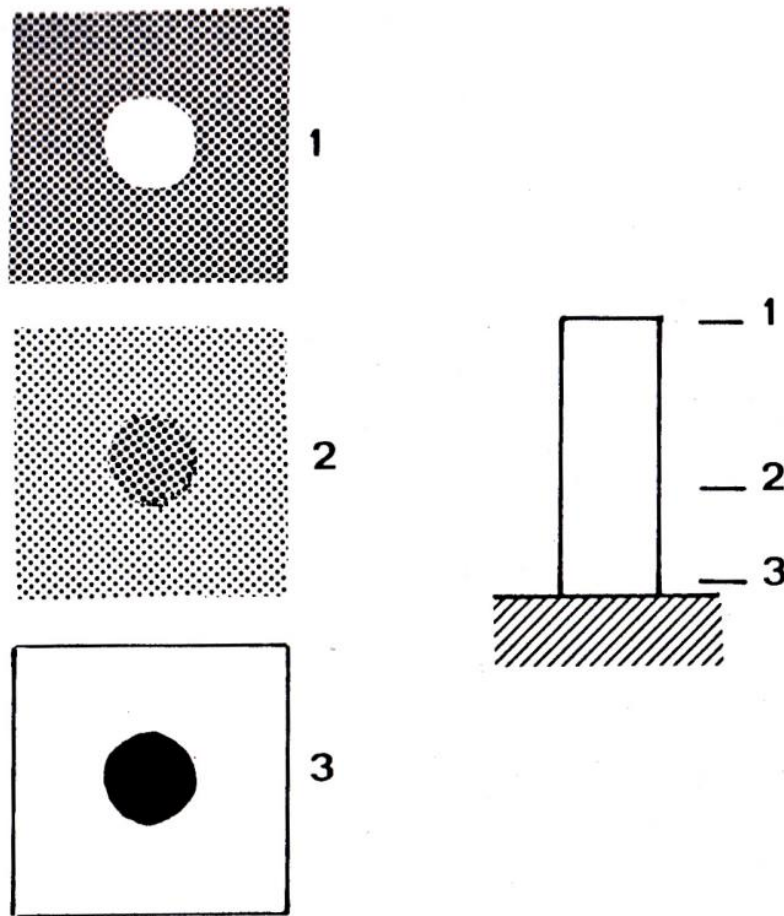
Les microscopes optiques un peu perfectionnés présentent toujours deux diaphragmes : le diaphragme de champ compris entre la source lumineuse et le condenseur, et le diaphragme d'ouverture, porté par le condenseur.

- 1) Mettre au point sur l'objet.
- 2) Fermer à demi le diaphragme d'ouverture.
- 3) Fermer presque complètement le diaphragme de champ.
- 4) Agir sur la hauteur du condenseur jusqu'à ce que l'iris (le bord) du diaphragme de champ apparaisse net, soit de couleur rouge, soit de couleur bleue. La bonne position de la hauteur du condenseur est celle où l'iris apparaît net, de couleur intermédiaire entre le rouge et le bleu (teinte sensible).
- 5) Ouvrir le diaphragme de champ jusqu'à faire disparaître son iris du champ de vision.

6) Régler le diaphragme d'ouverture. Dans cette position l'image est la meilleure possible, sa situation à l'infini entraîne la moindre fatigue oculaire pour l'observateur.

Point n'est besoin d'entrer dans le principe de la L.O. analyse ; nous nous contenterons de connaître la clé de son utilisation qui est la suivante : **observé au microscope par mises au point successives, un élément de relief apparaît d'abord lumineux puis obscur** (BERTRAND, 1961).

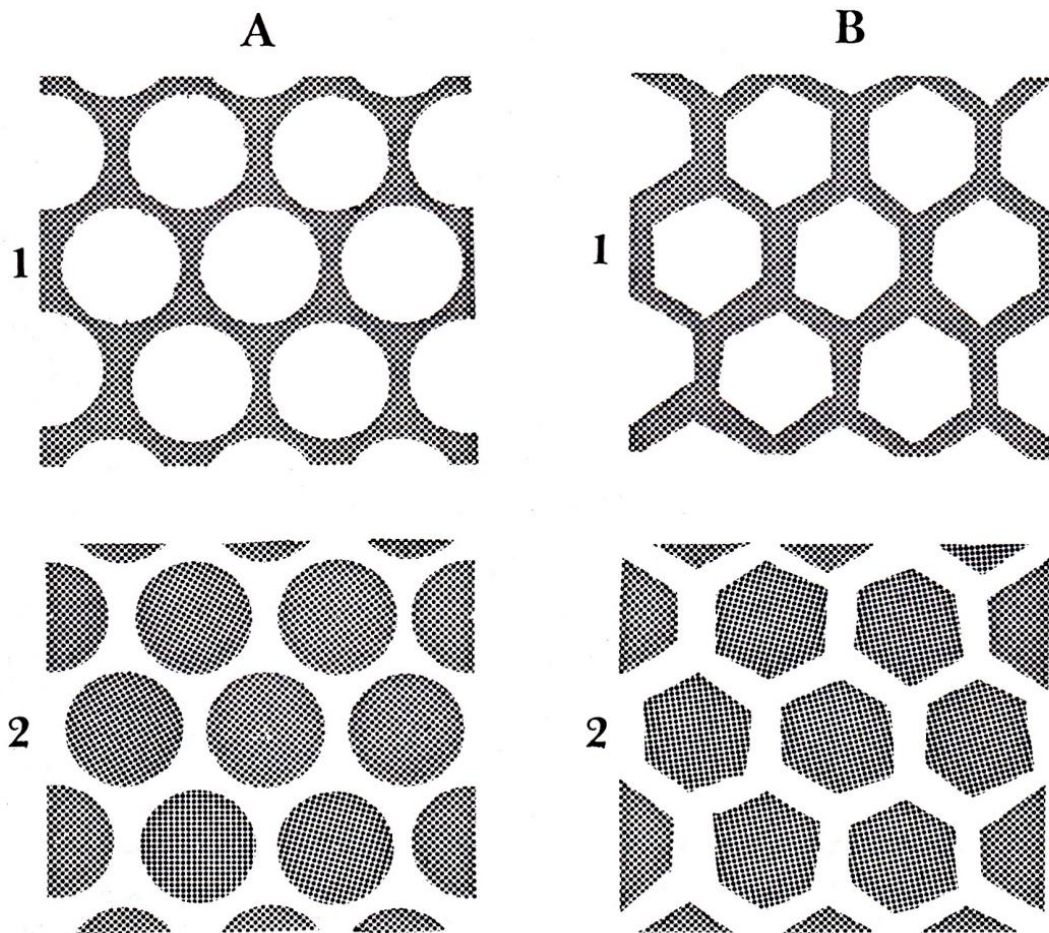
C'est ainsi que la première image de L.O. analyse d'un bacule cylindrique est une tache circulaire brillante sur un fond obscur, alors qu'en vue profonde, à la base du bacule, la tache est devenue obscure et le fond brillant. Entre ces deux vues, il y a un niveau où la teinte de la tache et celle du fond sont identiques et où l'image de la tache disparaît (fig. 18).



**Figure 18 : Trois images de la L.O. analyse d'un bacule cylindrique**

Le fait qu'un élément de relief apparaisse d'abord lumineux puis obscur implique inversement que ce qui est d'abord obscur puis brillant soit un creux. Dans l'exemple simple et théorique d'un bacule isolé qui nous sert de point de départ, cette évidence ne paraît avoir aucun sens, et pourtant on en comprend mieux l'efficacité opératoire si on imagine plusieurs bacules côte à côte, de telle sorte que les surfaces en creux soient à peu près égales aux surfaces en relief (comme dans l'exine de certains *Linum*). Les deux images de L.O. analyse ne sont pas plus compliquées que les images d'un bacule isolé, mais leur interprétation devient plus ambiguë : l'exine est-elle faite de bacules isolés ou s'agit-il d'une exine continue dans laquelle est taillé un réseau en creux ? Cet exemple met en évidence l'un des pièges de l'observation microscopique des exines : une modification mineure apportée à notre figuration suffit à favoriser l'**aspect de réseau** (fig. 19).

L'aspect d'une exine, que l'on appelle aussi **l'ornementation**, en est **l'image** la plus caractéristique ; elle est malheureusement très subjective car elle varie avec les observateurs et n'a pas de signification structurelle. À la question que nous avons posée, la L.O. analyse permet de répondre de façon sûre : l'exine que nous avons prise comme exemple est faite de bacules isolés ; nous pouvons dire cela parce que, connaissant la clé de la L.O. analyse, nous avons su reconnaître quels sont les éléments de relief. Or ce sont les éléments de relief et eux seuls qu'il faut identifier et caractériser puisqu'ils appartiennent matériellement à l'exine. Tant pis si les espaces qui les séparent donnent à l'observation une **image** qui attire mieux le regard ou frappe plus l'imagination. La L.O. analyse n'a pas un but esthétique, elle doit permettre en fin de compte la description de l'exine soit par un schéma, soit par une diagnose aussi précise que possible. Beaucoup d'auteurs, qui



**Figure 19** : A. Images de L.O. analyse d'une exine intectée formée de bacules cylindriques (imité de l'exine de *Linum sp*); B. *Id*, la forme polygonale des bacules favorise l'aspect de réseau.

méconnaissent sans doute la clé fort simple de son fonctionnement, sont tombés dans le piège de l'ornementation et ont produit des diagnoses d'exines, des coupes ou des dessins incompatibles avec les images de L.O. analyses dont ils ont illustré leurs descriptions (sans parler de ceux qui n'ont livré que des diagnoses vagues, sans schémas ni images de L.O. analyses).

Voici, à titre d'exemples théoriques, les images de L.O. analyse de quelques types fondamentaux de formes.

En L.O. analyse, une épine apparaît d'abord comme une tache brillante qui s'agrandit en s'obscurcissant par son centre. Ce phénomène peut recevoir une explication simple qui servira aussi à expliquer les séries d'images des cas suivants. Une épine peut être décomposée en une série de cylindres concentriques. Dans chaque niveau intermédiaire de l'épine, la mise au point correspond à

la fois au sommet d'un élément de relief qui apparaît brillant et à la base d'un autre élément de relief, d'un plus petit diamètre, qui apparaît obscur à l'intérieur de la tache lumineuse. La déformation continue de cette figure est responsable de la série des images observées (fig. 20).

En L.O. analyse un clavule apparaît comme une tache lumineuse qui se rétrécit en s'obscurcissant par le bord.

Tout en nous familiarisant avec la pratique de la L.O. analyse, l'étude d'exemples précis va nous permettre d'étudier quelques types fondamentaux de sculptures et de structures.

### **1) L'exine de *lilium martagon* (fig. 21)**

Ce gros pollen de type monocolé présente un large sillon polaire distal. Le pôle proximal est le meilleur endroit pour effectuer la L.O. analyse de l'exine qui présente, à première vue, une ornementation en réseau.

La L.O. analyse nous apprend que cet aspect de réseau est dû à la juxtaposition et à l'alignement d'éléments de relief grossièrement identiques, de forme allongée dans le sens perpendiculaire à leur alignement, et qui sont des clavules en forme de raquette sans manche. Cette exine peut donc être qualifiée de clavulo-réticulée ou de réticulo-clavulée (si l'on veut privilégier d'abord l'aspect de réseau).

L'alignement de ces clavules constitue un mur discontinu responsable du réseau dont les mailles sont les espaces libres entre les murs. Une observation minutieuse du fond de la maille montre aussi que celle-ci n'est pas parfaitement lisse : on peut y noter de très petites aspérités ou granules qui constituent la couche basale de l'ectexine (en anglais foot-layer).

### **2) L'exine de *Linum nodiflorum* (fig. 22)**

Ce gros pollen de type tricolpé a une exine épaisse d'environ 5 $\mu$  dans laquelle, comme chez presque toutes les Linacées, l'endexine est au moins deux fois plus épaisse que l'ectexine dont l'épaisseur n'excède pas 2 $\mu$ .

Trois images de L.O. analyse peuvent être reconnues dans cette exine :

- La première de ces images, au plus haut niveau de mise au point, montre des taches brillantes sur un fond noir. Ces taches correspondent donc à l'extrémité distale d'éléments de sculpture de même hauteur (puisque leurs extrémités apparaissent au même niveau) mais de diamètres différents.

- Les vues intermédiaire et profonde nous enseignent que la partie moyenne des plus gros éléments de relief est creuse (tout au moins optiquement creuse) alors que les plus étroits sont massifs (en vue profonde, l'aspect de réseau brillant se trouve favorisé par la forme polygonale de la base de tous les éléments).

Cette exine peut donc être qualifiée de hétérobaculée, avec des bacules isodiamétriques de deux types, de même hauteur : les uns, de petit diamètre, sont massifs, les autres, de plus gros diamètre, sont creux. Le trou central ne débouche probablement pas à l'extérieur, puisque la première image n'en montre pas l'ouverture, mais atteint certainement l'endexine puisque la dernière image de L.O. analyse en montre encore la base.

Tous ces éléments sont probablement de section polygonale sur toute leur hauteur, mais ceci n'apparaît bien qu'en vue profonde où leurs images sont obscures. Dans la vue superficielle, où leurs images sont brillantes, la diffraction lumineuse masque la vraie forme des contours.

### **3) L'exine de *Linum limanense* (fig. 23)**

C' est une variante de ce type d'exine dont la vue superficielle montre que la cavité centrale des gros bacules débouche à l'extérieur, mais aussi que l'extrémité distale de ces bacules creux est

pourvue d'une couronne de très petites pointes qui apparaissent nettement séparées sur les photos et ne peuvent donc pas passer inaperçues.

Ces petites épines ne mesurent pas plus de quelques dixièmes de microns. Pourtant, ces photos (figurées ici au grandissement mille) ont été réalisées au grossissement relativement modeste de 400.

La L.O. analyse permet donc de voir, parce qu'ils brillent, des objets dont la taille infime voudrait qu'ils échappassent au pouvoir séparateur de l'objectif.

Pour achever de nous convaincre de l'extraordinaire efficacité de ce procédé d'observation, comparons rapidement la richesse des informations recueillies sur ces deux exines par la L.O. analyse à la médiocrité des détails que peut fournir la coupe optique seule. L'appréciation de l'épaisseur relative de l'ectexine et de l'endexine, et leur mesure, sont les deux seules indications précises que peut livrer la coupe optique. Mais la connaissance intime acquise par la L.O. analyse de l'exine de ces deux espèces de *Linum* est de nature à enrichir beaucoup le coup d'œil que nous pouvons porter à leur coupe optique : on devine ainsi que tous les bacules ont la même hauteur, qu'ils sont séparés et qu'il y en a des gros et des moins gros. Notons que si nous avions conclu à l'existence d'un "réseau ornemental" comme la vue profonde de L.O. analyse aurait pu le laisser penser à un observateur non averti, l'observation de la coupe optique n'aurait en aucun cas permis d'écarter cette interprétation erronée. L'étude de la coupe optique permet, au mieux, de confirmer les résultats de la L.O. analyse. On ne saurait toutefois se priver du secours, même modeste, que peut apporter son étude. Il est même des cas où celle-ci est tout à fait déterminante pour l'interprétation de l'exine ; en voici un exemple.

#### 4) L'exine de *Valerianella dioscoidea* (fig. 24)

Les images de L.O. analyse sont simples et font apparaître des éléments de relief séparés ou non et dont la coalescence latérale aboutit dans ce cas à une sorte de vermiculation. On pourrait conclure à l'existence de sculptures particulières, des bacules très fins parfois alignés. La coupe optique permet d'ailleurs de deviner ces éléments, mais elle montre surtout que ceux-ci sont recouverts par un très fin *tectum lisse* et qu'il ne s'agit donc pas de sculptures mais d'éléments de structure, de columelles (plus hautes dans les zones polaires) soutenant ce tectum, qui, parce qu'il est à la fois très lisse et très fin, est passé totalement inaperçu à l'observation par L.O. analyse. C'est une des rares faiblesses de la méthode L.O. analytique. Théoriquement, puisque le *tectum* est un

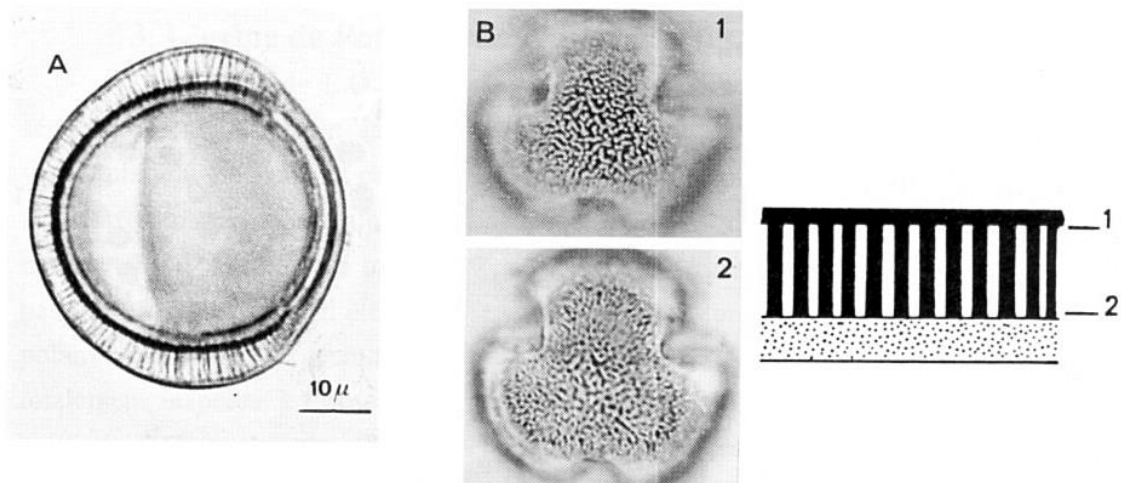


Figure 24 : L'exine de *Valerianella dioscoidea*. A. Vue équatoriale, coupe optique méridienne; B. Images de L.O. analyse et schématisation de l'exine en coupe.



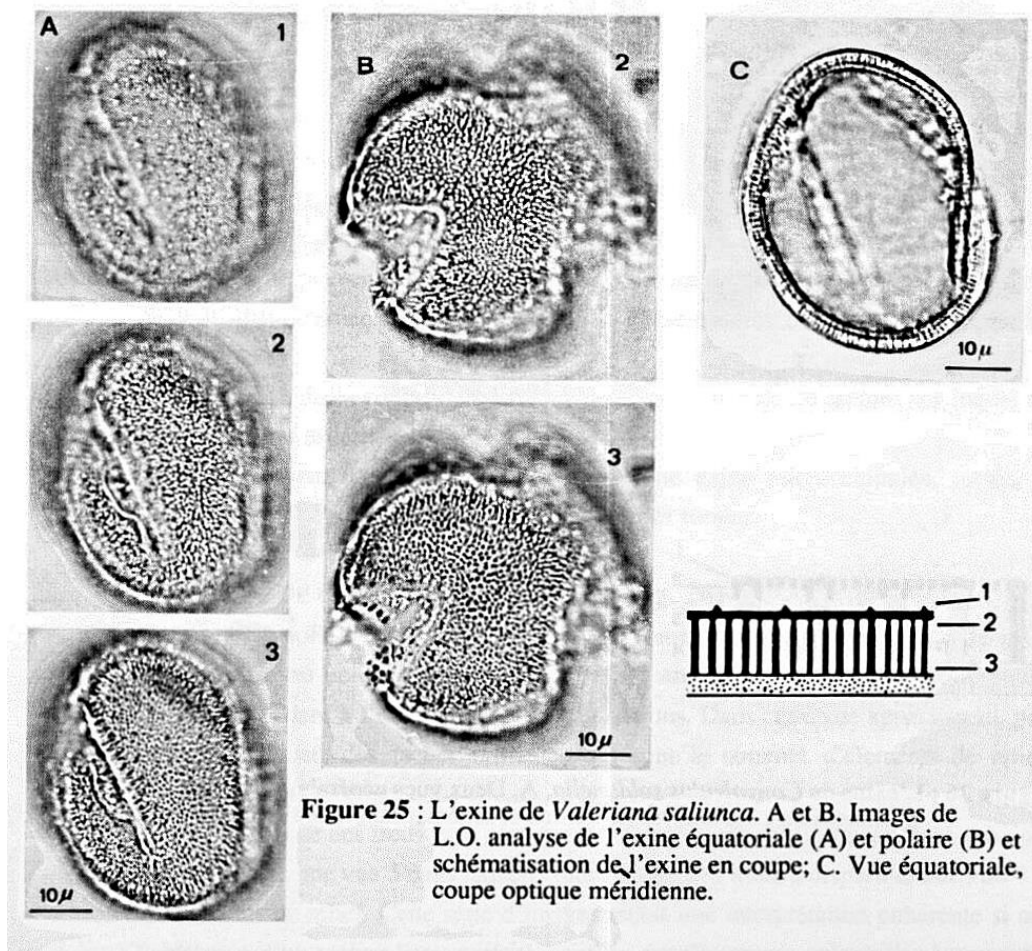
élément de relief, il devrait apparaître d'abord brillant, puis sombre. C'est sans aucun doute le cas, mais s'agissant d'un *tectum* continu, lisse et très fin, donc très transparent, ces variations sont demeurées imperceptibles. Dès que le *tectum* n'est plus lisse, son existence, que la coupe optique révèle ou permet de supposer peut être déduite des images de L.O. analyse. Nous allons en voir trois exemples différents.

### 5) L'exine de *Valeriana salinca* (fig. 25)

L'exine de cette espèce ne diffère de celle de *Valerianella dioscoidea* que par l'existence de très petites épines portées par le tectum. Ces épines, dont la vue la plus superficielle révèle l'existence, sont si basses qu'elles n'apparaissent pratiquement pas dans les contours. En L.O. analyse leur image disparaît dès que le sommet des columelles apparaît distinctement. Elles ne peuvent qu'être posées sur un *tectum* dont l'épaisseur explique qu'on ne peut pas voir distinctement sur la même image la base obscure des épines et le sommet brillant des columelles.

L'observation de la coupe optique confirme l'existence de ce *tectum* sur lequel se devinent quelques rares aspérités.

Cette exine peut donc être décrite comme une exine microéchinulée, tectée, à columelles en forme de bacules, toutes semblables, fines et serrées.



### 6) L'exine de *Convolvulus soldanella* (fig. 26)

Ce grain de pollen de type périporé présente une exine épaisse. L'image de L.O. analyse pour la mise au point la plus superficielle montre un très grand nombre de petits points noirs correspondant à l'ouverture de très petits trous. Dans cette vue apparaissent, par transparence mais floues, des taches brillantes qui sont le sommet d'éléments de relief existant à un niveau plus profond.

En vue 2, la base des trous et le sommet des éléments de relief apparaissent nets, **au même niveau**. Il existe une vue 3 dans laquelle toute image des trous a disparu et une vue 4 à la base des éléments de relief. Cette série d'images reçoit une interprétation cohérente si on propose l'existence d'un tectum lisse, perforé, soutenu par de grosses columelles à peu près isodiamétriques et régulièrement réparties. Aucune coupe optique convaincante n'a pu être obtenue photographiquement.

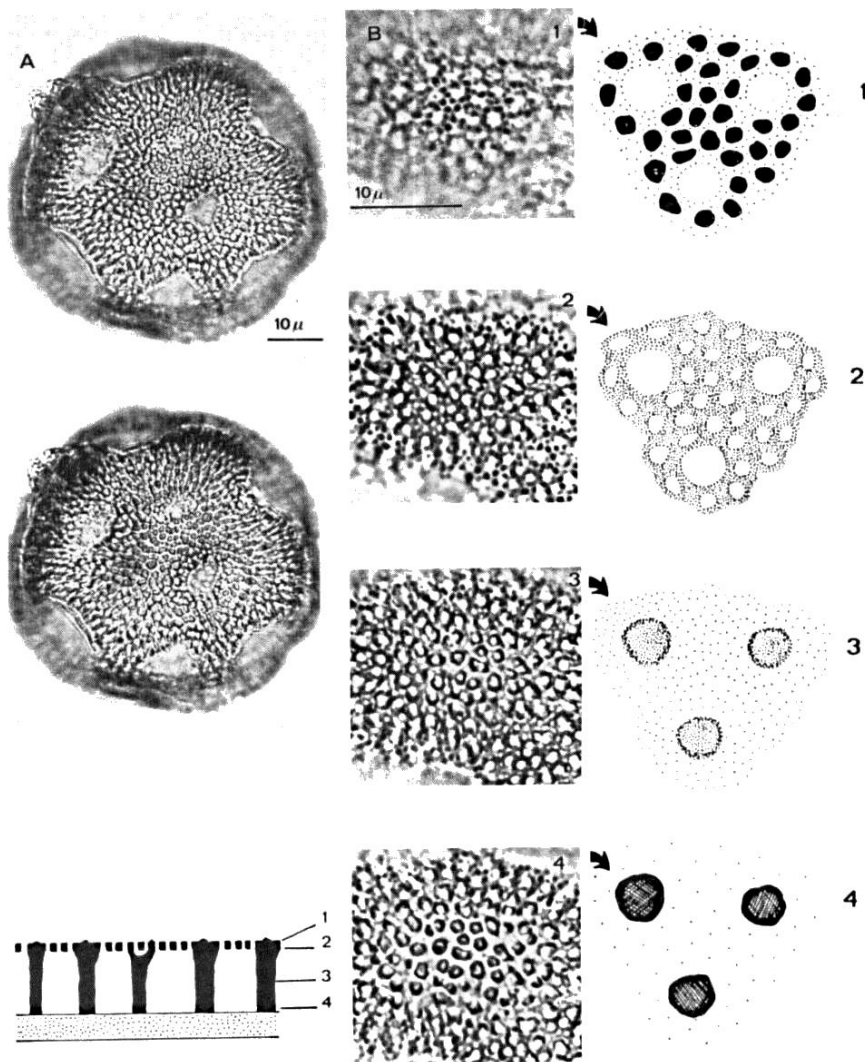


Figure 26 : L'exine de *Convolvulus soldanella*. A. Deux vues générales du pollen périporé; B. Images de L.O. analyse de l'exine et schématisation de l'exine en coupe.



### **7) L'exine de *Saponaria officinalis* (fig. 27)**

Le gros pollen de cette espèce est, lui aussi, de type périporé à exine épaisse. Celle-ci ne diffère de celle de *Convolvulus soldanella* que par certains détails :

il s'agit aussi d'une exine tectée-perforée, à grosses columelles, mais les trous dans le *tectum* sont bien moins nombreux que dans l'exine de *Convolvulus soldanella*,

le *tectum* porte de très petites échinules, peu nombreuses, dont les deux premières images de L.O. analyse révèlent l'existence.

La vue 2 est la plus compliquée : en effet, à ce niveau de mise au point, l'ouverture des trous dans le *tectum* et l'image de la base des échinules supratactales apparaissent nets et obscurs. En vue 3, plus aucune image des échinules n'est visible alors qu'apparaissent nets et brillants la base des trous du *tectum* et le sommet des columelles. En vue 4, au milieu des columelles, toute image des sculptures ou du *tectum* a disparu.

La coupe optique est confuse à cause de l'épaisseur de l'exine. Dans les meilleurs cas, les échinules se devinent dans le contour, et l'existence du *tectum* peut être supposée, mais c'est la L.O. analyse qui nous apprend que les échinules ne sont pas une émergence supra-tectale des columelles (ou de quelques-unes d'entre elles seulement), puisqu'elles existent aussi bien par-dessus les columelles qu'entre celles-ci. Cette exine peut donc être décrite comme microéchinulée, tectée perforée, à grosses columelles cylindriques. Ce type d'exine est très répandu dans l'ordre des Centrospermales (Caryophyllacées, Chénopodiacées, Cactacées...)

### **8) L'exine de *Ligustrum japonicum* (fig. 28)**

Le grain de pollen de cet arbuste, comme celui de toutes les Oléacées, est de type tricolpé. La L.O. analyse montre en vue superficielle un réticule brillant formé d'un mur continu dessinant des mailles polygonales. Ce mur continu se résout dans des niveaux de mises au point plus profonds, en un alignement de points d'abord brillants puis obscurs. Cette série d'images ne peut être interprétée que comme un réticule continu porté par une rangée de columelles. C'est une exine structurée puisqu'il y a un *tectum* ; elle est aussi semi-tectée puisque le *tectum* n'est pas continu ; pour préciser que le *tectum* n'est présent qu'au niveau du mur, nous dirons, que c'est une exine muritectée et nous ajouterons simplicolumellée pour préciser qu'il n'y a qu'une seule rangée de columelles. Ce type d'exine muritectée est très répandu. Quelques précisions supplémentaires peuvent encore être apportées : la vue 2, au sommet des columelles, montre qu'à ce niveau la section de ces dernières n'est pas circulaire mais ovale, légèrement étirée dans le sens de l'allongement du mur, ce qui indique que les columelles sont en forme de clavule, évasées au sommet. Ce critère permet notamment de distinguer par l'analyse de l'exine le pollen de *Ligustrum* et celui d'*Olea* chez lequel les columelles sont cylindriques.

Nul n'est besoin de prolonger longuement cette étude des exines : les quelques exemples choisis d'exines intectées, tectées et muritectées donnent déjà un assez vaste aperçu sur les types les plus répandus et l'acquisition de la pratique de la L.O. analyse (dont les principaux aspects ont été expliqués à l'occasion de ces exemples) permet d'interpréter chaque type nouveau. Quant à la description de l'exine, elle ne pose jamais de problème à celui qui en a compris la structure : elle se fait par une courte diagnose du type de celles que nous avons proposées dans les exemples ci-dessus, généralement accompagnée d'un schéma interprétatif de sa coupe et de la succession, hiérarchisée, des dessins des différentes images de L.O. analyse qui y ont conduit.

C'est volontairement que l'aspect de l'exine en microscopie électronique a été passé sous silence.

Bien que le pollen compte parmi les plus beaux objets biologiques dont la photographie en microscopie électronique à balayage a fourni d'innombrables et stupéfiantes illustrations, l'usage de cette technique, à la portée seulement des grandes institutions ou laboratoires est impraticable en analyse pollinique qui sera notre propos principal. Dans quelques cas particuliers elle a bien sûr permis d'affiner la connaissance morphologique du pollenanalyste en aidant par un moyen d'observation directe à la compréhension du détail de certaines exines compliquées.

Quant à la microscopie électronique par transmission, tout aussi onéreuse, on lui doit l'essentiel de la connaissance du sporoderme, mais cette recherche qui relève de la cytologie végétale ne concerne pas la paléoécologie qui est l'axe de ce livre à but essentiellement pédagogique et pratique.

## CHAPITRE B

### L'INTÉRÊT DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE EN SYSTÉMATIQUE : APPLICATION AU GENRE *CISTUS*

La famille des Cistacées, qui est une famille dite naturelle, c'est-à-dire homogène, a été clairement et précocement reconnue par les systématiciens et les deux principaux genres, *Cistus* et *Helianthemum*, décrits par TOURNEFORT dès le début du XVII<sup>e</sup> siècle. Au sein de cette famille, "les Cistes sont un groupe à ce point homogène que les botanistes des XVI<sup>e</sup> et XVII<sup>e</sup> avaient très bien su les réunir" (DANSEREAU, 1939 p. 9).

Nous allons tenter de voir quelles indications systématiques et phylogéniques suggère la morphologie pollinique dans ce genre dont la systématique précisée par DANSEREAU en 1939, ne prenait pas en compte les critères polliniques.

#### I. MORPHOLOGIE POLLINIQUE DES ESPÈCES DE *CISTUS*

Le caractère naturel de la famille des Cistacées apparaît aussi au niveau pollinique où n'existe que le type de pollen tricolporé : on dit que cette famille est "sténopollinique" (dans les familles ou les genres eurypolliniques existent plusieurs types polliniques).

Dans le genre *Cistus*, les grains de pollen sont disséminés isolément, ils sont isopolaires, subsphériques ou peu longiaxes ; les apertures qui associent, dans chaque grain, trois sillons méridiens (ectoapertures) à trois pores équatoriaux (endoapertures) sont peu variables d'une espèce à l'autre (JEAN et PONS, 1963). L'exine qui, dans toute la famille est de type réticulé, muritecté, simplicolumellé, est l'élément le plus variable et c'est sur elle essentiellement que nous allons porter notre attention.

##### 1) L'exine de *Cistus populifolius* (fig. 29)

L'exine est épaisse de 4 à 5 u, et l'ectexine est environ deux fois plus épaisse que l'endexine (ectexine/endexine = 2). L'ectexine dessine un réseau à grandes mailles et celles-ci sont à peu près isodiamétriques aux pôles, et un peu allongées dans le sens méridien, au centre des *intercolpiums*.

La première image de L.O. analyse de l'exine semble indiquer que le sommet des murs n'est pas lisse mais qu'une petite verrue, très basse, surmonte chaque columelle. L'ensemble de ces particularités trouve une interprétation dans le schéma de la figure 29.

On retrouve chez *Cistus ladaniferus* et *Cistus laurifolius* une exine presque indiscernable de celle-ci, sauf par la taille des mailles, plus grandes dans un cas, plus petites dans l'autre.

À ce type d'exine se rattachent aussi celles de *Cistus hirsutus*, *Cistus mumbii*, *Cistus libanotis*

##### 2) L'exine de *Cistus monspeliensis* (fig. 30)

L'exine est épaisse de 4 u et le rapport ectexine/endexine est supérieur à 2. Les mailles sont

petites et la surface occupée par les murs est à peu près égale à celle des mailles. Le réseau n'apparaît qu'à un niveau moyen, alors qu'au niveau le plus superficiel se manifeste d'abord une émergence supratectale échinulée des columelles.

### 3) L'exine de *Cistus salviaefolius* (fig. 31)

Elle est épaisse de l'ordre de 5 u et ectexine/endexine > 2. L'ectexine n'est qu'une exagération de celle de *Cistus monspeliensis* : l'émergence des columelles au-dessus du tectum sous forme d'échinules effilées est très accusée, ce qui situe la coalescence latérale de ces éléments à un niveau profond qui rend l'aspect de réseau difficilement perceptible. La coalescence latérale n'est d'ailleurs pas régulière et certaines mailles restent ouvertes. La surface des murs est supérieure à celle des mailles.

Bien que très différentes en apparence, les exines de *Cistus monspeliensis* et de *C. salviaefolius* sont donc très affines et peuvent être réunies dans un seul et même type qui présente, avec celle de *Cistus populifolius*, des affinités certaines : l'exine est épaisse de 4 à 5 u et l'ectexine est environ deux fois plus épaisse que l'endexine.

### 4) L'exine de *Cistus albidus* (fig. 31)

Chez cette espèce, l'épaisseur de l'exine n'est que de 2 à 3 u et l'ectexine a la même épaisseur que l'endexine. Quant à la structure de l'exine, elle est microréticulée, muritectée, simplicolumellée. Bien que fondamentalement de même type que celle des deux groupes précédents, elle présente par rapport à ce dernier de nettes différences :

- l'aspect microréticulé est très différent de celui des exines, même à petites mailles (*C. monspeliensis* et *C. hirsutus*), des deux groupes précédents, ceci est dû à l'épaisseur bien moindre de l'ectexine, mais aussi et surtout au caractère très lisse du sommet du mur où n'existe aucune émergence des columelles ;

- la surface des mailles est à peu près égale à celle des murs et il n'existe aucune tendance à leur allongement dans le sens méridien.

À ce type d'exine peuvent être rapportées celles de *C. crispus*, *C. villosus*, *C. heterophyllus*.

On peut rapprocher de ce type, par le caractère lisse du sommet du mur, la petitesse des mailles, l'épaisseur relative de l'ectexine et de l'endexine, l'exine de *Cistus varius* (= *C. pouzolzii*) qui en diffère cependant par l'aspect plus nettement striato-réticulé du réseau. Ce dernier caractère, ainsi que d'autres relatifs aux apertures, l'isole parmi toutes les autres espèces de *Cistus* et la rapproche d'un certain groupe d'espèces du genre *Helianthemum*, *H. aegyptiacum* et *H. sanguineum*, par exemple.

## II. LES INDICATIONS SYSTÉMATIQUES

On peut ainsi résumer les indications systématiques que fournit, dans le genre *Cistus*, la morphologie pollinique seule : il y a dans le pollen de ce genre deux grands ensembles de formes :

- a) l'un dans lequel l'exine a une épaisseur de 4 à 5 u et où le rapport ectexine/endexine est supérieur à 2.

Dans cet ensemble, deux groupes peuvent être distingués :

- dans le premier existe de façon très accusée une tendance à l'émergence supratectale des columelles qui peut aller jusqu'à dénaturer l'aspect réticulé de l'exine. Ce groupe comprend *Cistus monspeliensis* et *C. salviaefolius*.

- dans le second où cette particularité est à peine perceptible se manifeste surtout une tendance à l'agrandissement des mailles et à leur étirement dans le sens méridien. Ce groupe comprend : d'une part *C. hirsutus*, *C. mumbyi*, *C. libanotis* et d'autre part *C. laurifolius*, *C. ladaniferus*,

*C. populifolius* qui forment à eux trois un ensemble très homogène (fig. 32).

-b) l'autre dans lequel l'exine a une épaisseur qui ne dépasse pas 3 u et où le rapport ectexine/endexine est à peu près égal à 1. Cet ensemble comprend d'une part *Cistus varius* dont l'isolement est justifié par la convergence de son pollen avec celui de certains *Helianthemum*, d'autre part *C. crispus*, *C. albidus*, *C. villosus*, *C. heterophyllus*.

Ce classement dans lequel s'est déjà manifestée, comme dans toute tentative systématique, une hiérarchisation des caractères, indique seulement que les formes polliniques d'un groupe sont plus affines entre elles que de celles de l'autre groupe, mais ne nous renseigne pas sur la généalogie, donc la phylogénie, de ces groupes. Tenter de bâtir la systématique, c'est-à-dire la généalogie du genre *Cistus*, sur la base de ces seules observations ne serait pas possible : "les analyses de morphologie pollinique ne doivent pas être conduites dans l'abstrait mais seulement dans le cadre donné comme naturel par le systématicien" (PONS, 1970, p. 70).

Dans sa "Monographie du genre *Cistus*", DANSEREAU (1939) a divisé le genre de la façon suivante :

#### **Sous-genre *Eurythrocistus***

Section I : *C. symphytifolius*, *C. osbeckiaefolius*

Section II : *C. albidus*, *C. crispus*, *C. villosus*

Section III : *C. parviflorus*

#### **Sous-genre *Leucocistus***

Section IV : *C. varius* = *C. pouzolzii*

Section V : *C. monspeliensis*

Section VI : *C. hirsutus*, *C. salviaefolius*, *C. populifolius*

Section VII : *C. laurifolius*, *C. ladaniferus*

Section VIII : *C. mumbii*, *C. libanotis*, *C. bourgeanus*

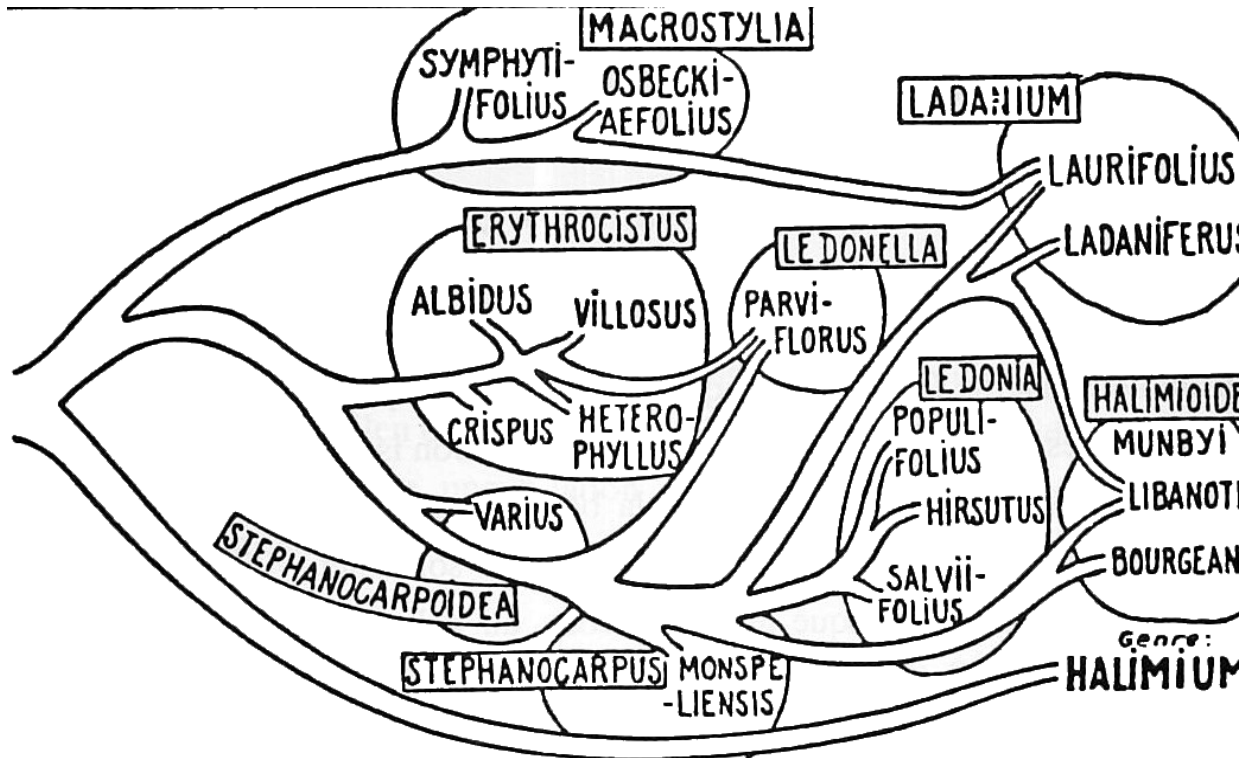
La morphologie pollinique est, d'une façon générale, en bon accord avec cette systématique établie et apporte un nouvel argument à l'existence des deux sous-genres se superposent presque exactement les deux grands groupes de formes polliniques. La seule difficulté concerne *Cistus varius* que sa morphologie pollinique éloigne radicalement du groupe des espèces formant le sous-genre *Leucocistus*. Son isolement du point de vue de la morphologie pollinique est aussi très net sur la base de tous les autres caractères et de la biogéographie puisque DANSEREAU (l.c., p. 26) écrit à son sujet : «l'aire de *C. varius* est tellement disjointe qu'on est presque tenté de croire au polytopisme ou tout au moins de penser que cette espèce est très ancienne. Cette hypothèse n'est pas sans vraisemblance puisque cette espèce établit une sorte de transition entre les deux sous-genres et que, par ailleurs, elle ne s'hybride pas avec les autres cistes».

La confrontation de l'argument pollinique qui exclut cette espèce du sous-genre *Leucocistus* et de l'opinion du systématicien qui l'isole en une section distincte est en faveur du rattachement de cette espèce à un troisième sous-genre nouveau dont il serait l'unique représentant.

Selon DANSEREAU (l.c., p. 27), «il est très facile, dans le genre *Cistus*, de se représenter quelles sont les affinités des espèces entre elles, car il semble que les sections correspondent à des groupes très naturels». La morphologie pollinique étaye cette opinion dans le cas de la plupart des sections mais conduit à modérer un peu l'enthousiasme de son auteur à la vue de la section VI qui, du point de vue pollinique, ne constitue pas un groupe naturel : c'est ainsi que *C. populifolius* devrait être rattaché à la section VII et que *C. salviaefolius* devrait accompagner *C. monspeliensis* dans la section V.

Ces quelques remarques de nature à améliorer la systématique du genre *Cistus* par la prise en compte de nouveaux caractères et qui pourraient être exprimées par des modifications apportées au

schéma phylétique de DANSEREAU (fig. 33), ne doivent pas nous faire perdre de vue que les arbres généalogiques qu'échafaudent les systématiciens ne recèleront jamais qu'une petite part de vérité : la systématique dont le but suprême est d'exprimer la généalogie, n'est pas autre chose, en l'absence de documents directs, que le résultat de la réflexion des hommes de sciences sur la structure et les caractères des êtres vivants.



**Figure 33** : Schéma phylétique des espèces du genre *Cistus*; pris dans DANSEREAU 1939.

Les noms placés au bout des branches sont ceux des espèces.

Les sections dont figurées par des cercles ou des ellipses et leurs noms sont encadrés.

On notera que plusieurs espèces résultent de convergences et ont été placées au point de rencontre de deux branches.

## CHAPITRE C

### RELATIONS PLUIE POLLINIQUE-VÉGÉTATION, LEUR INTÉRÊT EN ANALYSE POLLINIQUE

L'analyse pollinique des sédiments dont l'ambitieux objectif vise à la connaissance de l'histoire des écosystèmes végétaux, suppose que la pluie pollinique (c'est-à-dire l'ensemble des spores et pollen déposés en un même lieu) représente fidèlement la végétation ou tout au moins qu'il existe une relation assez étroite entre la pluie pollinique et la végétation. La connaissance de cette relation est un des fondements de l'interprétation des spectres polliniques anciens.

L'étude de la pluie pollinique actuelle se fait le plus généralement en étudiant le contenu en pollen de coussinets de mousses (HEIM, 1970). Ces végétaux qui existent dans presque tous les types de végétations constituent d'excellents capteurs pour le pollen qui est bien conservé entre leurs "feuilles" grâce à une acidité et une humidité convenables. Le spectre pollinique des quelques années antérieures est comparé à la végétation entourant le lieu de prélèvement.

Le résultat de ces recherches a montré que, d'une façon générale :

- presque 80% du pollen trouvé en un lieu provient de la végétation locale (jusqu'à 100 m) ou du voisinage (jusqu'à 500 m)
- presque 20% provient de la végétation régionale (jusqu'à 10 km)
- 1% seulement correspond à un apport lointain.

Ces données globales sont sujettes à de très nombreuses exceptions et variations tenant aux particularités soit géographiques soit topographiques de chaque site étudié, c'est pourquoi ce type de recherche doit être mené préalablement à toute analyse pollinique des sédiments dans chaque région nouvellement abordée à des fins paléoécologiques. Deux exemples vont illustrer cette prescription.

#### **I. TRANSECT POLLINIQUE DANS LA MONTAGNE DE CAGNA (CORSE)**

L'exemple suivant pris dans le sud de la Corse, sur la montagne de Cagna (REILLE, 1977), illustrera le type d'indications que peut fournir l'étude de la pluie pollinique par la méthode dite des transects de surface. Cette méthode consiste à étudier le long d'un parcours donné le contenu en pollen des coussinets de mousses prélevés en différents points et à comparer le spectre pollinique de chacun de ces placeaux avec sa végétation.

La montagne de Cagna est le massif rocheux le plus méridional de Corse ; son altitude atteint 1 377 m à la Punta di Camolelli. C'est un massif granitique que l'érosion a transformé en un inextricable chaos de blocs arrondis. Au nord du sommet, le plateau d'Ovace est une petite plaine perchée de quelques hectares de superficie, entourée de toutes parts d'une belle sapinière dont les



premiers arbres apparaissent sur les pentes de la Punta d'Ovace à l'altitude de 1 150 m environ.

La sapinière, dans son horizon inférieur entre en contact avec l'yeuse, bien qu'un hiatus de quelque 150 m de dénivelée occupée par une lande à *Pteridium* qui correspond précisément à la dégradation de la forêt d'yeuse, existe entre la sapinière elle-même, et le maquis dense à *Quercus ilex* et *Erica arborea*.

Le long du transect réalisé entre le plateau d'Ovace (1 250 m) et le village de Giannuccio (500 m), sur une distance d'environ 5 km, 17 sites ou placeaux ont fait l'objet de prélèvements de mousses dont le contenu en pollen, exprimé pour chaque taxon en fréquence relative par rapport à l'ensemble des spores et grains de pollen de tous les végétaux vasculaires de chaque placeau, a conduit à la réalisation du diagramme pollinique de la fig. 34 réduit aux courbes des taxons les plus démonstratifs (pour la réalisation des diagrammes polliniques).

#### **DESCRIPTION DES PLACEAUX (fig. 34)**

La figuration schématique de la végétation environnant les placeaux (en particulier pour ceux, très rapprochés, qui ont été prélevés sur le plateau d'Ovace), et accompagnant le diagramme, exige quelques indications supplémentaires :

1. Sapinière dense, à 20 m de la lisière ; le recouvrement d'*Abies* est de 100%.
2. Milieu du plateau d'Ovace, sur la formation tourbeuse, à environ 30 m des limites de la sapinière.
3. Plateau d'Ovace, à 20 m de la limite méridionale de la sapinière. Abondance d'*Erica terminalis* et de *Juniperus nana*.
4. Plateau d'Ovace, à 2 m de la limite méridionale de la sapinière. Présence de *Juniperus nana*.
5. Plateau d'Ovace, dans la sapinière dense, à 20 m de la lisière. Le recouvrement d'*Abies* est de 100%.
6. Dans la sapinière dense.
7. Dans les éboulis, sur les pentes de la Punta d'Ovace. Le recouvrement d'*Abies* n'est que de 60%. *Pinus laricio* est mêlé à *Abies*.
8. Sur les pentes de la Punta d'Ovace, à la limite de la sapinière et de la lande à *Pteridium*.
9. Au centre d'un petit replat entre la Punta d'Ovace et la Punta de Monaco. Lande à *Pteridium* avec *Juniperus nana*.
10. Petit col donnant accès à ce replat. Idem.
11. Au pied de «l'uomo d'Ovace». Idem.
12. Source au pied de «l'uomo d'Ovace». Abondance d'*Erica terminalis* ; présence d'une yeuse isolée près du placeau.
13. Lande à *Pteridium*.
14. Bosquet de *Pinus pinaster*, à la limite supérieure du maquis. Proximité d'*Erica arborea*.
15. Limite supérieure du maquis dense d'yeuse.
16. Maquis dense de *Quercus ilex* (recouvrement 100%).
17. Village de Giannuccio, maquis très clairsemé, jardins, cultures.

*Transect palynologique d'Orace à Giannuccio  
Montagne de Cagna, Corse.*

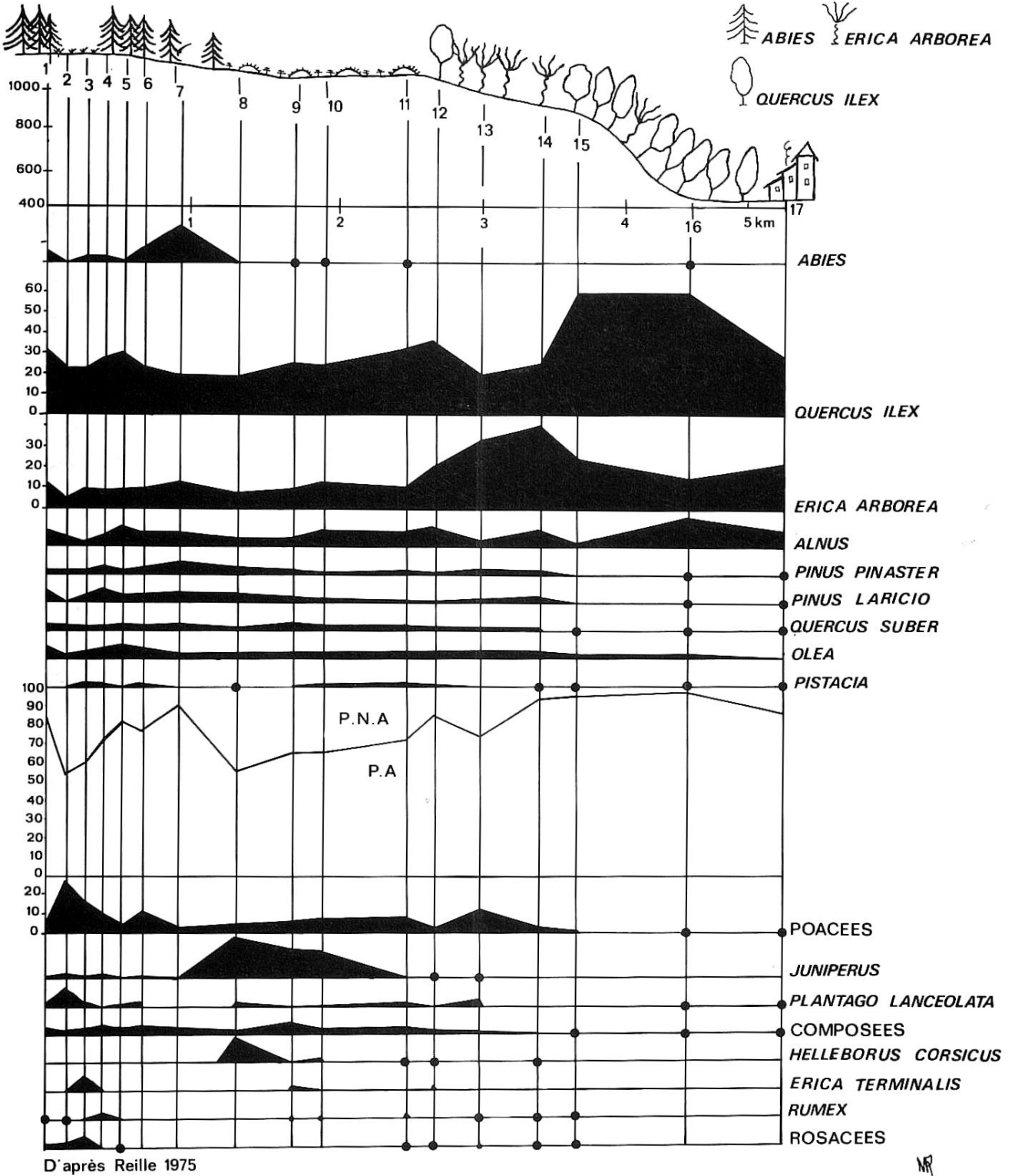


Figure 34 : Transect de pluie pollinique actuelle dans la montagne de Cagna, Corse.

## COMMENTAIRES

Un simple coup d'œil sur l'évolution du taux de pollen arboréen (P.A.) en fonction de la zonation de la végétation montre qu'en paysage boisé celui-ci est supérieur à 70%, ce qui est très classique. C'est ainsi que dans la sapinière dense il est de 80% à 90% ; il chute fortement lors de la traversée du plateau d'Ovace (55%). Entre la limite de la sapinière et celle du maquis il oscille de 50 à 80%, il est toujours supérieur à 80% dans le maquis. Aux points 9 et 10 on observe un taux de P.A. de 60% pour une végétation herbacée qui, sur l'ensemble du transect, est la plus éloignée des formations sylvatiques, ce qui est imputable à la faible production sporale de *Pteridium*. Dans ces endroits, c'est la courbe de *Plantago lanceolata* qui traduit le mieux la véritable nature de la végétation. L'évolution de la représentation pollinique de chaque espèce le long du transect est beaucoup plus intéressante.

Les taux polliniques d'*Abies* oscillent entre 1,5 et 7,5% dans la sapinière dense, ce qui conduit à dire qu'*Abies* est très fortement infra représenté dans sa propre forêt. En dehors de la sapinière la représentation d'*Abies* est encore plus faible (2,5% à 2 m, plateau 4). C'est dans les éboulis, alors qu'*Abies* est en peuplement clair, que la représentation de cet arbre est la meilleure (19,5% plateau 7). Cette belle sapinière de plusieurs km de superficie est très discrète sur le plan pollinique et pourrait même passer inaperçue. Paradoxalement, le taux de P.A. élevé dans cette forêt n'est pas acquis par la production pollinique de l'espèce qui la constitue mais par celle d'arbres éloignés de plusieurs kilomètres et dont l'apport pollinique provient de peuplements de moyenne altitude.

C'est l'yeuse (*Quercus ilex*) qui apporte la masse pollinique la plus importante. Dans la sapinière dense ses fréquences dépassent 30% mais chutent de façon significative sur le plateau d'Ovace hors de la sapinière et croissent régulièrement à mesure que l'on pénètre dans la sapinière en s'éloignant des forêts d'yeuses.

L'apport dans la sapinière de pollen d'*Erica arborea* est d'environ 15%.

On ne peut manquer de remarquer que le pollen de tous les arbres est plus abondant dans la sapinière dense que partout ailleurs en dehors de leurs forêts propres. Ce fait très surprenant ne peut être attribué qu'à la conjonction de la très faible production pollinique de la sapinière et de l'effet de rideau, de piège, qu'elle constitue pour le pollen des espèces de moyenne et basse altitude véhiculé vers les hauteurs. C'est ainsi que le pollen d'*Olea europaea*, présent dans tous les spectres, atteint des taux plus élevés dans la sapinière qu'au village même de Giannucio où l'arbre est fréquent.

De même, la rencontre en forêt d'*Abies*, du pollen de *Quercus suber* en courbe continue et de grains de pollen isolés d'*Eucalyptus*, *Juglans regia*, *Acacia*, ainsi qu'un grain de pollen d'une Polygonacée de type *Calligonum*, d'origine lointaine (Afrique du nord), montre clairement l'importance de ces apports et peut s'expliquer par le fait que la montagne de Cagna est directement exposée au vent dominant de direction sud-nord (Sirocco) vis-à-vis duquel la sapinière joue le rôle de filtre.

Le fait que les taux d'*Abies* soient les plus élevés au plateau 7 indique non seulement que cette sapinière fleurit mieux en peuplement clair mais aussi que son pollen est très peu dispersé puisque la sapinière dense ne "capte" pas le pollen produit par la sapinière claire ; les taux d'*Abies* s'effondrent d'ailleurs de façon significative à quelques mètres seulement des producteurs (plateaux 2, 3, 4 et 8).

Ce cas particulier doit nous sensibiliser aux difficultés de l'interprétation des variations des fréquences polliniques d'*Abies* dans le passé : une augmentation des taux d'*Abies* peut, dans un diagramme pollinique, ne pas correspondre automatiquement à une extension sur le terrain puisqu'un éclaircissement de la sapinière avec ou non réduction de sa surface pourrait avoir le

même effet. Une courbe étale n'indique pas forcément, pour des raisons inverses, des conditions de stabilité.

En dehors de la sapinière où *Quercus ilex* est fortement supraréprésenté, il convient de noter que des pourcentages de l'ordre de 20 à 30 n'indiquent pas autre chose que la présence de forêt d'yeuse à quelques kilomètres de distance. À la lisière du maquis, les fréquences d'yeuse dépassent 60% et chutent à 25%, 200 m seulement à l'extérieur du maquis.

La même remarque concerne aussi *Erica arborea* dont la forte production pollinique associée à la taille réduite de sa tétrade est à l'origine d'une forte supraréprésentation en terrain découvert et dans la sapinière. Même à plusieurs kilomètres de peuplements de l'espèce les fréquences sont rarement inférieures à 10%.

En ce qui concerne les végétaux non arboréens, la représentation pollinique des espèces est moins surprenante :

- *Juniperus nana* est bien représenté dans les groupements où l'espèce est présente en forte proportion ; son pollen est peu transporté,
- le pollen d'*Erica terminalis* n'est présent qu'à proximité immédiate des producteurs.
- quant aux fréquences élevées (10%) du pollen de *Plantago lanceolata* sur le plateau d'Ovace, pollen qui ne se rencontre par ailleurs qu'aux abords du village et dans la lande à *Pteridium*, elles s'expliquent par la présence, dans les pelouses du plateau, de *P. lanceolata* var. *sphaerostachya*.

L'originalité de ce transect pollinique à travers la montagne de Cagna réside dans le fait que la représentation des espèces arborescentes de basse et moyenne altitude s'accroît avec l'altitude, grâce à l'effet de rideau créé par une sapinière quasi muette sur le plan pollinique. Il montre à quel point il serait difficile et hasardeux de vouloir reconstituer le détail de la structure de la végétation à partir de la représentation pollinique des espèces, au moins dans une région à végétation très contrastée, comme la Corse, sans l'appui (souvent négligé à tort) des transects de surface.

Ce cas particulier doit attirer notre attention sur les phénomènes de variation de la production pollinique des espèces au cours de l'Holocène. Pour *Abies*, il est connu (cf. le diagramme de Pelléautier [fig. 38](#)) que la production pollinique de cette espèce a atteint des pourcentages très élevés que l'on ne retrouve plus dans aucune sapinière actuelle. Face à la diminution des fréquences de pollen d'*Abies* durant le Subatlantique, il n'est donc pas fondé de conclure automatiquement à une réduction de l'étendue des sapinières car une diminution de leur capacité de floraison aurait pu suffire à produire le même résultat. Les deux phénomènes pourraient avoir eu évidemment les mêmes causes climatiques, mais les implications botaniques de l'une ou de l'autre sur la structure de la végétation sont très différentes.

## II. ORIGINE DU POLLEN DANS UN SITE PARTICULIER : L'AULNAIE TOURBEUSE DE L'EMBOUCHURE DU FANGO (CORSE)

L'aulnaie tourbeuse de l'embouchure du Fango, à Galeria, ([fig. 52](#)) est une belle futaie très dense, d'environ 50 hectares, installée derrière la grande dune de galets qui obstrue le lit du fleuve à son débouché dans la mer. La végétation locale est composée d'*Alnus glutinosa*, d'*Osmunda regalis*, sa compagne la plus habituelle, et d'un enchevêtrement de lianes de *Vitis* et *Clematis vitalba* qui confèrent à ce site marécageux un aspect insolite quelque peu inquiétant.

Le carottage de ce site a livré une séquence dont les résultats ([fig. 58](#)) sont commentés.

Pour comprendre les mécanismes du dépôt du pollen dans ce site particulier une vingtaine de placeaux choisis sur le site, dans son voisinage immédiat ou dans la végétation régionale ont été étudiés. Les résultats obtenus sur les plus représentatifs d'entre eux figurent sur le [tableau 1](#) et seront

brièvement commentés :

- les spectres 1, 2, 3, 4, 5 concernent la végétation régionale assez loin du site. Dans les spectres 1, 2 et 3, l'omniprésence d'*Erica arborea* sur le terrain est bien traduite dans les spectres par des taux allant de 41 à 53%. Bien que *Quercus ilex* atteigne dans ces placeaux des fréquences modestes de 7, 9 et 8%, il apparaît en suprarépresentation, compte tenu de sa rareté dans ce genre de maquis. La même remarque concerne *Olea* dont on connaît l'extraordinaire dispersion pollinique (son pollen est, en effet, régulièrement rencontré dans la pluie pollinique actuelle jusqu'au cœur du Massif Central, REILLE et *al.*, 1985). En revanche, *Phillyrea* paraît bien mal représentée en comparaison de la place occupée dans le maquis par *Phillyrea angustifolia*.

- le placeau 4 correspond, non loin du village de Galeria, à un maquis dans lequel *Erica arborea* est très subordonnée à *Quercus ilex*. Cette situation est bien traduite dans le spectre où l'yeuse connaît des taux de 45%. Avec des taux de 72%, cet arbre est souverain dans les spectres, issus, il est vrai, d'une des plus belles futaies qu'il forme en Corse.

Dans ces cinq spectres, les taux de *Pinus* sont extrêmement faibles pour ce gros producteur (de 3 à 6%) et traduisent bien la rareté régionale du taxon.

- les spectres 6, 7 et 8 sont issus soit de l'aulnaie (6 et 8), soit de son voisinage immédiat (7) alors que la végétation régionale, distante au plus de quelques dizaines de mètres, est un maquis de *Quercus ilex* identique à celui du placeau 4. Après l'exclusion d'*Alnus* de la somme de base, les taux de *Quercus ilex* et *Erica arborea* sont d'ailleurs identiques en 6 et 7 à ceux notés en 4. Ceci signifie que la situation en lisière de l'aulnaie ne gêne en rien la perception de la pluie pollinique régionale.

La situation est un peu différente au cœur de l'aulnaie : les taux de *Quercus ilex* après exclusion d'*Alnus* n'y sont que de 35%. Cette baisse de quelque 10% par rapport aux placeaux 6 et 7 est assez normale étant donné le plus grand éloignement de la végétation émettrice. Ce qui est étonnant, c'est sur ce placeau, l'élévation spectaculaire des fréquences d'*Olea* et de *Pinus* déjà perceptible au placeau 6, lui aussi sous le couvert de l'aulnaie. Cette conjonction ne peut pas s'expliquer autrement qu'en admettant que les grands arbres de l'aulnaie jouent à l'égard du flux pollinique le rôle de capteur dont le résultat a pour effet de favoriser artificiellement les taxons dont le pollen est le mieux dispersé, c'est-à-dire *Olea* et *Pinus*.

Nous retiendrons donc de cette courte analyse que le couvert de l'aulnaie, qui occasionne une suprarépresentation de *Pinus* dans l'alimentation en pollen du site ne peut intervenir que sur l'influx aérien.

Comme dans beaucoup de sites lagunaires tributaires d'un fleuve, la voie aérienne n'est pas la seule source d'apport pollinique : l'apport fluvial est probablement aussi important (REILLE, 1984). C'est ce que montre l'analyse des spectres des placeaux 9, 10 et 11 provenant du même lieu : le pollen du spectre 11 a une origine exclusivement atmosphérique, *Quercus ilex* et *Pinus* y atteignent des taux respectivement de 9 et 8% ; le pollen des spectres 9 et 10 provenant l'un de vase fluviale, l'autre d'une mousse immergée a, bien sûr, une origine essentiellement aquatique et *Quercus ilex* et *Pinus* atteignent des taux de 26 et 28% et de 36 et 19% qui indiquent une suprarépresentation de ces taxons par rapport au spectre-étalon 11. Or, c'est dans le cours supérieur du Fango que sont les restes des forêts de *Pinus laricio*, et la splendide iliaïe de Manso. Tout porte à croire que l'alimentation fluviale enrichit le site du Fango en pollen des végétations du cours supérieur du fleuve. Cette sorte de continuité entre la montagne et la mer peut même être objectivement démontrée par un argument floristique, mieux encore que nous venons de le faire par l'analyse de ces quelques spectres actuels. En effet, sur toute l'étendue de la séquence du Fango (fig. 58), dans les spectres de toutes les époques, y compris dans le spectre de surface correspondant au **niveau O** du sondage, sont notées des spores de *Cryptogramma crispa*, une fougère qui ne se

rencontre jamais en Corse au-dessous de 1 400 m. Seul un transport par le fleuve peut avoir acheminé ses spores dans ce site du bord de mer.

Le site de l'aulnaie tourbeuse de Fango a donc une double **alimentation en pollen, atmosphérique et fluviatile**, qui dans chacun des cas favorise essentiellement *Pinus*. L'interprétation de la courbe de ce taxon dans le diagramme de la figure 58 devra bien sûr en tenir compte.

De même, l'exclusion d'*Alnus* de la "somme de base" pour le calcul des fréquences se trouve objectivement justifiée : l'énorme production pollinique de cet arbre strictement local efface presque la perception des taxons régionaux, alors que le couvert que réalise l'aulnaie ne gêne pas le dépôt de la pluie pollinique régionale.

N°	Localisation et végétation environnante	Quercus type Ilex%		Erica arborea %		Olea %		Pistacia %		Arbutus %		Phillyrea		Myrtus		Pinus		Poacées		Valeurs P.A. N.A.P	
1	Désert des Agriates. Maquis à <i>Erica Arborea</i> , <i>Phillyrea</i> , <i>Arbutus</i> , <i>Quercus ilex</i> est rare.	7		41		4		+		1		3,5				3		9		18,5 22,5	
2	Entre Galeria et Porto, même végétation qu'en 1	9		48		3		+		1		8				6		2		3 20	
3	Entre Galeria et Calvi, même végétation qu'en 1 et 2	8		53		3		4,5		4		2				3		1,5		11,5 10	
4	Entre Galeria et le Fango. Maquis de <i>Quercus ilex</i> , avec <i>Erica arborea</i> , <i>Phillyrea</i> , <i>Myrtus</i> , <i>Arbutus</i>	45		16		4		2		1		5		7		3		2		9 6	
5	Haute vallée du Fango au-dessus de Manso, futaie élevée de <i>Quercus ilex</i>	72		5		+						+				3,2		+		17 2	
6	L'aulnaie du Fango, sous <i>alnus</i> . Le maquis de <i>Quercus ilex</i> est à 10 m. Le site sondé est à 30 m	47	7	14	2	6	1	+		+		+				14,7	2,2	+		12	10
7	Lisière du maquis de <i>Quercus ilex</i> bordant l'aulnaie du Fango à 5 m. Le site sondé est à 35 m	44	17	13	5	5,3	2	+		+		+		2,2	1	5,2	2	+		3	23
8	Au cœur de l'aulnaie du Fango. Anus, dont les arbres ont plus de 20 m, couvre 100% de la surface. Le site sondé est entre les placeaux 8 et 6	35		8		5		18		1,5		+				20		2		5 3	
9	Vase du Fango, sous le pont des Cinque arcati	26	23	11	10	4,5	4					2,2	2	+		36	32	3	2,5	5	13
10	Mousse immergée du Fango (touffe de <i>Fontinalis antipyretica</i> ) sous le pont des Cinque arcati	28	20	11,5	8	8,7	6	7,5	5,4	2,5	2	1,5	1			19	14	1,5	1,3	10	11,4
11	Mousse émergée sous le pont des Cinque arcati	9		4		9		9		+		1				8		7		10 43	

**Tableau 1** : quelques spectres polliniques actuel en Corse

 *Alnus* exclu

# CHAPITRE D

## INTRODUCTION À L'ANALYSE POLLINIQUE

### I PRINCIPES ET MÉTHODES

"*On ne peut comprendre le monde des plantes vivantes sans en connaître le passé, et tout enseignant botanique devrait en être inspiré*". Cette idée fondamentale de Louis EMBERGER (1968) ne concerne pas seulement la généalogie des végétaux, c'est-à-dire leur systématique. Elle a valeur générale et concerne aussi l'histoire de la végétation, c'est-à-dire celle des groupements végétaux dont la phytosociologie se propose de décrire l'état actuel.

Parmi les méthodes paléontologiques, celle de l'analyse pollinique des sédiments, inventée par VON POST en 1916, est de loin la plus riche d'enseignements. Elle est fondée sur deux particularités bien connues de la paroi pollinique.

- **Sa spécificité** qui fait que l'observation du pollen permet de déterminer la plante qui l'a produit.

- **Sa grande résistance** à la corrosion qui fait que les grains de pollen et les spores émis en grand nombre s'accumulent et se conservent dans certains sites sédimentaires d'où ils peuvent être par la suite extraits.

La démarche du pollenanalyste est animée par la conviction que l'étude du contenu en pollen d'une carotte prise dans un site sédimentaire permet de se faire une idée de l'évolution de la végétation environnant le site pendant le temps de dépôt du sédiment. Cet espoir, moteur de cette discipline si active repose sur un empilement d'hypothèses qui en rendent pourtant la réalisation bien fragile :

- 1) La pluie pollinique, c'est-à-dire la totalité des spores et grains de pollen déposés en un point, représente fidèlement la végétation et elle est uniformément répartie dans la végétation productrice.

- 2) Le dépôt et la conservation ne modifient en rien l'image de cette pluie pollinique.

- 3) L'extraction, le comptage et la détermination des grains de pollen et spores restituent fidèlement l'image de la pluie pollinique.

Aucune de ces hypothèses ne coule de source et l'appréciation permanente de leur degré de validité doit demeurer un souci méthodologique constant de la part des pollenanalystiques conscients !

- **La première de ces hypothèses**, la plus importante, a donné lieu à de très nombreux travaux dont les résultats convergent vers la conclusion que la majeure partie du pollen n'est jamais dispersée à plus de quelques centaines de mètres des plantes qui l'ont produit. Ces recherches ont montré que l'essentiel de la pluie pollinique est constitué par l'apport du site et de son voisinage,



l'apport régional étant substantiel et l'apport lointain négligeable. Malgré le caractère tout à fait général de ces résultats, de très nombreuses raisons tenant aux particularités soit botaniques soit géographiques ou climatiques de chaque site étudié obligent le pollenanalyste à en vérifier le bien-fondé au moins dans chaque type de région étudiée. Aucun travail sérieux d'analyse pollinique ne saurait prétendre s'y soustraire. Seule la connaissance assez précise des relations entre pluie pollinique et végétation actuelle peut permettre l'interprétation de la pluie pollinique passée révélée par l'analyse pollinique des sédiments.

- **La deuxième hypothèse** doit aussi faire l'objet d'un sérieux examen critique. La résistance de la membrane pollinique n'est pas telle que la pluie pollinique puisse intégralement se conserver dans tous les types de milieux mais elle est largement suffisante pour que du pollen contemporain ou non de leur dépôt se rencontre dans tous les types de sédiments. Il est parfaitement abusif d'imaginer que n'importe quel sédiment, parce qu'il contient du pollen, puisse fournir à l'analyste des résultats significatifs. C'est loin d'être le cas. Les tourbières acides sont de loin le meilleur milieu de dépôt dans lequel on a la certitude que la pluie pollinique y est entièrement conservée ; les tourbières basiques, les lacs, les lagunes côtières peuvent être considérés comme de bons milieux de dépôt. En revanche, les sédiments continentaux secs, sableux, du type de sédiments archéologiques ou de grottes fournissent le plus souvent des résultats non représentatifs. On a des raisons objectives de penser que les rares grains de pollen qu'ils contiennent ne sont pas contemporains du dépôt sédimentaire et ne représentent que des rescapés de la destruction massive d'une pluie pollinique d'âge indéterminé mélangés à de nombreuses pollutions polliniques d'âge actuel. Dès lors, on peut se demander quel étrange aveuglement contribue à maintenir florissantes en France les études palynologiques sur ces types de sédiment. L'inanité sur le plan biologique des résultats de cette activité (PONS, 1984) est à la mesure des illusions qu'elle entretient sur la validité des hypothèses applicables à son objet d'étude. On remarquera d'ailleurs qu'aucun botaniste ne consent à s'y fourvoyer.

- **Quant à la troisième hypothèse**, c'est la plus facile à maîtriser : elle n'est affaire que de travail et de technique. Ainsi, dans la batterie des traitements à faire subir au sédiment pour l'enrichir en pollen ou extraire ce dernier, les méthodes physiques (filtrations, flottations sur liqueurs denses) seront préférées aux méthodes chimiques, pourtant souvent inévitables (acétolyse), mais plus dommageables pour le contenu en pollen.

Du point de vue de la reconnaissance des spores et grains de pollen, leur niveau de détermination systématique dépend à la fois de la compétence de l'observateur (acquise par la pratique de l'observation inlassable d'une collection de référence suffisante) et du type de taxon observé. Tous les arbres peuvent être reconnus à l'échelon générique et souvent même spécifique par un pollenanalyste exercé. En revanche, parmi les herbacées qui renferment pourtant une part importante de l'information concernant les groupements végétaux, de très vastes groupes à pollen très semblable ne sont reconnus qu'à l'échelon familial (Graminées, Composées, la plupart des Ombellifères et des Papilionacées, Chénopodiacées...)

Pour aider à comprendre la vraie nature de la végétation actuelle, l'analyse pollinique à des fins paléoécologiques ne peut pas et ne doit pas remonter dans un passé très éloigné. On suppose en effet dans ce type de recherche que les exigences écologiques passées des taxons rencontrés sont les mêmes que celles qu'on leur connaît de nos jours et qu'ils sont organisés en structures de végétation dont les exemples encore présents peuvent servir de modèle de référence au pollenanalyste. Cette dernière condition fait que l'analyse pollinique à des fins paléoécologiques n'est pas une discipline totalement objective : on ne peut pas analyser une végétation qui nous est entièrement inconnue et

dans laquelle les assemblages de taxons rencontrés n'évoquent pas pour nous des exemples vivants.

Il s'ensuit que ce type de recherche fournit ses meilleurs résultats dans les périodes postérieures à la fin du dernier maximum glaciaire, soit environ 15 000 ans. Deux raisons au moins y contribuent.

- **La première** est que le maximum de la dernière glaciation (le Würm) a correspondu pour la végétation à ce que PONS, 1984 a appelé une sorte d'"état zéro". Les taxons mésophiles et thermophiles étaient disséminés pêle-mêle dans les expositions les moins froides (refuges) et les structures de végétations postérieures à cet état et que nous connaissons actuellement doivent tout à l'amélioration climatique qui a suivi cette période.

L'état zéro a été sans conséquences sur la flore (l'ensemble des taxons) mais en occasionnant une nouvelle "distribution des cartes" il a permis d'établir de nouvelles conditions de concurrence qui se sont exprimées au cours du Postglaciaire par la création d'écosystèmes nouveaux (la végétation). Ces considérations expliquent pourquoi, d'un interglaciaire à l'autre les structures de la végétation qu'expriment les assemblages polliniques sont différentes alors que la flore en cause est identique.

- **La deuxième** raison réside dans le fait que les tourbières et les lacs, qui sont des sites de prédilection de l'analyse pollinique, sont presque tous, tout au moins en montagne, d'anciens sites glaciaires, et les sédiments qu'ils recèlent sont nécessairement postérieurs au Glaciaire.

**Une troisième** raison peut d'ailleurs être suggérée : la durée du Würm, d'au moins 70 000 ans<sup>3</sup> et les conditions extrêmes qui y ont existé ont pu favoriser une sélection, au moins écologique, au sein des taxons. La prépondérance au Postglaciaire, de nouveaux "écotaxons" dont les exigences écologiques restent encore les mêmes de nos jours n'exprime peut-être qu'une partie de celles de leurs ancêtres directs de l'interglaciaire précédent (Riss-Würm ou Eémien).

Cependant, dans les temps immédiatement antérieurs à - 15 000 B.P. les taxons et les groupements étaient pour l'essentiel peu différents de ceux de l'Actuel ce qui autorise encore des reconstructions paléoécologiques fondées. Plus on s'éloigne dans le Passé et plus la part d'objectivité diminue. Toute possibilité de considération paléoécologique disparaît au moment où l'on a affaire aux prédécesseurs des taxons arboréens actuels, c'est-à-dire - 5 à - 10 millions d'années.

## II. TECHNIQUE D'ÉTUDE : LE DIAGRAMME POLLINIQUE

Après sondage, de préférence par carottage, des sédiments du site à étudier, l'extraction du pollen a lieu dans des niveaux superposés de la carotte. L'intervalle des prélèvements constitue la maille. Pratiquement, de petits cubes de quelques ml sont prélevés sur la carotte à intervalles réguliers. La méthode implique que le contenu en pollen d'une de ces prises est représentatif du niveau de la carotte dont il provient. Cette approximation est une des conséquences de la première hypothèse de l'analyse pollinique concernant l'uniformité de la répartition de la pluie pollinique. Par des procédés soit physiques, soit chimiques, chacune de ces prises élémentaires est ensuite enrichie en pollen. À la fin du traitement on aboutit à un culot réduit (monté en glycérine pure) dont on suppose qu'il représente une image fidèle de la pluie pollinique enregistrée par le niveau traité. Dans ce culot qui, malgré son faible volume, contient souvent plusieurs centaines de milliers de grains de pollen et spores, on va effectuer l'équivalent d'un "sondage d'opinion". Après une homogénéisation sérieuse du contenu du culot, une ou deux gouttes sont prélevées et montées entre lame et lamelle

<sup>3</sup> Classiquement la durée attribuée au Würm est d'environ 100 000 ans mais nous avons proposé (Beaulieu et Reille 1984 b) de réserver le nom de Würm sensu stricto au stade glacial froid qui débute vers - 70 000 ans, à la fin du second des interstades tempérés qui existent entre - 100 000 et - 70 000 et dont l'ensemble constitue le Prévürm (fig. 35).

en vue de leur observation au microscope ; on suppose que le contenu de ces gouttes est une image fidèle du contenu du culot. Dans bien des cas, l'observation microscopique révèle que cette ou ces gouttes renferment encore un grand nombre de grains de pollen, parfois plusieurs milliers. Pour aboutir à une bonne représentation statistique, on peut démontrer qu'il suffit d'en dénombrer au hasard un nombre de l'ordre de 300. La pratique de l'échantillonnage pollinique repose évidemment sur des bases statistiques. Des travaux mathématiques spécifiques dans ce domaine ont prouvé en particulier que les grands traits de la pluie pollinique sont révélés à partir d'un dénombrement (une somme pollinique) de spores et grains de pollen de l'ordre de 150 et qu'au-delà de 300 l'information ne s'accroît que dans des proportions infimes. Dans le niveau ainsi étudié, les proportions de chaque taxon sont exprimées en fréquence relative, c'est-à-dire en % par rapport au total des spores et grains de pollen comptés dans le niveau. Cette liste de taxons affectés des pourcentages qui indiquent leur fréquence dans le niveau en cause constitue le spectre pollinique de ce niveau.

Toutes précautions prises, il est raisonnable d'admettre que ce spectre pollinique représente fidèlement la pluie pollinique de la végétation qui environnait le site au moment du dépôt du sédiment étudié.

Les fréquences de chaque taxon dans tous les niveaux étudiés sont ensuite figurées par des lignes polliniques qui rendent compte de l'évolution des fréquences du taxon sur toute la hauteur de la carotte. De telles lignes polliniques sont établies pour chaque taxon et leur juxtaposition constitue un diagramme pollinique.

Dans le diagramme de type dissocié, le plus employé, les lignes polliniques des taxons sont séparées. En ordonnée sont portées les profondeurs des niveaux sur la carotte et en abscisse les fréquences relatives figurées sur toute l'étendue du diagramme avec la même échelle afin de pouvoir comparer entre elles les fréquences des différents taxons. Généralement, les lignes polliniques de tous les taxons arboréens sont regroupées à gauche du dessin. Entre les courbes des taxons arboréens et celles des taxons non arboréens est généralement figurée (si possible avec la même échelle horizontale des fréquences) la courbe de l'évolution du rapport de la somme du pollen de type arboréen (P.A.) sur le total des spores et grains de pollen rencontrés dans chaque niveau (c'est-à-dire dans chaque spectre la somme du P.A. + P.N.A., pollen non arboréen). L'évolution de cette courbe nous renseigne sur celle de l'importance relative des arbres et des herbes tout au long de l'étendue de la carotte. Chaque ligne horizontale du diagramme correspond donc à un spectre.

Les diagrammes polliniques portent généralement quelques indications supplémentaires : c'est ainsi qu'à l'extrême gauche est toujours figurée une représentation simplifiée de la lithologie de la carotte tandis qu'à l'extrême droite, dans des colonnes spéciales peuvent figurer de précisions telles que les sommes polliniques (nombres de grains de pollen comptés dans chaque niveau) ou des indications de fréquences absolues (appréciation du nombre de grains de pollen par gramme de sédiment).

Les sédiments organiques tels que les tourbes peuvent donner lieu à des datations en âge absolu par dosage du radiocarbone. Ces indications obtenues dans des laboratoires de physique nucléaire spécialisés sont du plus haut intérêt pour le calage chronologique des séquences polliniques. Le résultat de ces mesures figure sur les diagrammes polliniques à l'endroit du niveau daté. Ces datages sont exprimés en années avant le présent arbitrairement fixé à 1950, (B.P. = before present) ou avant le Christ (B.C. = before Christ). Pour les dates de notre ère (dates historiques) on dit aussi A.D. (*Annum Domine*). exemple : la bataille de Marignan 1515 A.D. = 435 B.P. Par convention, ces dates sont en principe accompagnées par les initiales du laboratoire de radiocarbone qui les a réalisées (Ly pour Lyon, Gif pour Gif sur Yvette, Lv pour

Louvain...), et d'un chiffre qui est le numéro d'ordre de cette mesure dans le laboratoire en question (exemple fig. 58) : la date 1070 +/- 60 B.P., Lv 592 est la 592ème mesure qu'a publiée le laboratoire de radiocarbone de Louvain).

Le résultat de la mesure est toujours accompagné de son intervalle d'erreur exprimé à 66% de probabilité. Soit la date  $3860 \pm 120$  B.P. : l'expression de ce résultat indique qu'il y a 66% de chances pour que l'âge du niveau daté soit compris entre  $3860 \pm 120$  B.P. et  $3860 \pm 120$  B.P. Ceci veut dire que sur une série un peu grande de datages (quelques dizaines), il est statistiquement inévitable de rencontrer un tiers de résultats non recevables dans l'intervalle de confiance ce qui doit conduire à utiliser les datages avec discernement.

Enfin, le diagramme pollinique est découpé horizontalement en **zones polliniques** en fonction des fluctuations des lignes polliniques (l'importance des fluctuations prises en compte et le nombre de lignes polliniques intéressées étant, dans le détail, le résultat de l'appréciation de chaque auteur) ou en **zones chronologiques** (tout aussi subjectives si les dates absolues ne sont pas très nombreuses).

Ainsi réalisé et équipé, à la fin d'un long travail d'analyse, le diagramme pollinique doit être considéré comme un document historique renfermant des informations objectives ; la somme de travail et de compétence nécessaires à sa réalisation ne doit pas nous faire perdre de vue qu'il ne s'est agi jusque-là que d'un aspect purement technique de la méthode. **Le diagramme pollinique n'est en fin de compte qu'un langage codé ; le décoder est le véritable objet de l'analyse pollinique.** C'est à ce moment seulement que commence le vrai travail de recherche du biologiste. Interpréter un diagramme pollinique suppose non seulement une parfaite maîtrise de la méthode pollenanalytique permettant à tout moment d'en entrevoir les faiblesses, une excellente connaissance des relations pluie pollinique-végétation actuelle qui seule permet une interprétation des spectres en termes de végétation, mais aussi et surtout une connaissance, acquise sur le terrain, de la flore et de la végétation actuelles. Ainsi comprise, l'analyse pollinique des sédiments est donc bien évidemment affaire exclusive de botaniste.

### III. LES GRANDS TRAITES DE L'HISTOIRE DE LA VÉGÉTATION DU SUD DE L'EUROPE DEPUIS QUELQUE MILLE QUATRE CENTS SIÈCLES

#### Introduction

La fin de la dernière des glaciations du Quaternaire appelée glaciation de Würm, dans les Alpes et les régions périphériques en Europe, est intervenue il y a 10 000 ans. Cet épisode glaciaire ne s'est pas terminé brutalement mais par un certain nombre de fluctuations, d'oscillations climatiques, survenues depuis environ 15 500 B.P. et dont l'ensemble constitue le Tardiglaciaire. Antérieurement à cette époque et jusque vers -23 000 B.P., pendant le Pléniwürm final, la Terre a connu des conditions extrêmement froides et arides. Ces conditions sont à l'origine de ce que nous avons appelé pour la végétation de l'Europe "l'état zéro": "*un état minimum qui a, en quelque sorte, effacé les végétations antérieures*" (PONS, 1984). Les végétaux se trouvaient alors mêlés dans des refuges de moyenne ou de basse altitude, sur le pourtour de la Méditerranée occidentale, où ils devaient se reproduire maigrement. C'est à partir de ces refuges que s'est accomplie, dès le début du Tardiglaciaire, puis plus tard au début du Postglaciaire (Holocène) avec le réchauffement définitif, la colonisation forestière de l'Europe.

La composition floristique de ces refuges et leurs situations relatives sont à l'origine des grandes différenciations botaniques régionales dont témoignent les diagrammes polliniques et dont

l'état actuel de la végétation est une des conséquences.

Nous prendrons pour exemples de différenciations régionales deux ensembles dont l'histoire est bien connue par des travaux du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie de Marseille, le Massif Central et les Alpes méridionales françaises ; quant à la période du Pléni-glaciaire final, elle sera illustrée par un diagramme du sommet de la longue et très remarquable séquence continentale des Échets, près de Lyon.

Auparavant, il convient, par un rapide survol de toute l'histoire de la dernière glaciation, le Würm, et de l'interglaciaire qui l'a précédée, le Riss-Würm, de se faire une idée de ce qu'était la végétation de la région lyonnaise avant l'état zéro, et comment celui-ci s'est établi.

## 1. Coup d'œil sur le Riss-Würm (Eémien) et le Würm des Échets (fig. 35)

L'analyse de cette longue séquence de 35 m, a porté sur quelque 800 niveaux (BEAULIEU et REILLE, 1984a). Le site des Échets, sur le plateau des Dombes, près de Lyon, est un ancien lac entièrement comblé. Le glacier würmien ayant coulé en contrebas de ce plateau, le lac a pu servir de milieu de dépôt pendant toute la durée du Würm et la période interglaciaire (Eémien) qui l'a précédée. L'histoire de la végétation de cette région depuis 1 500 siècles nous est révélée par l'analyse pollinique grâce à cette exceptionnelle séquence continentale, l'une des plus belles d'Europe.

- **La zone A** correspond à la fin de la glaciation rissienne dans laquelle s'observe un épisode tardiglaciaire que caractérise l'extension de *Juniperus*.

- **L'ensemble des zones B** correspond à une période tempérée et forestière dont la complexité est comparable à la période actuelle et que certaines caractéristiques floristiques (*Abies*, *Hedera*, *Taxus*, *Buxus*) désignent comme étant l'Eémien ou interglaciaire Riss-Würm. La phase progressive du réchauffement du climat pendant cet interglaciaire est exprimée par une dynamique de boisement faisant intervenir d'abord *Pinus* et *Betula* (1), puis *Ulmus* (2), *Quercus* (3), *Corylus* (4), et enfin *Carpinus* (5).

L'optimum climatique est indiqué par le rôle joué par *Hedera*, *Buxus*, *Taxus*. La phase régressive de refroidissement est la cause de l'extension d'*Abies* (6), *Picea* (7), et *Pinus* (8 et 9) dont les forêts sont les homologues des forêts boréales actuelles. Cette **zone B** donne une image très complète d'un cycle interglaciaire avec phase "anathermique" (réchauffement, optimum climatique), puis phase "catathermique" (de péjoration climatique). Cette période tempérée ne se termine pas brutalement comme le montre le dédoublement de la courbe du pin qui laisse la place à une ultime extension d'*Abies* (8).

Une telle évolution forestière a duré environ 15 000 ans et s'achève aux alentours de -115 000 ans B.P.

La longue période "glaciaire" qui suit n'est pas uniformément froide, elle a connu deux longues périodes tempérées avec une évolution forestière complexe dont témoignent les **zones D** et F et plusieurs interstades mineurs.

La **zone C** est une zone froide dans laquelle le pollen des plantes steppiques (*Artemisia* en particulier) se trouve mélangé accidentellement (à cause de l'érosion et du remaniement de sédiments eémien) à celui d'arbres mésophiles.

La première des périodes tempérées du Prévürm, dont l'ensemble constitue la **zone D**<sup>4</sup> a des

<sup>4</sup> St Germain 1, du nom de son homologue exact dans un autre site majeur d'Europe, celui de la Grande Pile, dans les Vosges, 250 km seulement au N-E des Échets, (Woillard, 1978).

caractéristiques floristiques et de végétation assez différentes de celles de l'Eémien. C'est ainsi que le rôle d'*Ulmus* est très modeste au début alors qu'un net maximum de *Fraxinus* marque la phase à *Quercus* (1). Si la dominance de *Quercus* et *Corylus* (2) témoigne du caractère tempéré du climat, l'absence de *Hedera* et *Taxus*, la rareté de *Buxus*, indiquent des conditions climatiques moins favorables que pendant l'optimum Eémien (une des raisons pour lesquelles cette période tempérée n'a pas valeur d'interglaciaire). Les différences entre le début de cette phase tempérée et celui de l'Eémien sont imputables à l'abondance et à la localisation des refuges des taxons mésophiles pendant les phases froides qui les ont précédées. Ainsi s'impose l'idée que des phases froides sont responsables des différenciations botaniques régionales observables pendant les phases tempérées et que ces différenciations sont d'ordre à la fois géographique et historique.

L'évolution de la végétation tempérée est interrompue par une détérioration climatique, l'installation d'un climat aride et froid avec dominance des *Artemisia* et des Graminées (3), puis installation d'une forêt boréale à *Pinus* (4). Postérieurement, une nouvelle dynamique forestière se manifeste (5) et aboutit à une phase à *Carpinus* dominant, plus développée même que celle de l'Eémien (6).

La phase régressive, catathermique, de ce cycle forestier et marquée par l'importance du rôle de *Fagus* (7), presque absent pendant l'Eémien. La fin de cette période tempérée n'est pas intervenue brutalement : l'évolution vers des forêts boréales à *Picea* (8) et *Pinus* (9) est interrompue par une courte pulsation climatique positive qui a permis un retour transitoire des chênaies (10). Un tel cycle forestier a dû avoir une durée comparable à celle de l'Eémien, supérieurs à 10 000 ans.

L'ensemble que constituent les **zones E** correspond à une période froide. Comme pendant la période froide (C) qui a suivi l'Eémien, il y a au début (1,2) mélange de pollen d'arbre hérité de sédiments de la **zone D** avec celui de *Artemisia* dont la steppe était à cette époque la seule formation végétale régionale. La fin de la **zone E** (3,4) correspond à une extension discrète de *Juniperus* et *Betula*, de type "tardiglaciaire".

Les **zones F** constituent le second cycle forestier tempéré du Prévürm (St-Germain II). La phase progressive aboutit à un peuplement en *Carpinus* (4) de même type que celui de l'Eémien et du St-Germain I, mais *Ulmus* et *Fraxinus* y jouent un rôle moindre et *Buxus* est absent de la végétation. Cet appauvrissement floristique s'accompagne d'une diminution des potentialités forestières en phase régressive : *Abies* et *Fagus* ne jouent plus aucun rôle, *Picea* ne forme pas de forêts aussi étendues que durant les fins de l'Eémien et du St-Germain I. Dans ce cas aussi, il faut noter que la fin de cette période tempérée est marquée par une fluctuation, ici négative (6), qui accuse transitoirement l'aridité en interrompant par une poussée d'*Artemisia* l'évolution de la forêt de *Pinus* (7).

Une telle évolution forestière ne peut pas s'être accomplie en moins de 8 000 ans ; elle prend fin aux alentours de 70 000 B.P. L'ensemble des **zones C, D, E, F** constitue le Prévürm (BEAULIEU et REILLE, 1984 b).

Postérieurement à ces événements, pendant le Würm sensu stricto aucun autre cycle forestier ne peut être reconnu avant la période actuelle, le climat du Pléniglaciaire final n'autorisant qu'à trois reprises (**zones H, J, L**) un très maigre boisement pionnier à *Pinus* et *Betula*, exceptionnellement *Picea*. Encore faut-il souligner que ces trois interstades antérieurs à 20 000 B.P. n'ont probablement qu'une faible valeur chronostratigraphique.

Entre 20 000 B.P. et le Tardiglaciaire, c'est le maximum d'aridité et de froid würmien et il n'existe aucune trace de végétation forestière. C'est à cet état minimum de végétation, qui a duré plusieurs millénaires et qui est une conséquence de la rigueur croissante du climat, que l'on a donné

le nom évocateur d'état zéro.

Ainsi, depuis la fin de l'Eémien (115 000 B.P.) avons-nous assisté à un appauvrissement de végétations forestières qui ont encore pu se développer au cours des deux périodes tempérées du Prévürm, moins chaudes que l'Eémien, et pour la seconde probablement plus courte, appauvrissement conduisant à leur extrême réduction qui s'observe entre 70 000 B.P. et 23 000 B.P. et au-delà de 20 000 B.P. pendant le Pléniwürm final à leur effacement total.

## 2. Le Pléniglaciaire final : l'état zéro (fig. 37)

Le Pléniwürm final, cette période d'état zéro pour la végétation est représenté aux Échets par environ 20 m de sédiments ; 223 spectres polliniques provenant de deux sondages voisins, ont fourni la matière du diagramme présenté. Nulle part en Europe cette période du froid würmien maximum n'est aussi bien connue, par une séquence aussi longue et apparemment aussi continue.

L'uniformité très frappante des courbes polliniques atteste la grande stabilité de la végétation qui est une steppe froide et sèche où dominant les *Artemisia* et les Graminées, *Helianthemum*, *Thalictrum* et les Chénopodiacées, des Cypéracées et bon nombre d'autres taxons herbacés. Parmi les arbres dont l'existence est probable *Hippophae*, *Betula*, *Salix*, certainement limités aux rives humides du marais, ne devaient jouer aucun rôle dans la végétation, *Juniperus* végétait peut-être sous forme d'individus épars. Le pollen de tous les autres arbres provient assurément d'apports lointains : c'est notamment le cas de celui de *Quercus* qui apparaît en moyenne dans plus de 1/4 des spectres. Quant à *Pinus*, dont le pollen représente toujours plus de 80% du total des arbres, sa courbe, dont les fréquences n'excèdent jamais 40% doit être considérée comme plate. Les fréquences relativement élevées de *Pinus* (qui peuvent parfois, en d'autres sites, dépasser largement 50%) sont une des caractéristiques les plus constantes, partout en Europe, des spectres de cette période.

On conçoit aisément que dans le type de végétation très ouvert que nous avons évoqué, et dans lequel parviennent des apports lointains aussi variés que du pollen de *Quercus*, *Alnus*, *Ulmus*, *Abies*, *Picea* et *Cedrus*, le pollen de *Pinus* soit très largement favorisé sur tous les autres types. C'est d'ailleurs ce que montrent les études du contenu atmosphérique ou de pluie pollinique actuelle dans les régions désertiques ou à végétation très pauvre ou à la surface des océans, loin des côtes.

La séquence présentée, comporte des niveaux, datés par le radiocarbone, qui encadrent une période entre 25 000 et 15 000 B.P. dont l'intérêt préhistorique est bien connu (c'est l'apogée de la culture magdalénienne). Pour cette raison, il convient d'insister, une fois de plus, sur le fait que pas la moindre amélioration climatique ne peut être mise en évidence pendant cette période : aucun des nombreux interstades, tous décrits et périodiquement retrouvés, il est vrai dans des grottes et non par des botanistes, et qui encombrent à la fois la fin du Würm et la littérature ne peuvent être objectivement décelés, pas plus d'ailleurs qu'ils ne peuvent l'être dans les diagrammes du lac du Bouchet en Velay (REILLE et BEAULIEU, 1988), ni dans le sud de l'Espagne, près de Grenade à Padul (PONS et REILLE, 1988 et fig. 60).

Le fait botanique majeur de cette longue séquence est, aux environs de -2 m, la montée de la courbe des *Artemisia* associée à la profonde réduction des taux de *Pinus*. Les conditions climatiques plus clémentes, plus humides surtout, ont donc permis une extension de la steppe à *Artemisia* et la production pollinique de cette végétation vraiment régionale oblitère totalement, par la masse de pollen émise, presque toutes les manifestations de l'apport pollinique lointain. En effet, parmi les arbres, *Pinus* n'est pas le seul taxon dont les taux s'effondrent : le pollen de *Quercus*, dont



la provenance lointaine ne faisait pas de doute, disparaît des spectres. Cet effondrement des taux de *Pinus* à cause de l'extension de la steppe à *Artemisia* a été daté à plusieurs reprises en Europe méridionale des environs de 15 000 B.P. ; cet événement botanique, qui a une signification climatique (et dont les diagrammes de Pelléautier, dans les Alpes duranciennes, et de la Chaumette-Brameloup, en Aubrac, font état fig. 39 et 38) marque le début du Tardiglaciaire. On ne doit pas manquer de remarquer que le fait que cet événement soit inscrit dans les sédiments accumulés dans les sites ayant été englacés au Würm (comme ceux de Pelléautier ou de l'Aubrac) indique une déglaciation plus précoce que la première amélioration climatique dont la progression des taux d'*Artemisia* est une expression : la grande xéricité du Pléniwürm final en est la cause. Quant au site même des Échets, lacustre pendant tout le Pléniwürm, la montée de la courbe d'*Artemisia* à partir de 15 000 B.P. montre à suffisance, qu'antérieurement à cette époque, l'aridité était, comme dans les déserts actuels, un facteur limitant à l'extension de la steppe.

### 3. Un exemple complet d'évolution forestière : celui de l'Aubrac (fig. 37)

#### LE TARDIGLACIAIRE

Situé entre 15 000 B.P. et 10 000 B.P. environ, il correspond à l'ensemble des fluctuations qui marquent la fin de la dernière glaciation. On y reconnaît généralement trois épisodes (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1985) :

- le Dryas ancien, entre 15 000 et 13 000 B.P. (qui tire son nom de celui d'une Rosacée, *Dryas octopetala*, dont les restes de feuilles ont été précocement et fréquemment rencontrés dans les sédiments de cette période) est la première amélioration climatique ;
- l'Interstade de Bölling-Alleröd, de 13 000 à 10 700 B.P. (qui tire son nom des lacs danois où il a été décrit pour la première fois) est un net réchauffement<sup>5</sup> ;
- le Dryas récent, de 10 700 à 10 300 B.P., est un dernier assaut du froid.

#### a) Le Dryas ancien (15 000 à 13 000 B.P.).

C'est une période d'installation d'une végétation vraiment locale sur les sols nus libérés par la déglaciation. Cette végétation essentiellement steppique est dominée par les *Artemisia*, les Chénopodiacées et diverses composées. La production pollinique de ces végétaux oblitère presque totalement l'apport lointain de pollen de *Pinus* dont les taux sont en constante régression. Les ligneux devaient être absents ou rares, quelques *Salix* arctiques et *Hippophae*, quelques rares *Betula* (peut-être *Betula nana*, relicte glaciaire encore présente dans la proche Margeride). Comme dans beaucoup de sites du Massif Central, c'est à cette époque que prolifèrent dans l'eau des lacs les *Ranunculus* de type *Batrachium*. La pureté de l'eau leur est très favorable et lorsque la profondeur des lacs n'est pas un facteur limitant pour la germination de leurs graines et leur croissance elles peuvent occuper toute l'étendue d'eau libre (les tiges immergées de ces plantes, enracinées dans la vase du fond, peuvent atteindre 6 m pour *R. fluitans* et 5 m pour *R. aquatilis*).

#### b) Le Bölling-Alleröd (12 000 à 10 700 B.P.)

Les premiers signes botaniques de l'amélioration climatique sont l'extension conjointe de *Juniperus*, *Betula* et *Salix*, arbres pionniers, la régression d'*Artemisia* et des steppiques (Chénopodiacées, Caryophyllacées, *Thalictrum*, *Ephedra*, les Composées), alors que, dans le lac qui sert de milieu de dépôt, les *Ranunculus* aquatiques disparaissent et sont remplacées par

<sup>5</sup> C'est uniquement par tradition que nous utiliserons les termes de Bölling et Alleröd pour nommer cet épisode qui n'est, dans le sud de l'Europe, qu'un seul et même Interstade tardiglaciaire.

*Potamogeton* et *Myriophyllum*, puis *Isoetes*. Le fait que l'extension de *Juniperus* suive l'effacement des *Ranunculus* montre que le réchauffement ou l'eutrophisation de l'eau (son enrichissement en débris organiques et substances dissoutes) n'en sont pas à l'origine qui est plutôt une augmentation de la turbidité de l'eau provenant d'un ruissellement accru.

Ce réchauffement a duré suffisamment longtemps, plus de deux millénaires, pour que se manifeste une première dynamique végétale. La date 12 810 $\pm$ 250 B.P. constitue une bonne estimation du début de l'extension de *Juniperus* dont le maximum précède celui de *Betula*. *Pinus* s'efface complètement à cette époque et ne connaîtra qu'un maigre optimum postérieur à celui de *Betula*, qui ne témoigne que d'une bien modeste "prospérité régionale". Cette absence de rôle joué par *Pinus* au Tardiglaciaire où les conditions écologiques lui sont pourtant très favorables est une des particularités les plus frappantes de l'histoire de cette végétation, une des clés de la compréhension du rôle et de la signification actuels de *Pinus* dans toute cette région. L'absence de refuge würmien de *Pinus* dans ce secteur en est évidemment la cause. Quant aux arbres plus mésophiles, seul *Quercus* est noté après le déclin de *Betula*, avec des fréquences qui excluent sa présence sur le plateau aubracois, mais une régularité qui indique que le réchauffement du Bölling-Alleröd a permis une première extension de cet arbre hors des refuges würmiens, probablement dans la proche vallée du Lot, le long et à l'abri du rebord calcaire des Causses. Du point de vue des herbacées terrestres, la réduction des steppiques est accompagnée par le développement de végétaux plus mésophiles, tels *Rumex*, *Filipendula*, Apiacées (= Ombellifères) qui constituent, autour du site, une mégaphorbiaie arborée à laquelle se mêlent probablement *Betula* et *Salix*. Le pollen d'*Armeria* disparaît des spectres à la fin du Dryas ancien, celui de *Calluna*, *Sanguisorba minor* et *S. officinalis* commence à se manifester au début du Bölling.

#### **c) Le Dryas récent (10 700 à 10 300 B.P.)**

Ce dernier sursaut du froid aboutit à un recul de tous les arbres dont le total pollinique s'abaisse jusqu'à moins de 30%, ce qui traduit le statut très déboisé de l'Aubrac à cette époque. *Betula*, qui avait constitué à la fin de l'Alleröd un boisement, au moins autour du site, est l'arbre le plus directement atteint par cette forte péjoration du climat.

La réapparition du pollen des taxons herbacés (*Artemisia*, Chénopodiacées, Composées, *Helianthemum*, *Plantago*), avec des taux voisins de ceux qui étaient les leurs au Dryas ancien, témoigne de la réinstallation d'une végétation steppique sur la plus grande partie du plateau aubracois. Cependant, un maigre liseré de végétation bordière mésophile peut encore persister autour des sites, mais fortement amoindri par rapport à l'Alleröd, ce que traduit bien la baisse des taux de *Rumex*, *Filipendula* et *Sanguisorba officinalis*. C'est la végétation lacustre qui est peut-être la plus sensible à la péjoration et tout permet de croire que les conditions physicochimiques de l'eau de ces lacs sont très voisines au Dryas récent de celles qui ont prévalu au Dryas ancien puisque, parmi les végétaux aquatiques qui avaient enrichi la flore de ces lacs au Bölling-Alleröd, seuls persistent, bien que modestement, *Isoetes* et les *Ranunculus cf. Botrachium*.

#### **LE POSTGLACIAIRE OU HOLOCÈNE**

Cette époque, dans laquelle nous vivons et qui débute peu avant 10 000 B.P. avec le réchauffement définitif du climat, a depuis longtemps été partagée en "périodes" sur la base de la biostratigraphie. Ces périodes correspondent aux grandes étapes dynamiques de la végétation, leur terminologie, fréquemment employée en Europe, en a été fondée par BLYTT (1876) et SERNANDER (1890).

### a) Le Préboréal (10 300 à 9 000 B.P.)

Comme dans tous les sites d'Europe, une dynamique végétale complexe caractérise cette période. Le début du Préboréal est d'abord marqué par une montée de la courbe de *Betula* et un effondrement simultané de celle des *Artemisia* qui demeure le seul taxon steppique encore présent au Préboréal. C'est ainsi que les Chénopodiacées, Caryophyllacées, *Helianthemum*, la plupart des Composées se raréfient ou disparaissent des spectres. C'est à cette époque que le site devient une tourbière. Le développement, autour du site, d'une végétation de type mégaphorbiaie, probablement d'ailleurs mêlée au boisement riverain de *Betula*, est une autre caractéristique de ce début du Préboréal.

*Pinus*, dont les taux ne sont pas supérieurs à ceux qui étaient les siens au Tardiglaciaire, ne connaît aucune extension régionale, l'amoindrissement constant de ses taux indique que les rares îlots de boisement qui existaient peut-être au Tardiglaciaire s'amenuisent inexorablement.

La zone pollinique I correspond à l'optimum de *Betula*, *Quercus* à feuillage caduc s'y manifeste avec des taux qui montrent que son installation sur le plateau d'Aubrac se fait à cette époque, précédant celles de *Corylus* puis d'*Ulmus*. Ce tout premier boisement en *Quercus* n'entame pas profondément les formations herbacées, ce n'est que dans la **zone J**, avec l'arrivée massive de *Corylus*, celle, plus discrète, d'*Ulmus* (**zone K**) et le retrait corrélatif de *Betula* qu'a lieu leur effacement presque complet. À la fin du Préboréal, alors que les taux de *Quercus* sont en constante progression et que *Corylus* a déjà atteint ses plus hautes fréquences, Graminées et Cypéracées, probablement palustres, sont les seules survivantes de ce que furent les vigoureuses mégaphorbiaies du début du Préboréal. Une puissante dynamique forestière est désormais en marche...

### b) Le Boréal (9 000 à 8 000 B.P.)

C'est une période de stabilité des taux de *Corylus* dans ses valeurs les plus élevées, durant laquelle s'achève le retrait lent et régulier de *Betula* alors que, de la même manière, les fréquences de *Quercus* connaissent une constante progression.

On assiste, durant le Boréal, à la presque disparition de *Pinus*. La disparition de la plupart des types de végétation herbacée souligne, en accord avec l'élévation constante du taux de P.A. qui atteint à la fin du Boréal ses plus fortes valeurs, voisines de 90%, la suprématie croissante des forêts.

### c) L'Atlantique (8 000 à 4 700 B.P.)

L'évolution de la végétation au cours de l'Atlantique montre quatre étapes, correspondant à autant de zones polliniques. Tout d'abord *Corylus* connaît une phase de recul modéré au profit de *Quercus*, alors que *Tilia* apparaît sporadiquement (**zone M**), puis ce recul s'accroît alors que l'établissement de la courbe continue de *Tilia* traduit un rôle important de cet arbre au sein de la chênaie (**zone N**), ensuite l'optimum de *Fraxinus* intervient, sans nuire à *Tilia* (**zone O**), enfin *Fagus* et *Alnus* connaissent un développement discret (**zone P**).

Si la régression de *Corylus* permet la caractérisation de l'Atlantique, elle demeure néanmoins limitée, *Corylus* restant le taxon dominant au moins pendant le début de cette période.

La **zone P** est caractérisée par le début de la courbe continue de *Fagus*, traduisant l'existence de petits peuplements dans le voisinage, les premières occurrences sporadiques d'*Abies*, postérieurement à 7 000 B.P. correspondent sans doute à des apports lointains en provenance de boisements en cours d'extension à proximité des refuges. Quant à *Taxus*, après une apparition précoce durant le Préboréal, bien que toujours très discret, il se manifeste régulièrement au cours de l'optimum de *Fraxinus* (**zones N et O**).

Au total, comme partout ailleurs en Europe, l'Atlantique correspond à l'optimum climatique

postglaciaire pendant lequel s'observe l'apogée de la chênaie. Il s'agit ici d'une chênaie diversifiée à *Ulmus* et *Tilia*. Le rafraîchissement du climat dont l'extension de *Fagus* semble être l'indice se poursuit dans la seconde moitié de l'Atlantique et est à l'origine de l'extension des hêtraies.

#### **d) Le Subboréal (4 700 à 2 600 B.P.)**

C'est une période de triomphe de la hêtraie qui est à cette époque le seul type de végétation forestière. Cette région de l'Aubrac n'a pas été propice à *Abies* qui devait jouer un rôle négligeable, voire nul, dans la plupart des hêtraies : les fréquences polliniques de cet arbre ne dépassent qu'exceptionnellement 5%. Quant aux chênaies, les modestes fréquences de *Quercus* et la disparition dans les spectres du pollen de leurs compagnes traduisent à la fois l'amoinissement et l'éloignement de ce type de végétation. L'optimum d'*Alnus* traduit l'océanification du climat. L'extension de *Calluna* montre qu'une partie au moins de la tourbière, déjà atterrie, a atteint une phase ultime de son évolution naturelle.

#### **e) Le Subatlantique (depuis 2 600 B.P.)**

Dans une première phase (**zone R**), le Subatlantique se marque essentiellement par une chute du taux de P.A. Cette chute correspond principalement à une diminution des fréquences de *Fagus* et *Abies*. Les céréales ne se manifestent que par des présences de grains de pollen isolés. Cependant, l'installation de formations locales à *Calluna* signale déjà l'action anthropique. Tout concourt à penser que l'action humaine est, à l'échelon régional, la cause de ces puissants déboisements.

Une deuxième phase du Subatlantique (zone pollinique S) voit ensuite la courbe des céréales s'établir à 2-4% tandis que le pollen arboréen se situe régulièrement à des taux franchement inférieurs à 30%, *Abies* devenant rare et *Fagus* se réduisant à des présences...

L'augmentation des taux de Graminées, *Rumex* et Rubiacées signale, sur les plateaux, l'installation des pâturages.

Vient ensuite (zone pollinique T) la phase d'anthropisation maximale : taux de céréales (jusqu'à 5%) et de végétaux des pâturages comme *Plantago lanceolata* traduisant la proximité immédiate des exploitations vis-à-vis du site, courbes quasi continues des Urticacées, de *Castanea* et *Juglans*. Les taux actuels de *Fagus* sont déjà acquis, *Abies* n'étant plus représenté que par des grains de pollen erratiques. Des taux relativement élevés de *Calluna* trahissent une extension assez générale des landes. Le bref maximum de *Juniperus* signale la généralisation de l'abandon de cultures.

La connaissance de l'histoire de la végétation de cette région permet une bonne compréhension de son état actuel. Quelques points sont à souligner :

- l'analyse pollinique permet de comprendre la rareté d'*Abies* à l'état naturel dans les restes de forêts de l'Aubrac ;

- elle force à rejeter l'opinion, souvent admise, du caractère récent de la déforestation de l'Aubrac : " à cette époque (lors de la découverte du pays par ADALARD, à la veille de 1120), la forêt sombre et profonde couvrait toutes les montagnes " (DELTOUR, 1982) puisque le diagramme porte les stigmates d'un important déboisement antémédiéval ;

- elle oblige à retirer tout fondement à la série de *Fagus silvatica* et *Pinus silvestris* cartographiée en Aubrac (DOCHE, 1978) puisque *Pinus* n'a jamais joué aucun rôle dans la végétation de ce massif et que la mise en place de cette végétation mixte est très récente et entièrement anthropique (plus récente que la dernière zone pollinique du profil) (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1985).

#### 4. Un type de différenciation régionale : l'exemple des Alpes duranciennes (fig. 38)

Le site de Pelléautier, dans les Hautes Alpes, surplombe la vaste dépression de Gap (BEAULIEU et REILLE, 1983).

##### LE TARDIGLACIAIRE

###### a) L'état zéro

Le site ayant été englacé au Würm, les niveaux argileux les plus profonds du sondage (**zone 1**) correspondent à la première sédimentation lacustre après le retrait glaciaire. La déglaciation a donc été antérieure à 15 920 +/- 700 B.P. et a précédé les premiers effets botaniques de l'amélioration climatique.

À cette époque, la végétation est caractérisée par la présence régionale de *Juniperus* et *Hippophae*, accompagné de steppiques parmi lesquelles Chénopodiacées, Caryophyllacées et *Artemisia* prennent la plus grande part. L'apport de pollen de *Pinus* est un apport lointain.

###### b) Le Dryas ancien

Comme dans le site des Échets et en Aubrac, la chute brutale de *Pinus* et la progression des taux d'*Artemisia* fournit une limite inférieure au Dryas ancien. Cet événement botanique, qui correspond incontestablement à la colonisation par les formations steppiques régionales des sols précédemment nus, est à situer autour de 15 000 B.P.

Le pollen des végétaux aquatiques est rare pendant toute cette période et cette pauvreté, qui persistera pendant tout le Tardiglaciaire, c'est-à-dire pendant toute la période où le site était un lac, s'oppose à l'extraordinaire foisonnement des phanérogames aquatiques noté en Aubrac ; la profondeur du lac n'en est pas la seule cause puisqu'il en est de même dans les sites alpins moins profonds. La turbidité de l'eau toujours plus grande dans les Alpes que dans le Massif Central en raison de l'altitude des reliefs surplombant les sites et la nature lithologique des bassins versants a probablement été un facteur limitant.

###### c) Le Bölling-Alleröd

Comme en Aubrac, le début de l'interstade tardiglaciaire se marque par l'apogée de *Juniperus* qui devait constituer autour du site une brousse assez dense. La dynamique *Juniperus-Betula-Pinus*, déjà esquissée en Aubrac, et partout en Europe caractéristique du Bölling-Alleröd, se réalise complètement ici et voit une prodigieuse expansion de *Pinus* qui forme un peuplement dense jusqu'à proximité immédiate du marais, ne laissant aucune place à des formations herbacées bordières étendues du type mégaphorbiaie. Les occurrences répétées de *Q. ilex* et *Quercus* à feuillage caduc traduisent un début d'extension de ces arbres à proximité de leurs refuges würmiens.

##### L'HOLOCÈNE

###### a) Le Préboréal

C'est une période d'extension maximale du pin et de lente progression dans la végétation de *Quercus* à feuillage caduc et *Corylus*.

###### b) Le Boréal

L'optimum de *Corylus* qui caractérise généralement cette période, est ici très modeste, presque effacé. C'est un trait typique de l'histoire de la végétation des Alpes méridionales. *Quercus*, par contre, connaît une très large progression et supprime *Pinus* dans tous les sites de moyenne

altitude jusqu'aux abords immédiats du marais.

### c) L'Atlantique

Dès le début de l'Atlantique, vers 8 000 B.P., *Abies* apparaît pendant l'optimum de la chênaie et supplante progressivement *Quercus*, probablement refoulé à plus basse altitude. C'est vers le milieu de l'Atlantique que se manifeste une brutale, profonde et fugace réduction de tous les taux d'arbres (sauf *Corylus*, arbre héliophile), corrélative d'une augmentation des Graminées, des Cypéracées, des fougères, ainsi qu'une apparition discrète mais caractéristique de *Plantago* et des céréales. Cet ensemble de conséquences est assez typique d'une occupation agricole de type néolithique (essartage), bien connue en analyse pollinique, le plus souvent nommée "landnam" (terme scandinave qui signifie "prise de terre"). Un autre landnam, moins radical cependant, est décelable à la fin de l'Atlantique.

### d) Le Subboréal

C'est l'apparition discrète de *Fagus* qui indique le début du Subboréal. Cette essence ne connaîtra qu'un médiocre succès au sein d'une végétation complexe où chênaie, sapinière et pinède se partageaient déjà le terrain. La fin de Subboréal est marquée par une réduction, probablement d'origine anthropique, des sapinières.

### e) Le Subatlantique

Dès le début du Subatlantique, les importants défrichements qui touchent tous les arbres sont attestés par la chute brutale du taux de P.A. Ces déboisements sont probablement la cause d'importants ravinements à l'origine de l'atterrissement du site que son comblement rend favorable aux Cypéracées. Le sapin disparaît à peu près totalement des environs du site vers la fin du Moyen-Âge où un net accroissement de la pression humaine à cette époque pèse lourdement sur un patrimoine forestier déjà fortement amoindri. Postérieurement à cette époque le noyer et les céréales sont cultivés, les plantes rudérales (*Plantago*, Composées) et les Poacées atteignent leurs plus hautes fréquences.

Parmi tous les enseignements révélés par le diagramme pollinique, nous noterons en particulier :

- la précocité de la déglaciation, antérieure à 16 000 B.P. ;
- l'absence de *Ranunculus* aquatiques dans l'eau du lac au Dryas ancien ;
- le rôle dominant de *Pinus* à l'Alleröd et au début du Postglaciaire qui explique la persistance actuelle de ses forêts ;
- le faible rôle joué par *Corylus* au Boréal ;
- l'extension précoce d'*Abies* et sa prédominance à l'Atlantique et au Subboréal, que son absence actuelle ne permet pas d'imaginer ;
- le rôle très effacé de *Fagus* au Subboréal ;
- la persistance, pendant tout l'Holocène, d'une courbe continue d'*Artemisia* que l'amélioration climatique et la dynamique forestière n'ont pu chasser des stations rupicoles surplombant le site ;
- l'ancienneté de l'action humaine dont les premiers signes sont perceptibles dès le milieu de l'Atlantique.

## 5. Évolution de la végétation durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées

Un ensemble de sites tributaires des vallées de l'Aude et de la Têt (fig. 39), étagés de 880 m à 1 900 m, permettent de se faire une idée de l'histoire de la végétation de cette montagne sud européenne depuis le retrait glaciaire.

### LE TARDIGLACIAIRE

#### a) L'état zéro

Cet état minimum de la végétation n'est connu que par les spectres de la **zone a** du diagramme de La Borde (fig. 40). Dans ce diagramme les spectres du Tardiglaciaire ancien contiennent jusque pendant le Bölling des occurrences de taxons mésophiles (*Quercus*, *Corylus*, *Tilia*, *Buxus*, *Alnus*, *Abies*, *Fagus*, *Carpinus*, *Picea*) qui témoignent de mélanges de flores dus au remaniement glaciaire de sédiments interglaciaires antérieurs. Ce phénomène de remaniement déjà signalé à propos de la séquence des Échets (fig. 36) est aussi observé dans de nombreux sites du Massif Central aucun taxon aujourd'hui exotique pour l'Europe n'a été rencontré à La Borde (excepté *Cedrus*). Ceci indique que les sédiments remaniés sont le plus probablement à rapporter au dernier interglaciaire ou aux interstades forestiers du Prévüirm. Ceci porte donc à croire que *Picea* a jadis existé dans les Pyrénées et que, comme dans le Massif Central (REILLE et BEAULIEU, 1988) c'est le Würm qui l'a chassé de cette montagne, le refoulant dans des refuges intra alpins ou à l'est des Alpes.

Comme aux Échets, en Aubrac ou à Pelléautier, "l'événement 15 000 B.P." se traduit, au sommet de la **zone a**, par une chute des taux du pollen de *Pinus*, de lointaine provenance, et une progression de ceux des *Artemisia* et Poacées indiquant le développement local d'une végétation steppique plus florissante dont l'apparition va de pair avec la baisse de l'aridité.

Dans la **zone a** tout le pollen arboréen est remanié ou correspond à des apports lointains, aucun taxon arboréen n'étant localement présent. Quant aux herbacées, les Chénopodiacées et *Ephedra* sont les producteurs régionaux d'une végétation steppique plus aride même que la steppe à *Artemisia*.

Le fait que "l'événement 15 000 B.P." se trouve enregistré dans cette séquence lacustre prouve que comme partout en Europe du Sud, la déglaciation est antérieure à 15 000 B.P.

#### b) Le Dryas ancien :

**Zone b et c** de La Borde (fig. 40) ; **zones a et b** de Balcère (fig. 41) ; **zones a et b** de La Moulinasse (fig. 43).

Immédiatement après "l'événement 15 000 B.P." se manifeste d'abord un optimum d'*Artemisia* qui témoigne de l'extension régionale de la steppe que permet l'amélioration du bilan hydrique puis un pullulement des *Ranunculus* aquatiques dans les sites lacustres (La Borde, Balcère) et un optimum d'Apiacées (= Ombellifères) avec réduction des steppiques à La Moulinasse.

À cette époque, seuls quelques rares ligneux tels que *Salix*, *Hippophae*, *Betula*, *Juniperus*, pouvaient végéter localement, même à l'altitude de La Moulinasse. Les taux extrêmement bas de *Pinus* à La Moulinasse, sans équivalent régional actuel à quelque altitude que ce soit, indiquent qu'aucune forêt de *Pinus* n'existait encore dans la région à cette époque. Le fait que *Pinus* connaisse alors des taux plus élevés dans les sites alticoles n'a rien de surprenant : la supraréprésentation du pollen arboréen dans les zones asylvatiques des montagnes est bien connue (REILLE, 1988).

Contrairement à ce que croit VERNET (1980)<sup>6</sup> qui écrit "à *Belvis l'étage subalpin, tel qu'on le conçoit sur la base de l'actuel, ne devait pas être très éloigné*", une végétation du type de celle qui sert aujourd'hui de base aux phytogéographes pour la définition de cet étage n'existait nulle part dans la région. Cette conception déjà ancienne, ayant précédé les faits qui la démontrent est d'ailleurs l'essence même de la notion de "refuge".

### c) Le Bölling :

**Zones c** de La Moulinasse et Balcère (fig. 43 et 41) ; **zones d et e** de La Borde (fig. 40)

C'est à La Borde, où toute la séquence tardiglaciaire est exceptionnellement développée que les manifestations botaniques de cette première amélioration thermique sont les plus évidentes.

À l'altitude du site, *Juniperus* est le premier ligneux qui apparaît, d'abord discrètement (**zone d**), mais en même temps s'observe une nette progression des taux de *Pinus* qui mérite explication. Il s'agit selon nous d'une conséquence de la première extension de *Pinus* hors de ses refuges würmiens de basse et moyenne altitude dont la production pollinique se mêle à celle de la végétation locale, encore éparse. Dans la **zone e**, l'optimum simultané de *Juniperus*, *Salix* et *Betula* associé à celui d'herbacées faiblement représentées ou inexistantes antérieurement (Brassicacées, *Rumex*, Apiacées, *Sparganium*) oblitère totalement ce nouvel apport de moyenne provenance. Le même phénomène est noté dans la **zone c** de Balcère.

Dans les lacs servant de milieu de dépôt le pullulement des renoncules cesse.

### d) L'Alleröd :

**Zone d** de Balcère (fig. 41) ; **zone f** de La Borde (fig. 40)

Une puissante extension de *Pinus* caractérise cet interstade tardiglaciaire. À La Borde les taux de *Pinus* sont supérieurs à 80%. Ils attestent la proximité de la forêt de pin mais seule une étude des macrorestes végétaux pourrait permettre de savoir si celle-ci a effectivement atteint l'altitude du site.

Parmi les arbres mésophiles dont on peut penser qu'ils connaissent à cette époque une diffusion hors de leurs refuges würmiens, *Quercus* est le seul dont le pollen, déjà présent au Bölling, est régulièrement rencontré dans les spectres. Cette situation est parfaitement identique à celle déjà soulignée en Aubrac et dans les Alpes duranciennes et ne traduit nullement dans l'extrémité orientale des Pyrénées une plus grande proximité des refuges.

Dans le lac de La Borde, *Potamogeton* succède aux renoncules aquatiques.

### e) Le Dryas récent :

**Zone g** de La Borde ; **zone e** de Balcère

Cette brutale variation thermique négative (PONS et coll, 1987) n'est enregistrée ni à Pinet où le début de la sédimentation est postérieur, ni à la Moulinasse à cause d'un hiatus de sédimentation. Dans les sites lacustres d'altitude elle est révélée par un effondrement des taux de *Betula* et *Pinus* et un redéploiement des steppiques (*Artemisia* surtout) et des Poacées.

Les taux de *Pinus* s'abaissent jusqu'à des valeurs qui sont du même ordre de grandeur que celles qu'a connues ce taxon au Bölling, 30% à La Borde et à Balcère, ce qui représente une perte de fréquences par rapport à l'Alleröd de plus de 50%.

Il est inconcevable de supposer que la courte variation climatique du Dryas récent ait pu ramener *Pinus* à un statut identique à celui qui était le sien au Bölling. Il est bien plus probable que les taux très élevés de *Pinus* pendant l'Alleröd étaient la conséquence d'une supraréprésentation de

---

<sup>6</sup> À partir de données anthracologiques obtenues dans la grotte de Belvis, proche de la tourbière de Pinet sur le plateau de Sault à 960 m d'altitude (fig. 39).



ce taxon dont les forêts n'avaient pas atteint l'altitude de La Borde et que la péjoration du Dryas récent a occasionné à la fois un abaissement de la limite supérieure de ses forêts de quelques centaines de mètres tout au plus, et une réduction de sa production pollinique.

Il est en tous cas certain que ces sites pyrénéens se sont trouvés pendant le Dryas récent dans l'étage asylvatique.

C'est donc l'altitude des sites étudiés qui est responsable de la différence des manifestations botaniques du Dryas récent entre Pelléautier (fig. 38) et la Borde par exemple. Le site de Pelléautier à 975 m s'est toujours trouvé entouré de pinèdes aussi bien à l'Alleröd qu'au Dryas récent ce qui explique, malgré l'abaissement de la limite supérieure des arbres à cette époque, l'insignifiante baisse des taux de *Pinus* dans ce site.

Pendant tout le Tardiglaciaire des occurrences régulières de pollen de *Cedrus* sont notées dans les diagrammes de Balcère et de La Borde. Il s'agit d'apports lointains de provenance nord-africaine (BEAULIEU et REILLE, 1973) qui sont mentionnées à cette époque dans tout le sud de l'Europe, en Andalousie (PONS et REILLE, 1988 ; fig. 67) en Corse, (REILLE, 1975 ; fig. 53, 1988 ; fig. 54) dans les Alpes du sud (BEAULIEU et REILLE, 1983 et fig.38), dans le Massif Central (REILLE et BEAULIEU, 1988 ; REILLE, BEAULIEU et PONS, 1985) la région lyonnaise (BEAULIEU et REILLE, 1984 ; fig. 36) et jusque dans les Vosges (REILLE inédit).

L'aire actuelle de *Cedrus* qui n'est plus indigène en Europe depuis le Quaternaire moyen force évidemment à admettre pour le pollen de ce taxon une origine nord-africaine. Cette particularité biogéographique fait donc du pollen de *Cedrus* un excellent marqueur de l'apport lointain, mais cet apport a nécessairement intéressé aussi celui de taxons indigènes tels *Artémisia* et *Pinus* pour lesquels il est alors impossible d'apprécier la part de l'apport lointain.

La perception de cet apport lointain de pollen, qui a nécessairement intéressé aussi celui d'autres taxons que *Cedrus*, cesse à la fin du Tardiglaciaire ou au tout début du Postglaciaire, il est simplement oblitéré par la production pollinique des forêts locales.

La dernière notation pollinique d'*Hippophae* a lieu dans un spectre du Dryas récent de La Borde. La question se pose de savoir quel événement biologique ou climatique peut être rendu responsable de cette disparition. Seule l'amélioration climatique postglaciaire paraît devoir en être à l'origine. Certes, s'il est facile de concevoir une telle situation dans le Massif Central où *Hippophae* s'efface à la même époque (fig. 37), par une disparition pure et simple des biotopes qu'il affectionne (alluvions récentes, berges sans sol des torrents, terrains les plus maigres), l'abondance dans les Pyrénées (où il n'est connu aujourd'hui que dans une seule localité nord aragonaise) de ses milieux de prédilection pose un problème écologique difficilement soluble. Une autre interprétation peut alors être proposée.

Dans les spectres polliniques du Tardiglaciaire le statut pollinique d'*Hippophae* est identique à celui de *Cedrus* : les deux taxons se raréfient pendant l'Alleröd pour faire une ultime apparition au Dryas récent. En l'absence de macrorestes d'*Hippophae* dans le Tardiglaciaire des Pyrénées, qui seuls attesteraient la présence locale du taxon, et puisque la production et la dispersion polliniques de cet arbuste sont peu connues, il n'est pas déraisonnable de penser que son pollen comme celui de *Cedrus* a pu avoir une origine lointaine, probablement en provenance des Alpes. Cette façon de voir qui résout la question de sa disparition soulève un autre problème : dans un diagramme pollinique des Pyrénées centrales à Lourdes (MARDONES, 1982), *Hippophae* apparaît avec des fréquences polliniques de presque 10% jamais égalées nulle part ailleurs dans l'ensemble de la chaîne et son effacement a lieu au milieu du Postglaciaire pendant l'optimum climatique ; dans ces conditions sa disparition de cette région des Pyrénées est encore plus énigmatique.

À l'inverse de ce qui s'observe à cette époque dans certains lacs du Massif Central (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1988) les Ranunculus aquatiques ne connaissent pas au Dryas récent une ultime phase de succès ; un pullulement d'*Isoetes* (aujourd'hui absent) est enregistré à Balcère.

## LE POSTGLACIAIRE

### a) Le Préboréal :

**Zone a** de Pinet (fig. 44) ; **zone d et e** de La Moulinasse ; **zone f** de Balcère ; **zone h** de La Borde ; **zone a et b** des Bassettes (fig. 45)

Cette période d'active dynamique n'est pas très bien connue dans l'extrémité orientale des Pyrénées où toutes les séquences sont affectées d'hiatus de sédimentation. C'est une période de succès optimal de *Pinus*.

À Pinet, une riche flore herbacée porte témoignage soit de lambeaux de végétations steppiques hérités du Tardiglaciaire (Poacées, *Artemisia*, Composées diverses), soit de mégaphorbiées typiques du Préboréal (Apiacées, *Filipendula*). Ces hautes herbes, probablement mêlées de *Betula* devaient être réunies dans une ceinture bordière autour du lac qui constituait alors le milieu de dépôt. Les faibles taux de *Quercus*, dont l'extension précède comme dans le Massif Central (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1988) celle de *Corylus*, indiquent une phase assez précoce du Préboréal. Un état assez semblable de la végétation est noté à La Moulinasse dont le site est assurément entouré à cette époque par la pinède.

C'est probablement au cours du Préboréal que la limite supérieure de la forêt de *Pinus* a atteint l'altitude qui est la sienne actuellement (environ 2 200 m) mais aucune des séquences étudiées ne semble porter témoignage de la fin du Préboréal.

Sur tous les profils, même à l'altitude la plus basse (880 m à Pinet), *Quercus* et *Corylus*, très accessoirement *Ulmus*, sont les seuls arbres mésophiles dont le pollen atteste la présence régionale. La situation par rapport aux refuges est donc identique dans cette partie des Pyrénées à celle des Alpes du sud (fig. 38) et du Massif Central (fig. 37). La végétation préboréale que traduit le diagramme de Pinet (fig. 44) ne permet pas de reconnaître l'intervention d'un refuge proche comme celui qu'ont cru identifier à Belvis (à 6 km seulement de Pinet) les inventeurs de ce site (JALUT, SACCHI et VERNET, 1975).

### b) Le Boréal :

**Zones b, c, d** de Pinet ; **zone i** de La Borde ; **zone c** des Bassettes

Comme dans le Massif Central et les Alpes du sud, c'est une époque de chênaie à *Ulmus* riche en *Corylus*, sans *Tilia*, dont l'écho est perçu même à 1 900 m sur le site des Bassettes. Si comme partout ailleurs en Europe *Corylus* connaît à cette époque son optimum, ses taux polliniques, de l'ordre de 30%, sont intermédiaires entre ceux qui sont les siens dans le Massif Central (40 à 70%) et les Alpes du sud (10 à 20%).

C'est à cette époque que le sapin accomplit comme dans les Alpes du sud (fig. 38) sa dispersion régionale dont témoignent à Pinet des occurrences polliniques régulières.

### c.) L'Atlantique

**Zones e, f, g, h** de Pinet ; **zone g** de Balcère ; **zone j** de La Borde ; **zones a, b, c, d** de Le Serre 2 ; **zone d** des Bassettes ; **zone a** des Mouillères fig. 46.

À moyenne altitude, à Pinet, la sapinière et une chênaie diversifiée à *Fraxinus*, *Taxus*, *Tilia*, *Acer*, *Ilex* et *Hedera* se partageaient les environs du site en fonction de l'exposition. Au-dessus de 1

300 m, la sapinière dans sa phase optimale occupe probablement la plus grande place. Dans tous les sites *Pinus* connaît ses plus basses fréquences de tout le Postglaciaire.

C'est dans la seconde moitié de l'Atlantique que se manifeste, autour de 5 260 +/- 140 B.P. dans la **zone g** de Pinet, le premier témoignage de l'agriculture néolithique sous forme d'une culture de céréales sur brûlis ; comme on pouvait s'y attendre la belle plaine d'Espezet qui jouxte la tourbière de Pinet a été précocement favorable à une implantation humaine.

#### **d.) Le Subboréal**

**Zones i** de Pinet ; **f et g** de La Moulinasse ; **h** de Balcère ; **k** de La Borde ; **a** de Le Serre 1 (fig 47) ; **e** de Le Serre 2 ; **e** des Bassettes ; **b, c, d, e**, des Mouillères.

À toutes les altitudes cette période est le mieux marquée par un retrait de la chênaie que traduit bien l'effondrement des taux d'*Ulmus* et *Tilia*.

À Pinet la persistance des notations de *Plantago lanceolata* indique probablement une permanence de l'activité agro-pastorale à moyenne distance. Le Subboréal est, à Pinet, l'époque optimale pour la sapinière alors que les notations régulières de *Fagus* indiquent l'immixtion de cette essence dans ce qui était auparavant le domaine exclusif du sapin.

Dans les sites plus alticoles le Subboréal correspond déjà à une rétraction du sapin au profit du hêtre. Cette dynamique qui se manifeste partout postérieurement aux premières notations de céréales pourrait bien être une conséquence de l'action humaine. Seul le site des Bassettes, le plus élevé, fait exception : la sapinière y connaît son optimum et *Fagus* est absent. L'altitude et l'éloignement de toute implantation humaine en sont la cause.

#### **e.) Le Subatlantique**

**Zones j, k, l, m** de Pinet ; **g, h, i**, de La Moulinasse ; **i** de Balcère ; **l** de La Borde ; **b, c** et **d** de Le Serre 1 (fig 47) ; **f et g** de Le Serre 2 ; **f** des Bassettes ; **f, g, h**, des Mouillères.

À toutes les altitudes c'est une époque d'anthropisation maximale dont une déforestation générale, la culture des céréales et les notations régulières de *Juglans* sont les meilleurs marqueurs.

À Pinet, à moyenne altitude, la destruction de la sapinière, d'origine anthropique, profite à la hêtraie qui n'avait jamais pu jouer de rôle antérieurement en raison de l'implantation précoce du sapin. Vers 1 300 m à La Moulinasse et 1 500 m aux Mouillères, *Fagus* et *Abies* forment au début du Subatlantique une hêtraie-sapinière assez équilibrée.

À plus haute altitude le hêtre n'a semble-t-il joué qu'un rôle très secondaire et mineur en comparaison de celui de la sapinière.

La fin du Subatlantique est traduite par les derniers avatars, tous d'origine évidemment anthropique, qui aboutissent à d'importantes modifications de l'étagement de la végétation : à Balcère, La Borde et Le Serre la réduction anthropique du domaine des sapinières a eu pour conséquence un abaissement artificiel de la forêt de *Pinus uncinata* qui s'est substituée à la sapinière dans l'aire de cette dernière.

Les quelques sapins qui entourent le lac de Balcère, le site de La Borde ou qui se trouvent en aval des Bassettes dans la vallée du Galbe ne constituent donc pas des "stations relictées" ni un "lambeau de végétation montagnarde dans la zone subalpine" (JALUT, 1974 p.28), ils sont à leur place naturelle et c'est au contraire la définition même de ces étages de végétation à partir des seules bases floristiques qui est à mettre en cause. Les phytogéographes pouvaient encore naguère objecter qu'une modification climatique (assèchement) était la cause de cette substitution d'âge historique, mais elle est démentie par les reconstitutions quantitatives du climat (GUIOT et PONS, 1986 ; GUIOT, 1987 ; cf. chapitre G).

#### IV. EXEMPLE D'ÉTUDE DÉTAILLÉ D'UN SITE : LA TOURBIÈRE DE LA "FOUON DE LA BIQUE" : MONTAGNE DE MARGERIDE, LOZÈRE

La tourbière de la "Fouon de la Bique" occupe le versant est d'un ensellement de la ligne de crêtes de la "montagne" de la Margeride (Lozère) dans sa région centrale, à 1 420 m d'altitude (fig. 48).

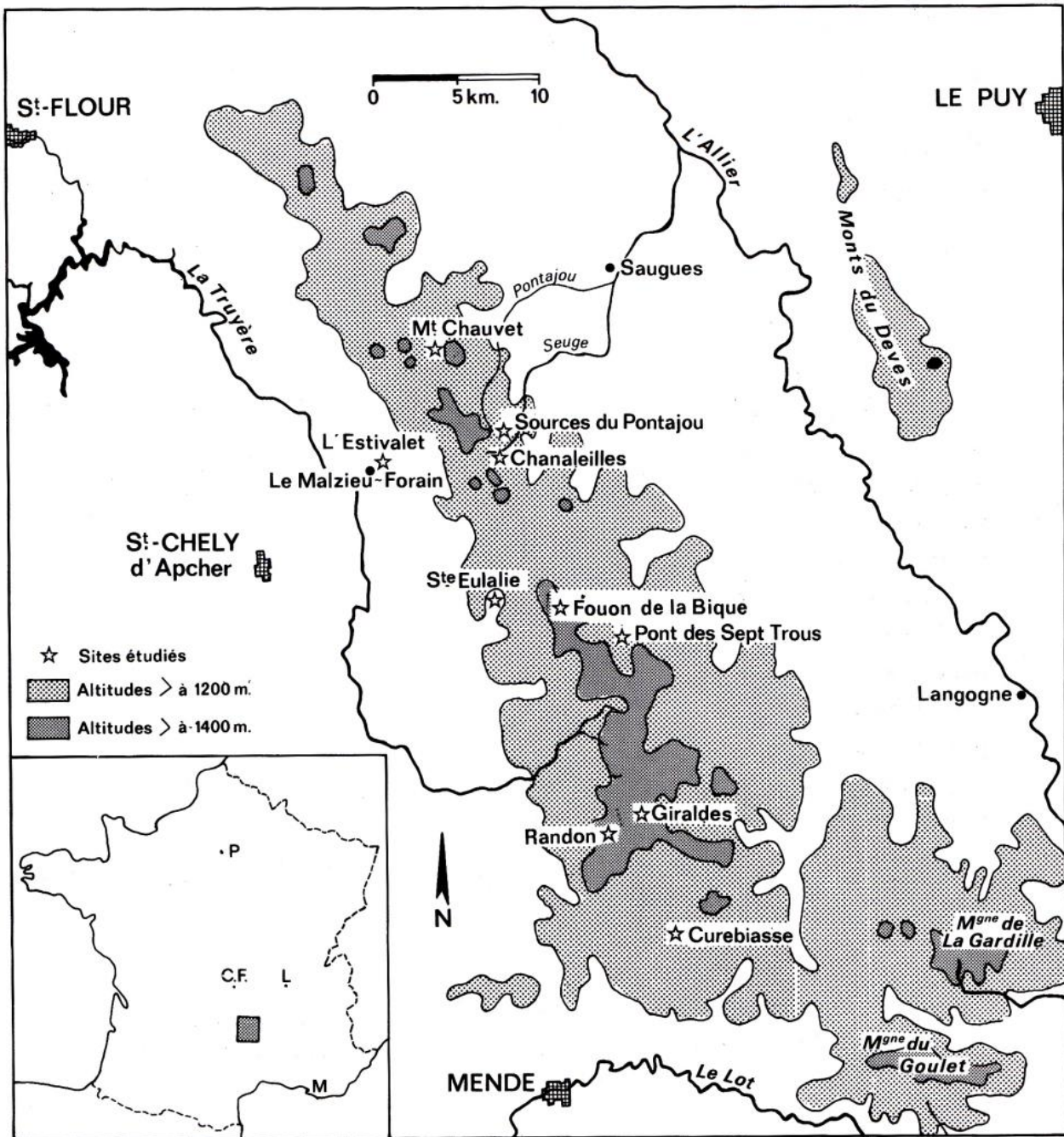


Figure 48 : La Margeride, schéma physique et localisation des sites étudiés.

C'est une surface moyennement pentue, d'environ trois hectares, au milieu de laquelle l'eau sourd d'un puits naturel au centre d'un bombement de sphaignes tandis qu'en amont une vieille lande à *Calluna* et une zone de touradons (de *Molinia coerulea*) se partagent la plus grande partie asséchée de la tourbière. Celle-ci est envahie par un peuplement de jeune âge de *Betula pubescens*, *Pinus silvestris* et aussi *Pinus uncinata* (pin à crochets). Le site est bordé au sud et à l'ouest par une hêtraie de recree d'assez

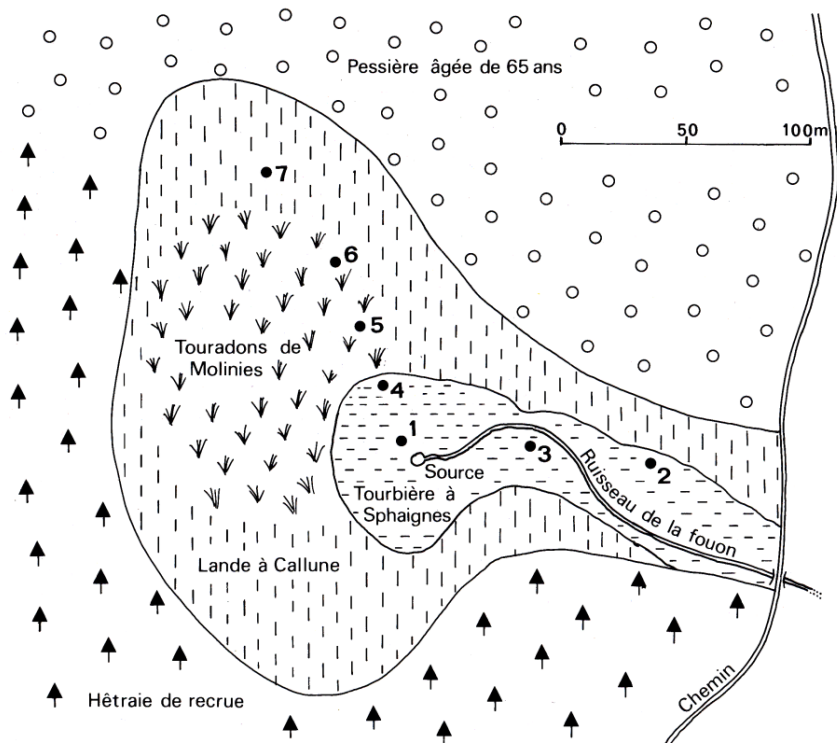


Figure 49 : Tourbière de la Fouon de la Bique : schématisation de la végétation et emplacement des sondages.

faible étendue et au nord par une pessière de reboisement âgée d'environ 65 ans (fig. 49). Comme partout ailleurs en Margeride *Pinus silvestris* et *Calluna vulgaris* couvrent de vastes surfaces.

Dans cette tourbière, sept sondages ont été réalisés par carottier, six d'entre eux ont été analysés ; le sondage 2, trop en aval du centre de la tourbière dans une zone trop pentue, a été négligé. Tous ont livré des séquences exclusivement tourbeuses, d'une tourbe plus ou moins décomposée dont l'épaisseur varie de 50 à 150 cm. À l'endroit du sondage 4, les 50 cm superficiels qui correspondaient à l'épaisse couche de sphaignes vivantes gorgées d'eau n'ont pas été prélevés. Le point de sondage 6 est situé dans la zone des touradons, de *Molinia* et le diagramme pollinique correspondant associe les résultats de l'analyse d'un profil tourbeux prélevé entre deux touradons à ceux de l'étude de six échantillons prélevés au cœur d'un touradon après sciage longitudinal de celui-ci. Quelques spectres de contenu en pollen de coussinets de mousses pris aux points 1, 5, 6, 7, permettent de se faire une idée de l'image de la pluie pollinique émise par la végétation actuelle.

Chacun des six diagrammes a été découpé horizontalement et de façon indépendante en "zones polliniques" basées sur les fluctuations des lignes polliniques d'au moins deux taxons jugés importants du point de vue écologique ou dynamique (fig. 50 et 51).

Puisque les six profils proviennent du même site, ils relatent nécessairement une histoire commune, celle-ci s'étant exprimée différemment d'un point à l'autre et étant révélée de façon différente par chacun des diagrammes, mais avec une cohérence qui rend assez facile l'analyse comparée des zones et leur correspondance. Ces équivalences sont exprimées dans le tableau 2 dans lequel les 15 zones ont été ordonnées dans la chronozone européenne classique, dont les termes retenus en l'état actuel des informations sont les suivants :

- début du Subatlantique : 2 600 B.P.
- début du Subboréal : 4 700 B.P.
- début de l'Atlantique : 8 000 B.P.

- début du Boréal : 9 000 B.P.
- début du Préboréal : 10 300 B.P.
- début du Dryas récent : 10 700 B.P.

Ce tableau est, après le diagramme pollinique, le second outil de travail du paléoécologiste. L'histoire de la végétation du site telle qu'elle nous est révélée par les 165 spectres que comporte cette étude n'est pas autre chose que le commentaire de la succession des états de la végétation de la **zone 1** à la **zone 15**.

Avant d'en retracer les grandes lignes, il convient d'abord de souligner certaines incidences d'ordre général ou méthodologique qu'impose le commentaire du tableau :

- Aucune des séquences ne contient la totalité des zones, toutes comportent des hiatus de plus ou moins longue durée que l'établissement du tableau fait automatiquement apparaître. Ces hiatus affectent les séquences de façon, semble-t-il aléatoire, et ceci impose l'idée que, dans un même site, la croissance de la tourbe ne se fait pas de façon continue, qu'elle est liée à des conditions purement stationnelles, telles que l'écoulement de l'eau sur la tourbière, sans relation avec les conditions climatiques générales.

Ceci est bien illustré par le type de milieu de dépôt dans lequel se manifeste la phase 15 correspondant au XXe siècle comme l'indiquent les notations de *Picea* : dans les **profils 1 et 3** cette phase correspond à de la tourbe, preuve que celle-ci s'édifie encore activement en relation avec le fait que ces points sont bien alimentés en eau. En 5, 6 et 7, dans la partie actuellement asséchée de la tourbière, la dernière zone tourbeuse est la **zone 13** et les notations de *Picea* s'observent soit le long du profil longitudinal d'un touradon (dont la croissance a débuté avant les premières occurrences de *Picea*), soit seulement dans les spectres de surface actuels.

- Il s'ensuit que le pollenanalyste n'est pas fondé à raisonner sur les épaisseurs de sédiment (faire des interpolations ou des extrapolations) même pour des sédiments ou des matériaux de même nature provenant du même site.

- Aucun des hiatus n'est matérialisé dans la lithologie de sorte que l'homogénéité d'une séquence tourbeuse ne peut être invoquée pour se persuader que celle-ci correspond à une période continue.

- Dans le **profil 6**, la vitesse de croissance de la tourbe a été rapide pendant la phase **d** qui individualise bien, en 5 spectres homogènes couvrant 20 cm, une époque optimale de *Fagus* entre deux périodes culturelles, la première ayant lieu pendant la phase ascendante de la courbe de *Fagus*. C'est seulement parce que le fait est sans ambiguïté établi au **point 6** qu'il peut être reconnu avec certitude en **1h** où l'optimum de *Fagus* n'est pas étalé du fait de la croissance lente de la tourbe. Dans le **profil 7**, l'optimum de *Fagus* entre les deux phases culturelles n'est plus individualisé que par un spectre : un hiatus met en contact des niveaux appartenant à la première période de culture (**7c**) avec des niveaux appartenant à une phase avancée de la seconde (**7e**). Il serait vain de croire qu'au **point 7** une étude plus détaillée (avec une maille d'échantillonnage plus serrée) nous permettrait de mettre en évidence les faits clairement exprimés par le diagramme 6. Pour des raisons qui tiennent à la vitesse de croissance de la tourbe et aux fluctuations de la zonation de la végétation, deux paramètres dont les variations aléatoires nous sont a priori inconnues, il existe pour chaque période des lieux d'analyse privilégiés que seuls plusieurs sondages permettent de découvrir.

- Les taux polliniques d'un même taxon varient de façon significative d'un point à l'autre dans des zones synchrones en fonction de la proximité des lieux de sondage avec la végétation émettrice. C'est ainsi que la **zone 15** correspond, dans tous les profils où elle est représentée, aux fréquences maximales de *Pinus* mais celles-ci sont de 32% en 1 et de 56% en 6 et que les taux optimaux de

*Calluna* varient de 12% en 3d à 46% en 7f.

Cette considération conduit à une intéressante possibilité de cartographie de la végétation par périodes mais interdit de pouvoir caractériser telle ou telle époque par les seules fréquences polliniques d'un seul taxon.

- L'utilisation de diagrammes multiples impose bien évidemment une relation de l'histoire de la végétation intégrant tous les faits contenus dans tous les profils, qui soit une interprétation biostratigraphique générale.

## Histoire de la végétation et chronologie

### TARDIGLACIAIRE (ZONE 1)

Il n'est représenté que dans la **zone a** de la base du diagramme 1, rapportée au Dryas récent et cette simple constatation est la preuve que la source, dont l'emplacement n'a pas varié, a commencé à alimenter à cette époque le fonctionnement d'une petite tourbière, de très faible étendue. Des séquences tourbeuses d'âge tardiglaciaire sont rares, non parce que les conditions climatiques qui prévalaient pendant la fin du Würm s'opposaient à la croissance des sphaignes, nous en avons ici la preuve, mais parce que la plupart des sites qui servaient à cette époque de pièges à sédiment étaient alors des lacs dans lesquels les sphaignes édifiatrices de tourbe n'ont pu s'installer qu'après qu'un certain comblement ait eu lieu. Mais la "Fouon de la Bique" est un site pentu ; aussi il n'est pas surprenant qu'elle ne recèle aucun sédiment déposé mais seulement un matériau construit élaboré in situ. La précocité du fonctionnement de la source et sa permanence en sont seules responsables.

L'image de la végétation régionale est celle d'une steppe surtout riche en Graminées et en *Artemisia* avec une faible présence de Chénopodiacées et d'*Ephedra*. Cette image est identique à celle enregistrée à Lestivalet (REILLE, BEAULIEU et PONS, 1985), le seul autre site de Margeride ayant livré une séquence tardiglaciaire (fig. 48). L'originalité des steppes de Margeride à la fin du Würm paraît ainsi bien étayée, elles sont plus riches en Graminées et moins riches en *Artemisia*, Chénopodiacées, *Ephedra*, *Helianthemum* que partout ailleurs dans le Massif Central (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1982, 1984, 1985; REILLE et al, 1985 ; GUENET, 1986). La végétation palustre strictement locale est responsable de la plupart du pollen de Cypéracées et des courbes de *Rumex*, Apiacées, *Filipendula* dont les producteurs sont les plus habituels des hautes herbes des marais (mégaphorbiées). Le pollen arboréen n'est que très faiblement représenté par de très bas taux de *Juniperus*, *Salix*, *Betula*, peut-être *Betula nana* qui a en Margeride sa station la plus méridionale dont le caractère relictuel a été récemment démontré (VASARI A. et Y., 1985, REILLE et al., 1985)- et de médiocres fréquences non significatives de *Pinus*. Ceci traduit l'extrême rareté des végétaux ligneux. Les notations régulières de pollen de *Quercus* sont un apport de moyenne distance en provenance de la proche et profonde vallée de l'Allier où devaient exister des refuges de ce taxon comme l'indique la précocité de son apparition dans les sites du Devès, en Velay, encore plus proche de la vallée de l'Allier, sur l'autre rive (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1984 ; REILLE et BEAULIEU, 1988). Une origine occidentale de ces apports n'est pas à envisager car le diagramme du site de Lestivalet (REILLE, BEAULIEU et PONS, 1985) où le pollen de *Quercus* est absent des spectres du Dryas récent force à admettre qu'aucun refuge de ce taxon n'a existé à cette époque dans la vallée de la Truyère qui sépare la Margeride de l'Aubrac.

### PRÉBORÉAL (ZONES 2, 3, 4)

Le meilleur signal de l'amélioration climatique qui s'opère au début du Postglaciaire est la chute des fréquences de tous les végétaux steppiques, Graminées et *Artemisia* en particulier. Cette



chute est exagérément accusée par l'immixtion dans les spectres de la **zone 1b** d'un contingent de quelque 40% de pollen de Cypéracées qui n'est que la conséquence de l'extension, à cette époque, de la végétation palustre autour du point de sondage, comme le souligne aussi l'abondance du pollen de Rosacées de type *Potentilla-Comarum*. Pour avoir une meilleure idée de l'évolution de la végétation régionale, on peut, exceptionnellement, utiliser les courbes polliniques des principaux taxons après avoir exclu les Cypéracées de la somme de base pour le calcul des fréquences. Ces courbes, surimposées en pointillés sur les principales lignes polliniques du diagramme 1 (fig. 50) font apparaître une progression notable de *Betula* et *Pinus*. Ces arbres sont les premiers témoins de la végétation ligneuse authentiquement terrestre. Pour *Betula*, cette extension préboréale est classique partout dans le Massif Central et ailleurs en Europe. Elle est probablement le fait de *Betula pubescens*, l'amélioration climatique ayant été généralement fatale à *Betula nana*. Quant à *Pinus*, son extrême rareté au Tardiglaciaire et au début du Postglaciaire est une des plus singulières caractéristiques de la végétation du Massif Central. Jusqu'à présent, un boisement de cet arbre n'avait été découvert que dans deux sites du Velay (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1984). Les taux atteints par *Pinus* sont ici du même ordre que ceux notés actuellement. Le fait que ce boisement de *Pinus* n'ait fourni aucun écho dans les autres sites pourtant proches de Margeride où le Préboréal est représenté est la preuve de la très faible étendue de cette "forêt". Postérieurement, l'effacement presque complet des taux de *Pinus* pendant la plus grande partie du Postglaciaire est la preuve irréfutable de sa disparition de la région. C'est là un argument de poids pour croire que le pin en cause au Préboréal était *Pinus silvestris*. En effet, *Pinus uncinata*, aujourd'hui présent sur le site et dans d'autres marais, est un arbre pouvant vivre sur les tourbières et aucun événement du Postglaciaire ne saurait expliquer son éviction, partout démontrée, des innombrables zones humides du Massif Central. Tout conduit à penser que cet arbre n'est pas indigène dans la région et que sa présence actuelle sur certaines tourbières est la conséquence des reboisements qui, malgré l'absence de documents écrits à ce sujet, ne peuvent être que modernes (cf. p. 88 et suivantes).

Dans la **zone 1c** commence à se manifester la chute de *Pinus* et le début de la progression de *Quercus* qui précède toujours celle de *Corylus*. En **1d**, *Corylus* fait son apparition sur le site et le boisement de *Betula* s'étend alors que le domaine des hautes herbes se réduit.

Au total, le Préboréal apparaît comme une période pendant laquelle s'accomplit une active dynamique dont le diagramme exprime la résultante et où devaient cohabiter dans une mosaïque complexe divers types de végétation : îlots de *Pinus*, bois de *Betula*, mégaphorbiées, lambeaux de steppes sur les crêtes et aux expositions les plus sèches, piquetis très diffus de *Quercus* et *Corylus*.

### **BORÉAL (ABSENT)**

Aucun spectre n'a pu être rapporté à cette époque dans le diagramme 1 (fig. 50), preuve que la source a cessé d'alimenter en eau les sphaignes génératrices de tourbe. L'occurrence de cet hiatus ne devrait pas nous surprendre si une conjonction de faits ne nous portait à croire qu'il n'est pas aléatoire :

Le point de sondage 1 est voisin de la source et l'emplacement de celle-ci n'a probablement pas changé depuis le début de son fonctionnement au Dryas récent.

Le Boréal correspond à un hiatus dans les autres tourbières de Margeride mais aussi dans celles de la planèze de St Flour (REILLE, BEAULIEU et PONS, 1985) dont la position topographique culminale et la faible profondeur rappellent beaucoup celles de Margeride. Dans tous les sites qui n'étaient pas des lacs, la croissance de la tourbe a cessé pendant le Boréal; seule une cause climatique peut rendre compte de cette généralité. Cette cause ne peut être qu'un assèchement dont les conséquences s'expliquent facilement : les tourbières de Margeride sont toutes proches de



la ligne de crête, leur bassin versant est minuscule et la plupart sont pentues, celles de la plaine de St Flour ne sont que de simples vasières sans alimentation en eau, d'une profondeur de moins d'un mètre. Une baisse des précipitations conduit facilement, dans ces conditions, à un assèchement suffisant pour faire cesser la croissance de la tourbe. Or, le Boréal est unanimement reconnu comme la période la plus sèche du Postglaciaire ; ce que confirment les reconstitutions quantitatives du climat (GUIOT et PONS, 1986).

#### ATLANTIQUE (ZONES 5, 6, 7)

Seule la **zone 7a** porte témoignage d'une végétation du milieu de l'Atlantique, dont l'image pollinique est classiquement celle d'une chênaie diversifiée à *Tilia*, *Ulmus* et *Fraxinus* encore assez largement infiltrée de *Corylus*. *Betula* ne participait probablement qu'au boisement local du site, dans sa partie palustre. La notation, à cette époque d'optimum climatique, de taux relativement élevés de Graminées (11 et 16%) permet de soutenir l'idée d'une persistance, sur la crête, de pelouses sommitales dont la permanence pendant tout le Postglaciaire n'est peut-être pas étrangère au maintien de *Betula nana* en seule Margeride alors que l'étendue du boisement est probablement la cause de sa disparition en Velay et en Aubrac, respectivement à l'est et à l'ouest de la Margeride (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1984 et 1985).

La **zone 6** est surtout caractérisée par des occurrences régulières de pollen de *Fagus* et *Abies*. Ces notations traduisent à l'échelon régional l'immixtion de ces arbres montagnards dans le domaine de la chênaie, premier signe de la péjoration climatique qui s'opère à cette époque. Le maximum transitoire de *Betula* dans les **zones 4a** et **6a** n'a qu'une signification locale, son rôle de marqueur permet de dire que le début de la **zone 6** fait défaut dans le **profil 1**.

Suit une zone où les taux de *Fagus* sont partout supérieurs à 1%. Cette "queue de courbe" de *Fagus* indique que la chênaie diversifiée de cette époque se présentait comme une formation assez ouverte pour laisser la place à une essence de lumière comme *Corylus* dont les taux se maintiennent autour de 25%, sans interdire l'installation des premiers *Fagus*.

#### SUBBORÉAL (ZONES 8, 9, 10)

Le début de cette période de triomphe de la hêtraie est le mieux caractérisé par un effondrement simultané des courbes de *Corylus* et *Tilia* dont les taux baissent de plus de la moitié alors que la progression de *Fagus* s'accomplit (5b). Celle-ci est stoppée dans sa phase ascendante et s'observe alors une stagnation (4c), voire une rétraction (5c), des fréquences de *Fagus*. Il s'agit de la manifestation d'une activité agricole néolithique survenue peut-être aux alentours de 4 200 B.P., de type de culture sur brûlis. La conjonction de pollen des céréales et de *Plantago lanceolata* est la meilleure signature de ce type d'activité qui s'exprime aussi par la notation de taxons comportant des espèces ségéo-rudérales telles que *Artemisia*, *Centaurea*, Chénopodiacées, Légumineuses (Fabacées), *Epilobium*, Urticacées.

Ce "landnam" (mot scandinave qui signifie "prise de terre") a probablement été de faible étendue et de courte durée car ses conséquences sont faibles en dehors du domaine de la hêtraie ; la chênaie, nécessairement de plus basse altitude, ne semble pas atteinte et une véritable dynamique de recolonisation des espaces incendiés ne se manifeste pas ; *Pinus*, en particulier, ne connaît aucune élévation, même modeste, de ses taux. Tout au plus s'observe une "bouffée" de pollen de *Betula*, arbre local dont les graines germent bien sur sol cendreuse. Quant aux herbacées il n'y a pas, curieusement, d'élévation sensible du taux des Graminées mais un pullulement de fougères à spores monolètes même au cœur de la tourbière (1g et surtout 4c). L'apparition de cette masse de spores est la seule conséquence locale de ce brûlis et comme le faible pouvoir de dispersion des spores de

fougères uniquement dispersées par l'eau de ruissellement est bien connu, c'est la preuve que l'incendie s'est propagé dans la tourbière même. Cette évidence permet peut-être de comprendre la cause de l'hiatus de la **zone 8** dans la plupart des profils : le landnam en est à l'origine ; au cours de l'incendie une partie superficielle de la tourbe a brûlé sur une épaisseur de quelque 5 cm si l'on se réfère à 5b et cette ablation a mis en contact les niveaux du landnam postérieurs à l'incendie avec ceux de la "queue de la courbe" de *Fagus*. Le point de sondage 5 a été épargné.

Après le premier témoignage d'une occupation humaine au Néolithique, la hêtraie connaît un succès maximum au cours d'une phase optimale (**zone 10**) correspondant aussi à l'optimum d'*Abies* alors que les notations de *Tilia* se raréfient. La Margeride ne semble pas avoir été propice à *Abies* qui ne devait jouer, comme en Aubrac, qu'un rôle presque négligeable dans les hêtraies. La permanence de la souveraine forêt de *Fagus* n'empêche pas la notation, même simultanée, de pollen de céréales et de *Plantago lanceolata* qui sont le témoignage d'autres "landnams", ailleurs en Margeride, sans aucune conséquence sur la hêtraie entourant la "Fouon de la Bique". Deux datages 14 C acquis dans deux autres sites de Margeride ont donné 2 660 +/- 180 B.P. et 2 120 +/- 170 B.P. pour l'optimum de *Fagus* qui se situe donc antérieurement au début de l'ère chrétienne.

### SUBATLANTIQUE (ZONES 11, 12, 13, 14, 15)

La première chute des taux de *Fagus* et l'augmentation de ceux des Graminées marquent le début du Subatlantique (**li, 3b**). C'est dans le **profil 1** qu'est notée la première apparition de pollen de *Juglans*, arbre dont la culture a été largement propagée par les Romains. Cette zone pourrait donc correspondre à l'époque gallo-romaine du début de notre ère. L'intense déforestation est la principale évidence de la pression anthropique, car la rareté du pollen de céréales et l'optimum de celui de *Melampyrum* indiquent plutôt une généralisation du pastoralisme. Bien qu'à la fin de cette zone les fréquences de *Fagus* aient chuté de moitié par rapport à ses taux optimums, aucune élévation de ceux de *Pinus* n'est perceptible et *Abies* semble peu touché. La courbe continue de *Calluna* présente un certain diachronisme puisque cette bruyère connaît d'abord des taux soutenus en **li**. Ceci s'explique par le fait qu'à l'endroit du sondage 1, l'évolution de la tourbière ayant été plus précoce du fait du bombement des bords de la source, l'état de maturation optimale y a été atteint plus précocement qu'ailleurs. Cette première partie de la courbe de *Calluna* en **li** n'a donc qu'une signification purement stationnelle.

Dans la **zone 12** se manifeste une nette aggravation de l'anthropisation par la pratique généralisée d'une agriculture étendue et fixée (les céréales sont notées avec des fréquences supérieures à 2% dans tous les profils, indiquant la proximité des champs), *Fagus* continue sa chute, *Abies* disparaît, preuve de l'exploitation préférentielle de ces arbres, le meilleur matériau de construction dans cette région de hêtraie. L'intensification des déboisements a pour conséquence la généralisation des landes à l'échelon régional : sur tous les profils autres que **1** s'observe le début de la courbe continue de *Calluna*. Comme antérieurement, la pratique de la déforestation par le feu est peut-être la cause du hiatus, qui dans les **profils 4, 5 et 7** met en contact les **zones 10 et 12** et dans le diagramme 6 les **zones 10 et 13**. Aucune élévation des taux de *Pinus* n'est encore notée dans cette zone qui semble devoir être rapportée au Moyen-Age et à l'intense déforestation et à la mise en culture imputées aux Cisterciens.

La **zone 13** est une période d'optimum agricole, les céréales y connaissent leurs taux les plus élevés et les arbres cultivés comme *Juglans* et *Castanea* leurs notations les plus régulières. *Fagus* y atteint ses plus basses fréquences qui indiquent son effacement presque total. Les landes à *Calluna* connaissent leur extension maximale, probablement sur d'immenses territoires pris au domaine forestier. L'ouverture du milieu favorise la perception d'apports polliniques lointains comme *Olea*

dont la culture a dû se développer sur le pourtour méditerranéen. Ce maximum de délabrement forestier et d'exploitation agro-pastorale ne peut correspondre qu'à l'optimum de la poussée démographique rurale des 18<sup>ème</sup> et 19<sup>ème</sup> siècles. C'est dans ce pays qui ne fut jamais aussi déboisé que s'est manifestée entre 1764 et 1767 la "bête du Gévaudan".

La **zone 13** est la première à porter témoignage d'une augmentation notable quoique bien modeste des fréquences de *Pinus*. La première extension de *Pinus* depuis le Tardiglaciaire est donc postérieure de plus de 1 500 ans au délabrement des hêtraies. D'ailleurs, les diagrammes 1 et 6 sont suffisamment détaillés pour apporter la preuve que l'extension de *Pinus* qui l'a conduit à son état actuel d'"arbre roi" de la région est postérieure au maximum agricole. Dans la **zone 14**, postérieure à l'optimum des céréales et antérieure aux premières notations de *Picea*, c'est-à-dire pendant seulement la seconde moitié di 19<sup>ème</sup> siècle ; le fait marquant est une progression de *Pinus* et une décroissance de la courbe de *Calluna* : *Pinus* envahit les landes. Ce phénomène se poursuit encore dans la **zone 15** qu'individualise bien la courbe de *Picea* imputable aux reboisements modernes, mais surtout sur tous les profils le spectre de surface montre des taux de *Fagus* déjà en légère progression, preuve que le succès de *Pinus*, de pure conjoncture, s'achemine vers sa fin.

## CONCLUSION

Nous avons vu, avec cet exemple, l'intérêt qu'il y a à étudier plusieurs diagrammes dans le même site et le peu de place que laissent à la conjecture l'analyse détaillée et le commentaire du tableau de la correspondance des zones. Celui-ci a pu être établi sans difficulté du fait de l'unicité de l'histoire contenue dans tous les diagrammes. Il devient plus compliqué à construire lorsqu'il s'agit de comparer entre eux des diagrammes polliniques provenant de plusieurs sites de la même région et a fortiori de régions voisines ou plus éloignées. Les singularités locales, les phénomènes migratoires, le diachronisme de l'action humaine et donc de ses conséquences sur la végétation d'une région à l'autre, réclament de plus en plus de discernement dans l'appréciation par le pollenanalyste de zones jugées synchrones.

La nécessité du recours aux mesures d'âge absolu par dosage du radiocarbonate <sup>14</sup>C lui-même source de nouveaux problèmes particuliers d'appréciation se fait de plus en plus sentir.

## CHAPITRE E

### EXEMPLES DE L'APPORT DE L'ANALYSE POLLINIQUE DES SÉDIMENTS POSTGLACIAIRES À LA COMPRÉHENSION DE LA VÉGÉTATION ACTUELLE

Dans un but pédagogique quelques-uns des exemples traités dans ce chapitre le seront sous la forme de réponses à des sujets d'examen que l'auteur a posés ces dernières années<sup>7</sup>

#### I. LES CONSÉQUENCES DE L'INSULARITÉ : L'EXEMPLE DE LA CORSE

**Le lac de Creno**, sur le flanc sud du massif du Rotondo (fig. 52), est un petit lac d'origine glaciaire situé à 1 280 m d'altitude. C'est pour toute l'île un site-clé et ses sédiments recèlent la meilleure partie des archives de l'histoire de la végétation insulaire depuis le Tardiglaciaire (REILLE, 1975) (fig. 53). Sur ce site la comparaison simultanée de 8 diagrammes permet de réduire à peu de choses la part de conjecture dont s'entoure leur interprétation relative à l'Holocène.

**Le diagramme**, l'un des plus complets, permet d'évoquer à grands traits quelle fut l'évolution de la végétation en Corse depuis le Dryas récent.

#### LE TARDIGLACIAIRE

Deux particularités caractérisent la végétation des environs du lac de Creno au Tardiglaciaire dont seul le Dryas récent est représenté. C'est d'une part le très faible taux de P.A., d'autre part l'importance et la variété des steppiques largement dominées par les *Artemisia*. Cette conjonction fait paraître cette période plus froide et plus steppique que sur les montagnes du continent où elle est parfois même, comme à Pelléautier (fig. 38), difficile à mettre en évidence.

Ces caractéristiques polliniques du Dryas récent sont liées à une des particularités essentielles de la flore de l'île qui imprime aujourd'hui encore au paysage de la Corse un aspect si singulier, à savoir l'absence en Corse de gymnospermes arborescentes d'altitude.

En effet, la limite supérieure des arbres qui est celle des forêts de pin laricio, hêtre ou sapin, se situe actuellement aux environs de 1 700 m, de sorte qu'une zone représentant au moins 500 m de dénivelée, qui est le domaine de groupements à chaméphytes (en exposition sud) et à *Alnus suaveolens* (en exposition nord), pourrait être "normalement" occupée par des arbres tels que *Pinus cembra*, *Pinus montana*, *Picea excelsa*, voire *Larix europaea*. La végétation que l'on rencontre à partir de 1 700 m ne retrouve son homologue physiologique dans les Alpes Maritimes, par exemple, qu'au-dessus de 2 200 m. C'est là une particularité fondamentale qui marque aujourd'hui la physiologie de la montagne corse et qui existait déjà au Tardiglaciaire où fait défaut tout

<sup>7</sup> Préparation aux Concours (CAPES- Agrégation), Maitrise de Biologie des Organismes et populations, D.E.A. d'Écologie méditerranéenne de Marseille St-Jérôme.

témoignage de la présence de ces arbres.

Comme le suggèrent à la fois la modestie des fréquences de *Pinus laricio* et les résultats d'un transect de pluie pollinique actuelle dans la région de Creno (REILLE, 1975), la forêt de laricio se trouvait probablement à cette époque quelque 200 ou 300 m en contrebas du lac. C'est donc près du tiers de la surface de l'île qui se trouvait alors privée de végétation arborescente. Ce sont ces vastes étendues herbacées qui fournissaient alors l'essentiel de la pluie pollinique enregistrée dans l'argile. Dans un tel contexte l'occurrence d'apports lointains ou de moyenne distance est à envisager. Ce phénomène est ainsi très perceptible pour *Cedrus*, dont l'origine nord-africaine est certaine (BEAULIEU et REILLE, 1973) et dont le pollen se rencontre dans les spectres de cette époque jusque dans les Alpes du sud, les Pyrénées et même le Massif Central. On pourrait supposer qu'il a intéressé aussi le pollen d'autres taxons, tel que celui d'*Artemisia* ou *Ephedra*.

C'est effectivement ce que pensaient naguère certains phytogéographes pour lesquels l'absence actuelle d'espèces d'*Artemisia* steppiques dans la flore de Corse constituait un handicap insurmontable au point qu'ils doutaient de l'origine insulaire du pollen de ces plantes. S'il est vrai qu'aucune espèce d'*Artemisia* de steppes arides ou semi-arides actuelles, telles que *A. alba*, *A. herba-alba* ou *A. campestris* n'est connue dans la flore actuelle de Corse, *A. vulgaris* existe toutefois et rien ne prouve par ailleurs le caractère fondamental de la nitratophilie actuelle de cette espèce qui est vraisemblablement à ranger parmi les stepporudérales (COUTEAUX et PONS, 1988).

S'il est vrai également qu'une grande partie des sédiments argileux déposés dans les lacs d'altitude de Corse sont d'origine allochtone (ROBERT *et al.*, 1984) il n'en est pas de même pour la pluie pollinique. C'est ce que montre par exemple le résultat de l'analyse pollinique du lac de Bastani (fig. 54) dans le massif du Renoso (fig. 52) à 2 089 m d'altitude. Ce lac, gelé huit mois par an, est situé dans l'environnement presque exclusivement minéral de l'étage subalpin, toujours asylvatique en Corse. Dans le diagramme de la fig. 54 l'apport extérieur à l'île est quasi inexistant puisqu'en dehors du début de l'Holocène où un apport de pollen de *Cedrus* est enregistré comme presque partout en Europe du Sud, seules deux occurrences de pollen de cet arbre sont notées dans toute la séquence, ce qui est du même ordre de grandeur que l'apport lointain capté par la végétation forestière de la montagne de Cagna (cf. chapitre C). Ceci est une preuve de l'origine autochtone de la pluie pollinique fournie par les steppes à *Artemisia* aujourd'hui disparues de Corse et enregistrée dans l'argile tardiglaciaire du lac de Creno. En effet, la situation du lac de Bastani vis-à-vis de la

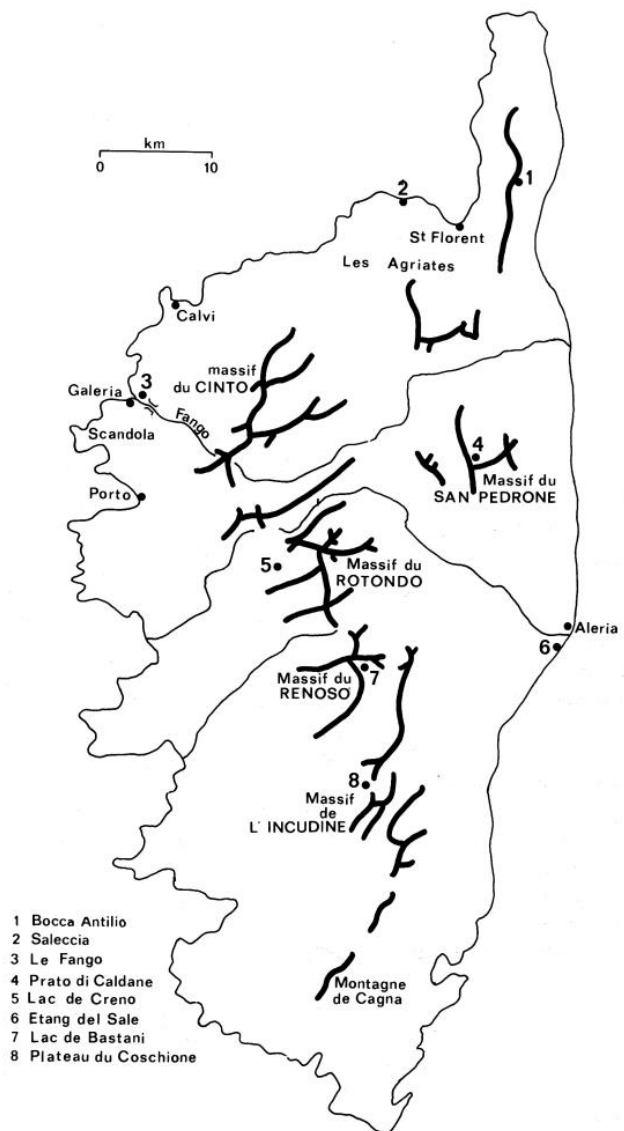


Figure 52 : La Corse physique : schéma simplifié et emplacement des sondages.

végétation productrice de pollen a été comparable pendant tout l'Holocène à celle du lac de Creno durant le Tardiglaciaire.

L'existence en Corse au Tardiglaciaire de steppes à *Artemisia* est donc, comme sur le continent, un fait historique objectif. Le cortège floristique de ces steppes est le même que celui de leurs homologues continentales avec en plus la présence d'endémiques telles que *Sagina pilifera* (Caryophyllacées *pro parte*) et *Plantago insularis*, qui sont des plantes des pelouses mésohygrophiles, des pozzines et des pelouses d'altitude et qui sont aujourd'hui plus alticoles.

L'apparition du pollen de *Cuscuta* à cette époque est également remarquable. En effet, ces parasites ne sont actuellement portés régulièrement et en abondance dans la végétation alticole corse que par des Papilionacées (*Genista lobelii* en particulier, *Astragalus sirinicus* subsp. *genargenteus*, *Anthyllis hermanniae*) ou des Labiées (*Thymus herba barona*), toutes plantes des fruticées qui vont, à partir de cette époque, constituer un climax d'altitude.

C'est une particularité floristique, à savoir l'absence sur l'île de gymnospermes arborescentes d'altitude, qui est responsable de la singularité des spectres tardiglaciaires<sup>8</sup>.

## L'HOLOCÈNE (POSTGLACIAIRE)

### a. Le Préboréal

L'amélioration climatique qui marque le début des temps holocènes est caractérisée essentiellement par une forte extension de la forêt de laricio qui atteint et dépasse même l'altitude du lac de Creno et la régression définitive des *Artemisia* dont la représentation ne dépasse pas le niveau repère 1.

La disparition des steppes au début des temps postglaciaires a été la conséquence de celle des milieux aptes à les héberger. Cette disparition des milieux méditerranéens à la fois froids et arides est d'ailleurs tout à fait concevable étant donné la topographie de l'île. En effet, rien ne montre qu'il existe de nos jours en Corse une sécheresse estivale dans les zones suffisamment élevées pour être asylvatiques.

Outre le développement du laricio et la disparition des *Artemisia*, la persistance de l'optimum d'*Alnus suaveolens* caractérise la période préboréale.

### b. Le Boréal

Au Boréal, le taux de P.A. s'élève à 90% et le laricio connaît son extension maximale alors qu'on enregistre la montée de la courbe d'*Alnus glutinosa*.

L'amélioration thermique qui caractérise cette période provoque un recul d'*Alnus suaveolens* alors que commence à se manifester dans les spectres le pollen de *Quercus ilex*, de *Fraxinus*, et même, dans la partie terminale, de *Taxus baccata* et d'*Erica arborea*. *Corylus avellana* dont l'importance est si typique de cette époque en Europe continentale ne joue aucun rôle. L'extension en Corse des substrats très compacts et très acides en est peut-être la cause à moins que le *Corylus* de Corse soit un taxon particulier aux aptitudes non identiques à celles du *Corylus avellana* L. d'Europe.

### c. L'Atlantique

Le début de la période atlantique correspond à la fin de la courbe continue d'*Alnus suaveolens* et au début de celle d'*Erica arborea*. Pendant l'Atlantique s'achève la régression de la courbe du laricio dont les forêts dépassent largement l'altitude du lac de Creno, cependant qu'*Alnus glutinosa* connaît son maximum.

---

<sup>8</sup> Cette particularité floristique est probablement aussi ancienne que l'isolement de la Corse qui remonte au Miocène inférieur.

Une des caractéristiques fondamentales de cette période est l'apogée d'*Erica arborea* alors que l'yeuse (*Quercus ilex*) n'est que très modestement représentée. Il n'est pas douteux qu'*Erica arborea* représente à moyenne altitude le climax pendant cette période.

Un regain de la courbe des *Quercus* à feuillage caduc témoigne, avec une discrétion certainement liée aux fréquences élevées d'*Alnus glutinosa*, de la prospérité des chênaies. *Taxus baccata* connaît un certain développement et la notation de quelques espèces arborescentes devient plus fréquente : ce sont *Ulmus*, *Buxus sempervirens*, *Fraxinus*, *Ostrya carpinifolia*, *Tilia*.

Ces arbres et *Taxus* pourraient être considérés comme des compagnes de la chênaie caducifoliée mais nous avons pu montrer que leur histoire n'est pas identique à celle des chênaies à feuillage caduc et qu'il s'agit en fait de formations différentes dont la dualité est établie par l'indépendance des courbes polliniques correspondantes.

Au total, l'Atlantique représente l'optimum climatique postglaciaire pendant lequel les conditions de chaleur et d'humidité étaient plus favorables aux forêts mésophiles que de nos jours.

#### d. Le Subboréal

Le passage de l'Atlantique au Subboréal semble être le fait d'une transformation climatique qui occasionne le recul brutal d'*Alnus glutinosa* et son remplacement par *Betula verrucosa*, cependant qu'à moyenne altitude l'yeuse se substitue à *Erica arborea*.

Cette flexure climatique semble avoir correspondu à une diminution des précipitations provoquant un assèchement édaphique, certainement associé à un refroidissement. Le développement de *Betula* à cette époque est un des faits singuliers de l'histoire de la végétation de la montagne corse. En effet, cet arbre n'a joué en Corse qu'un rôle très modeste pendant tout le Tardiglaciaire et le début de l'Holocène où il semble bien que ce soit *Alnus suaveolens* qui ait joué pendant cette longue période le rôle qui a été celui de *Betula* sur le continent.

Cette particularité, est sans doute elle aussi, le résultat d'une particularité floristique : la seule espèce de *Betula* présente en Corse est *Betula verrucosa* et cette espèce n'est pas l'arbre des tourbières et des milieux humides. Il est probable que sur le continent l'extension classique de *Betula* au Tardiglaciaire et au Préboréal serait imputable à *Betula nana* et *Betula pubescens*.

Le Subboréal est la période optimale des chênaies de chênes à feuillage caduc et des formations à *Taxus baccata*. Le début de l'extension de l'yeuse a lieu pendant cette période et cet arbre se substitue à moyenne altitude aux forêts d'*Erica arborea*.

Il est à souligner que le Subboréal est la période la plus favorable à *Taxus*, aussi bien en Corse qu'en Europe, mais si la prospérité de *Taxus* en Corse est bien antérieure à celle qu'il a connue en Europe continentale, son effacement, à la fin du Subboréal, semble avoir été assez uniforme.

*Fagus silvatica* dont la présence au voisinage de Creno est attestée par la présence de son pollen dans tous les diagrammes ne connaît aucune extension sur ce flanc du Rotondo, qui en raison de l'exposition semble avoir été toujours plus favorable aux chênaies caducifoliées.

Il en va différemment en flanc nord et dans le massif de l'Incudine notamment, où cette période voit au contraire l'extension de cet arbre. La disparition de *Taxus baccata* (datée de 2 700 B.P.) qui coïncide sur le diagramme avec une certaine régularité dans les notations d'*Abies*, semble être le fait d'un refroidissement qui a eu pour effet d'accuser le caractère continental des montagnes corses tout en favorisant une forte nébulosité : cet événement marque le début du Subatlantique.

#### e. Le Subatlantique

Les bouleversements qui surviennent immédiatement avant le **niveau-repère 4** sont la **signature de l'action humaine sur le milieu forestier**. L'évolution sylvatique qui s'était faite

lentement sous l'action du climat va se précipiter et en **deux millénaires la végétation connaîtra plus de changements que n'en avaient enregistrés les sédiments du lac de Creno depuis la fin du Würm.**

Peu au-dessous du **niveau-repère 4**, à une date qui peut être estimée à 2 500 B.P., survient un brutal, important et fugace amoindrissement de la représentation pollinique des *Quercus* à feuillage caduc et de l'yeuse.

L'évolution simultanée des formations correspondantes, qui sont contiguës, mais dont les exigences écologiques sont décalées, montre clairement que l'origine de cette transformation n'est pas sous influence climatique. Il s'agit d'un défrichement qui a intéressé l'horizon supérieur de la forêt d'yeuse en même temps que la chênaie caducifoliée. Immédiatement après cet épisode de défrichement, au **niveau 4**, *Betula* se développe, puis il est partiellement remplacé par *Alnus glutinosa*. Ces faits, perceptibles sur le diagramme de la figure 53, sont particulièrement évidents sur le diagramme de la figure 55. Une succession *Betula-Alnus* après la régression de la chênaie caducifoliée a été décrite par IVERSEN (1949) au Danemark et attribuée à un défrichement par le feu pour les raisons suivantes : après l'incendie, *Betula* est favorisé le premier car ses graines germent bien sur le sol cendreuse ; cet arbre héliophile s'installe donc sur les parties incendiées du domaine de la chênaie ; cependant, comme il est le plus intolérant à l'ombre, sa poussée est fugace et *Alnus* lui succède. La similitude des faits conduit à attribuer le défrichement en cause à un cycle d'incendies.

Après ces phases transitoires à *Betula* et *Alnus glutinosa*, les *Quercus* retrouvent leurs fréquences antérieures mais aux alentours du **niveau 5** (à une date qui peut être estimée à 1 600 B.P.) intervient un nouveau cycle de défrichements marqué par une nouvelle succession *Betula-Alnus glutinosa* qui, cette fois, profite à *Fagus sylvatica* dont l'extension anthropique sur le versant sud du Rotondo est ainsi prouvée. C'est cet arbre qui s'installe à la place de la chênaie caducifoliée qui régresse définitivement. À partir de 1 600 B.P. la hêtraie prend le pas sur toutes les autres formations et elle va connaître un succès que laissait attendre la constance du pollen de cet arbre dans les spectres depuis le début de l'Atlantique.

Le succès de *Fagus* est d'ailleurs très fugace et sa régression est aussi rapide que son extension ; elle a lieu sous l'impact d'une action humaine, la plus drastique de toutes celles dont l'écho nous est révélé par l'analyse pollinique. Le taux de P.A. régresse jusqu'à 60% et les herbacées qui accompagnent classiquement les déboisements apparaissent avec les fréquences les plus fortes notées depuis le Tardiglaciaire : Poacées, Cypéracées, *Plantago*, Composées diverses, *Artemisia*, Cichorioïdées, Chénopodiacées.

Cet épisode a été situé aux environs de 700 B.P. À partir du 14<sup>e</sup> siècle se produit alors le dernier bouleversement dont l'action humaine est indirectement la cause : dans le vide écologique créé par la disparition de la chênaie caducifoliée puis de la hêtraie (accessoirement de l'aulnaie et de la boulaie), la forêt de laricio se précipite ; c'est bien l'impression que donne le développement explosif de la courbe de cet arbre après la régression de la hêtraie.

La végétation actuelle des environs du lac de Creno correspond donc à l'image d'un passé très récent.

Le caractère subactuel de ces profondes transformations végétales est un des résultats historiques les plus singuliers qui nous sont révélés par l'analyse pollinique.

La chênaie caducifoliée qui, après la régression de la première forêt de laricio au Boréal, a dominé la végétation forestière pendant plus de 6 000 ans a totalement disparu et les signes de ce qui fut son existence ne sont plus perceptibles que grâce à la présence de quelques espèces herbacées intégrées au cortège floristique de la pinède.



Le porc a certainement joué un rôle dans la disparition des chênaies, l'élevage de cet animal en libre parcours s'étant intensifié depuis le XIV<sup>e</sup> siècle. En effet, l'existence, l'importance et la pérennité, pendant des millénaires, de ces chênaies sont bien étayées et on conçoit mal comment dans un pays à la topographie si variée et surtout si accidentée, de telles forêts ont pu, en quelques siècles seulement, ne laisser que des témoins ponctuels diffus et inorganisés. L'exploitation de ces forêts par l'homme n'eût pu être telle qu'il n'en subsistât pas dans des endroits accidentés suffisamment de lambeaux pour qu'on puisse se faire au moins une idée de ce que fut leur ampleur passée. L'exemple d'*Abies* est là pour nous convaincre : cet arbre a été très exploité, son aire a été très réduite, il a pratiquement disparu de certains massifs, mais il demeure encore en Corse de belles sapinières et depuis que l'exploitation a cessé, elles sont en pleine extension. Pour apprécier l'influence du porc, il faut avoir, comme l'auteur a eu le plaisir de le faire, sillonné tous les massifs montagneux de l'île : il n'est pas un endroit, aussi éloigné des habitations, aussi reclus soit-il, où ne se rencontrent des porcs, excepté en haute montagne; cet animal est omniprésent sur tous les massifs montagneux de Corse : son rôle dans la disparition des chênaies caducifoliées paraît évident. Les glands des chênes tombent relativement tôt à la fin de l'été, leur germination est généralement différée jusqu'au printemps suivant et ces fruits peuvent être dévorés avant que la neige et les intempéries de l'hiver n'obligent les porcs à descendre en altitude, dans l'étage méditerranéen supérieur, où la châtaigneraie et la forêt d'yeuse pourvoient à leur nourriture. À la différence des chênes à feuillage caduc, *Castanea sativa* est planté et l'yeuse, ainsi que *Quercus suber*, qui repoussent vigoureusement de souche sont peu affectés par la perte de leurs semences. Dans cette concurrence *Fagus silvatica* est favorisé car ses faines, dont les cochons sont aussi très friands, germent très vite et les plantules sont respectées par les porcs.

La disparition extrêmement récente des chênaies à feuillage caduc dont le rôle a été insoupçonné par les phytogéographes qui ont étudié la végétation de l'île, a créé un vide écologique dans la zone qui correspond à l'étage supraméditerranéen. Dans ce dernier, hormis les groupements à *Taxus baccata* dont la valeur est relictuelle et l'étendue négligeable, la plus grande part de la végétation est une végétation de substitution. C'est bien ainsi, à la lumière des données historiques, que doivent être interprétées les forêts d'yeuse les plus alticoles et l'horizon inférieur de certaines forêts de laricio dont le cortège floristique, où dominent les espèces des chênaies, reste le seul témoignage de l'existence de ces vastes forêts aujourd'hui totalement démantelées.

Ce sont donc des particularités floristiques (absence de gymnospermes d'altitude, présence d'une seule espèce de *Betula*) ou géomorphologiques (présence presque exclusive des substrats compacts acides, probablement responsables du succès singulier d'*Erica arborea* à l'Atlantique), indépendantes de l'histoire climatique tardiglaciaire et holocène qui ont singularisé fortement l'histoire de la végétation de l'île avant que l'action humaine ne vienne à une époque récente, bouleverser totalement l'étagement de la végétation.

## II. LA PLACE NATURELLE D'*ERICA ARBOREA* ET DE *QUERCUS ILEX* EN CORSE ET LA VALEUR SUR L'ILE DES PEUPELEMENTS DE *PINUS HALEPENSIS*

Les diagrammes des [fig. 53](#) et [54](#) établissent sans ambiguïté l'optimum forestier d'*Erica arborea* à l'Atlantique et l'antériorité de sa prééminence sur celle de *Quercus ilex* : à l'Atlantique *Erica arborea* formait des forêts pures à moyenne altitude, probablement jusqu'à 1 300 m. Ce fait singulier qui posait la question de savoir où se trouvaient à cette époque les forêts climaciques de *Quercus ilex* appelait donc l'étude de végétations de plus basse altitude.

Du côté oriental de l'île, l'étude de quelques séquences limoneuses prises dans les lagunes côtières qui bordent l'étroite plaine qui s'étend de Bastia à Porto-Vecchio a soulevé de nouvelles questions (REILLE, 1984). C'est ainsi que dans le diagramme de l'étang Del Sale, près d'Aleria ([fig. 56](#)), au milieu de la plaine orientale, deux mesures C14 d'âge absolu indiquent, pour la **zone a** un âge atlantique ([fig. 56](#)). **Les zones b, c, et d** sont d'âge subatlantique comme le montrent, dès la base, les notations de *Juglans* et des céréales. Une lacune couvrant au moins toute la durée du Subboréal existe donc entre les **zones a et b**.

L'image pollinique de la végétation régionale bordière pendant l'Atlantique permet d'identifier trois groupements producteurs principaux :

- la chênaie de chênes à feuillage caduc avec *Tilia*.
- des formations mixtes à if et autres espèces.
- la forêt d'*Erica arborea*.

Ces trois formations se trouvent bien exprimées dans les courbes de *Taxus*, *Tilia* et *Erica arborea*. Quant à *Pinus* et *Alnus*, leurs taux ne témoignent, pour l'un que d'un apport régional et pour l'autre de son existence en ripisylves dans lesquelles se rencontrent *Hedera* et surtout *Vitis* dont les témoignages polliniques indiquent l'abondance et la proximité.

La rareté du pollen de *Quercus ilex* oblige à lui dénier toute valeur forestière à cette altitude. Ce fait de la plus haute importance, que nos études en moyenne montagne avaient permis d'entrevoir, se trouve ici objectivement démontré. Peut-être plus importante encore est l'absence quasi totale de toutes les méditerranéennes thermophiles telles que *Olea*, *Phillyrea*, *Tamarix*, *Pistacia*, *Myrtus*. Seul se rencontre régulièrement *Arbutus unedo* qui est une pseudoatlantique. Tout laisse donc supposer qu'aucune végétation de l'étage méditerranéen inférieur n'existait en Corse orientale à cette époque sous la forme qu'on lui connaît aujourd'hui. La chênaie à feuillage caduc et les formations à *Taxus* descendaient alors jusqu'au bord de la mer.

Enfin, les fréquences d'*Erica arborea* dans ce site du bord de mer à l'Atlantique ne sont pas plus élevées, voire même inférieures à celles notées à la même époque pour ce taxon dans les diagrammes du lac de Creno ([fig. 53](#)) ou du lac de Bastani ([fig. 54](#)). Pourtant les taux d'*Erica arborea* notés pendant l'Atlantique dans les spectres issus de ces lacs représentent indiscutablement l'optimum de ce taxon dont les producteurs devaient former des forêts à une altitude atteignant celle du lac de Creno. Cette apparente anomalie mérite explication : les données topographiques et pédologiques expliquent cette particularité de la plaine orientale, seule région aux sols profonds, tout entière occupée à cette époque par des chênaies et des formations à *Taxus*, alors qu'*Erica arborea* devait se cantonner sur les contreforts montagneux à sols pauvres où elle pouvait concurrencer efficacement les chênaies. L'étude du dynamisme végétal actuel des chênaies de Corse montre qu'*Erica arborea*, dont la taille est plus limitée que celle des *Quercus*, disparaît lorsque ces derniers viennent à la dominer. Seul persiste encore dans ces futaies *Arbutus unedo* dont la taille est plus élevée, ce qui suffit à expliquer les occurrences régulières de pollen d'*Arbutus* dans les spectres atlantiques du diagramme Del Sale ([fig. 56](#)).

L'absence des méditerranéennes dans ces spectres atlantiques, qui pose le problème de

l'existence d'une sécheresse estivale, est à mettre en relation avec les conditions climatiques aujourd'hui tout à fait particulières de cette région de l'île, plus arrosée et à creux pluviométrique estival moins marqué. À part *Quercus ilex*, presque toutes les méditerranéennes sont absentes de la végétation sylvatique actuelle de cette partie de l'île dès l'altitude de 200 m seulement. À l'Atlantique, les caractéristiques du climat, plus humide que celui de l'Actuel, expliquent leur absence. Le caractère méditerranéen du climat à cette époque peut même, dans cette région, être valablement mis en doute.

Puisque dans les spectres du Del Sale rapportés au Subatlantique *Quercus ilex* se manifeste d'emblée avec des fréquences de 10%, c'est que son extension s'est faite pendant le Subboréal. Elle peut s'expliquer par la flexure climatique supposée marquer le début du Subboréal dont les effets ont été reconnus en montagne et qui semble avoir été une diminution des précipitations provoquant un assèchement édaphique, certainement associé à un refroidissement. En revanche, l'augmentation des fréquences d'*Erica arborea*, que *Quercus ilex* concurrence dans toutes ses stations, ne peut pas s'expliquer autrement que par un rapprochement, donc un abaissement altitudinal des producteurs, et leur introduction dans ce qui était à l'Atlantique le domaine exclusif des chênaies caducifoliées de plaines et des formations à *Taxus*, donc, en fin de compte, par l'ouverture et le début de la désagrégation de ces forêts que laisse soupçonner par ailleurs la baisse des taux polliniques de *Quercus* à feuillage caduc.

Aucun élément objectif tiré des spectres ne nous permet de dire si cette première ouverture des chênaies est d'origine anthropique ou non, mais l'ancienneté du Néolithique corse qui "*s'étend sur une très longue période, soit du VII<sup>ème</sup> à la fin du II<sup>ème</sup> millénaire*" (GROSJEAN, 1971. p.16), "*et l'apogée de la civilisation mégalithique à cette époque*" (GROSJEAN, l.c.) permettent raisonnablement de le supposer. S'il en a été ainsi, le changement climatique, sensible en montagne, n'a pas été le moteur de la première extension de *Quercus ilex*, il a au mieux aidé à sa diffusion aussi bien dans le domaine des chênaies caducifoliées que dans celui des forêts d'*Erica arborea*.

Deux étapes de régression des chênaies sont décelables aux niveaux 150 et 70 cm du diagramme Del Sale. Elles sont probablement contemporaines des deux dernières datées à Creno de 1 600 et 700 B.P.

Le diagramme nous indique que la physionomie actuelle du marais n'est pas antérieure à 700 B.P. Tout porte à croire que les grands déboisements contemporains de l'occupation génoise ont joué un grand rôle dans l'atterrissement de toutes les lagunes de la plaine orientale par l'obstruction de leur grau. Leur insalubrité tristement célèbre jusqu'au début du XX<sup>e</sup> siècle et dont aucun texte antique ne fait mention n'est peut-être pas antérieure à cette époque.

Comme en maints endroits de la montagne corse, la végétation de cette région sud-orientale de l'île doit tout aux bouleversements engendrés par l'activité humaine. Malgré l'ancienneté de l'action anthropique, les modifications qui confèrent de nos jours à cette région une variété et une physionomie si attrayantes aux yeux des visiteurs, sont d'âge historique. Sans cette action humaine, la plaine orientale corse offrirait le paysage inattendu et uniforme d'une forêt de type atlantique de chênes à feuillage caduc et à ifs s'étalant jusqu'au bord de la mer, assez semblable à celui des forêts du Bassin parisien. Ce résultat surprenant conduit à admettre une profonde dissymétrie de la végétation des versants de l'île à l'Atlantique.

Le versant occidental, très abrupt jusqu'à la mer, devait être pauvre en chênaies et *Erica arborea* devait y jouer le plus grand rôle.

Cette supposition s'appuie sur le fait que dans le Cap, très abrupt sur ses deux versants, la séquence pollinique de Bocca Antilio (fig. 57) a livré des spectres dans lesquels, à l'Atlantique, *Erica arborea* est bien le seul arbre forestier (REILLE, 1975).

La réponse à la question posée (où étaient les forêts naturelles de *Quercus ilex* en Corse à l'Atlantique ?) était donc à rechercher du côté occidental de l'île. Or, en raison de l'abrupte topographie de ce versant, les sites sédimentaires utiles à une recherche d'analyse pollinique y sont très rares.

Ce n'est que très récemment que l'aulnaie tourbeuse de l'embouchure du Fango, 10 km au sud de Calvi et le marais de Saleccia, 10 km au nord-ouest de St Florent (fig. 52) ont livré des séquences convaincantes et de grand intérêt.

Le site du Fango est un marais couvert d'une belle forêt d'*Alnus glutinosa* à sous-bois d'*Osmunda regalis* installé derrière un cordon dunaire qui est à l'origine, par l'obstacle qu'il constitue pour l'écoulement de l'eau, de la formation de cette zone palustre. Or, des cordons dunaires de ce type sont fréquents dans tout le bassin de la Méditerranée occidentale ; tous ont été mis en place lors du maximum transgressif correspondant à l'optimum climatique, époque de fonte maximale des calottes glaciaires autour de 7 000 B.P. Le début des séries sédimentaires accumulées derrière ces cordons dunaires est donc, au mieux, d'âge atlantique.

Le diagramme simplifié de la fig. 58 réunit les lignes polliniques des principaux taxons utiles à son interprétation. Exceptionnellement il a été construit en excluant de la somme de base pour le calcul des fréquences l'ensemble du pollen d'*Alnus* et des spores d'*Osmunda* sa compagne. Le site ayant toujours été une aulnaie depuis le début de la sédimentation, les microrestes de ces deux taxons strictement locaux formaient en effet la plus grande part de la masse pollinique.

L'attribution des **zones a et b** à l'Atlantique ne pose pas de problème : taux maximaux de *Quercus* à feuillage caduc, régularité des notations de *Taxus*. L'image pollinique de la végétation bordière indique la présence d'un seul groupement producteur : la forêt d'*Erica arborea* dont les taux, jamais inférieurs à 30%, révèlent à la fois l'omniprésence et la proximité. Pour *Pinus laricio*, le second gros producteur pollinique, son écologie impose à son pollen une origine forcément plus alticole (sa supra représentation tant par voie aérienne que fluviatile a d'ailleurs été démontrée, voir p. 36). Quant à *Quercus* à feuillage caduc, la modestie de ses taux indique la relative rareté et/ou l'éloignement de ses producteurs. Cette rareté s'explique aisément étant donné le caractère très abrupt de cette "montagne dans la mer" interdisant l'existence de zones à sols profonds pouvant porter des chênaies.

L'absence de tout rôle joué par *Quercus ilex* dans la végétation de basse et moyenne altitude à cette époque est assurément le fait le plus instructif révélé par cette séquence : son pollen est absent de certains spectres ce qui paraît à peine concevable si l'on considère qu'une part non négligeable de l'alimentation en pollen du site est d'origine fluviatile, donc plus ou moins alticole<sup>\*9</sup>.

Non seulement *Quercus ilex* ne jouait aucun rôle dans la végétation mais il devait être rare dans toute la vallée du Fango, qui en moins de 10 km draine tous les types de formations végétales.

Le diagramme montre que pendant le Subboréal la progression de *Quercus ilex* se fait exclusivement aux dépens des taux d'*Erica arborea*, et que son optimum est une conséquence de son extension simultanée vers le bas dans le domaine des forêts d'*Erica arborea*, et vers le haut, dans celui des forêts de *Pinus laricio*. Tout porte à croire que la forêt de chênes verts de la haute vallée du Fango, l'une des plus belles de Corse, est installée à la place d'une forêt de laricio.

La place prise dans la végétation par *Pinus pinaster* dont porte témoignage aussi bien ce diagramme d'un site de basse altitude que ceux des sites montagnards (Creno, fig. 53 ; Bastani, fig. 54) est une conséquence récente de ces bouleversements d'origine anthropique qui demeurent la clé explicative de la végétation actuelle. Cette donnée historique suffit à montrer que le groupement

<sup>9</sup> C'est ce qu'indique clairement la notation tout au long du profil de *Cryptogamma crispa*, une fougère qui ne descend jamais en Corse au-dessous de 1 400 m.

de *Pinus pinaster*, qui est le groupement forestier le plus répandu du sous-étage méditerranéen supérieur, est une végétation paraclimacique.

Le site de Saleccia occupe une position morphologiquement identique à celle du site précédent au fond de l'anse de Faggiola (fig. 52). Il doit son existence à celle de l'admirable dune de Saleccia qui, depuis sa formation, prive d'écoulement vers la mer les ruisselets issus du Monte Porcini (114 m) ou des hauteurs qui surplombent Petraïaccio (171 m). La dune porte un bois de *Pinus halepensis* dont c'est une des rares localités en Corse. Le pin y est en mélange avec *Pistacia lentiscus*, *Juniperus macrocarpa*, *Arbutus*, *Rosmarinus*, *Myrtus*, *Quercus ilex*, *Erica arborea*.

Le site du Fango et celui de Saleccia correspondent donc à deux types très différents de milieu récepteur. L'embouchure du Fango est en effet un milieu boisé, donc couvert, et la végétation qui l'occupe, exceptionnelle pour la région, n'a qu'une signification purement édaphique ; le site est tributaire d'un fleuve qui draine les plus hautes montagnes de l'île (massif du Cinto 2 710 m). L'étang de Saleccia est au contraire un site ouvert directement au contact de la végétation régionale, il n'est alimenté que par un ruisseau intermittent issu des collines de l'arrière-pays. La principale conséquence de cette particularité est que la séquence de Saleccia, dont le pollen est très largement issu de végétations de basse altitude est pauvre en pollen de *Pinus laricio*. Il en résulte que l'analyse de la végétation en est facilitée dans le diagramme de Saleccia (fig. 59).

Dans ce diagramme la **zone A** a été rapportée à l'Atlantique : taux maximaux de *Quercus* à feuillage caduc, occurrences de *Taxus*. À cette époque en dehors des fonds de vallons à sol profond où doivent se situer les *Quercus* à feuillage caduc toute la végétation régionale est exclusivement constituée par la forêt d'*Erica arborea* dont les taux polliniques fluctuent de 45 à 65%.

La **zone pollinique B** a été attribuée au début du Subboréal. Elle ne diffère de la précédente que par une réduction des taux de *Quercus* à feuillage caduc, une disparition des notations de *Taxus* et une apparition d'*Olea* en courbe continue. Celle-ci n'a pas une signification climatique mais édaphique : elle est le signe de l'installation d'une végétation dunaire sur la dune de Saleccia libérée du domaine maritime postérieurement à l'optimum climatique atlantique qui correspond au plus haut niveau marin. De telles végétations dunaires s'observent à cette époque sur tout le pourtour de la Méditerranée occidentale.

Dans ces deux zones le pollen de *Quercus ilex* est rare, indiquant clairement un rôle nul de l'yeuse dans la végétation régionale. Par contre la courbe continue d'*Arbutus* (dont la grosse tétrade est très faiblement dispersée) avec des taux nulle part en Corse aussi élevés, indique l'abondance de cet arbre dans la forêt d'*Erica arborea* où il jouait un rôle peut-être égal à celui de la bruyère arborescente.

Dans ces zones la courbe continue de *Cistus* et la permanence des notations d'*Asphodelus* attestent l'existence d'espaces ouverts dans la forêt d'*Erica* et *Arbutus*. Le fait que *Quercus ilex* n'ait pu profiter de ces espaces pour s'implanter est une autre preuve de sa rareté dans cette végétation d'où il est naturellement exclu.

L'immixtion de *Quercus ilex* a lieu dans la **zone C**, pendant la phase finale du Subboréal. Dans toute cette zone les taux étales de l'yeuse sont faibles, autour de 5%. La baisse significative des fréquences d'*Arbutus* dont la dispersion pollinique est quasi nulle est le meilleur marqueur de la substitution qui s'opère car au début de l'ouverture de la forêt d'*Erica arborea* l'excellence de sa dispersion pollinique compense la perte des producteurs. Aucun fait climatique ou de dynamisme végétal ne saurait expliquer cette substitution qui a lieu partout en Corse à la même époque et qui correspond sur l'île à l'apogée de la civilisation mégalithique (GROSJEAN, 1971). C'est au milieu de la **zone C** qu'est notée la première apparition des céréales.

Dès la base de la **zone D**, rapportée au début du Subatlantique en raison des notations

régulières de céréales et de la baisse généralisée du pollen arboréen les taux de *Quercus ilex* progressent et cette progression se fait aux dépens de ceux d'*Erica arborea* exclusivement.

**La zone E** porte tous les signes d'une activité anthropique optimale : maximums de céréales et de Poacées, notations régulières de *Juglans*, apparition de *Castanea*, courbes continues de *Quercus suber* et *Olea*, arbres cultivés ; c'est dans cette zone qu'a lieu l'optimum de *Quercus ilex*... Cette activité anthropique, correspondant certainement à une époque historique, outre le fait d'avoir favorisé *Quercus ilex*, a eu deux autres conséquences. L'une, déjà signalée, survenue à l'échelon régional est la diffusion de *Pinus pinaster* responsable de la modeste élévation de ses taux dans la **zone E**, l'autre, plus locale, est l'introduction de *Myrtus* dans le groupement thermophile où, comme dans le diagramme du Fango, il est le dernier venu. L'activité humaine est donc, pour une très large part, responsable du façonnement de ce groupement dans son état actuel.

Comme dans le diagramme du Fango (**zones g et h**) on observe, dans la **zone F**, avec une baisse des indices de culture un effondrement des taux de *Quercus ilex* et une progression de ceux d'*Erica arborea* : un allègement de la pression anthropique conduit ainsi au rétablissement d'une végétation plus naturelle !

Quant à la **zone G**, tout entière issue de l'étude d'un touradon de *Juncus acutus* elle est essentiellement caractérisée par l'intervention brutale de fréquences élevées de pollen de *Pinus* de type *halepensis* (les autres particularités des spectres de cette zone ne seront pas discutées en détail : le changement du type de milieu de dépôt est probablement à l'origine de l'hétérogénéité de ces spectres vis-à-vis de ceux de la zone précédente). L'essentiel de ces taux polliniques est évidemment attribuable à la pinède de *Pinus halepensis* qui peuple la dune, distante du point de sondage d'environ 60 m. En effet, comme dans les autres séquences de Corse (le Fango, [fig. 58](#) ; Creno, [fig. 55](#) ; Bastani, [fig. 54](#)), les fréquences de *Pinus pinaster* ne peuvent pas, dans cette zone la plus récente, être supérieures à celles, de l'ordre de 5% que connaît ce taxon dans les **zones F et E**. Même s'il existe un hiatus entre le sommet de la **zone F** et la base du touradon, ce qui n'est pas prouvé, l'introduction récente de *Pinus halepensis* sur la dune de Saleccia se trouve ainsi démontrée car la **zone F** postérieure à l'optimum agricole ne peut correspondre qu'à l'époque moderne.

Notre opinion est que cet arbre, absent de la flore naturelle de Corse a été introduit sur l'île au cours du 19<sup>ème</sup> siècle. Cette affirmation démontrée dans le cas de Saleccia prévaut aussi pour les autres peuplements de cet arbre rare en Corse et localisés en position sublittorale dans la région nord occidentale de l'île, de St Florent à la presqu'île de Scandola. Sa rareté n'a pas d'autre explication : s'il avait été présent en Corse au début de l'Holocène il eût formé partout sur l'île des bois étendus aux altitudes les plus basses, tenant comme sur le littoral provençal le plus grand rôle dans tous les groupements d'affinités thermoméditerranéennes. Introduit tardivement dans une végétation déjà fortement structurée il ne parvient pas à y trouver une place autre que celle que les reboiseurs lui ont assignée.

### Conclusion

À la question qui était de savoir où étaient les forêts climaciques de *Quercus ilex* à l'Atlantique l'histoire nous permet de répondre sans ambiguïté : ce type de forêt n'existait nulle part en Corse.

La dissymétrie supposée de la végétation des versants de l'île à l'Atlantique est objectivement démontrée.

Quant au Cap corse, dont la topographie et l'exiguïté ont empêché, même à l'Atlantique, la moindre dissymétrie des versants, la courte séquence de Bocca Antilio ([fig. 57](#)) prise au milieu de sa crête culminale conduit à admettre qu'il est, au moins depuis cette époque, le domaine exclusif de

la forêt d'*Erica arborea* dans laquelle *Quercus ilex* ne s'introduit que depuis une époque récente. Est-il besoin de souligner qu'il est fort douteux que les *Quercus* à feuillage caduc aient pu former des forêts climaciques étendues dans ce massif pendant une partie récente plus ou moins longue du Postglaciaire, comme l'a supposé MOLINIER (1959).

Ainsi s'impose presque à l'évidence l'idée qu'*Erica arborea* est un arbre climacique, que beaucoup de ses maquis, comme dans le Cap, les Agriates ou toute la côte occidentale, en sont le témoignage. La connaissance de l'histoire interdit de considérer cette espèce comme un sous-produit de la dégradation des chênaies d'yeuse, comme le proposent la plupart des phytogéographes et notamment DUPIAS (1963) qui écrivait (p. 9) : "*le maquis, paysage végétal le plus caractéristique de la Corse... premier stade de dégradation des chênaies sclérophylles sur sol siliceux, dont les deux constituants fondamentaux sont l'Arbousier et la Bruyère en arbre...*".

Le "carton botanique" de la carte de la végétation de la Corse exprime bien l'idée fautive de son Auteur sur la "végétation potentielle", puisqu'il est objectivement démontré que c'est l'inverse qui correspond à la réalité.

**L'idée qu'il existe en Corse une série d'*Erica arborea* et *Arbutus unedo* dont *Quercus ilex* serait un des jalons peut donc être valablement soutenue.**

### III. LA VÉGÉTATION DES MASSIFS DE L'INCUDINE ET DU SAN PEDRONE EN CORSE

#### Sujet d'examen :

**a.** Le massif de l'Incudine, en Corse (fig. 52), culmine à 2 100 m. Par sa position centroméridionale il est une des montagnes les plus arrosées de l'île. Son altitude modérée, son relief peu accidenté en font par ailleurs la montagne corse la plus "anthropisée" ; l'élevage du porc y est intensif, notamment sur le plateau du Coscione où a été pris le premier sondage (REILLE, 1977).

La végétation actuelle est représentée par des chênaies et des landes. Le sapin est absent. Ces landes ou fruticées sont essentiellement composées de diverses génistées (en particulier *Genista lobelii*) et de *Juniperus nana*. Beaucoup de plantes de ces groupements sont parasitées par des *Cuscuta*. La signification de ces landes a jadis posé problème aux botanistes. Certains les ont considérées comme un climax édaphique ou climatique dans de vastes zones jugées impropres à porter la forêt, d'autres comme des groupements végétaux de substitution d'une forêt climacique.

Le commentaire général du diagramme de la figure 60 vous conduira à trancher cette question, les niveaux datés vous permettant de situer les événements botaniques dans un cadre chronologique (c'est à partir de 1350 de notre ère que la république de Gênes devient maîtresse de toute la Corse).

**b.** Le massif du San Pedrone qui culmine vers 1 800 m est situé au cœur de la Castagniccia au sud du Cap corse (fig. 52) et sa végétation, d'où le sapin est totalement absent, est partagée entre la châtaigneraie, très vaste et qui s'élève jusqu'à 1 500 m, et la hêtraie qui atteint les sommets.

Dans le commentaire général succinct du diagramme de la fig. 60 vous vous efforcerez, notamment, de proposer une interprétation de la signification de cette châtaigneraie (le châtaignier, *Castanea sativa*, est une espèce dont le pollen est peu transporté ; sa pollinisation, malgré ses longs chatons mâles, est essentiellement entomochore).

#### Commentaires :

**a.** La date 3 860 +/- 120 B.P. situe le début de l'accumulation tourbeuse vers 3 800 B.P. À cette époque, la végétation est une hêtraie indiscutablement établie sur place. *Pinus laricio* est également présent mais ses fréquences modestes traduisent un certain éloignement des peuplements correspondants. Pour tous les autres taxons forestiers, la représentation pollinique, qui varie peu, traduit un apport de moyenne distance. Les deux dates 2 090 +/- 60 B.P. et 1 560 +/- 100 B.P. qui encadrent le début de l'extension du bouleau font ressortir l'existence probable d'une lacune de sédimentation qui se situe aux alentours des quatre premiers siècles de notre ère. C'est pendant cette période que s'est produite une grande transformation de la végétation : la hêtraie a été réduite vraisemblablement par le feu, et sur les espaces libérés le bouleau s'est développé. L'installation du bouleau après l'incendie des forêts est un fait classique en analyse pollinique (*Betula verrucosa*, espèce héliophile qui n'est pas le bouleau des tourbières et lieux humides est la seule espèce de bouleau en Corse ; ses graines germent bien sur sol cendreuse). C'est sans doute le ravinement occasionné par ces importants déboisements qui est la cause de la lacune sédimentaire.

Ces bouleversements ont sans doute créé de nouvelles conditions devenues localement plus favorables au sapin qu'au hêtre et c'est cet arbre qui s'étend ; la régression du bouleau est alors très rapide, cette espèce héliophile ne supportant pas le couvert. La sapinière connaît son apogée au **niveau 60** à une époque qui peut être estimée à 1 100 B.P. À partir de ce niveau, la courbe du sapin chute rapidement et la sapinière évolue en une hêtraie-sapinière dans laquelle le hêtre devient rapidement dominant.

Si cette évolution dans le sens de l'élimination du sapin n'était que l'effet d'une dynamique



naturelle tendant à son remplacement par le hêtre, il n'y aurait aucune raison, étant donné la quasi-similitude phytosociologique de la hêtraie et de la sapinière, pour qu'une phase marquée par l'importance des Graminées vienne s'intercaler entre la sapinière et la hêtraie. Au contraire, si l'on admet un abattage sélectif du sapin, une telle intercurrence est inévitable. La réduction du sapin a dû correspondre, autour du XIV<sup>ème</sup> siècle de notre ère, à une exploitation intensive de cet arbre consécutive à l'occupation génoise. Le hêtre est parvenu encore à s'étendre et à connaître le succès à la suite du sapin, mais de façon très fugace.

Dès que la régression de la sapinière a été consommée, à partir du **niveau 45 cm**, à une époque relativement récente, apparaît dans les spectres le pollen de *Juniperus* et de *Cuscuta*. C'est là le premier témoignage pollinique de l'extension des landes à *Juniperus nana* et *Genista lobelii* au détriment du domaine des formations sylvatiques. En effet, les Génistées sont souvent très parasitées par les cuscutes, ce qui permet de déceler leur présence, les cuscutes remédiant à la faiblesse de la dispersion pollinique des espèces dominantes de ces formations.

Ces landes de fruticées si étendues sur le plateau du Coscione, ainsi que partout en Corse, se sont donc installées à partir du 14<sup>ème</sup> siècle sur des espaces pris essentiellement au domaine de la hêtraie. Dans le diagramme du lac de Creno, fig. 53, une courbe de *Cuscuta* rend compte du premier témoignage des landes à Génistées pendant le Tardiglaciaire et le début de l'Holocène où elles sont indiscutablement climaciques. Ces landes ont donc en Corse une origine double : les plus alticoles sont climaciques et leur première apparition a lieu au Dryas récent, les autres sont le résultat de la dégradation anthropique des forêts. La même interprétation prévaut sur les montagnes nord-africaines pour les xérophytes épineuses en coussinet, physionomiquement assez semblables aux landes de Corse : leur domaine a été considérablement étendu par l'activité humaine (REILLE, 1977).

**b. Le diagramme de la tourbière du Prato di Caldane** ne recèle aucun niveau daté mais la présence tout au long du profil de pollen de *Juglans* et de céréales indique une période relativement récente.

À la base de la séquence, la végétation est une hêtraie-sapinière. À partir du **niveau 70 cm**, les fréquences d'*Abies* s'effondrent, celles de *Fagus* se réduisent inexorablement, alors que les taux d'herbacées indiquent une profonde ouverture des milieux forestiers. Par comparaison avec le diagramme précédent sur lequel un phénomène tout à fait semblable est daté de 650 B.P., l'occupation génoise à partir du 14<sup>ème</sup> siècle peut être rendue responsable de ce déboisement. C'est après la réduction du sapin que les notations de *Castanea* apparaissent de façon caractéristique. Malgré la faiblesse des taux polliniques de cet arbre qu'expliquent à la fois l'éloignement relatif des producteurs et le caractère entomochore de sa dispersion pollinique, la localisation stricte de ses occurrences polliniques à cette partie du diagramme suffit à prouver que l'extension de la châtaigneraie après le 14<sup>ème</sup> siècle est un fait de sylviculture.

Les diagrammes nous enseignent qu'aussi bien dans le massif de l'Incudine que dans celui de San Pedrone d'où il a été éradiqué, le sapin a joué un rôle forestier jusqu'à une époque récente : il pourrait y être à nouveau étendu avec succès.

## IV. LA VÉGÉTATION DU MONT LOZÈRE

### Sujet d'examen

Le diagramme proposé a été réalisé à partir de l'analyse pollinique d'une tourbe prise par carottage dans la tourbière des Nassettes (fig. 61) à 1 390 m d'altitude sur le Mont Lozère.

Le Mont Lozère est une moyenne montagne qui culmine à 1 702 m, située à l'extrémité nord des Cévennes et dont la végétation a posé quelques problèmes dont voici un aperçu (REILLE, 1988) :

- la limite supérieure des arbres, qui se situe autour de 1 300 m, est anormalement basse. Différentes raisons, notamment climatiques, ont été invoquées pour expliquer cette particularité.

- la nature de la végétation forestière naturelle (que les botanistes appellent le climax) n'est pas évidente car les zones actuellement boisées sont en majeure partie des reboisements (essentiellement de pin) datant du siècle dernier ou de jeunes forêts issues de ces reboisements.

- au-dessus de 1 300 m, la végétation est une pelouse où domine *Nardus stricta*, le nard. Cette Graminée circumboréale n'est pas rare dans les montagnes du sud de l'Europe, mais elle forme là une pelouse de plus de 50 km<sup>2</sup> d'un seul tenant. Des nardaies aussi vastes ne sont connues de nos jours qu'en Scandinavie. Certains ont vu dans cette nardaie du Mont Lozère une preuve de l'extension passée de ce type de végétation, notamment à cause des glaciations dont la fin de la dernière date de seulement 10 000 ans. Jusqu'à une époque récente la transhumance était très active sur le Mont Lozère et la nardaie était alors très exploitée.

- enfin, depuis la régression de la transhumance et l'installation du Parc National des Cévennes, se pose le problème de la nature du reboisement de cette montagne ou au contraire, celui du maintien de la nardaie en l'état.

Votre commentaire du diagramme devra essayer de répondre à chacune des questions, auxquelles, comme c'est souvent le cas, la connaissance du passé de la végétation apporte des éléments objectifs de réponse.

### Commentaire : Histoire de la végétation

Pendant la fin du Préboréal, peut-être vers 9 500 B.P., le diagramme rend compte de la végétation du début du Postglaciaire : *Pinus* (*Pinus silvestris* étant donné le contexte) dont les taux sont en régression a peut-être joué un rôle antérieurement, alors que l'image de mégaphorbiées bordières du site est encore attestée par les fréquences des Cypéracées, *Filipendula*, *Rumex*, Apiacées (= Ombellifères) et que les taux d'*Artemisia* et de Poacées (=Graminées) sont les seuls indicateurs de la persistance à plus haute altitude des lambeaux d'une steppe aride et froide qui a existé dans tout le Massif Central pendant le Tardiglaciaire jusque vers 10 000 B.P. (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1988).

Pendant le Boréal, entre 9 000 et 8 000 B.P. s'installe une végétation forestière qui est une chênaie à *Ulmus* riche en *Corylus*. Des taux optimums de *Corylus* supérieurs à 40% caractérisent dans tout le Massif Central cette première période forestière.

À partir de 8 000 B.P. débute un long règne des chênaies diversifiées à *Tilia*, *Ulmus* et *Fraxinus* qui va durer environ 3 000 ans pendant toute la période atlantique, plus favorable aux arbres mésophiles que ne l'est l'époque actuelle et qui correspond partout en Europe à l'optimum climatique postglaciaire. Cependant, bien avant la fin du règne de la chênaie, peut-être autour de 5 500 B.P. (BEAULIEU, 1974) des occurrences isolées de *Fagus* et d'*Abies* se manifestent, signes de la dispersion de ces essences montagnardes dans le domaine des chênaies. On peut y voir le premier signe d'une péjoration climatique qui conduira à la ruine de la chênaie que traduit le mieux la disparition de sa compagne la plus thermophile, le tilleul.

Vers 4 500 B.P. au début du Subboréal s'établit la domination d'une hêtraie qui évolue en une hêtraie-sapinière réalisée à partir de 4 000 B.P. mais au sein de laquelle *Abies* ne joue probablement qu'un rôle très secondaire. C'est dans la partie ascendante de la courbe de *Fagus* que les premiers signes d'activité humaine sont décelables par la notation conjointe de quelques occurrences de pollen de céréales et de *Plantago lanceolata*.

Ces premiers landnams néolithiques, sans conséquences durables sont notés à la même époque presque partout dans le Massif Central, dans la proche Margeride (REILLE, 1987), le Velay (REILLE et BEAULIEU, 1988), le Cézallier (REILLE et coll., 1985). C'est d'ailleurs de cette époque que date la première élévation des taux des Graminées dont la pratique de l'agriculture de type culture sur brûlis est évidemment la cause. Il convient d'ailleurs de remarquer que durant l'Atlantique, pendant l'optimum des chênaies les taux très bas de Graminées d'à peine 5% ne permettaient pas de concevoir la persistance de végétations asylvatiques.

La hêtraie-sapinière, sans doute très puissante, domine la végétation jusqu'au **niveau 40** cm à une date qui peut être estimée au début de notre ère. Son recul à cette époque, ainsi que celui de toutes les autres formations forestières est très brutal. Les herbacées accompagnant l'activité humaine apparaissent avec de fortes fréquences : les céréales, *Plantago*, *Rumex*, *Calluna* et les Graminées attestent du fait que la régression de la hêtraie-sapinière est d'origine anthropique : déboisements à des fins culturelles. *Abies*, dont le bois a toujours été apprécié, disparaît précocement.

Le pollen de *Juglans* et de *Castanea* est régulièrement noté. Cet état déboisé, résultat de la constance de la pression anthropique au moins depuis l'époque romaine persiste jusqu'à la période moderne. L'augmentation brutale et spectaculaire des taux de *Pinus* dans les niveaux les plus superficiels n'est que le reflet des reboisements régionaux datant de la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle et plus sûrement encore la conséquence du rôle conjoncturel de *Pinus* qui suit, comme en Margeride (REILLE et PONS, 1982), le déclin de l'agriculture.

Dans toute la séquence, la courbe du bouleau dont les taux sont parfois assez conséquents n'indique pas autre chose que la présence de l'arbre (*Betula pubescens* probablement) sur la tourbière elle-même ou à proximité immédiate.

Quelle signification accorder à l'événement survenu pendant le Subboréal et signalé dans le diagramme par un trait en pointillés ? Il a pour conséquences une chute très sensible des taux de *Betula*, une disparition des fougères et une augmentation conjointe des fréquences des Graminées et des Cypéracées. Puisque cet événement est sans effet sur la végétation régionale qui est à cette époque la hêtraie-sapinière dans sa phase optimale c'est que les végétaux qu'il affecte appartiennent tous à la végétation locale donc à celle de la tourbière elle-même. Cette évidence indique que l'espèce de *Betula* qui a été touchée ne pouvait être que *Betula pubescens*, arbre des tourbières et lieux humides, sans signification forestière et que les fougères qui disparaissent à ce moment-là sont des fougères palustres et non des fougères forestières. Seul un assèchement local peut rendre compte de l'ensemble de tous ces faits dont l'origine est à rechercher dans une probable modification de l'écoulement de l'eau à la surface du site (modification accidentelle de l'exutoire, drainage temporaire...)

### Réponses aux questions :

L'histoire de la végétation de cette montagne nous indique que sur toute l'étendue de la carotte analysée, depuis au moins 9 000 ans, le pays a toujours été boisé, d'abord peut-être en pinède, puis en chênaie, puis en hêtraie-sapinière jusqu'à ce que de puissants déboisements anthropiques ne viennent démanteler cette dernière. La hêtraie-sapinière en place depuis 4 000 ans représente donc indubitablement la végétation naturelle c'est-à-dire le climax.

Quelles que soient les conditions climatiques actuelles on peut affirmer que la pression anthropique est la cause du maintien à basse altitude de la limite supérieure des forêts.

Bien que le pollen de *Nardus stricta* n'ait pas été distingué de celui des autres Graminées sauvages, l'histoire et la signification de la nardaie peuvent être objectivement déduites du diagramme. Avant la destruction par l'homme de la hêtraie-sapinière, les Graminées, et parmi elles le nard, ne jouaient dans les végétations forestières qu'un rôle très mineur. Le développement des pelouses, est postérieur aux premières manifestations de l'agriculture néolithique et surtout au démantèlement de la hêtraie-sapinière dont une autre conséquence est l'extension des landes à *Calluna*. Ces formations, notamment les pelouses dont la montée continue de la courbe des Graminées atteste l'extension, sont venues occuper des territoires pris sur des espaces forestiers.

L'étendue actuelle de ces pelouses doit tout à une action humaine dont on peut estimer le début des effets les plus pesants aux environs de 2 000 B.P. (commencement de l'occupation romaine).

Dans ces conditions il est clair que la nardaie n'a pas de valeur relictuelle ; son extension récente, d'âge historique, est sans doute une conséquence de la pression pastorale : le nard, herbe raide, d'ailleurs peu prisée par les moutons, s'est vu rapidement favorisé par rapport à toutes les autres Graminées.

Le pin n'a plus joué de rôle forestier sur ce massif depuis au moins 9 000 ans. En accord avec les indications que fournit le diagramme sur la nature de la végétation forestière climacique, le reboisement de cette montagne en pin ne pourrait être que voué à l'échec puisque cet arbre n'a, depuis longtemps, plus aucune place dans la végétation naturelle. Le sapin en revanche pourrait y être planté avec succès.

Quant à l'avenir de la nardaie, puisque son origine est une conséquence de la pression pastorale, sa disparition déjà amorcée ne peut que suivre de près la suppression de la transhumance. Son envahissement partout spectaculaire par le pin sylvestre n'est qu'une étape transitoire qui conduira à court terme au rétablissement de la hêtraie naturelle.

### **Conclusion**

Ainsi, la connaissance du passé, seule clé pour une interprétation vraiment objective du présent permet-elle dans une certaine mesure de prévoir l'avenir : la gestion des espaces naturels devrait s'en inspirer.

## V. LE CAS DE *PINUS SILVESTRIS* EN MARGERIDE

### Sujet d'examen

Le texte suivant et les diagrammes de la [fig. 62](#) sont extraits d'une publication (REILLE et PONS, 1982 : *Comptes rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, Tome 294, série III, p.471-474) qui fait état de "L'HISTOIRE RÉCENTE DE *PINUS SILVESTRIS* L. EN MARGERIDE (MASSIF CENTRAL, FRANCE)". Par un commentaire des diagrammes, résultat de l'analyse pollinique de quatre séquences tourbeuses distribuées le long de la crête de la Margeride, prononcez-vous, à votre tour, sur la "signification de cette essence dans la végétation actuelle".

Dans la région de la Margeride *Pinus silvestris* mérite bien le titre d'"arbre roi" : sans compter les reboisements, de vieilles forêts de cette essence couvrent les contreforts de ce massif et sur sa longue croupe granitique elle-même, l'altitude aidant, *Pinus silvestris* ne forme pas seulement de vastes peuplements apparemment anciens : il intervient aussi dans la plupart des hêtraies où il joue un rôle au moins égal, et souvent supérieur, à celui de *Fagus silvatica*.

Cette omniprésence et cette abondance, qui s'étendent d'ailleurs aux plateaux basaltiques du Velay et pratiquement à tout le bassin supérieur de la Loire, ont justifié l'idée qu'existe, dans cet ensemble régional, un étage de *Pinus silvestris*, c'est-à-dire une zone où, en l'absence d'action humaine et en fonction d'un milieu particulier déterminé par un climat sec et des substrats acides, cet arbre constituerait la forêt naturelle, terme d'une série de végétation. Son domaine, largement et profondément modifié par l'homme, se situerait entre l'étage de *Quercus pedunculata* ou *Quercus sessiliflora* en dessous et celui de *Fagus silvatica* au-dessus : il correspondait donc à une "assez large surface".

### Commentaire

La séquence chronologiquement la plus étendue est celle de Chanaleilles, qui remonte au début du Postglaciaire. L'extension de la chênaie riche en *Corylus* est la première manifestation (Boréal) ; sur les autres séquences ne s'observe que tout ou partie de la période du hêtre (Subboréal + Subatlantique) qui a succédé à l'optimum des chênaies (Atlantique). Ce diagramme dans lequel les fréquences atteintes par le pollen de *Pinus* n'excèdent jamais 5% avant une époque récente, montre clairement que, pendant huit millénaires au moins, *Pinus silvestris* n'a occupé dans la région que des surfaces très réduites.

À Chanaleilles comme à Sainte-Eulalie, les maximums de *Fagus*, qui sont datés respectivement de 2 660±180 B.P. et 2 100±170 B.P., correspondent à des niveaux où aucun signe patent d'une activité pastorale ou agricole de l'homme n'est alors perceptible. Le début de la courbe du pollen de céréales, qui signe l'extension des cultures jusque dans le voisinage immédiat des sites, est bien postérieur puisqu'il est daté de 1 360±160 B.P. à l'Estivalet et correspond donc à l'époque du regain général de l'activité humaine postérieure aux grandes invasions, tel qu'on le connaît immédiatement au sud, dans la région du Mont Lozère.

Cette extension des cultures touche les hautes terres de la Margeride alors que la régression de la hêtraie est bien amorcée. Dans bien des cas d'ailleurs, l'amorce de la ruine de la hêtraie se marque par une montée de la courbe des Éricacées qui, en toute situation, va de pair ou ne précède que de très peu celle des céréales. Or, sur tous les diagrammes, la montée de *Pinus* est toujours postérieure aux premiers témoignages indubitables de mise en culture. Dans le diagramme du Mont Chauvet, où la phase culturelle s'étire suffisamment pour être détaillée, le début de la période agricole qui a laissé les traces les plus importantes remonte au plus à 3 siècles (la date 130±170 B.P. étant significative puisqu'elle correspond à une activité qui exclut une pollution postérieure aux explosions thermonucléaires) et elle précède la seule extension substantielle et durable de *Pinus*,

celle qui a conduit aux taux actuels du pollen de cette essence.

Par ailleurs, tous les diagrammes montrent que le délabrement des hêtraies dans leur état actuel était acquis antérieurement à l'extension de *Pinus silvestris*.

Il apparaît ainsi à l'évidence que la dominance actuelle de *Pinus silvestris* résulte d'un processus immédiatement postérieur aux maximums de l'éclaircissement des forêts de *Fagus* et de l'exploitation agropastorale. Or, ces maximums correspondent évidemment à l'acmé de la poussée démographique rurale moderne qui, dans cette région comme dans toutes les provinces françaises, se situe au siècle dernier et plutôt vers son terme. En conséquence, l'extension de *Pinus silvestris* ne peut être corrélée qu'avec le seul phénomène ayant marqué la région depuis cette époque : la très brutale et profonde déprise agricole qui a suivi immédiatement le maximum démographique.

Cette conclusion implique que le rôle actuel de *Pinus silvestris* dans la Margeride doit tout à un concours de circonstances, qu'il n'existe pas dans cette région d'étage de *Pinus silvestris*. Le "carton botanique" qui, dans la carte de la végétation du Puy (CARLES, 1957) exprime d'après les idées de l'auteur ce qui correspond à la "végétation potentielle" est donc tout à fait discutable.

Certes, les zones où *Pinus silvestris* domine aujourd'hui subissent des conditions un peu exceptionnelles de sécheresse de l'air et du sol : pluies de relief restreintes puisque les vents de l'Océan et de la Méditerranée y parviennent à peu près secs, insolation forte et balayage par des vents de toutes directions, substrat granitique souvent fortement arénisé. Mais ces conditions ont prévalu certainement depuis le début du Postglaciaire de manière à peu près identique à ce qu'elles sont aujourd'hui. Elles expliquent, certes, le succès actuel de cet arbre sans équivalent dans les régions avoisinantes, mais elles n'ont pu effectivement s'exprimer en faveur de cette essence pionnière, affectionnant la lumière et ne craignant guère la sécheresse, qu'à la faveur d'une conjoncture historique tout à fait singulière : déflation générale et sévère des activités agropastorales au terme d'une éradication anthropique massive et étendue des forêts.

La connaissance précise du passé permet donc de prévoir que la prolongation d'une faible pression humaine, rétablissant les conditions naturelles, conduirait à une réduction progressive et inexorable du rôle de *Pinus silvestris* jusqu'à son effacement presque complet.

Cette prédiction est encore étayée par le fait que dans la région du Velay, séparée seulement de la Margeride par l'étroite et profonde vallée de l'Allier, cet arbre a déjà, dans le passé, joué le rôle de conjoncture qui a été souligné. C'est ce que montre le diagramme de la tourbière de Landos (fig. 63).

Dans ce diagramme, comme dans tous ceux du Massif Central, *Pinus* ne joue aucun rôle avant le Subatlantique. Dans la **zone m**, un petit maximum de céréales est le signe, au début de notre ère (1 890+/-60 B.P.) de la mise en place de l'agriculture gallo-romaine responsable de l'abaissement brutal du taux de P.A.

**La zone n** sans céréales ne peut correspondre qu'à la période de profonde déprise agricole qui a suivi la chute de l'empire romain. Dans cette zone les taux de *Pinus* s'élèvent brutalement comme ils le font aussi dans la **zone p** après la régression de l'agriculture moderne.

Dans ce profil un hiatus matérialisé par une passée amorphe correspondant à une période d'émersion, met en contact, vers 160 cm, des niveaux post-romains riches en *Pinus* et sans céréales avec des niveaux très riches en céréales et pauvres en *Pinus*, postérieurs à 470+/-60 B.P. et certainement relativement récents comme l'indique, au-dessus de la passée amorphe la date de 390+/-60 B.P. Des taux élevés d'Urticacées, indiquant la pratique du rouissage du chanvre dans l'eau de la tourbière ou sa culture régionale, accompagnent la courbe des céréales de *Rumex* et de *Plantago lanceolata*.

## VI. LA VÉGÉTATION DU RIF OCCIDENTAL MAROCAIN

### Sujet d'examen

Dans le Rif occidental marocain (fig. 64), 20 km à l'ouest de Chaouen, le Jbel Sougna est un petit massif trapu culminant à 1 600 m. Les étages de végétation subhumide et humide y sont représentés. On rencontre vers le sommet des forêts de *Quercus faginea* et *Quercus pyrenaica* (deux chênes à feuillage caduc) reliées vers le Nord à celles du Jbel Bou Hachem, les plus belles du Maroc. Aux moyennes altitudes le climax semble être la forêt subhumide de *Quercus suber*, partout très dégradée ou celle tout aussi dégradée de *Quercus ilex* (SAUVAGE, 1961).

Le lieu-dit Marzine est une mare à sphaignes, sans eau libre, alimentée par le suintement des versants. L'étang de Tanakob sert de retenue d'eau pour le village qui porte ce nom. La retenue d'eau a été favorisée artificiellement par un remblayage de verrou à une époque indéterminée.

En vous appuyant sur les 2 diagrammes polliniques proposés (fig. 65) comportant des niveaux datés, décrivez les grands traits de l'histoire de la végétation de ce massif en précisant la vraie nature de la végétation actuelle.

Nota : La colonisation de peuplement de l'Afrique du nord par les Arabes s'est faite au cours du 8<sup>ème</sup> siècle de notre ère.

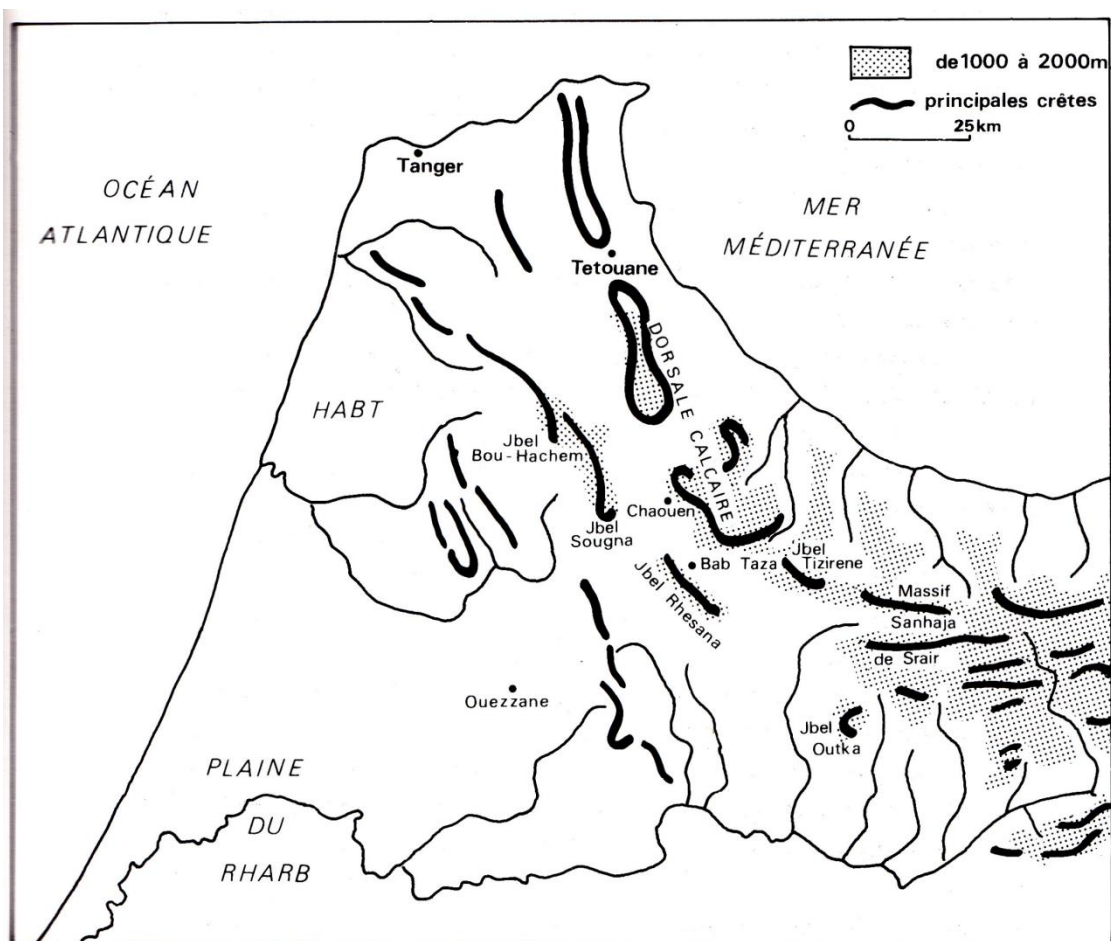


Figure 64 : Le Rif physique, schéma simplifié.

## Commentaire

À l'échelon régional, en considérant l'évolution de la végétation forestière essentiellement, le diagramme de Marzine montre trois parties :

- De la base jusqu'au **niveau 130**, c'est une période forestière caractérisée par l'omniprésence des *Quercus* à feuillage caduc dont le total des fréquences varie de 55 à 65% et qui constituaient par conséquent le climax. *Quercus ilex* et *Quercus suber* ne sont que faiblement représentés.

- À partir du **niveau 125**, alors que le pollen de céréale apparaît dans les spectres en courbe continue, on assiste à un brutal amoindrissement de la représentation des *Quercus* à feuillage caduc. Il s'agit d'un défrichement à des fins culturales : les Chénopodiacées, *Rumex*, *Plantago* apparaissent dans les spectres.

- Au **niveau 105** la régression des forêts de *Quercus* à feuillage caduc est définitivement consommée et pendant leur retrait, entre les **niveaux 125 et 105**, on assiste au départ des courbes de *Quercus ilex* et *Quercus suber* dont l'extension anthropique est une des conséquences des défrichements. Ces deux espèces vont connaître jusqu'au **niveau 40** un optimum, optimum très relatif car la modestie des fréquences atteintes pour chacune des espèces (dont la somme est de l'ordre de 15 à 20%) jointe à l'assez forte proportion de Cistacées, montre qu'il s'agit de formations arborescentes très clairiérées.

C'est vers le milieu de cette période que débute la courbe continue de l'olivier qui ne peut être interprétée autrement que comme une mise en culture et dont le parfait parallélisme avec la courbe d'*Erica arborea* a une signification sur laquelle nous reviendrons. Le début de cette culture de l'olivier faisant suite à la déforestation est daté de 1 070+/-60 B.P. Dans cette période historique ces faits sont à relier directement avec l'invasion de l'Afrique du Nord par les Arabes : en moins de deux siècles d'occupation leur action a profondément modifié la structure de la végétation.

- Du **niveau 30** jusqu'en surface les fréquences des *Quercus* à feuillage persistant diminuent à tel point qu'on peut parler d'une véritable "désertification" de cette partie de la montagne.

Sur le plan purement stationnel quelques indications intéressantes peuvent être données : c'est ainsi que parmi les herbacées, les spectres de la base du diagramme jusqu'au **niveau 100** sont dominés essentiellement par le pollen de *Myriophyllum*, végétal aquatique d'eau libre. **Au-dessus du niveau 100** la courbe de *Myriophyllum* régresse puis s'interrompt totalement et le pollen de cette plante est remplacé par celui de végétaux liés à l'eau mais non strictement aquatiques tels que *Peplis portula* surtout et parfois *Alisma plantago aquatica*, cependant que se développent simultanément les Graminées et les Cypéracées. On assiste donc tout au long du diagramme à un changement progressif du site qui, d'étang qu'il était à la base, devient marécage au fur et à mesure de son atterrissement. Cette succession de groupements végétaux reflète une dynamique normale liée au comblement, qui se fait indépendamment du climat et dont l'origine est le ravinement qui a suivi la déforestation.

Sur le diagramme de Tanakob apparaît, dans les niveaux inférieurs, la mise en culture de l'olivier toujours synchrone du départ de la courbe d'*Erica arborea*. Là aussi cet événement a été daté par le radiocarbone : 1 080+/-55 B.P. Il s'ensuit que ce diagramme pollinique peut être situé facilement par rapport au diagramme de Marzine en mettant en correspondance dans les diagrammes le début des courbes continues d'*Olea europaea*. Le diagramme de Tanakob



correspond donc à la période qui, à Marzine, était celle de l'optimum des *Quercus* à feuillage persistant suivi de l'ultime déforestation ; il la relate d'ailleurs en la détaillant et en la précisant grâce à des datations absolues.

De la base jusqu'au **niveau 65** on assiste à l'ultime déclin des *Quercus* à feuillage caduc (un peu mieux représentés qu'ils ne l'étaient à Marzine à la même époque en raison de l'altitude un peu plus élevée du site) et à un optimum des *Quercus* à feuillage persistant. C'est à partir du **niveau 65**, donc depuis le milieu du XVII<sup>ème</sup> siècle (300+/-55 B.P.), qu'a lieu l'ultime déforestation, véritable "désertification" de la montagne : le taux des arbres qui n'était déjà que de 40% au niveau 65 s'abaisse régulièrement pour atteindre 10% au **niveau 30** à une date < 130 B.P. qui nous amène au milieu du XIX<sup>ème</sup> siècle.

C'est vraisemblablement une poussée démographique qui, depuis le XVII<sup>ème</sup> siècle a été la cause de l'ultime destruction forestière, et c'est probablement de la même époque que date la construction du petit barrage (en vue de la retenue d'eau de l'étang) à des fins culturelles ou domestiques : c'est en effet à partir du **niveau 70** du diagramme que s'observe un développement spectaculaire de la représentation de toutes les plantes d'eau, *Myriophyllum*, *Anagallis* (vraisemblablement *A. tenella*), *Alisma plantago aquatica*, *Ranunculus*, *Ludwigia palustris*, *Sparganium*, *Potamogeton*, qui témoigne à cette date d'une véritable mise en eau du site.

Dans Jbel Sougna le diagramme le plus étendu, celui de Marzine, recouvre parfaitement les faits mis à jour dans le diagramme de Tanakob. Un des faits botaniques les plus frappants est certainement le remplacement d'une chênaie caducifoliée à *Quercus pyrenaica* et *Quercus faginea* solidement installée dans la végétation régionale, par un ensemble forestier dominé par *Quercus ilex* et *Quercus suber*. Ce remplacement, trop rapide pour être imputable à un changement climatique, a été le résultat d'une action humaine très pesante vis-à-vis de la chênaie caducifoliée et la colonisation par les Arabes en est directement ou indirectement la cause. Il en résulte que dans ces conditions, yeuseraie et subéraie sont des végétations de substitution dont la signification est paraclimatique.

Depuis le XVII<sup>ème</sup> siècle s'observe sur ce massif, notamment sur son flanc sud, une intensification de l'action humaine qui a abouti à des stades ultimes de dégradation à travers lesquels le botaniste de l'actuel ne peut que difficilement percevoir ce qu'était il y a seulement quelques siècles le climax forestier de cette montagne.

Pourquoi la courbe continue d'*Erica arborea* débute-t-elle en même temps que celle d'*Olea* ? Il s'agit là d'une simple association pollinique comme il en apparaît parfois dans les diagrammes et dont l'apparente clarté masque une réalité complexe. En effet, *Erica arborea* est dans le Rif une espèce de la chênaie de *Quercus suber* et non des cultures d'*Olea* ou même de l'*Oleo lentiscetum*. Il s'agit par conséquent d'espèces appartenant à des groupements végétaux différents et qui sont les principales espèces productrices de pollen de ces groupements, d'où la curieuse association pollinique qui en résulte. La contemporanéité du départ des courbes continues de ces espèces montre cependant assez clairement qu'une cause commune est (directement ou indirectement), à l'origine de l'extension des groupements végétaux auxquels elles appartiennent. Il n'est pas douteux que ce soit l'accentuation de la pression anthropique qui a suivi l'invasion arabe, qui est à l'origine d'une extension de la culture de l'olivier en montagne, d'une part, et d'une déforestation des suberaies dont les groupements de dégradation sont surtout riches en *Erica arborea*, d'autre part. Le pollen de

cette espèce apparaissait d'ailleurs de façon erratique dans le diagramme de Marzine, avant la période en cause.

## VII. LA VRAIE VALEUR DES CHÊNAIES SCLÉROPHYLLLES DANS LE BASSIN DE LA MÉDITERRANÉE OCCIDENTALE

Les exemples qui précèdent ont clairement montré le caractère paraclimacique et artificiel des chênaies de *Quercus ilex* et *Q. suber* dans le Rif marocain (fig. 65). Des faits identiques ont été mis en évidence en **Tunisie du nord** comme le montrent deux diagrammes polliniques (fig. 66) de séquences prélevées dans les montagnes de Kroumirie (BEN TIBA et REILLE, 1982). Les spectres de la base des deux séquences indiquent qu'avant que ne s'opère la substitution, qui dans cette région siliceuse profite uniquement à *Quercus suber*, les deux sites séparés par plus de 200 m de dénivelée étaient dans le domaine naturel exclusif de *Quercus canariensis* (= *Quercus faginea*). La réduction des forêts naturelles de cet arbre est évidemment la conséquence de déboisements anthropiques dont l'évidence est soulignée par les céréales.

La même substitution s'observe dans d'autres régions du pourtour de la Méditerranée occidentale, en Dalmatie et en Istrie (BEUG, 1967, 1977 ; BRANDE, 1973), en Provence (TRIAT-LAVAL, 1979), en Languedoc (PLANCHAIS, 1985), avec un diachronisme en rapport avec les vicissitudes historiques qu'a connues chaque région : elle est ancienne en Provence comme en Corse où le Néolithique débute à l'Atlantique, récente (d'âge historique) dans le Rif, en rapport avec l'arrivée des Arabes.

Ainsi s'impose avec force l'idée que dans le bassin de la Méditerranée occidentale depuis les plaines alluviales jusque vers 1 300 m, les chênaies sclérophylles de *Quercus ilex* et *Q. suber* ont remplacé à différents moments du Postglaciaire, toujours en relation avec une action anthropique reconnaissable dans les diagrammes, des chênaies de chênes à feuillage caduc tels que *Quercus pubescens*, *Q. canariensis*, *Q. pyrenaica*.

***Quelle était donc la place du chêne vert dans ces régions avant que n'intervienne la substitution qui l'a conduit à son statut actuel, c'est-à-dire au début du Postglaciaire ?***

***Les chênaies de *Quercus ilex*, qui pour beaucoup de phytogéographes et d'écologistes de l'Actuel est l'arbre méditerranéen par excellence, ne sont-elles nulle part climaciques ?***

C'est en Provence que la réponse à la première question est la mieux documentée (TRIAT-LAVAL, 1979, NICOL-PICHARD, 1987, TRIAT-LAVAL et REILLE, 1981).

À la fin de la dernière glaciation, pendant "l'état zéro" durant lequel la végétation provençale est une steppe de même nature que celle connue partout ailleurs dans le sud de l'Europe, les diagrammes polliniques attestent la présence du chêne vert (ainsi que des feuillus mésophiles parmi lesquels des chênes à feuillage caduc) dans deux types de refuges : les plus méridionaux occupaient les talwegs des fleuves côtiers, aujourd'hui submergés par la mer, et qui conduisaient alors à un rivage marin à 100 m au moins au-dessous de son niveau actuel. Les autres parsemaient les expositions les moins froides du cadre montagneux de moyenne altitude.

Pendant l'Interstade tardiglaciaire s'observe une extension de la pinède alors que quelques îlots de chêne à feuillage caduc sont notés dans des sites privilégiés.

Nulle extension du chêne vert n'est enregistrée pendant cette première dynamique alors que rien n'indiquait pendant l'état zéro une plus grande rareté de ses refuges par rapport à ceux

des chênes à feuillage caduc. La détérioration climatique du Dryas récent interrompt ce premier essor forestier.

Avec l'amélioration qui caractérise le début du Postglaciaire s'amorce la reforestation définitive qui, entre 10 000 et 9 000 ans B.P. laisse la meilleure place à la pinède rapidement supplantée par le développement précoce et durable d'une puissante chênaie de *Quercus* à feuillage caduc (probablement *Q. pubescens*). Le fait fondamental est que le chêne vert dont la diffusion régionale s'accomplit pourtant à cette époque ne prend aucune part dans cette reforestation. Sa courbe étale et ses faibles fréquences semblent indiquer dans cette période de forte dynamique, des conditions de stabilité de ses biotopes hors du domaine de la souveraine chênaie caducifoliée. Un tel statut pollinique dans les diagrammes ne trouve d'explication qu'en supposant que le chêne vert était alors localisé dans les seules stations subrupicoles ou rocheuses qu'il partageait au début du Postglaciaire, pendant l'apogée des pinèdes, avec *Juniperus* sur lequel il a précocement pris le pas pour des raisons climatiques et de concurrence.

Comme en Corse dans la plaine orientale (fig. 56) les régions planitiales du sud-est de la France devaient être pendant l'optimum climatique, le domaine exclusif des chênaies caducifoliées, mais alors qu'en Provence le chêne vert trouvait dans un cadre collinéen de montagnes calcaires de nombreux biotopes pouvant l'accueillir, son extrême rareté en Corse s'explique par la présence exclusive de substrats siliceux très compacts, partout plus favorables à sa concurrente *Erica arborea*.

En Provence c'est aux environs de 7 000 B.P. que l'immixtion du chêne vert dans le domaine de la chênaie caducifoliée s'accomplit : elle intervient immédiatement après que les signes de défrichements et d'agriculture de type néolithique aient été enregistrés dans les diagrammes.

La seconde question était demeurée sans réponse jusqu'à ce que deux nouvelles séquences, l'une du sud de l'Espagne (PONS et REILLE, 1988), l'autre du Haut Atlas marocain (BERNARD et REILLE, 1987) n'apportassent de nouveaux éléments d'appréciation.

### **1) La tourbière de Padul (fig. 67)**

À 20 km au sud-est de Grenade (Andalousie), la tourbière de Padul occupe une vaste dépression allongée au pied de l'extrémité orientale de la Sierra Nevada. L'un des sondages a livré le diagramme de la figure 67 pour lequel les données botaniques et radiométriques permettent une interprétation facile et non équivoque.

#### **Le Pléniglaciaire final, l'état zéro**

Cette **zone f** ne se singularise que par des taux très bas du P.A. autre que *Pinus* et des Graminées et par le haut niveau des fréquences de *Pinus* et des steppiques. De tels spectres indiquent que tout le pollen arboréen est d'origine plus ou moins lointaine au regard du site

et ne peut évidemment provenir que d'arbres isolés. Il en résulte qu'aucune signification n'est à accorder au fait que les fréquences de *Quercus* à feuillage caduc, très faibles, demeurent légèrement supérieures à celles de *Quercus ilex*. Cette zone ne contient aucune indication de rémission climatique (de même que son homologue chronologique dans la séquence des Échets, fig. 36). La **zone g** n'est qu'un "accident local" : elle montre bien la

réduction qu'une production pollinique locale, celle de *Sparganium*, impose à l'apport lointain de *Pinus*.

La sortie de l'état zéro est attestée par la montée des courbes des *Artemisia* et des Chénopodiacées, signe de l'extension de la steppe qui provoque un effondrement des taux de *Pinus*. Cet événement, de même nature et de même âge (ici 15 200 +/- 180 B.P.) que celui décrit aux Échets (fig. 36), dans les Alpes du sud (fig. 38), en Aubrac (fig. 37) et dans l'extrémité orientale des Pyrénées (fig. 40), est pour toute l'Europe du sud le meilleur marqueur de l'amélioration climatique qui caractérise le début du Tardiglaciaire. Vouloir trouver dans cet événement, comme le font certains auteurs, un argument à une aridité supposée croissante est en contradiction flagrante avec ce qu'on connaît de l'écologie actuelle des steppes.

### Le Tardiglaciaire

La **zone h** représente le départ d'éléments pionniers d'une végétation arbustive à base de *Juniperus*, *Hippophae* et *Betula*. En j s'opère une progression simultanée de *Quercus ilex* et *Quercus* à feuillage caduc mais celle-ci est éclipsée par de forts taux de *Pinus* qui évoquent une étape plus tardive en Europe moins méridionale (cf. le Tardiglaciaire de Pelléautier, fig. 38). La rapidité de la dynamique qui provoque cette sorte de télescopage tient évidemment à la banalité, à l'échelon régional, des refuges de toutes ces essences.

En k, les taux de *Quercus* signalent leur suprématie à basse et moyenne altitude. Les fréquences élevées de *Quercus ilex* indiquent que les peuplements de cet arbre entourent immédiatement le site et le début de courbe continue de *Pistacia* atteste la présence d'un environnement végétal thermophile. *Juniperus* constitue des formations en altitude dont l'équivalent n'a pu se former antérieurement aux alentours du site à cause de l'installation précoce des *Quercus*.

Dans la **zone l** le stade du Dryas récent apparaît avec une netteté tout à fait exceptionnelle au niveau de la courbe de *Quercus ilex*.

Par ailleurs, si l'extraordinaire décroissance de *Quercus ilex* et le maximum des steppiques s'expliquent mutuellement, le fléchissement à peine marqué des *Quercus* à feuillage caduc et le léger renforcement de *Pinus*, voire de *Juniperus*, font question. Pour rendre compte de l'ensemble des détails du diagramme, il faut admettre que les formations à base de *Quercus ilex* et *Pistacia* entouraient immédiatement le site avant le Dryas récent et que c'est l'effondrement de leur production pollinique qui a, au moins autant que leur raréfaction, facilité la représentation des autres formations régionales dans l'influx pollinique que recevait la tourbière. Ainsi, l'impulsion dont bénéficiaient les steppiques se traduit dans les spectres de façon exagérée, ce qui compense la réduction de l'influx de *Pinus* et *Juniperus* et rend moins sensible l'amointrissement des chênaies à feuillage caduc (nécessairement éloignées du site compte tenu de leur étagement sur la Sierra Nevada).

### Le Postglaciaire

En m, le rétablissement soudain de taux élevés de *Quercus ilex* et *Pistacia* conforte l'hypothèse de l'intervention d'une simple baisse de leur production pollinique durant le Dryas récent. Cependant, le maintien de taux non négligeables de steppiques implique que la végétation forestière, dans laquelle *Pinus* ne tient pourtant aucun rôle, n'était pas encore

fermée.

En dépit de la montée des fréquences des Poacées vraisemblablement édaphiques et des Sparganiacées du marais qui réduit la signification du rapport P.A./T, la **zone n** représente certainement, avec une raréfaction de *Juniperus* et des steppiques, le règne de la végétation climacique du début de l'Holocène : formation thermophile à *Quercus* type *ilex*<sup>\*10</sup> et *Pistacia* au niveau du site, chênaie caducifoliée au-dessus, *Quercus suber* présent dans la région. En effet, les **zones o et p** ne constituent à l'évidence que des accidents locaux résultant d'apports instantanés de pollen de Poacées et de spores monolètes d'origine tout à fait stationnelle.

Avec les **zones q et r**, la courbe continue de *Quercus suber* et la quasi-absence de *Juniperus* comme des steppiques indiquent que les conditions postglaciaires optimales pour la végétation mésophile sont atteintes.

Enfin, la végétation des **zones s et t** se caractérise surtout par des maximums de *Quercus ilex* et par le maintien de fréquences élevées de *Quercus suber* et *Pistacia*. Il faut souligner que rien dans le diagramme ne laisse prévoir que l'édification de la tourbe va cesser : c'est un événement soudain, donc de nature géologique ou anthropique, qui met un terme à la séquence vers 4 500 B.P.

La séquence de Padul est la première à mettre en évidence dans les régions méditerranéennes occidentales un développement climacique des chênaies sclérophylles de *Quercus ilex* pendant l'Interstade tardiglaciaire. Ceci découle au moins *pro parte* du fait que parmi les sites dont l'histoire de la végétation est connue, Padul est le plus méridional et le plus proche de refuges arboréens pléniglaciaires abondants. Cette situation a permis une reprise rapide de la végétation affranchie des complications migratoires.

## 2) La daya Tighaslant (fig. 68)

C'est une petite mare temporaire située à 2 197 m d'altitude dans l'Atlas de Marrakech au Maroc. Le diagramme pollinique (fig. 68) résultant de l'analyse de ses sédiments (BERNARD et REILLE, 1987) retrace une histoire de la végétation et du climat qui peut être rapprochée de celle de Padul.

La comparaison entre ces deux sites distants de 800 km n'est pas dénuée de sens car la différence d'altitude compense largement l'éloignement.

La **zone A** témoigne d'une végétation de la première moitié du Postglaciaire dans laquelle *Pinus* (probablement *Pinus halepensis*), *Quercus canariensis* et *Q. ilex* jouent dans la végétation, en fonction de l'exposition et sur un certain gradient altitudinal des rôles assez équilibrés. Le taux de P.A. supérieur à 70% indique un état forestier. Cette zone trouve un équivalent à Padul, où *Pinus* s'efface plus précocement, dans la **zone n**. C'est *Pistacia* qui, à Padul est l'arbre thermophile à la place d'*Olea*.

La **zone B** qui correspond à l'état forestier le plus mésophile de toute la séquence ne peut être rapportée qu'à la période d'optimum climatique. Les taux de *Quercus ilex* et de *Pinus* baissent de moitié par rapport à la zone précédente alors que ceux de *Quercus canariensis* qui doublent, atteignent des taux de 40% analogues à ceux notés actuellement dans les forêts de cette essence (BEN TIBA, 1982). Cette zone dans laquelle existent des occurrences régulières

---

<sup>10</sup> Du point de vue de la morphologie le type *Quercus ilex* ressemble *Quercus coccifera* dont le pollen est identique.

de *Quercus suber*, trouve un équivalent dans la **zone q** du diagramme de Padul. Tout porte à croire que le site connaissait à cette époque un bioclimat méditerranéen humide qui n'existe plus actuellement que dans la partie la plus orientale du Haut Atlas. Les conditions d'humidité optimales sont la cause du succès de *Quercus canariensis* et expliquent à la fois la baisse simultanée des taux de *Pinus* et de *Quercus ilex* mais aussi d'*Olea*, encore plus xérophile, dont l'écho pollinique d'origine nécessairement plus lointaine diminue de façon significative, ainsi que la notation régulière et ascendante de *Quercus suber*.

Dès la base de la **zone C**, l'apport pollinique de *Pinus* s'efface presque complètement et *Quercus ilex* se substitue à *Quercus canariensis*, *Quercus suber* et *Olea* disparaissent des spectres. Du point de vue climatique ces faits sont le signe à la fois d'un refroidissement et d'un assèchement. Paradoxalement c'est à cette époque que le pullulement des plantes d'eau (*Ranunculus aquatilis* d'abord puis *Polygonum amphibium*) témoigne d'une mise en eau du site. Bien sûr ces végétaux aquatiques ne sont pas des indicateurs d'humidité climatique. Une retenue artificielle de l'eau d'écoulement de la daya par obstruction de son exutoire en est à l'origine et ultérieurement s'observent, dans la seconde moitié de la **zone C**, les premiers signes manifestes de l'anthropisation du milieu : l'apparition des céréales et d'une courbe continue de *Cistus* qui signent le début de la dégradation des forêts de *Quercus ilex*. Une autre marque de dégradation anthropique est le rôle accidentel joué par *Pinus* dans deux spectres chevauchant les **zones C** et **D**. Cette bouffée de *Pinus* est la conséquence d'un rôle conjoncturel joué par *Pinus halepensis* à moyenne distance.

La **zone D** montre des spectres en relation directe avec la végétation actuelle : *Quercus canariensis* disparaît des spectres, *Quercus ilex* est en constante régression alors que les taux de *Cistus* sont soutenus. *Olea* se manifeste en courbe continue, *Juglans* et les céréales sont présents dans tous les spectres. Cette zone est à rapporter sans ambiguïté à la période moderne, postérieure à l'arrivée des Arabes.

Or la daya Tighaslant, comme d'immenses territoires du Haut Atlas, connaît actuellement un bioclimat semi-aride froid sous lequel *Quercus canariensis* ne peut pas vivre : les précipitations y sont insuffisantes et les températures minimales trop basses. Cette référence à l'écologie actuelle conduit à admettre que c'est un déterminisme climatique qui est à l'origine du remplacement de *Quercus canariensis* par *Quercus ilex* même si cette substitution s'est faite dans une période où les signes d'activité humaine sont patents.

En revanche, antérieurement à l'optimum climatique, dans la première moitié du Postglaciaire, à une époque où nulle action humaine n'est envisageable, *Quercus ilex* formait des forêts naturelles à l'altitude du site.

La même chose s'observe à Padul, dans une autre région actuellement semi-aride avec une netteté accrue car l'histoire de la végétation y est connue depuis le Pléniglaciaire : *Quercus ilex* a connu à Padul un succès climacique non seulement au début du Postglaciaire mais aussi pendant l'Interstade Tardiglaciaire à des époques bien antérieures à toute intervention humaine.

La comparaison de l'histoire des chênaies sclérophylles dans ces deux sites actuellement semi-arides avec celle des régions du nord de la Méditerranée, subhumides ou humides, montre que, si dans ces dernières *Quercus ilex* ne s'est étendu jusqu'à un moment avancé du Postglaciaire que dans des stations subrupicoles d'où il n'a pu se substituer aux chênaies caducifoliées que grâce à l'ouverture anthropique, partout démontrée, de celles-ci, il a par

contre trouvé très tôt un grand domaine naturel continu dans toutes les régions actuellement semi-arides.

**Ces faits historiques conduisent naturellement à penser que *Quercus ilex* connaît son optimum climacique en bioclimat semi-aride.**

### VIII. RÉPONSE À LA QUESTION DU PIN A CROCHETS DANS LE MASSIF CENTRAL

L'aire de répartition de *Pinus uncinata* est une aire disjointe (SANDOZ, 1987). Cet arbre forme dans les Pyrénées de vastes forêts subalpines entre 1 600 et 2 300 m (GAUSSEN, 1926). " *Dans les Alpes occidentales, le pin à crochets est partout subordonné au mélèze ou à l'épicéa suivant les cas, y formant un peu partout des bois peu étendus ; il est assez répandu, toujours en mélange, dans les Alpes Centrales, les Carpates et les monts Sudètes*" (ROUX, 1908). Comme un relais entre les deux parties principales de l'aire " *le pin à crochets est également la seule essence subalpine jugée naturelle du mont Ventoux où on l'observe entre 1 350 et 1 700 m notamment sur l'épaule occidental du versant sud* " (ROUX, 1966).

Ailleurs le pin à crochets n'est connu qu'en quelques localités isolées dans des stations soit tourbeuses, soit au contraire rocheuses du Jura (GUINIER, 1958), des Vosges (GUINIER, 1959) et du Massif Central (QUEZEL et RIOUX, 1954).

Faisant référence aux stations tourbeuses du Massif Central, Claudius ROUX (1908 l.c.) écrivait " *qu'il soit réfugié aujourd'hui dans la tourbière, c'est un fait qui coïncide exactement avec les observations du même arbre dans les Vosges et le Jura. Qu'il soit en voie de disparition, espèce antique, démodée pour n'avoir pas montré la capacité de s'adapter à des conditions de milieu un peu changeantes, figée dans ses qualités immuables, et, pour tout dire d'un mot, demi-fossile... c'est aussi très naturel*" (p. 52).

En revanche, pour expliquer la répartition apparemment paradoxale des stations de *Pinus uncinata* du Jura, GUINIER (1958 l.c.) écrivait : " *d'une grande souplesse de tempérament, très tolérant vis-à-vis des conditions de climat et de sol, le pin à crochets est capable de s'installer sur les sols les plus ingrats et sous les climats les plus divers. C'est un pionnier, un occupateur (sic) de places vides.*" (p. 54).

Quoi qu'il en soit, tous les phytogéographes sont actuellement d'accord, à la suite de la magnifique étude de Claudius ROUX (1908) pour considérer toutes les stations isolées du Massif Central comme relictuelles : l'abaissement des étages de végétation lors de la dernière glaciation aurait conduit à une aire continue de *Pinus uncinata* que le réchauffement postglaciaire aurait morcelée.

Ceci implique que le pin à crochets se soit jadis montré " *le maître de la montagne*" (ROUX l. c. p. 50). C'est bien ainsi que QUEZEL et RIOUX (1954) interprètent la trouvaille, dans les monts du Cantal entre 1 600 et 1 650 m " *d'assez nombreux exemplaires d'ailleurs rabougris*" de pin à crochets : pour ces auteurs ils constituent " *bien les vestiges de l'ancienne forêt, où comme dans les Alpes il occupait l'horizon sylvatique supérieur*". C'est bien ainsi, encore, que la plus récente mise au point biogéographique considère ces stations puisque, SANDOZ (1987) qualifie de " *naturelles*" (p. 260) les stations isolées du Massif Central dont " *l'importance historique est plus qu'à souligner*" (p. 263) et dans lesquelles le pin à crochets " *fait figure de relique*" (p. 265).

Les trois principales stations de pin à crochets du Massif Central, en Margeride, dans les

monts Dore et les monts du Forez (fig. 69) sont localisées sur des tourbières dont l'analyse pollinique permet d'apporter, grâce à une connaissance objective et directe du passé de la végétation, une réponse définitive à la question de l'indigénat du pin à crochets dans cette région. Comme nous le verrons, la distinction pollinique de *Pinus uncinata* et de *Pinus silvestris*, n'est pas nécessaire pour cette discussion.

## 1 La tourbière de la Barthe (fig. 70)

Cette station du pin à crochets est située à environ 1 200 m d'altitude, au sud-est du puy de Sancy, entre le ruisseau de Neufont et la Clamouze à la limite des massifs du mont Dore et du Cézallier. Le diagramme de la fig. 70 fait état de l'analyse pollinique d'un sondage de 4,5 m dans lequel la chronologie de la végétation ne pose pas de problème dans cette région dont le passé est maintenant bien connu (REILLE, et coll, 1985; GUENET, 1986; MARAMBAT, 1986).

Le début de la sédimentation tourbeuse a lieu pendant le Boréal (**zone A**) que caractérise la chênaie à *Ulmus* riche en *Corylus*. Le passage à l'Atlantique se marque par la chute de *Corylus* et le début de la courbe continue de *Tilia*. Ce passage, quoique non matérialisé dans la lithologie, a lieu brutalement. Par ailleurs la **zone B** qui contient des occurrences de pollen de *Fagus* et *Abies* est directement en contact avec des spectres datant du Boréal.

Il y a donc lieu de penser qu'un hiatus, comme il s'en produit souvent de façon aléatoire dans les tourbières (cf. p. 59) est intervenu entre les **zones A et B** puisqu'il est démontré que, dans la région, a existé au début de l'Atlantique une végétation de chênaies à *Tilia* sans *Fagus* ni *Abies* (GUENET, 1986).

Dans la **zone B**, la notation de 2 grains de pollens de céréales associés à un pic de *Betula* et d'herbacées évoque assez sûrement un "landnam" néolithique qui est probablement l'un des plus anciens notés dans le Massif Central. Sur la base des données régionales acquises dans plusieurs autres sites, un âge d'environ 6 000 B.P. peut raisonnablement être attribué à la **zone B**, où l'on note la présence d'une passée de cendres volcaniques émanant probablement d'un des volcans du groupe du Pavin (cf. chapitre F).

La **zone C** est caractérisée par l'immixtion de *Fagus* et *Abies* dans le domaine de la chênaie.

Pendant le Subboréal, la hêtraie-sapinière est la seule formation sylvatique (**D,E,F**). Bien que les céréales soient absentes de la **zone E**, la quasi-permanence de *Plantago lanceolata*, le meilleur marqueur de l'activité anthropique, souligne son existence à l'échelon régional, dans des sites d'ailleurs connus (REILLE et coll, 1985) du Cézallier tout proche.

Les céréales sont rares encore au début du Subatlantique dans la **zone G**, pendant laquelle a lieu la réduction anthropique de la hêtraie-sapinière qui, comme toujours, atteint d'abord *Abies*.

Dans les quatre dernières zones du profil les signes d'une anthropisation de plus en plus pesante sur la végétation forestière sont patents : en **H** les taux médiocres d'*Abies* sont le résultat de la généralisation de son exploitation à l'échelon régional alors que les céréales apparaissent régulièrement et que *Carpinus* se manifeste, peut-être au début de l'occupation romaine. En **I** l'effondrement brutal des taux de *Fagus* signe un cycle d'incendie que souligne



l'élévation des fréquences d'*Alnus* et de *Pteridium*, dans un domaine proche de la hêtraie. *Juglans* est noté pour la première fois en **J** où la régression forestière est maximale. Les céréales et les plantes ségéo-rudérales (*Plantago* et *Rumex* en particulier) connaissent leur optimum qui concerne probablement toute la période historique du Moyen-âge aux temps modernes; en **K** enfin, alors que l'optimum agricole est dépassé et que la régularité des notations de *Picea* ne laisse aucun doute de l'attribution de toute cette zone à la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle et au 20<sup>ème</sup> siècle, les taux de *Pinus* véritablement explosifs indiquent sa plantation sur le site même, où il est actuellement présent.

## 2 La tourbière de la Pigne (fig. 71)

Cette tourbière située à 1 350 m d'altitude dans le massif de Pierre-sur-Haute aux confins du Puy de Dôme et de la Loire (commune de Chalmazel) recèle la plus vaste station de pin à crochets du Massif Central sous la forme d'un peuplement d'une dizaine d'hectares. Son sondage a livré 195 cm d'une tourbe noire assez décomposée.

Dans le diagramme de la fig. 71 la **zone A** correspond à la fin de l'Atlantique : fin de la courbe continue de *Tilia*, courbes initiales de *Fagus* et *Abies*. L'occurrence de céréales et des taux de Poacées exceptionnellement élevés pour cette période indiquent que cette zone correspond à un "landnam", peut-être vers 5 000 B.P., dont *Quercus* aurait été la principale victime. En effet les taux polliniques de cet arbre sont peu élevés pour cette période et resteront assez stables jusqu'à leur effondrement final d'âge historique.

Pendant le Subboréal s'observe, comme partout ailleurs dans le Massif Central, la

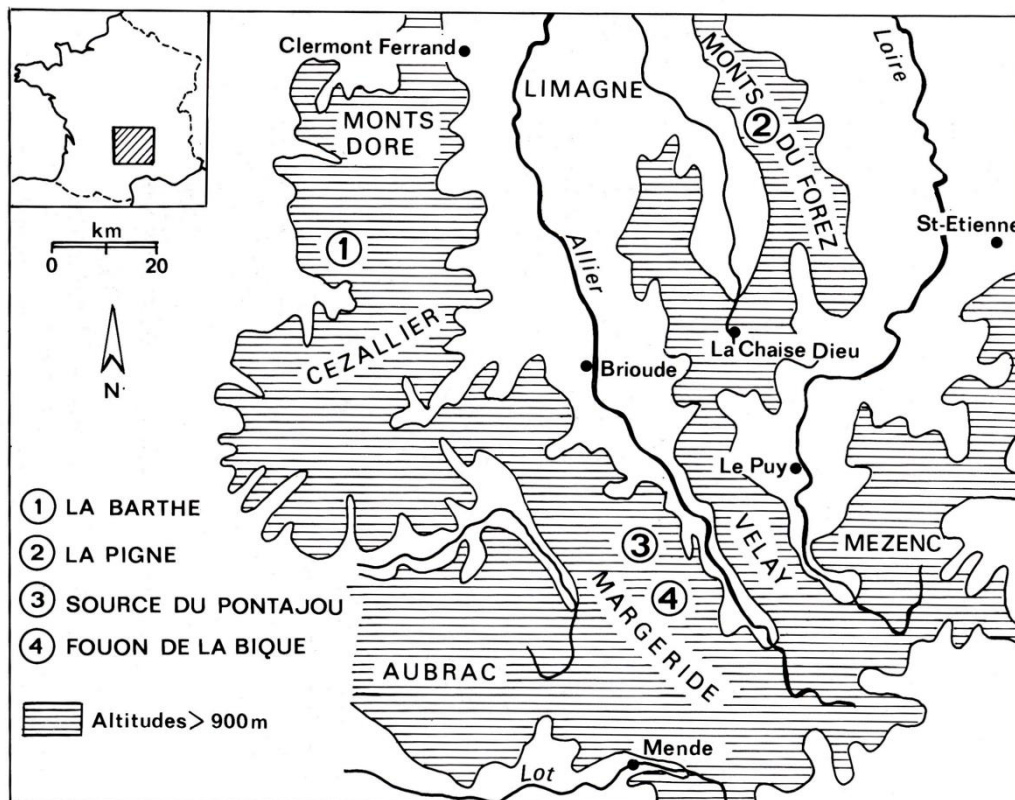


Figure 69 : Localisation des stations de pin à crochets du Massif Central.

progression (B) puis le règne (C) de la hêtraie-sapinière. Comme à la Barthe la persistance des notations de *Plantago lanceolata* indique la permanence de l'activité humaine à l'échelon régional.

Nous avons fait débiter le Subatlantique avec la première notation de pollen de *Juglans* et celle-ci coïncide avec l'apparition de *Carpinus* et une baisse momentanée des taux de *Fagus* et *Abies* qui améliore la perception de *Pinus* (D).

Ces manifestations associées à la culture des céréales sont probablement imputables à la période des premiers siècles de notre ère. **La zone E**, sans céréales, pourrait correspondre à l'époque des "grandes invasions".

Le début de la courbe continue des céréales (**F**) associé à une chute générale des taux de P.A. indique le Moyen-âge. Quant à la **zone G**, où s'observe avec un état de délabrement forestier maximum l'optimum des céréales, elle ne peut correspondre qu'à l'acmé de la période agricole moderne.

Depuis le début de l'accumulation tourbeuse, c'est-à-dire pendant au moins 5 000 ans, les taux de *Pinus* très faibles attestent l'absence de l'arbre sur la tourbière et l'importance négligeable de cette essence dans la végétation.

En revanche, dans la dernière **zone du profil (H)**, les taux de *Pinus* supérieurs à 50% indiquent sa présence sur le site où il est encore aujourd'hui. Ses fréquences s'élèvent brutalement, conjointement avec la notation de *Picea*, arbre dont les premières plantations de reboisement datent de la seconde moitié du 19<sup>ème</sup> siècle, et lors même que l'optimum agricole est déjà dépassé.

L'histoire nous enseigne donc que sur ce site, *Pinus uncinata*, absent de la région, n'a été planté sur la tourbière où il subsiste aujourd'hui, que dans la seconde moitié du 19<sup>e</sup> siècle.

### 3. La tourbière des sources du Pontajou (fig. 72)

La station de pin à crochets des sources du Pontajou (affluent de la Seuge) est située sur la "montagne" de Margeride à 1 370 m d'altitude près du village de Chanaleilles (fig. 48).

Elle a été découverte en juillet 1952 par les participants de la 80<sup>ème</sup> Session Extraordinaire de la Société Botanique de France (BESQUEUT, 1953).

L'histoire révélée par l'analyse pollinique de cette tourbière (fig. 72), est facile à situer dans le cadre régional par ailleurs bien connu, (REILLE *et al*, 1985 et chapitre E, V).

L'ensemble du profil a été rapporté au Subatlantique. Dès la base, dans la **zone A** s'observe la régression de *Fagus*. En B *Abies* disparaît, *Fagus* achève sa régression alors que les céréales se manifestent en courbe continue. Cette zone qui trouve un bon équivalent dans la zone 12 des diagrammes de la Fouon de la Bique, (fig. 50) correspond au Moyen-âge. Comme partout ailleurs en Margeride *Pinus* (qu'il s'agisse de *Pinus silvestris* ou de *Pinus uncinata*, indifféremment) est absent de la surface de la tourbière et ne joue aucun rôle dans la végétation régionale, comme l'attestent ses fréquences inférieures à 5%.

Dans la **zone C** correspondant à l'optimum des céréales, les taux de *Pinus* qui ne dépassent qu'une fois 20% indiquent un rôle accru de cette essence dans la végétation régionale, mais témoignent encore de l'absence de l'arbre sur la tourbière même. D'ailleurs la chute des taux de *Pinus* au profit des Ericacées (*Calluna* et *Vaccinium*) le confirme. C'est seulement dans la dernière zone du profil que les taux maximaux de *Pinus*, supérieurs à 30%,

prouvent l'établissement de l'arbre sur la tourbière au moment des premières notations de *Picea*.

*Pinus uncinata* a donc été planté sur cette tourbière, à l'époque des premiers reboisements en *Picea*, il y a au plus un siècle et demi.

La même conclusion s'impose à la Fouon de la Bique, où s'observe aussi un peuplement de pin à crochets et où la période en cause est détaillée dans le diagramme 6 (fig. 51) grâce à l'analyse pollinique d'un touradon de *Molinia*.

## Conclusion

Dans les trois stations de *Pinus uncinata* du Massif Central considérées jusqu'à présent naturelles par les phytogéographes, l'introduction récente de cette essence sur les tourbières au siècle dernier est démontrée.

D'un intérêt sylvicole évident, elle n'a dû être inspirée aux reboiseurs que par l'innocent désir de conjurer le maléfice qui, dans la conscience populaire, entoure encore toutes les zones humides et singulièrement les tourbières jugées dangereuses "*même pour les animaux*" (ROUX l.c.p.51).

L'absence totale de rôle de *Pinus* dans la région antérieurement à sa culture, implique bien sûr que *Pinus uncinata* n'a jamais formé de "*forêt où comme dans les Alpes il occupait l'horizon sylvatique supérieur*" comme l'ont imaginé un peu hâtivement QUEZEL et RIOUX (1954).

Le fait que le Tardiglaciaire et le tout début du Postglaciaire soient absents des profils présentés ici ne saurait amoindrir cette conclusion. Le Massif Central français est une des régions d'Europe où le passé de la végétation depuis le Pléniwürm est probablement des mieux connus par l'étude de 88 sites tourbeux ou lacustres, plus de 130 diagrammes polliniques, 7 000 spectres acquis depuis moins de 10 ans au Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1988) : aucune autre région d'Europe n'a été aussi pauvre en *Pinus* jusqu'au siècle dernier. Voilà pourquoi il n'était pas nécessaire, dans ce travail, de s'acharner à la distinction pollinique entre *Pinus silvestris* et *Pinus uncinata*.

Il s'ensuit que depuis "l'état zéro" du Pléniwürm final, l'aire de *Pinus uncinata* n'a jamais été continue entre les Pyrénées et les Alpes. La disjonction actuelle de l'aire de cet arbre est donc antérieure au Würm.

Il n'est donc plus possible de soutenir le caractère relictuel des stations de *Pinus uncinata* du Massif Central, sauf à refuser aveuglément de tenir compte des données historiques.

## IX. L'ORIGINE DE LA STATION DE PIN A CROCHETS DE LA TOURBIÈRE DE PINET ET DE QUELQUES STATIONS ISOLÉES DE CET ARBRE DANS LES VOSGES ET LE JURA

### 1. La tourbière de Pinet (fig 73)

Aux confins des départements de l'Aude et de l'Ariège, la tourbière de Pinet (880 m) occupe une superficie d'environ 45 ha à l'extrémité occidentale du plateau de Sault (fig. 39). C'est une région calcaire affligée d'un rude climat; les précipitations y sont élevées, de l'ordre de 1 500 mm. Ces conditions favorisent le sapin qui forme, au nord de la tourbière, la magnifique forêt de Bélesta.

L'originalité de la végétation de cette tourbière bombée, presque entièrement envahie par la callune est l'existence d'un peuplement de pin à crochets (*Pinus uncinata*) auquel elle doit sa célébrité. Cette essence forme dans les Pyrénées des forêts subalpines entre 1 600 et 2 300 m. C'est dire que la petite station de la tourbière de Pinet à 880 m d'altitude seulement, en plein étage montagnard de végétation, est très isolée de l'aire actuellement naturelle de l'espèce. Cette situation exceptionnelle a depuis longtemps excité la curiosité des botanistes et des biogéographes qui ont imaginé, pour l'expliquer, des hypothèses qui, en l'absence de preuves directes, ont abouti à une sorte de consensus quasi unanime qui peut se résumer de la façon suivante (GAUSSEN, 1929) : au Tardiglaciaire et au début du Postglaciaire, la situation basse des étages de végétation a amené l'aire continue du pin à crochets au voisinage de la tourbière de Pinet sur laquelle il a pu se maintenir depuis cette époque malgré l'amélioration climatique à la faveur des conditions exceptionnellement froides dont le milieu tourbeux est responsable.

Le diagramme pollinique de la figure 73 permet de discuter cette opinion en la confrontant à un document historique objectif.

Le début de la sédimentation, d'abord lacustre, remonte au Préboréale. C'est une période où s'observe classiquement, comme ailleurs en Europe du Sud, sauf le Massif Central, un

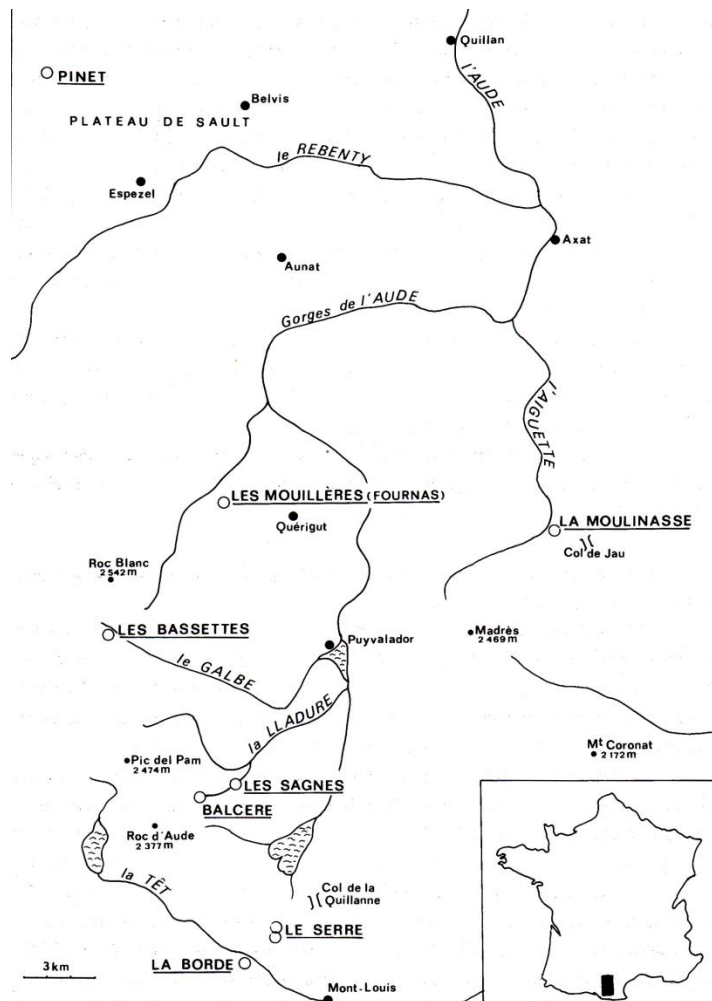


Figure 39 : Localisation des sites étudiés dans l'extrémité orientale des Pyrénées.

succès optimal de *Pinus* alors qu'une riche flore herbacée porte témoignage soit de lambeaux de végétations steppiques hérités du Tardiglaciaire (Poacées, *Artemisia*, Composées diverses), soit de mégaphorbiées typiques du Préboréal (Apiacées, *Filipendula*). Bien que le pollen de *Pinus uncinata* n'ait pas été distingué, dans cette analyse, de celui de *Pinus silvestris*, autre taxon ayant pu jouer un rôle forestier à cette époque, nous pouvons admettre qu'une forêt de *Pinus*, peut-être *Pinus uncinata*, était alors la seule végétation forestière au voisinage de Pinet (comme nous le verrons, la détermination spécifique de *Pinus* est sans conséquence sur la démonstration).

**Le Boréal** est l'époque de la mise en place d'une chênaie à *Corylus* et *Ulmus* qui se substitue à la pinède : les taux de *Pinus* s'effondrent et demeureront voisins de 10% pendant une très longue période. Localement, le site se transforme en un marais envahi par les Cypéracées.

La brièveté du rôle joué par *Betula* dans le boisement du début de l'Holocène est à souligner. Il s'explique probablement par la stricte proximité des refuges des taxons mésophiles dans les profondes vallées calcaires qui entaillent ou entourent le plateau de Sault, situation favorable à l'installation immédiate de ces derniers, notamment *Quercus*.

**L'Atlantique** est caractérisé au début (**zone e**) par une chute des taux de *Corylus*, qui semble fournir, comme dans le Massif Central, un bon signal, ainsi que par une stagnation de ceux d'*Abies* : chênaies et sapinières se partageaient le terrain en fonction de l'exposition. L'optimum climatique est probablement atteint dans la **zone f** que soulignent les maximums de *Fraxinus* et surtout *Taxus*, relativement abondant. Le rôle de *Tilia* est très modeste, en rapport avec les caractéristiques climatiques qui sont toujours celles de cette rude région. La **zone g** est probablement la conséquence d'un landnam néolithique (culture sur brûlis) dans le domaine de la sapinière; en effet, en même temps qu'une rétraction des taux d'*Abies*, pourtant dans la phase ascendante de sa courbe, et la notation de quelques grains de pollen de céréales, s'observe une bouffée de pollen d'arbres héliophiles, *Betula*, *Alnus* et *Corylus*. La **zone h**, avec des taux exceptionnels d'*Abies* n'est peut-être qu'une conséquence du landnam ou plutôt une continuation de cette pratique dans un domaine de la sapinière moins proche du site : les effets d'un éclaircissement forestier sur la floraison et la dispersion pollinique d'*Abies* ont été montrés (fig. 34). La stabilité des autres formations végétales interdit, en tout état de cause, une référence au climat.

**Le Subboréal** correspond certainement à l'optimum de la sapinière (**zone i**); sa fin est marquée, comme en Europe moins méridionale, par la chute de *Fraxinus* et la disparition de *Taxus*. Au cours du Subboréal, les occurrences de *Fagus*, dont le pollen avait été noté de façon erratique pendant tout l'Holocène, deviennent régulières.

Nous avons fait débiter **le Subatlantique** avec la première chute généralisée du taux de P.A. et cette limite précède de très peu les premières notations régulières de *Juglans* et des céréales. La première conséquence de la généralisation de la déforestation à l'échelon régional est l'apparition de la hêtraie qui va localement connaître un optimum (**j**).

Peu d'exemples sont aussi démonstratifs de l'origine anthropique d'une hêtraie. Étant donné la proximité des refuges d'*Abies* et de *Fagus* dont rendent compte les occurrences de leur pollen dans les spectres du début de l'Holocène et la similitude de leurs exigences écologiques, force est d'admettre qu'un fait de concurrence, peut-être simplement chorologique, est la cause du succès précoce d'*Abies* et de la subordination de *Fagus*.

La deuxième conséquence est une meilleure perception du flux pollinique régional de *Pinus*, dont les taux s'élèvent modestement d'environ 10% à quelque 15%.

Dans la **zone k**, où *Juglans* et les céréales apparaissent régulièrement et où s'accomplit une lente rétraction de la hêtraie, d'autres taxons cultivés ou typiques du Subatlantique sont également notés : ce sont *Castanea*, dont le pollen est perçu jusque dans cette région calcaire, *Fagopyrum*, le sarrasin; *Olea*, dont le pollen est présent dans tous les spectres traduit banalement l'immense pouvoir de dispersion de cet arbre cultivé; *Carpinus*, dont les plus proches stations connues sont à quelques dizaines de km seulement de Pinet. Notons que dans cette **zone k**, correspondant assurément à une époque historique, les taux de *Pinus* demeurent stables et inchangés, autour de 15%.

Dans cette région calcaire où n'existent pas de landes à *Calluna*, la courbe de ce taxon, excellent marqueur, ne traduit pas autre chose que la progression de cette bruyère à la surface de la tourbière en fonction de son atterrissement progressif. C'est dans la **zone k**, en même temps que les premières notations de *Juglans*, que les taux élevés de *Calluna* indiquent l'état de maturation optimal de la tourbière : c'est à la fin de cette zone que cesse la croissance de la tourbe, et l'analyse pollinique doit se poursuivre dans un touradon de *Molinia*.

**La zone l**, où s'observe le plus faible taux de P.A. depuis le début de l'Holocène, dû à un délabrement forestier maximum, correspond à la fin de la période agricole; elle peut être attribuée, sur cette base aux deux derniers siècles puisqu'elle *précède immédiatement* la première notation de *Picea*, arbre planté en reboisement dans la seconde moitié du 19ème siècle. Dans cette zone, les taux de *Pinus* atteignent péniblement 20%.

Enfin, ce n'est que dans la dernière zone du profil, alors que l'optimum agricole est nettement dépassé et que le pollen de *Picea* est présent dans tous les spectres, que les taux de *Pinus* (*Pinus uncinata*, bien sûr, puisque l'arbre est encore présent sur le site!) atteignent brutalement 45%.

L'ensemble de la séquence ne montre donc que deux zones, les deux extrêmes, que séparent quelque 9 000 ans, où les taux de *Pinus* permettent de soutenir raisonnablement l'existence d'un peuplement de *Pinus* sur le site.

En effet, pendant tout l'Holocène, les taux de *Pinus*, étales et de l'ordre de 10%, ne peuvent pas traduire autre chose qu'un "bruit de fond", bien modeste même, pour une région où ont toujours existé à quelques kilomètres seulement, des forêts étendues de *Pinus uncinata*.

Nulle part ailleurs dans l'extrémité orientale des Pyrénées et en dehors de forêts fermées, ce qui a toujours été le cas de la tourbière de Pinet à toutes les époques, l'apport régional de *Pinus* est inférieur à 10%. Il faut vraiment aller dans des régions totalement privées de pinèdes, comme le Massif Central, pour trouver des valeurs moindres. Sur le plateau de Sault, en des lieux aussi éloignés que possible de toute pinède, quatre spectres de pluie pollinique actuelle ont fourni des valeurs comprises entre 15 et 24%.

À la vue de ces faits, persister à admettre que le peuplement actuel de *Pinus uncinata* de la tourbière de Pinet est une relictte de la forêt de *Pinus* qui entourait le site au Préboréal revient à supposer qu'un bois de *Pinus* a pu se maintenir sur place sans fleurir pendant environ 9 000 ans, ce qui est difficilement soutenable.

Le pin à crochets a donc été récemment introduit sur la tourbière de Pinet, probablement au siècle dernier, sensiblement à l'époque des premiers reboisements en épicéa.

La production pollinique de cette pinède est bien médiocre en rapport avec l'état

physiologique de ses individus : 13 spectres de pluie pollinique actuelle ont révélé des valeurs comprises entre 15 et 46%, voisines de 25% dans huit cas sur treize.

## 2 Le cas des Vosges (fig 74)

"Dans les Vosges, le Pin à crochets naturel est actuellement rare et fait figure, comme dans le Massif Central, de relique" (SANDOZ, 1987). Il se trouve confiné à quelques stations tourbeuses autour de Gerardmer. La plus étendue est celle de la tourbière du Beillard dont le carottage a livré le diagramme pollinique de la figure 74.

Il révèle une histoire forestière assez semblable à celle enregistrée à Pinet et dans l'extrémité orientale des Pyrénées en général (fig. 40 et 41) : le pin a connu dans les Vosges un succès optimal pendant l'interstade tardiglaciaire (Allerød) et au début du Postglaciaire (Préboréal) puis une éclipse de quelque 9 000 ans, au cours de laquelle ses fréquences sont toujours inférieures à 10%, qui s'étend sur tout le Boréal et l'Atlantique, règne des chênaies, et le Subboréal et la plus grande partie du Subatlantique, époque de la hêtraie-sapinière. Selon EDELMAN (1985) qui a étudié par l'analyse pollinique et les macrorestes végétaux une autre station de *Pinus uncinata* voisine de celle du Beillard, la Goutte Loiselot, et dont l'étude a fourni des informations datées, ce n'est qu'à partir de 300 ans B.P. (fin du 17<sup>ème</sup> siècle) que l'élévation brutale des taux de *Pinus* atteste sa présence sur place. L'auteur de cette étude concluait évidemment, après une discussion détaillée, à une introduction récente, par l'homme, de *Pinus uncinata* sur la tourbière (EDELMAN, 1985 p.73).

Le diagramme pollinique de la tourbière du Beillard impose une conclusion identique (fig 74).

## 3 Le cas du Jura (fig. 75)

Le pin à crochets connaît dans le Jura un statut actuel assez semblable à celui qui est le sien de nos jours dans les Pyrénées. Il occupe d'une part "*des stations rocheuses sur les crêtes des hautes chaînes, avec des interruptions cependant et une abondance plus ou moins grande (signalons, par exemple, l'important massif de pin à crochets du Crêt-de-la-Neige, mais l'absence de cette essence sur le Colombier-de-Gex...*" (SANDOZ, 1987 p. 263), d'autre part des stations tourbeuses de plus basse altitude, hors de son aire subalpine.

Le passé de la végétation est bien connu dans la région du Jura suisse dite des "Franches montagnes" autour de l'étang de la Gruyère par l'admirable travail de pionnier de JORAY (1942) et l'étude plus récente de HUBSCHMID et LANG (1985). C'est une région où *Pinus* a joué seul un rôle forestier au début du Postglaciaire comme dans les Pyrénées et les Vosges.

Le diagramme pollinique de la figure 75 résultant de l'analyse d'un site de cette région témoigne d'une histoire postérieure à cette "époque du pin". Il débute probablement au cours de l'Atlantique qu'indiquent les taux élevés de *Tilia* et *Corylus* et relate depuis au moins 5 000 ans l'installation et les péripéties d'une sapinière-hêtraie-pessière.

Pendant toute cette période le rôle de *Pinus* est nul et cette essence a assurément été absente de la surface de la tourbière pendant une longue période.

Ce n'est que postérieurement à la destruction de la hêtraie-sapinière, dont bénéficie

*Picea*, que l'élévation brutale des taux de *Pinus* atteste l'introduction sur la tourbière où il se trouve encore, de *Pinus uncinata*. L'âge de cette immixtion n'est pas connu avec précision.

Dans cette région où *Picea* est indigène, la courbe de ce taxon ne peut pas servir de marqueur des reboisements, comme dans le Massif Central ou les Pyrénées. C'est *Juglans*, *Carpinus* et les ségéo-rudérales (céréales, *Plantago lanceolata*) qui indiquent l'âge moderne de cette introduction.

## Discussion

Alors que *Pinus uncinata* est unanimement reconnu par les phytogéographes comme "un pionnier, un occupateur de places vides" (GUINIER, 1958), que les tourbières où nulle autre espèce arborescente ne peut vivre ont toujours été pendant le Postglaciaire, "des places vides", souvent même les seules, et que les pinèdes sur tourbière de cet arbre livrent toujours dans les spectres actuels des proportions de pollen supérieures à 25% (le plus souvent de 30 à 50%), les fréquences extrêmement basses (jamais supérieures à 15%) de *Pinus* tant à Pinet que dans les tourbières des Vosges, et du Jura, pendant une durée du Postglaciaire de quelque 9 000 ans sont inconciliables avec l'existence locale d'une pinède.

Certes il est connu (ELLENBERG, 1978) que dans des conditions défavorables *Pinus* peut se maintenir sur place sans fleurir en produisant des bourgeons racinaires, mais assurément pas pendant une aussi longue période; en quoi les conditions climatiques de la période considérée eussent-elles pu être défavorables à *Pinus* par rapport à la période actuelle qui lui est, semble-t-il, favorable?

Dans les trois cas qui ont été présentés l'argument pollenanalytique force donc à rejeter la persistance, sur la tourbière même, d'une pinède entre le Préboréal et la période moderne.

Cette interprétation n'exclut nullement que quelques individus isolés à la production pollinique insignifiante aient pu se trouver sur la tourbière à toutes les époques. Dans les Pyrénées par exemple où ont existé pendant tout le Postglaciaire d'immenses forêts de *Pinus uncinata* à quelques kilomètres seulement de la tourbière de Pinet, c'est l'inverse qui serait surprenant quand on sait que des individus isolés de cette espèce se rencontrent de 800 m en Aragon à 2 750 m dans le massif des Encantats.

Ainsi s'explique à Pinet (REILLE inédit) et dans les Vosges, à la Goutte Loiselot (EDELMAN, 1985), la présence de macrorestes de *Pinus* correspondant à des époques (depuis 6 000 B.P. dans les Vosges) antérieures aux premiers signes d'action humaine, dans des zones polliniques où les fréquences de *Pinus* sont inférieures à 10%<sup>11</sup>

Le fait que cet arbre pionnier ait existé jadis sur les tourbières où il forme maintenant des forêts, sans jamais avoir pu s'y implanter efficacement alors même qu'il s'agissait pour lui de "places vides" est aussi sur argument de poids pour penser qu'il n'y a naturellement pas sa place. Cette façon de voir résout l'ambiguïté de sa répartition soulignée avec force par les phytogéographes : l'essence n'existe que dans les régions climatiquement ou édaphiquement les plus sèches des montagnes de son aire (SANDOZ, 1987), et sur les tourbières. Lorsque l'on croit que seules les tourbières "ont permis au pin à crochets de trouver des stations refuges, à l'abri de la concurrence impitoyable des autres essences mieux armées que lui et

<sup>11</sup> À Pinet, un tronc de *Pinus* correspondant à la zone h du diagramme a fourni un âge de 5 450 +/- 70 B.P. (Ly 4650)



qui proliféraient avec l'amélioration climatique qui a conduit aux conditions actuelles". (SANDOZ, 1987 p. 270) on est aussi forcé d'admettre pour l'expliquer que "la tourbière constitue pour ce pin un sol plus ou moins physiologiquement sec" (ibid p. 270), mais la démonstration reste à faire !

Alors que le pin à crochets est dans son aire subalpine un arbre d'une belle venue, dépassant fréquemment 15 m de hauteur et 40 cm de diamètre, tous les phytogéographes qui ont décrit ses peuplements sur tourbières ont souligné son aspect chétif et rabougri, sa taille réduite, on pourrait presque dire son rachitisme<sup>12</sup>.

Ces constatations s'accordent bien mal avec le caractère prétendu naturel de ces stations. Pour l'expliquer il faut évidemment admettre aussi que sur ce milieu "physiologiquement sec" "l'excès d'humidité favorise en un premier temps la germination des graines mais devient ensuite préjudiciable pour le développement du Pin." (ibid p. 270).

Dans les régions où existent aujourd'hui des pinèdes de *Pinus uncinata* isolées sur tourbières, la signification biogéographique de ces forêts n'est pas univoque :

- dans le Massif Central, où n'a pas existé au début du Postglaciaire d'"époque du pin" (sauf en de rares localités isolées), *Pinus uncinata* a probablement été introduit au cours du 19ème siècle.

- dans les régions où a existé une "époque du pin", telles que les Pyrénées, le Jura et les Vosges, *Pinus uncinata* a pu se maintenir sur la tourbière sous forme d'individus isolés et il a été favorisé ou réintroduit à une époque récente. Dans les Vosges, selon EDELMAN c'est au cours du 18ème siècle, (fig. 74), en accord avec le fait que les plus vieux arbres du site de la Goutte Loiselot sont âgés de 310 ans (EDELMAN, 1985 p. 72), dans le Jura et à Pinet où les plus vieux arbres vivants n'ont pas plus de 150 ans, c'est seulement à partir du milieu du 19ème siècle.

Dans ces régions, la signification de ces forêts est la même que celle de la nardaie du mont Lozère.

À moins de confondre *flore* et *végétation* et d'accorder le qualificatif de relictuel aux *taxons* qui sont sortis indemnes de la dernière glaciation, c'est-à-dire toutes les espèces actuelles, puisqu'il est quasi certain que le dernier Glaciaire n'en a fait disparaître aucune, ces stations tourbeuses isolées de *Pinus uncinata* ne sont pas relictuelles, toutes celles que nous avons prises en exemple ont une origine récente. Leur prétendue origine glaciaire ne peut plus être soutenue que par les nostalgiques d'une époque où la biogéographie historique se faisait, par la force des choses, en l'absence de documents directs.

---

<sup>12</sup> À Pinet, les plus vieux individus, d'environ 150 ans, ont un diamètre qui n'excède pas les 16 cm ; dans une tourbière du Jura suisse proche de celle des Enfers, au sein d'un peuplement de même âge, un arbre de 112 ans avait un diamètre de 8 cm de diamètre.

## CHAPITRE F

### LE DIAGRAMME POLLINIQUE, INSTRUMENT COMPLÉMENTAIRE DES DATATIONS ABSOLUES

#### I. PRINCIPE DE DÉTERMINATION DE L'ÂGE D'UN ÉCHANTILLON ORGANIQUE PAR DOSAGE DU RADIOCARBONE

Le radiocarbone, de masse atomique 14 est un isotope radioactif du carbone 12. Il est formé de façon continue dans la haute atmosphère par l'action du bombardement des rayons cosmiques sur les atomes d'azote. Puisqu'il est radioactif, il se détruit régulièrement de façon naturelle en se transformant en azote par émission d'un rayonnement. Sa période de désintégration ou demi-vie, c'est-à-dire le temps nécessaire à la disparition de la moitié des atomes est de 5 730 ans. Après diffusion dans l'atmosphère il forme avec l'oxygène de l'air du gaz carbonique et grâce à la photosynthèse, il est ainsi incorporé de façon homogène dans le cycle du carbone. Il s'ensuit que si l'on fait l'hypothèse que pour une période passée donnée le rayonnement cosmique est demeuré constant et qu'il a exactement équilibré la perte de  $^{14}\text{C}$  par radioactivité, durant cette période d'équilibre, la teneur en  $^{14}\text{C}$  de l'atmosphère et partant, de tous les organismes vivants a été constante.

À la mort de l'organisme, l'assimilation cesse alors que la désintégration du  $^{14}\text{C}$  continue selon une loi bien connue : le cadavre de l'organisme s'appauvrit en  $^{14}\text{C}$  et le dosage du radiocarbone dans les restes qui en subsisteront permettra de calculer le temps écoulé depuis la mort de l'organisme. En obtenant des dates correctes pour du matériel organique d'âge bien connu (galettes enfouies lors de l'ensevelissement de Pompéi sous les cendres du Vésuve en 79), LIBBY (1955) a donné force à cette hypothèse et fondé la méthode qui lui valut le prix Nobel. En réalité le datage de matériel biologique d'âge bien connu (fragments de troncs datés grâce aux cernes annuels de croissance des arbres) a montré que le flux des rayons cosmiques a varié dans le temps ce qui a pour conséquence une relation complexe entre le temps calendaire et le temps radiocarbone, ce dernier étant tout de même universel. Cette complication n'a de conséquence pratique que pour les disciplines du passé qui manipulent un temps calendaire (égyptologie, par exemple). En paléoécologie il suffit de savoir que toutes les dates sont exprimées en "années radiocarbone".

La désintégration radioactive étant un phénomène statistique, l'âge obtenu "*ne peut être considéré comme un âge exact à l'erreur de mesure près, mais comme le centre d'une période de plus grande probabilité dont la répartition est donnée par la valeur de l'écart type (sigma) qui accompagne toujours toute date  $^{14}\text{C}$ . Ainsi l'âge exprimé par  $t \pm \text{sigma}$  signifie que l'âge réel est situé probablement à l'intérieur d'une période centrée sur  $t$* " (GILOT et al, 1969), mais cette

probabilité ne vaut que 68% (2 chances sur 3) pour la période comprise entre  $t + \sigma$  et  $t - \sigma$ .

Puisque toutes les mesures d'âge absolu sont exprimées avec un écart type de 1 sigma elles ne sont probablement justes que dans 2 cas sur 3. L'utilisateur de dates  $^{14}\text{C}$  doit donc s'attendre à 1/3 de résultats faux. C'est la raison pour laquelle les mesures d'âge absolu ne peuvent pas être utilisées comme des éléments intangibles; elles doivent toujours faire l'objet d'une critique à l'aide d'éléments d'appréciation qui permettent cette critique : comme nous allons le voir l'analyse pollinique le permet (PONS et coll., 1988).

## II. EXEMPLE DE CRITIQUE DES DONNÉES RADIOMÉTRIQUES : LA DATATION DE L'EXPANSION DE *FAGUS* ET *ABIES* DANS LE MASSIF CENTRAL (FIG. 76)

Le Massif Central est une montagne qui a été largement englacée pendant le Würm et les témoignages de ce que fut "l'état zéro" tels qu'ils sont révélés par l'analyse pollinique du lac du Bouchet en Velay (REILLE et BEAULIEU, 1988) indiquent des conditions périglaciaires extrêmement sévères, arides et froides.

Pendant le Postglaciaire, les arbres mésophiles s'y sont répandus pour y former des forêts à partir de bases extérieures situées à la périphérie du Massif : des refuges. Pour tous les taxons arboréens cette reforestation implique donc une migration dont la vitesse de progression est liée aux aptitudes chorologiques des taxons, aux conditions de concurrence qu'ils rencontrent et surtout aux conditions climatiques qu'ils subissent.

Ces simples remarques trouvent une expression dans les diagrammes polliniques qui, dans les meilleurs cas, enregistrent pour les arbres forestiers le même type de scénario dont les diagrammes des fig. 38 et 39 donnent de bons exemples :

- le pollen du taxon apparaît d'abord sous forme d'occurrences de plus en plus régulières qui correspondent à une phase de *dispersion* de l'arbre à partir de ses refuges; cette dispersion peut avoir eu lieu, c'est le cas pour *Quercus*, pendant l'Interstade tardiglaciaire;

- le pollen du taxon atteint de basses fréquences réalisant une "queue de courbe" au cours de la *diffusion* régionale de l'arbre (pendant le Préboréal pour *Quercus*, par exemple);

- la partie ascendante de la courbe pollinique du taxon jusqu'à ses plus hautes fréquences traduit *l'expansion* régionale de l'espèce;

- le palier de la courbe pollinique à ses plus hauts taux indique le règne ou *optimum* de l'arbre considéré, témoin des meilleures conditions écologiques pour sa croissance ;

Peut être considérée comme une "région historico-biogéographique" toute aire dans laquelle le début des courbes des taxons arboréens constitue un événement botanique synchrone. Dans une telle région cet événement est un excellent marqueur d'une époque. C'est pourquoi la datation de tels événements botaniques est recherchée par les pollenanalystes.

Dans le Massif Central, 38 dates  $^{14}\text{C}$  intéressent le début des courbes (dispersion, diffusion, expansion) de *Fagus* et *Abies* (fig. 76) entre 6 800 et 3 000 B.P. et proviennent de cinq régions naturelles qui sont : le nord Cantal, le Cézallier, la planète de Saint-Flour, l'Aubrac et le Velay.

Une telle série de mesures d'âge absolu est exceptionnelle et la confrontation des données botaniques et radiométriques conduit à une critique objective de ces dernières que l'expression même des résultats du  $^{14}\text{C}$  devrait rendre obligatoire dans tous les cas (les résultats des datages sont donnés avec un intervalle de 1 sigma qui ne correspond qu'à une probabilité d'exactitude de 68%).

S'il est vrai que le pollenanalyste a le choix dans la date, des solutions différentes voire contradictoires lui étant proposées, l'interprétation chronologique de la dynamique végétale adoptée par les Auteurs (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1988) est celle qui, logiquement s'appuie sur le plus grand nombre de dates  $^{14}\text{C}$  convergentes pour le même événement. Cette interprétation est

schématisée dans la fig. 77 dans laquelle pour chaque date  $^{14}\text{C}$ , repérée par le numéro d'ordre qui est le sien dans la fig. 76, sont représentés, d'une part le résultat de la mesure radiométrique (un point situe la date, un trait fin l'intervalle de confiance), d'autre part l'étendue de l'événement botanique qu'elle recouvre (en trait épais).

Dans le cadre de l'interprétation adoptée, le lot de 38 dates  $^{14}\text{C}$  comporte 4 catégories :

- dates pour lesquelles l'intervalle de  $\pm 1$  sigma recouvre tout l'événement botanique : ces dates, au nombre de 13 sont évidemment celles qui fondent la chronologie adoptée : 2, 4, 11, 15, 17, 19, 20, 23, 24, 31, 34, 35 et 38.

- dates pour lesquelles l'intervalle de  $\pm 1$  sigma touche l'événement botanique : 5, 6, 12, 13, 14, 16, 27, 32 et 36. Ces dates sont compatibles avec le lot de 13 dates précédentes.

- dates pour lesquelles l'événement botanique est recouvert totalement, ou partiellement touché par un intervalle de confiance de 2 sigma (7, 10, 21, 29, 30 et 37), toutes ces dates sont peu informatives.

- dates pour lesquelles l'événement botanique n'est pas touché même par un intervalle de confiance de 2 sigma : 1, 3, 8, 9, 18, 33, 22, 25, 26, 28. Ces dates sont incompatibles avec le lot de dates qui fondent la chronologie adoptée.

Au total la chronologie de la dynamique admise, qui situe la dispersion de *Fagus* vers 5 800 B.P., sa diffusion dans le Massif Central vers 5 400 B.P. et vers 5 000 en Velay et le début de son expansion régionale vers 4 700 B.P., s'appuie sur 22 dates cohérentes comme le montre le tableau suivant :

Régions	Cantal	Cézallier	Planèze	Aubrac	Velay	Nombre de dates favorables
Dynamique admise	4	0	2	7	9	<b>22</b>
Dynamique plus vieille	1	2	0	2	5	<b>10</b>
Dynamique plus récente	1	1	1	0	3	<b>6</b>
<b>Total des dates</b>	<b>6</b>	<b>3</b>	<b>3</b>	<b>9</b>	<b>17</b>	<b>38</b>

Trois autres prises en compte des dates  $^{14}\text{C}$  pourraient être envisagées :

- tenir pour valables les dates 8, 22 et 25 (issues de 2 régions différentes), qui situeraient antérieurement à 6 000 B.P. le début de la courbe de dispersion régionale de *Fagus* et les dates 1, 9 et 26 (issues de 3 régions différentes) qui situeraient vers 5 500 B.P. le début de son expansion, mais cette hypothèse condamne comme trop vieilles le lot des 13 dates qui fondent l'interprétation admise et encore plus les dates 3, 10, 18 et 29.

- tenir pour valables les dates 3, 7, 10 et 18 (provenant de 3 régions différentes) qui situeraient peu après 5 000 B.P. la dispersion régionale de *Fagus* et les dates 21, 33 et 37 qui placeraient vers 4 000 B.P. son expansion régionale. Cette hypothèse condamne évidemment à la fois l'hypothèse précédente et le lot des 13 dates cohérentes qui fondent la chronologie admise.

- récuser toute dynamique d'ensemble dans le Massif Central au profit d'une histoire entièrement propre à chaque région : cette hypothèse ne réduit en rien la contradiction interne du lot de dates de chaque région (dans le Cantal 1 et 3 s'opposent entre elles et au groupe formé par 2, 6 et 5; en Velay 29, 37, 33 sont inconciliables avec 26 et 22 et avec le groupe formé par 23, 24, 27, 31, 32, 34, 35, 36 et 38) ou oblige à reconnaître pour valables une minorité de dates (2 sur 9 en Aubrac, 1 sur 3 en Planèze); seul le Cézallier permettrait de soutenir l'hypothèse d'une dynamique plus ancienne en accordant entière confiance aux deux dates 8 et 9 contre la date 7!

### III. DATATION PAR L'ANALYSE POLLINIQUE DES ÉRUPTIONS DES PLUS JEUNES VOLCANS D'AUVERGNE

Le groupe éruptif Montcineyre-Estivadoux-Montchal-Pavin, aux confins des Monts Dore et du Cézallier (fig. 78) est connu comme le plus jeune d'Auvergne (CAMUS et al, 1983).

Le puy de Montcineyre et le puy de Montchal sont des cônes stromboliens basaltiques, le lac Pavin est un maar trachytique, Estivadoux un maar basaltique.

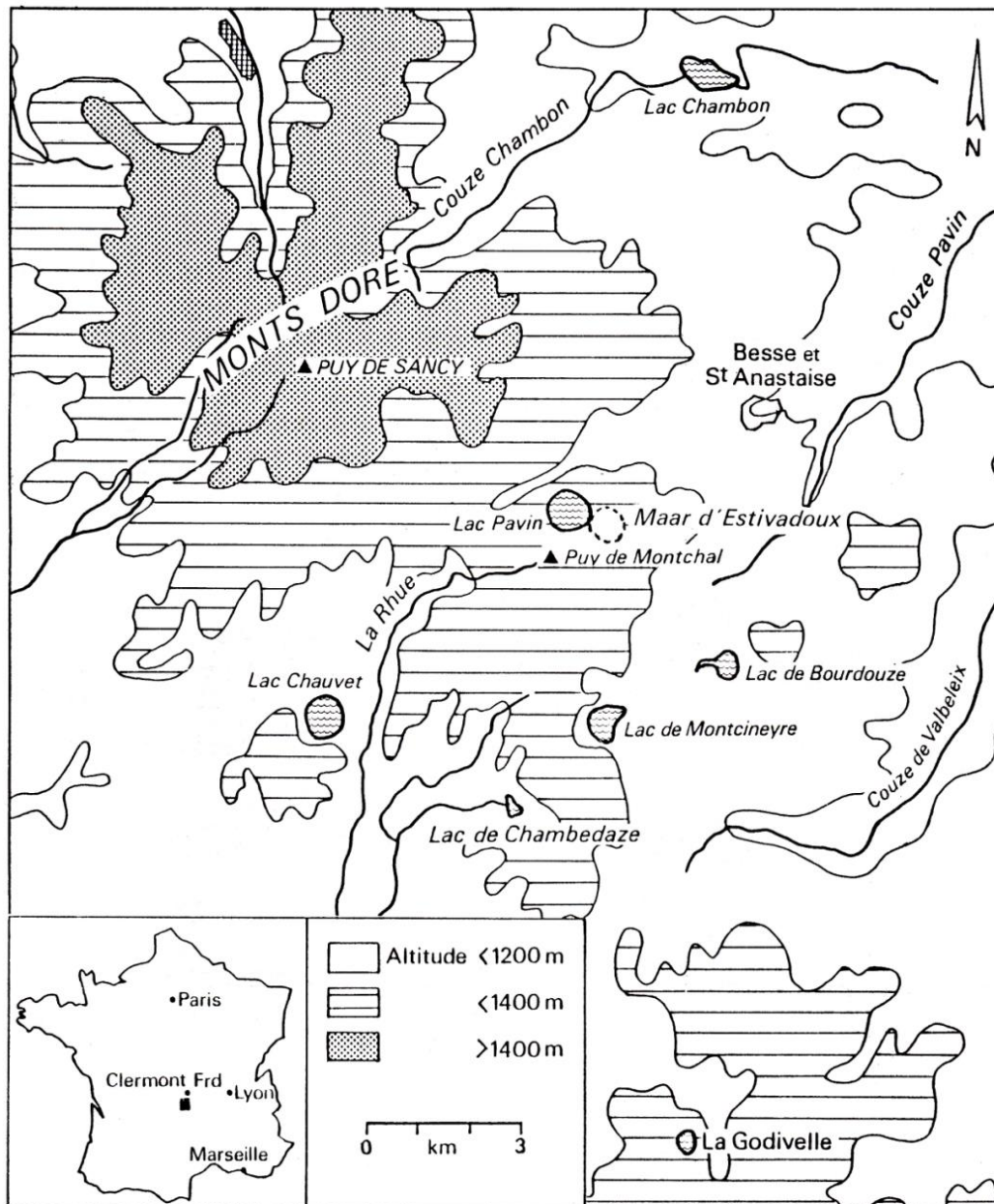


Figure 78 : Carte de localisation des volcans du groupe du Pavin.

La téphrostratigraphie c'est-à-dire l'ordre de l'accumulation de leurs cendres, établit la succession de leurs éruptions dans l'ordre Montcineyre-Estivadoux-Montchal-Pavin. La datation absolue de ces épisodes éruptifs a été tentée par dosage du radiocarbone dans des paléosols fossilisés par les nuées émises par ces volcans. Les mesures ont donné les résultats suivants (CAMUS et coll., 1983) :  $6\ 750 \pm 160$  B.P. pour l'éruption du Montchal,  $3\ 450 \pm 110$  B.P. pour l'explosion du Pavin.

Selon CAMUS et coll. (l.c. p.105) "*le résultat de  $5\ 750 \pm 150$  B.P. pour un paléosol ligniteux fossilisé par les projections du Montcineyre, en désaccord avec les précédentes, illustre les limites de la méthode de datation au carbone 14 sur paléosols*".

C'est à l'occasion de recherches de botanique historique dans la région que la question de l'âge de ces éruptions volcaniques a pu être réglée de façon, croyons-nous, définitive (GUENET, 1986).

Le lac-tourbière de Chambedaze est situé à 4 km seulement au sud-ouest du lac Pavin et lors de son carottage en vue d'analyse pollinique cinq passées de cendres volcaniques, toutes reconnues à l'œil nu, ont été rencontrées. Dans les deux dernières passées, des scories basaltiques d'une épaisseur de 50 cm et un tuf trachytique de 3 mm ont été caractérisés minéralogiquement et attribués avec certitude par CAMUS (in GUENET, 1986), la première à des produits du Montcineyre, l'autre à des produits du Pavin.

Or, ces deux dépôts sont intercalés entre des niveaux tourbeux dont les caractéristiques de la végétation indiquent sans ambiguïté l'âge Atlantique (fig. 79), c'est-à-dire un âge compris entre 8 000 et 4 700 B.P. selon les indications bien étayées de la chronologie botanique régionale (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1982, 1984, 1985; REILLE, BEAULIEU et PONS, 1985). Cette première appréciation conduit à rejeter la date de 3 450 B.P. retenue par CAMUS et coll. (l.c.) pour l'explosion du Pavin.

L'intercalation de ces passées dans des niveaux tourbeux d'où tout remaniement est exclu devait permettre, croyons-nous, la datation absolue de ces événements éruptifs par dosage du  $^{14}\text{C}$ ; les résultats obtenus sont aberrants et totalement inacceptables : ils ont fourni respectivement  $9\ 340 \pm 70$  B.P. pour un niveau immédiatement sous-jacent aux dépôts du Montcineyre et  $16\ 200 \pm 160$  B.P. pour un niveau immédiatement sous-jacent à ceux du Pavin. L'émission du gaz carbonique d'origine volcanique, ou le dégazage des nuées postérieurement à leur émission, sont probablement à l'origine d'une forte perturbation de ces mesures (GUENET, 1986).

Fort heureusement, les événements volcaniques en cause sont corrélables avec des événements caractéristiques de l'histoire de la végétation bien datés au niveau régional.

Tout d'abord, il convient de remarquer qu'entre les éruptions de Montcineyre et du Pavin, l'absence de toute dynamique de la végétation régionale indique que les deux éruptions ont eu lieu dans un laps de temps assez réduit, au cours duquel s'est accomplie la colonisation par *Potamogeton* des nouveaux espaces que lui a procurés l'élévation du niveau du lac consécutive à l'obturation de son exutoire par les cendres volcaniques.

La passée de cendres basaltiques originaire du Montcineyre a lieu tandis que la courbe continue de *Tilia* est déjà établie dans ses plus hautes fréquences et alors que le début de cette courbe est daté en Aubrac de 6 900 B.P. (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1985) et de  $7\ 520 \pm 130$  B.P. dans le Cantal et antérieurement aux premières occurrences régulières de pollen de *Fagus* et *Abies* datées dans le Cantal de  $5\ 850 \pm 140$  B.P. (BEAULIEU, PONS et REILLE, 1982). Un âge voisin de 6 000 B.P. paraît devoir être raisonnablement attribué à cet événement situé au milieu de l'Atlantique.

La fine passée trachytique originaire du Pavin est contemporaine des premières occurrences de *Fagus* et *Abies*. Celles-ci ont été datées respectivement de  $5\ 880 \pm 200$  B.P. au Jolan et  $5\ 850 \pm 140$  B.P. à la Taphanel, deux sites du Cantal proches du Cézallier (BEAULIEU, PONS et

REILLE, 1982). Un âge proche de 5 800 B.P. semble devoir être valablement accordé sur ces bases à l'explosion du maar du Pavin.

Ces faits indiquent que les explosions du maar d'Estivadoux et du puy de Montchal, situées dans l'intervalle qui sépare celles du Montcineyre et du Pavin et qui n'ont laissé à Chambedaze aucun dépôt visible à l'œil nu, sont presque contemporaines et que les quatre volcans en cause ont fonctionné dans un laps de temps assez réduit, soit entre 6 000 et 5 800 B.P. (GUENET et REILLE, 1988).

Exceptionnellement la datation des tourbes pourtant habituellement la plus fiable s'est avérée impossible. Quant aux quatre dates disponibles obtenues par la datation des paléosols, le fait que trois d'entre elles forment une série cohérente avec la téphrostratigraphie a conduit CAMUS et coll. (l.c.) à écarter celle de  $5\,750 \pm 150$  B.P. la seule que son intervalle de confiance permet de valider. Cet exemple souligne que la cohérence d'une série de mesures d'âge absolu ne peut servir, en l'absence de toute critique, d'argument autorisant leur validation.

**Ainsi l'analyse pollinique sur les données biostratigraphiques de laquelle repose l'essentiel de la connaissance du Pléistocène, se révèle-t-elle être, même dans le Postglaciaire, un excellent moyen de datation absolue lorsque le  $^{14}\text{C}$  est défaillant.**

## ANNEXE

### Deux techniques de préparation du pollen pour son observation en microscopie photonique

#### Acétolyse

Cette méthode mise au point par ERTMAN (1960) requiert l'usage d'une centrifugeuse. Elle peut se résumer ainsi :

- déshydratation des fleurs et anthères par l'acide acétique pur,
- acétolyse par traitement au bain-marie à 80° C environ dans un mélange de neuf parties d'anhydride acétique et d'une partie d'acide sulfurique. La fabrication du mélange, très exothermique, doit se faire avec précaution, immédiatement avant son emploi, dans un Becher à large ouverture, en faisant tomber lentement, et sous agitation constante, l'acide sulfurique dans l'anhydride acétique. Temps de barbotage : 10 à 15 minutes. Toute la manipulation se fera sous la hotte,
- lavages multiples, d'abord à l'alcool puis à l'eau, par centrifugation pour éliminer soigneusement le réactif,
- le dernier culot de centrifugation, très enrichi en pollen, est additionné de quelques gouttes de glycérine pure ou de glycérine gélatinée,
- une goutte de ce résidu est placée entre lame et lamelle en vue de l'observation. Pour une conservation durable, les bords de la lamelle seront lutés au vernis.

C'est ainsi que les laboratoires de palynologie établissent et conservent leurs collections de référence.

#### La méthode de WODEHOUSE

Elle présente l'avantage d'être simple, rapide, et ne requiert aucun matériel particulier. Elle peut être facilement mise en œuvre au cours d'une séance de travaux pratiques ou à l'oral d'un concours. Elle présente l'inconvénient de ne pas vider les grains de pollen de leur contenu cellulaire ni de leur intine ; Ceux-ci apparaissent donc turgescents et l'intine fait souvent saillie par les apertures.

Jusqu'à une date très récente, cette technique de préparation qui fait seulement appel à l'alcool, était la plus employée en méliissopalynologie (étude du contenu en pollen des miels) :

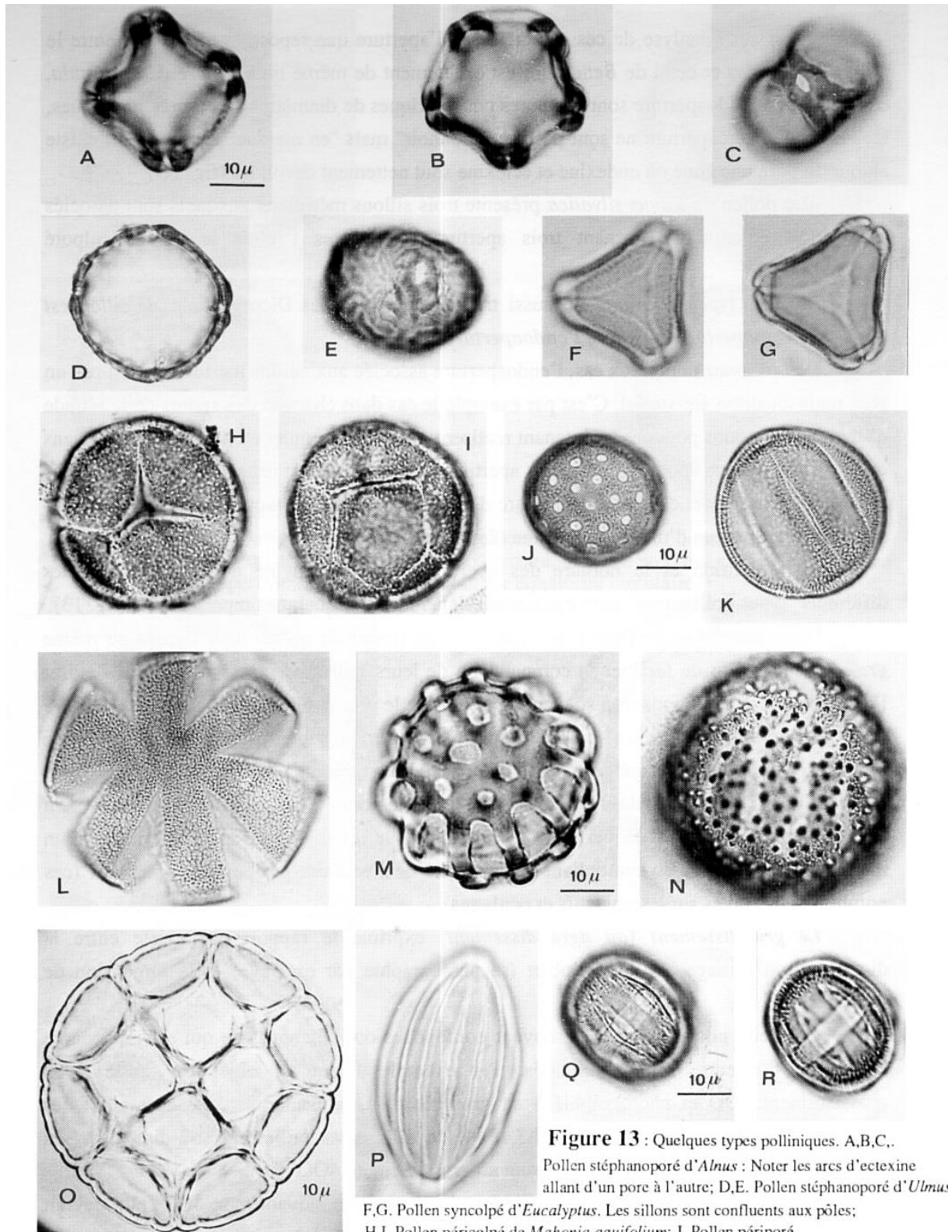
- saupoudrer de pollen une lame porte-objet ou écraser et dilacérer sur celle-ci une anthère mûre,
- déposer sur ce matériel, une goutte de d'alcool et laisser évaporer,
- répéter l'opération 4 ou 5 fois de suite. L'alcool dissout les substances enrobantes qui, par évaporation de l'alcool se disposent en auréoles,
- essayer délicatement ces auréoles avec un linge ou un coton imprégné d'alcool,
- ajouter au résidu une goutte de glycérine pure et couvrir d'une lamelle.



## La Place de l'Homme dans la chronologie : quelques repères

ARCHÉOLOGIE	GEO	BIOSTRATIGRAPHIE	ANNEES B.P.	ÉTAPES DE LA CIVILISATION	
AGE DU FER	POSTGLACIAIRE = HOLOCENE	SUBATLANTIQUE	1 950	Début de l'ère chrétienne Fondation de Rome	
		SUBBORÉAL	2 700	Domestication du Renne en Eurasie Apparition du fer au Proche-Orient	
3 000					
3 400					
AGE DU BRONZE		ATLANTIQUE	3 700	4 700	Construction des pyramides en Égypte
			5 000		
AGE DU CUIVRE		BORÉAL	6 000	6 800	Premiers outils en bronze au Proche-Orient - Invention de la roue à Sumer Première navigation à voile en Égypte Construction en Bretagne du 1 <sup>er</sup> monument mégalithique connu
NEOLITHIQUE			8 000		
			9 000		
PALEOLITHIQUE SUPERIEUR		PRÉBOREAL	10 300	11 000	La plus ancienne ville connue : Jéricho Invention de l'arc et de la flèche en Europe
	TARDIGLACIAIRE				
PALEOLITHIQUE INFÉRIEUR	PLEISTOCENE	WÜRM PLENI GLACIAIRE	15 000	17 000	Peintures de Lascaux Invention de l'aiguille à coudre L'homme de Cro-Magnon apparaît en Europe
			22 000		
		PREWÜRM	40 000	70 000	Les rites funéraires suggèrent la croyance en la survie
			115 000		
		INTERGLACIAIRE ÉÉMIEN	130 000	400 000	L'homme de Néanderthal apparaît en Europe L'homme commence à construire les premiers abris en branchages
			800 000		

Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 13 :** Quelques types polliniques. A,B,C.

Pollen stéphanoporé d'*Alnus* : Noter les arcs d'ectexine allant d'un pore à l'autre; D,E. Pollen stéphanoporé d'*Ulmus*

F,G. Pollen syncolpé d'*Eucalyptus*. Les sillons sont confluent aux pôles;

H,I. Pollen péricolpé de *Mahonia aquifolium*; J. Pollen périporé

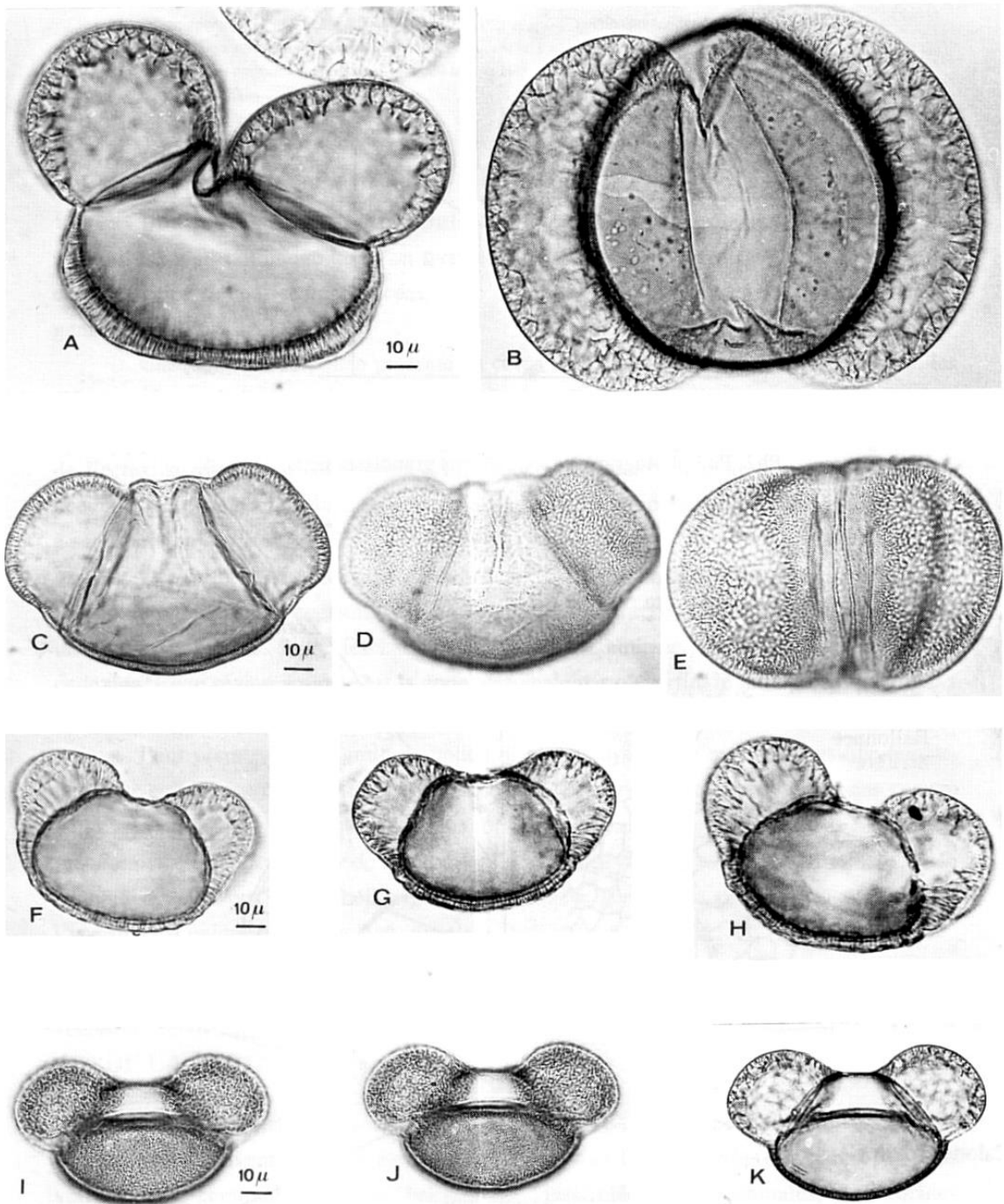
de *Chenopodium opulifolium*; K,L. Pollen stéphanocolpé de *Rosmarinus officinalis*;

M. Pollen fenestré de *Polygala*. L'ectexine ménage des lacunes polaires; N. Pollen spiraperturé d'*Aphyllantes monspeliensis*;

O. Polyade (ensemble de 16 grains) d'*Acacia*; P. Pollen polypliqué d'*Ephedra*. Il n'y a pas de colpus mais des bourrelets

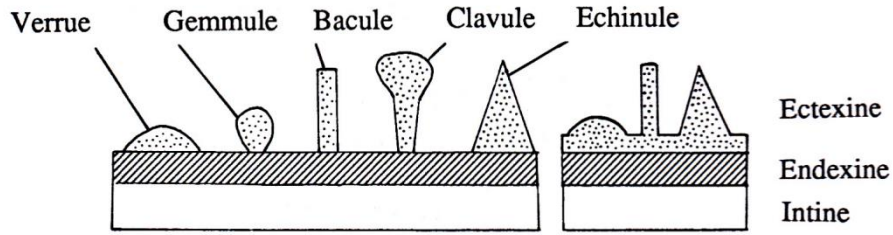
méridiens; Q,R. Pollen stéphanocolpé de *Borrigo laxiflora*. Les endoapertures confluent en un sillon équatorial.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

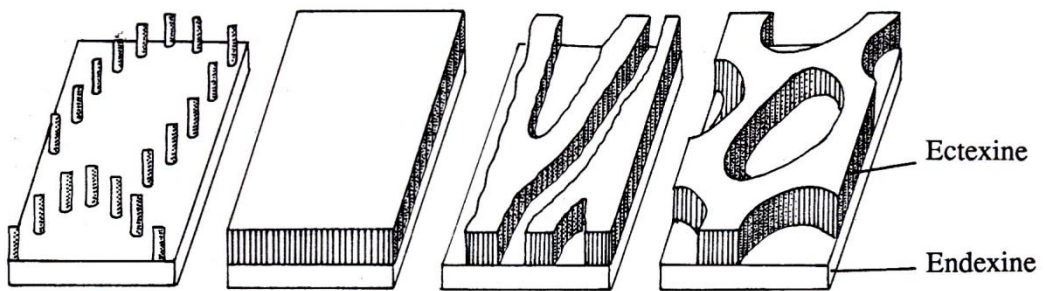


**Figure 16 :** Le pollen à ballonnets des Abiétacées. A,B. *Abies*; vues équatoriale et polaire distale. Ballonnets très "détachés" du corps du grain. Calotte polaire épaisse, amincie au pôle distal, pas de crêtes marginales; C,D,E. *Picea*; vues équatoriales. Ballonnets très "enveloppants", calotte fine, pas de crêtes marginales. La structure du corps du grain se retrouve sur les ballonnets dans leur zone d'attache; F,G,H. *Cedrus*; vues équatoriales. Ballonnets très "enveloppants". Crêtes marginales présentes. Structure des ballonnets très différente de celle du corps du grain; I,J,K. *Pinus*; vues équatoriales. Ballonnets "détachés" du corps du grain. Crêtes marginales présentes ou non selon les espèces.

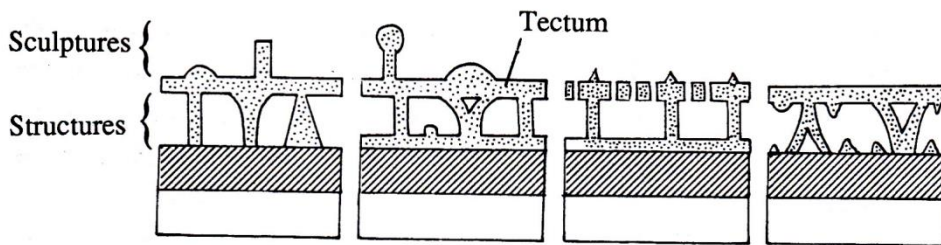
Alt + flèche gauche pour le retour au texte



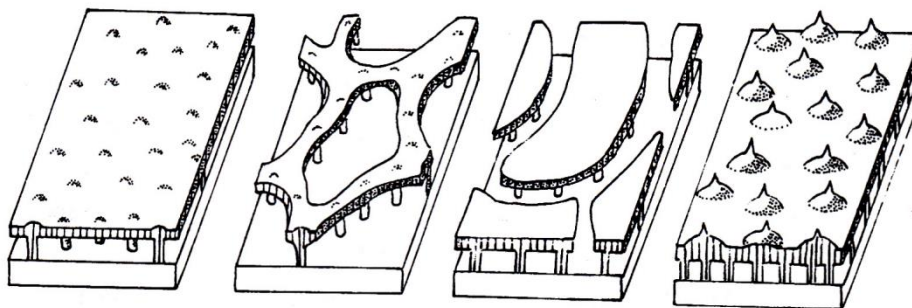
Quelques types de sculptures



Exemples d'exines intectées



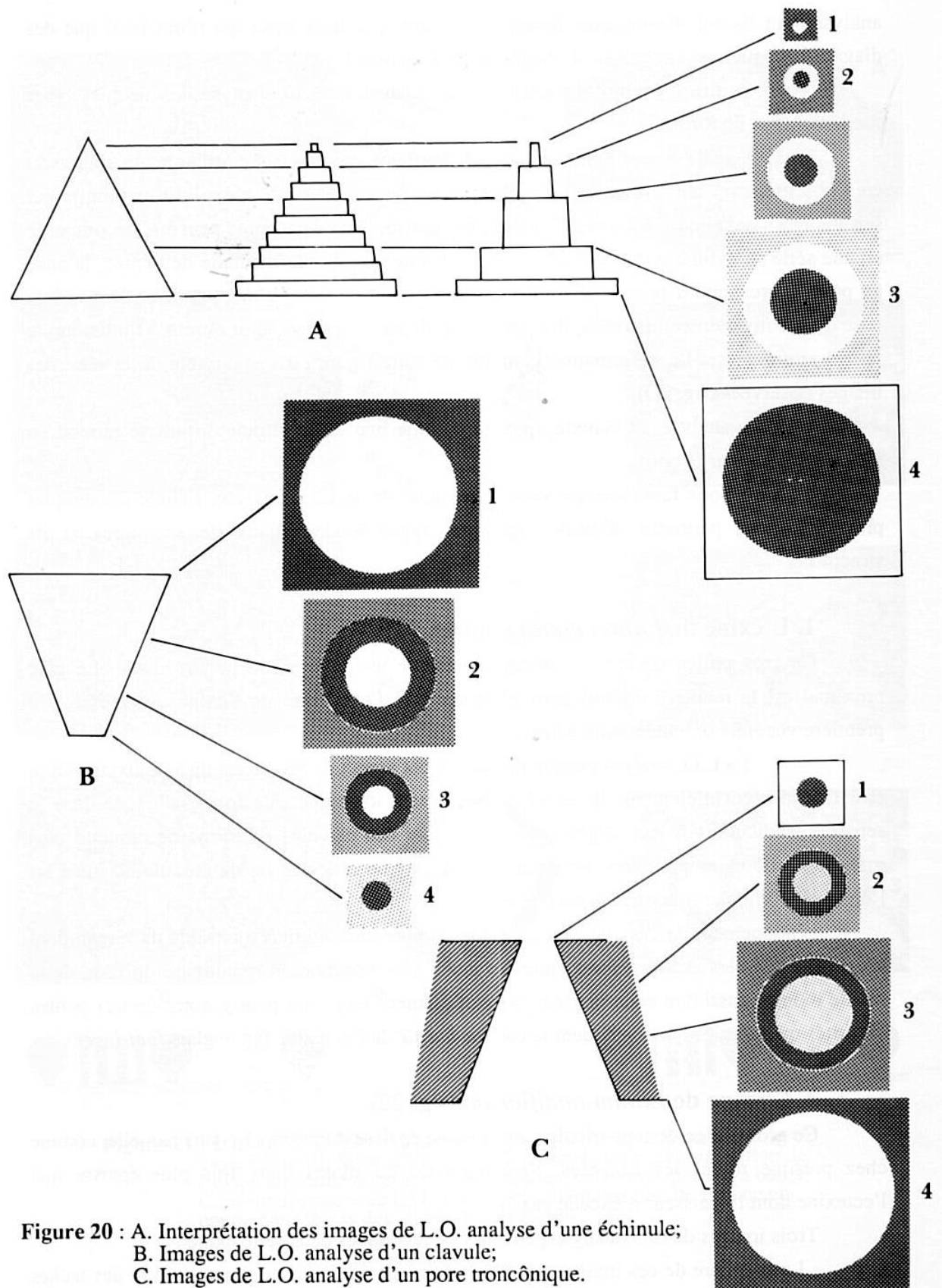
Quelques types d'exines tectées



Exemples d'exines tectées

Figure 17 : Quelques types d'éléments de sculptures et de structures.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 20 :** A. Interprétation des images de L.O. analyse d'une échinule;  
 B. Images de L.O. analyse d'un clavule;  
 C. Images de L.O. analyse d'un pore tronçonné.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

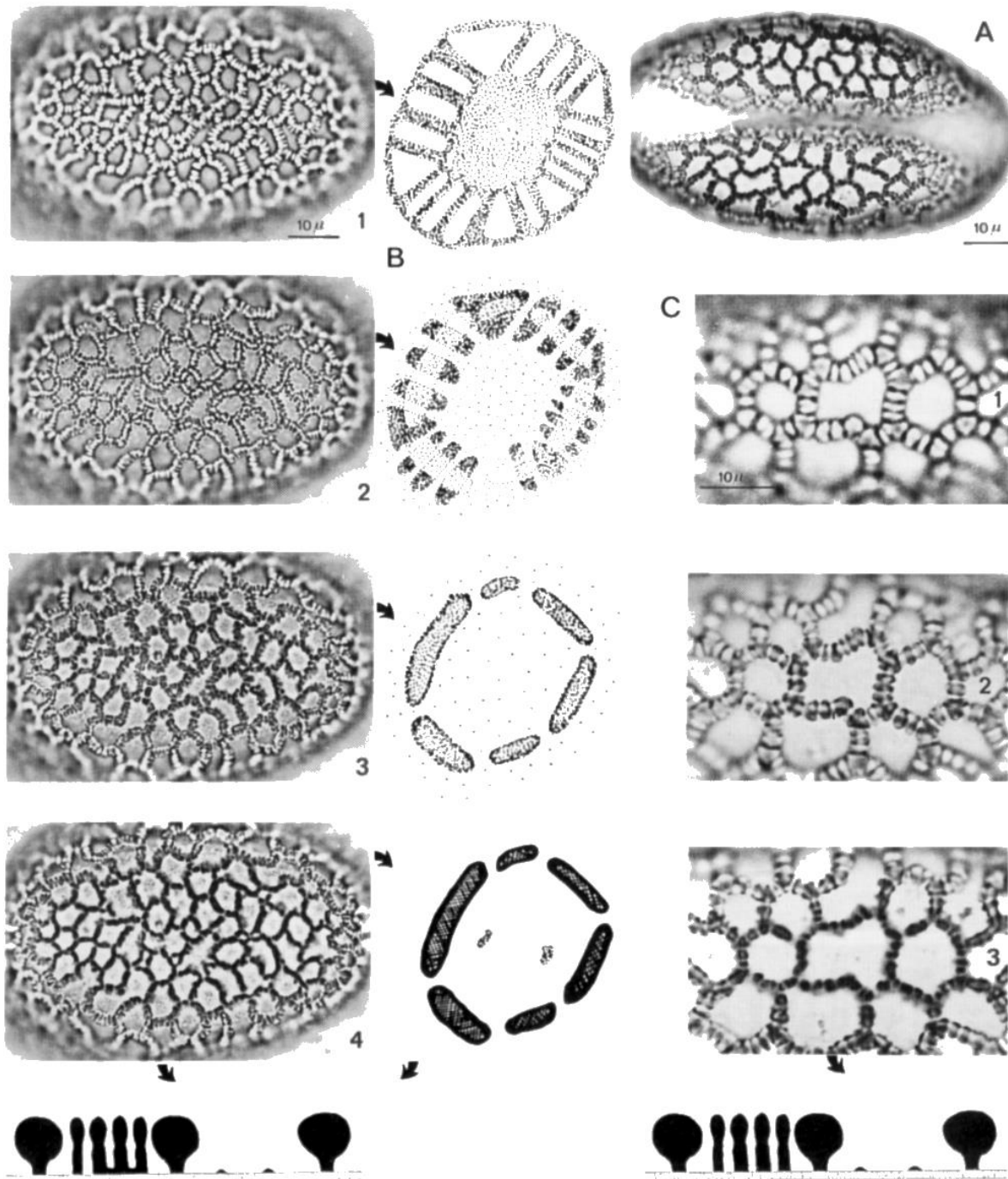


Figure 21 : L'exine de *Lilium martagon*. A. Vue polaire distale montrant le large sillon; B. Série d'images de L.O. analyse et schématisation de l'exine en coupe dans le cas de clavules coalescents par leurs bases; C. Série d'images de L.O. analyse et schématisation de l'exine en coupe dans le cas des clavules tous isolés.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

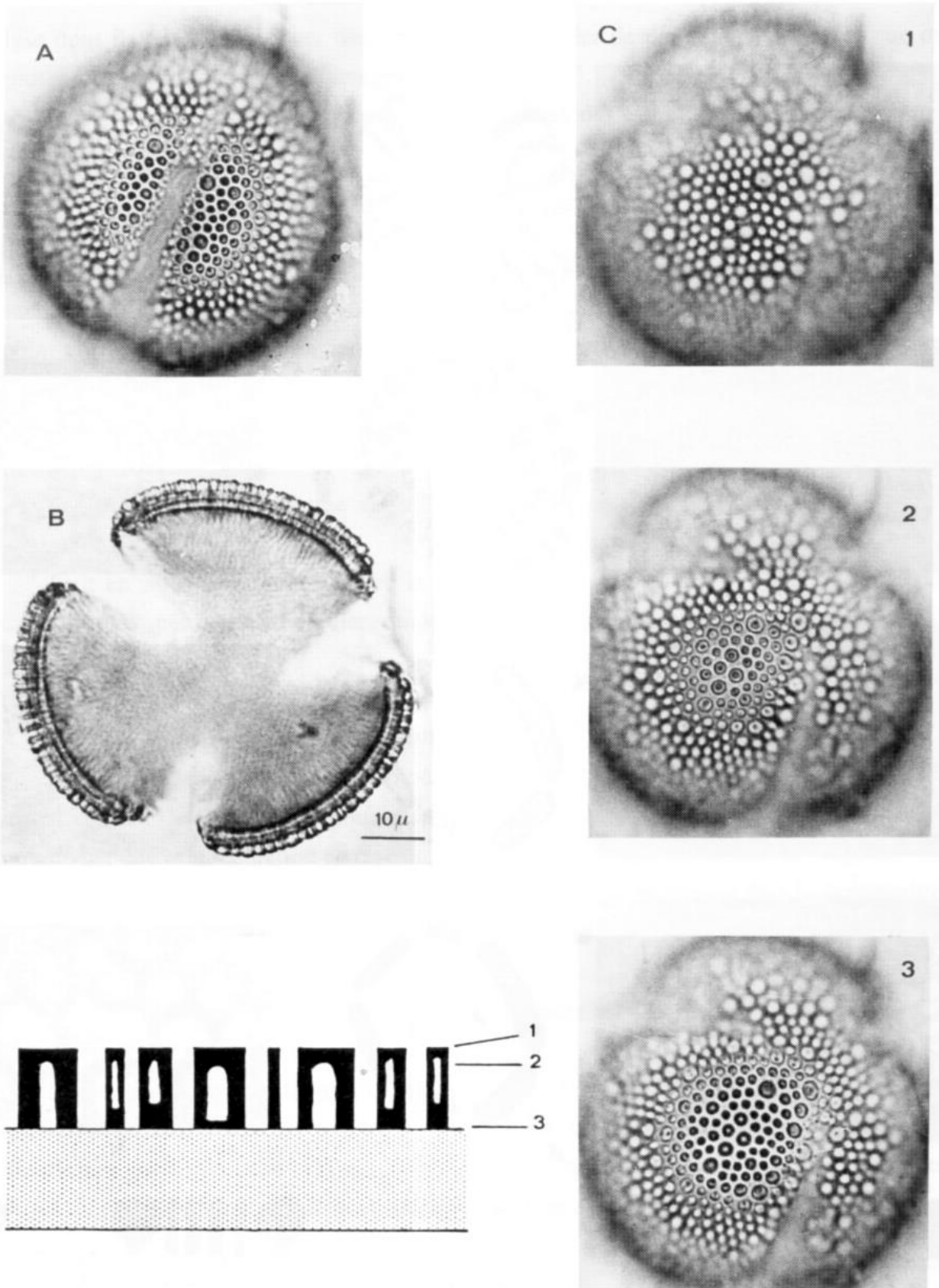
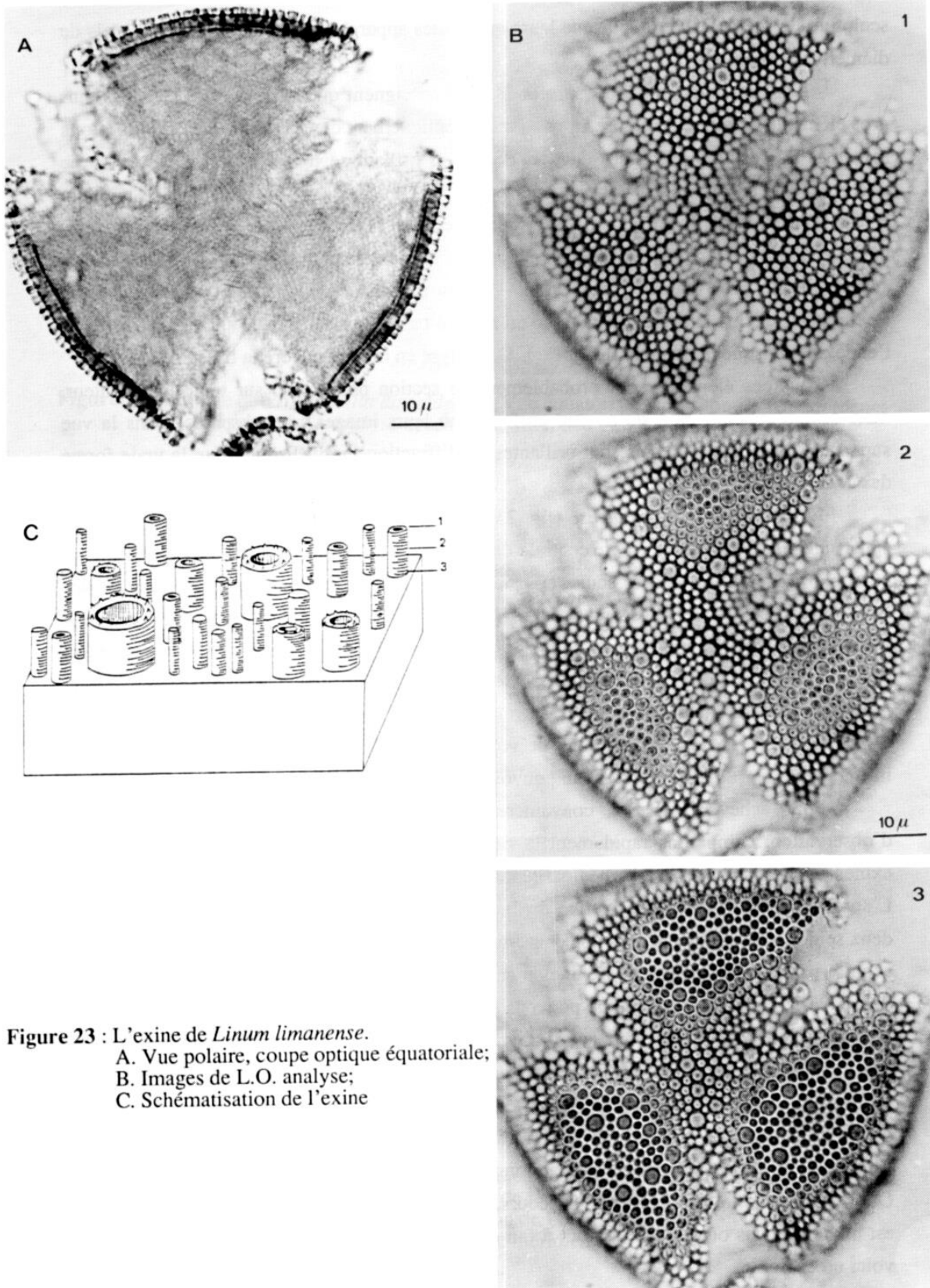


Figure 22 : L'exine de *Linum nodiflorum*. A. Vue quelconque (méridienne) montrant l'un des sillons; B. Vue polaire; coupe optique équatoriale; C. Images de L.O. analyse et schématisation de l'exine en coupe.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 23 :** L'exine de *Linum limanense*.  
 A. Vue polaire, coupe optique équatoriale;  
 B. Images de L.O. analyse;  
 C. Schématisation de l'exine



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

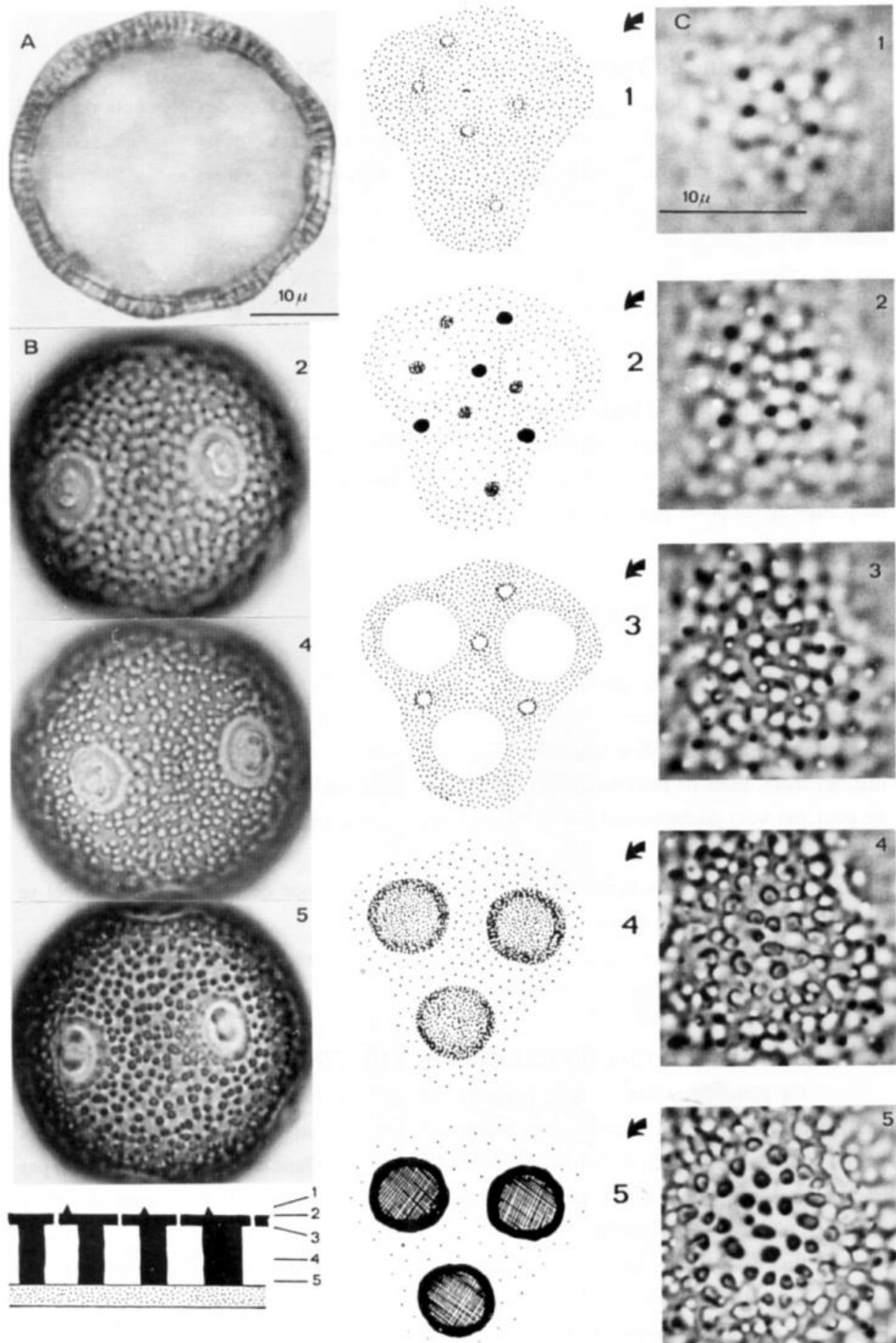


Figure 27 : L'exine de *Saponaria officinalis*. A. Coupe optique de l'exine; B. Trois images de l'exine du pollen périporé; C. Images de L.O. analyse de l'exine et schématisation de l'exine en coupe.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

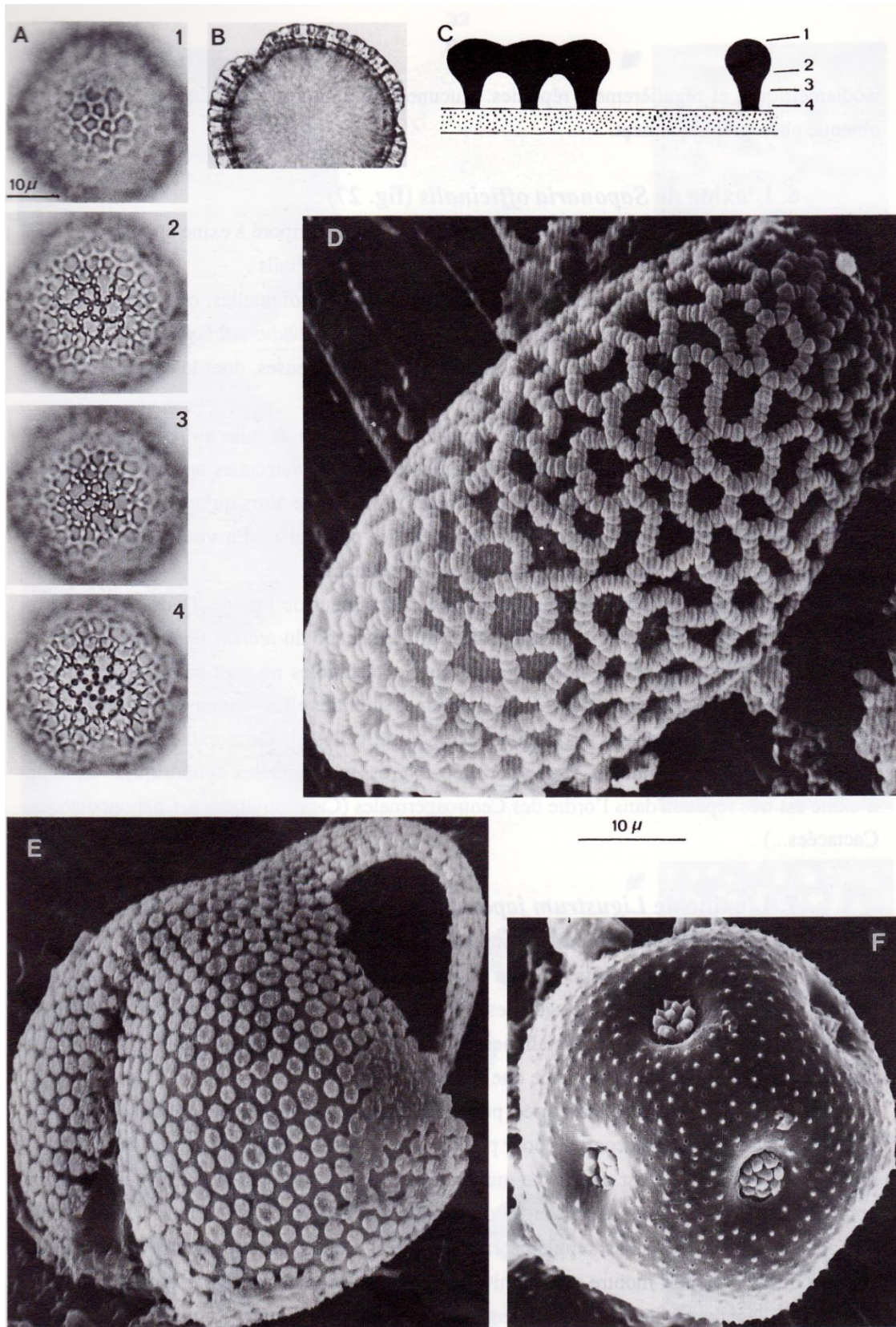
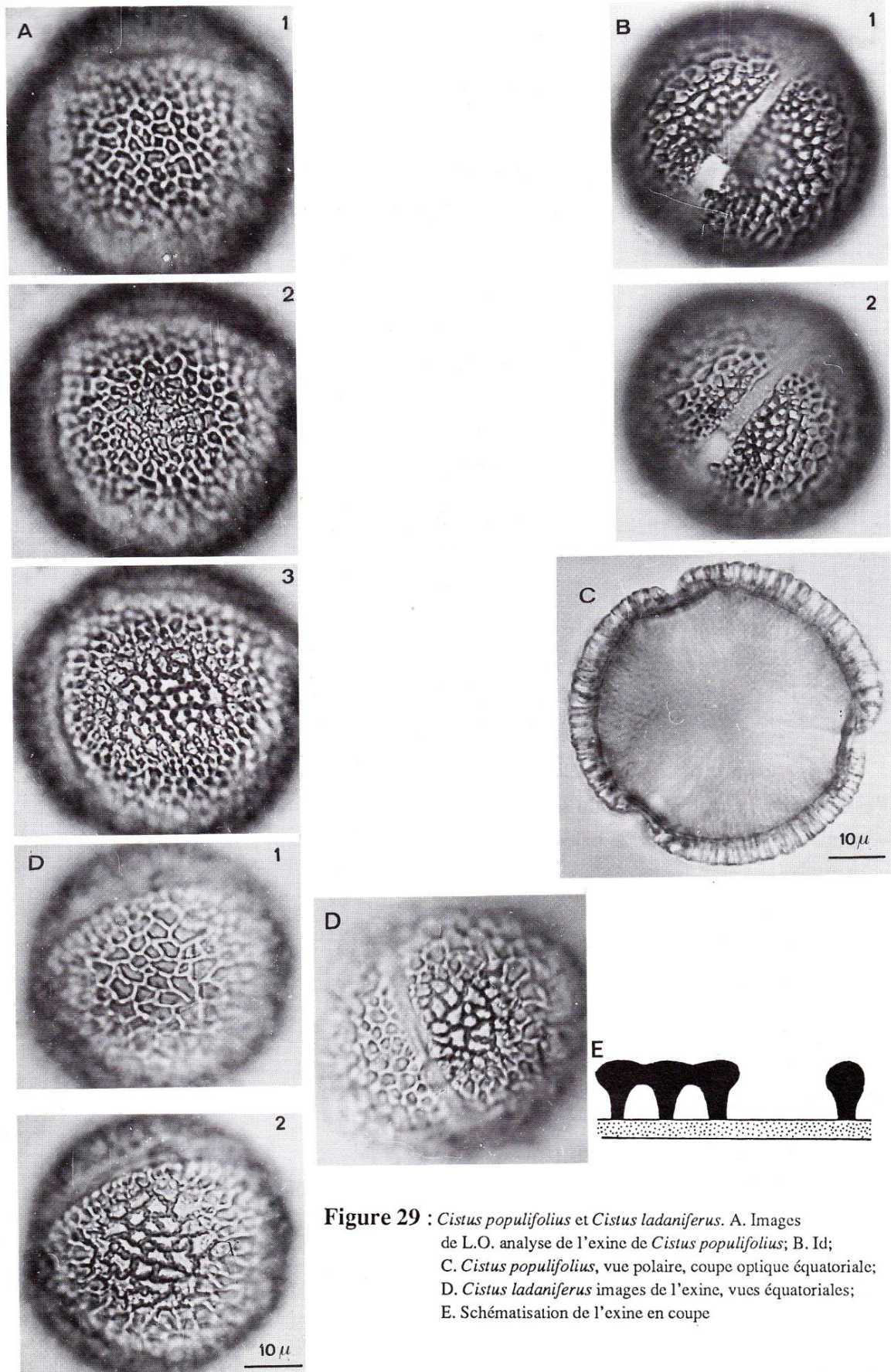


Figure 28 : A,B,C, *Ligustrum japonicum*. A. Images de L.O. analyse de l'exine et schématisation de l'exine en coupe; B. Vue polaire, coupe optique équatoriale; C. Schématisation de l'exine en coupe; D,E,F,. Photographies en microscopie électronique à balayage; D. Grain de pollen de *Linum tenuifolium*; E. Grain de pollen de *Lilium martagon*; F. Grain de pollen de *Saponaria ocyμοïdes*



Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 29 :** *Cistus populifolius* et *Cistus ladaniferus*. A. Images de L.O. analyse de l'exine de *Cistus populifolius*; B. Id; C. *Cistus populifolius*, vue polaire, coupe optique équatoriale; D. *Cistus ladaniferus* images de l'exine, vues équatoriales; E. Schématisation de l'exine en coupe



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

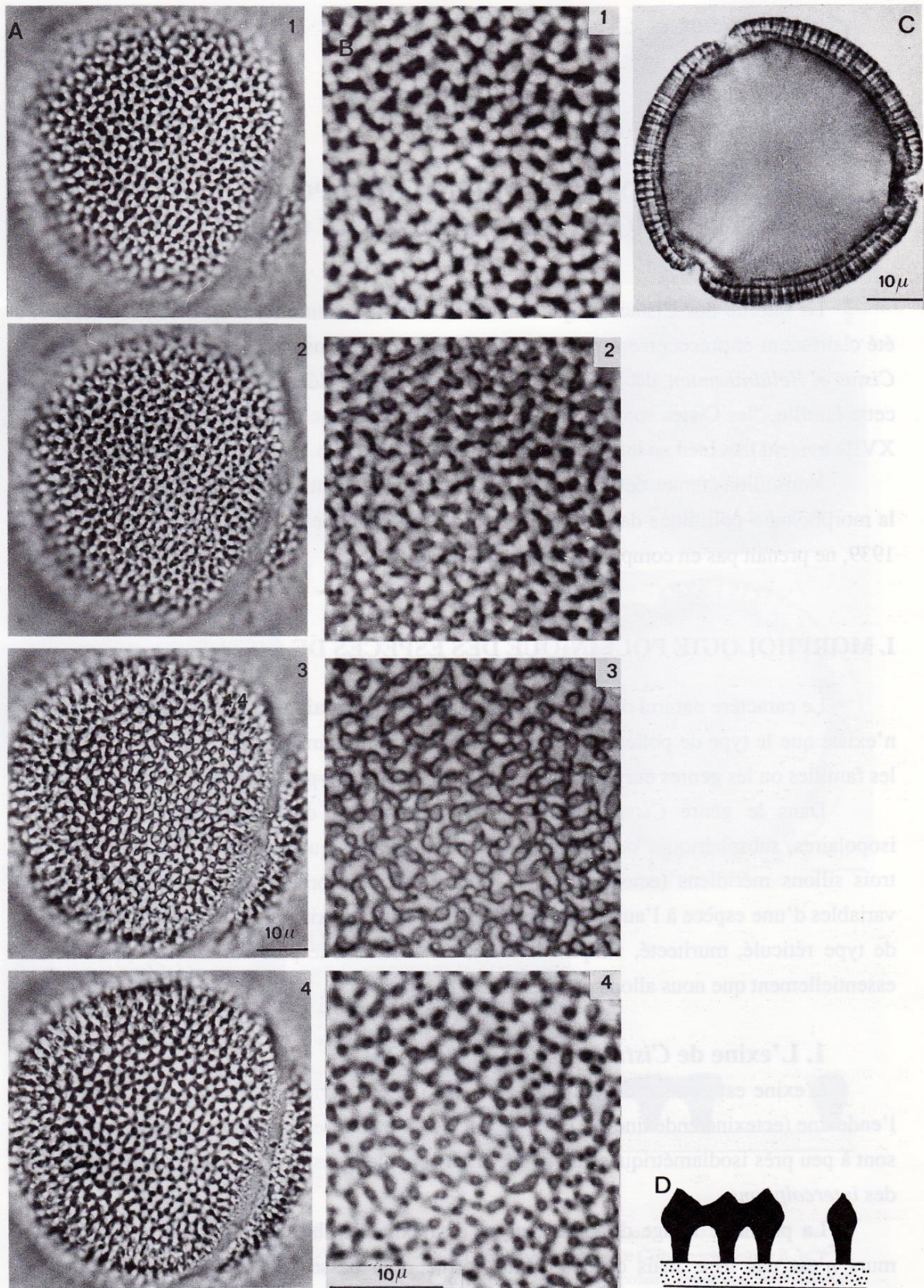
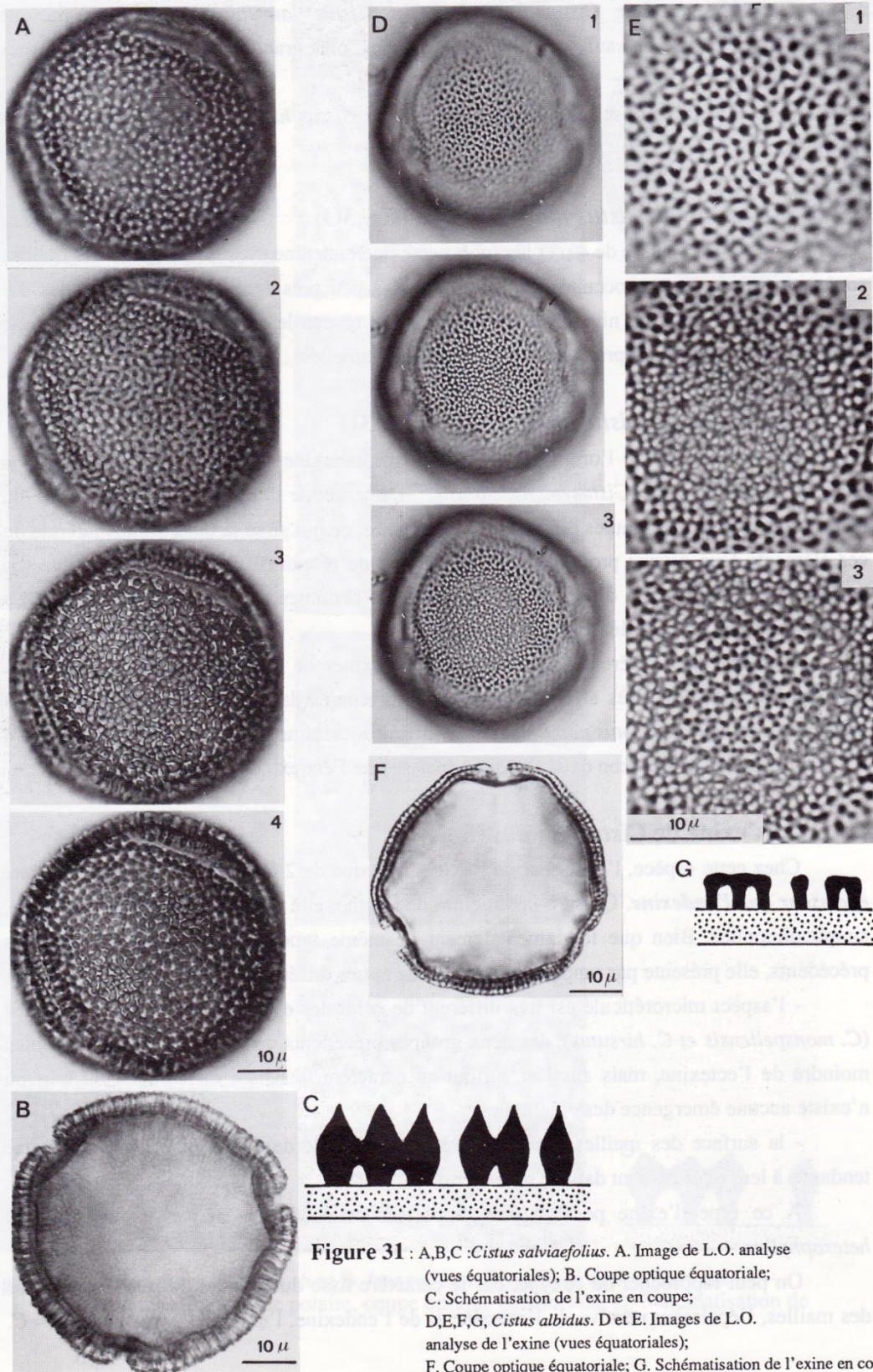


Figure 30 : *Cistus monspeliensis*. A et B. Images de L.O. analyse de l'exine vues équatoriales; C. Vue polaire, coupe optique équatoriale; D. Schématisation de l'exine en coupe.

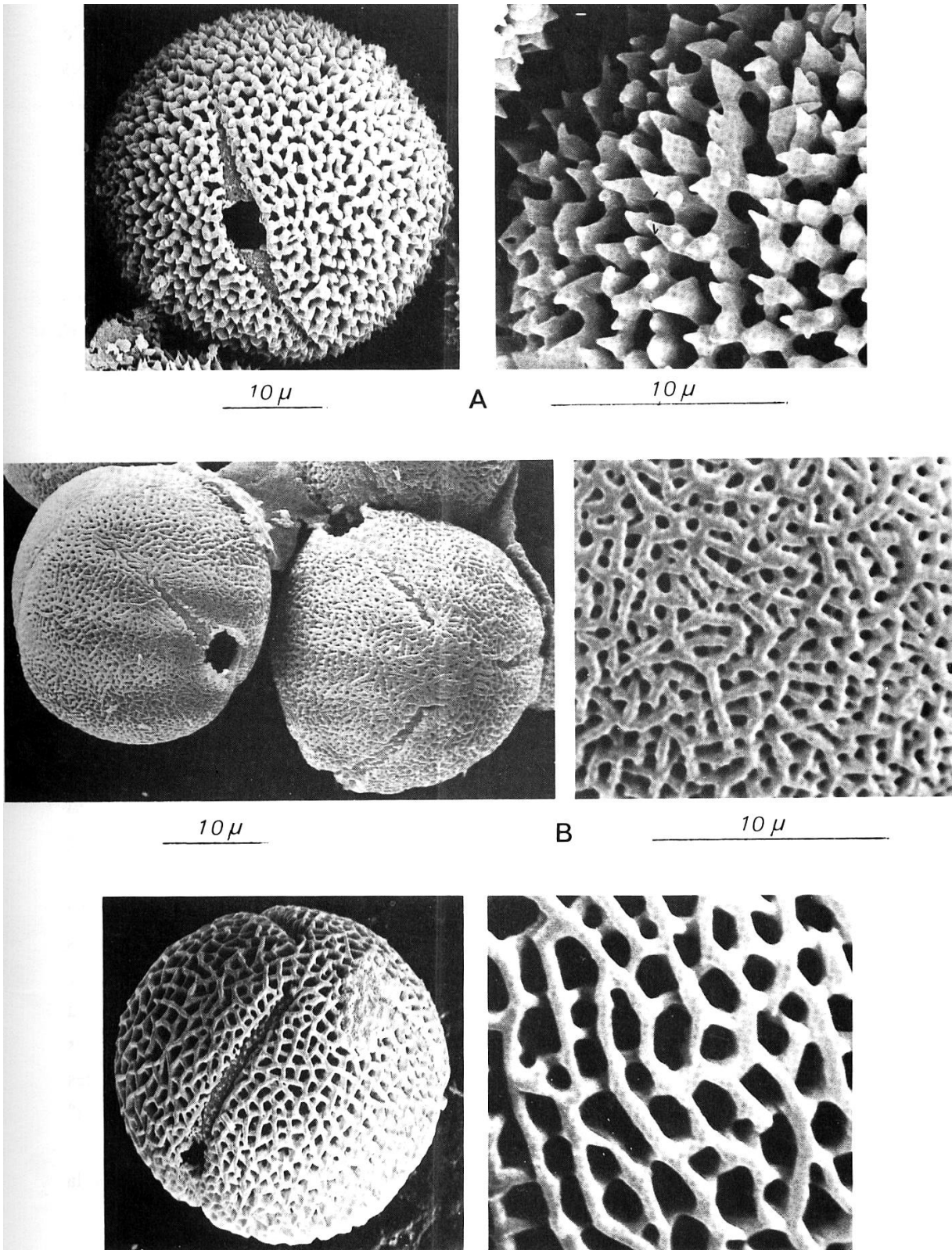


Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 31** : A,B,C :*Cistus salviaefolius*. A. Image de L.O. analyse (vues équatoriales); B. Coupe optique équatoriale; C. Schématisation de l'exine en coupe; D,E,F,G, *Cistus albidus*. D et E. Images de L.O. analyse de l'exine (vues équatoriales); F. Coupe optique équatoriale; G. Schématisation de l'exine en coupe.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 32 :** Les trois types fondamentaux d'exine dans le genre *Cistus*; photographies en microscopie électronique à balayage. A. L'exine de *Cistus salviaefolius*; B. L'exine de *Cistus albidus*; C. L'exine de *Cistus populifolius*.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

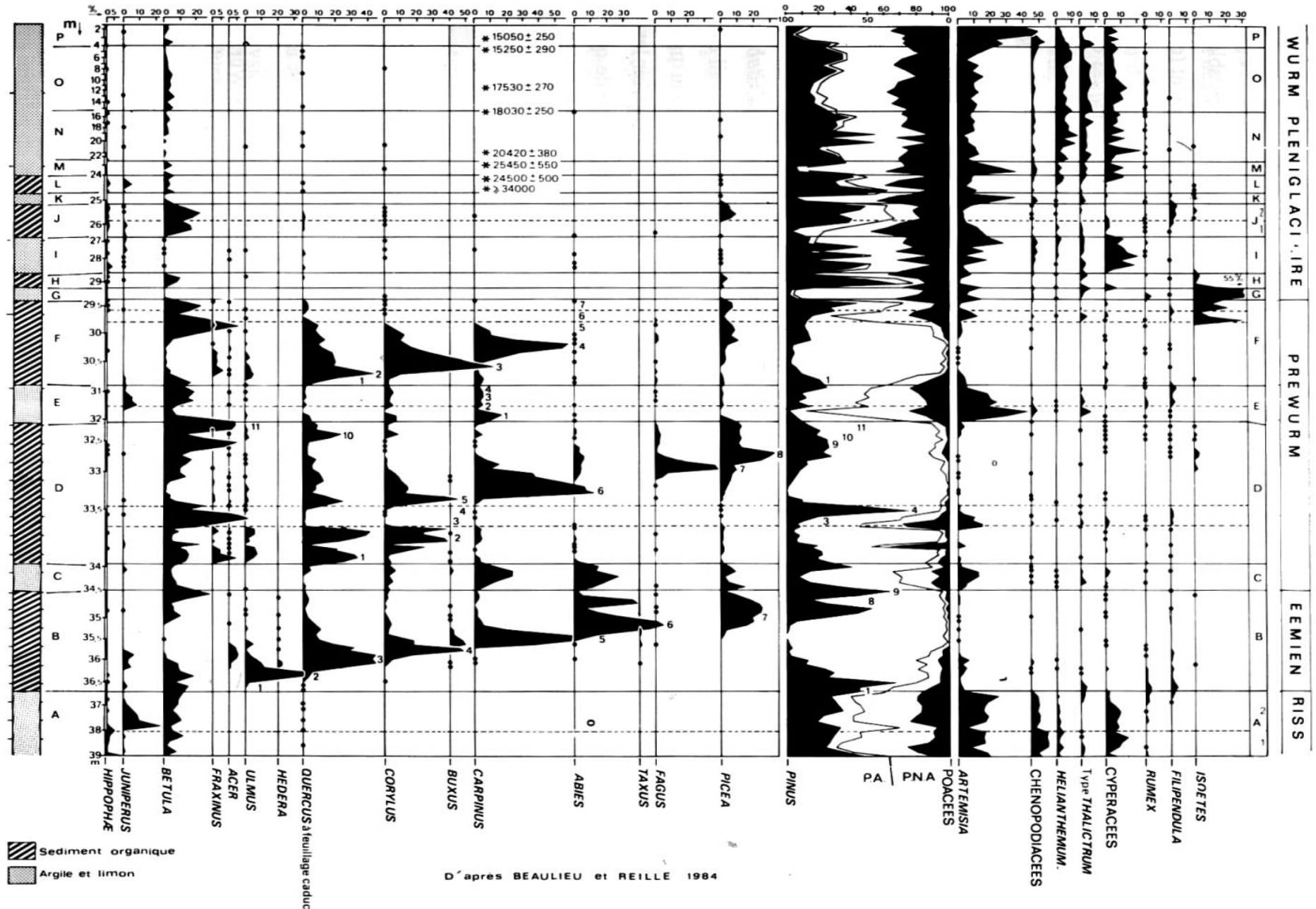
*Les Echets, Ain. Altitude: 267 m*

Figure 35 : Diagramme pollinique simplifié de l'ancien lac des Echets.

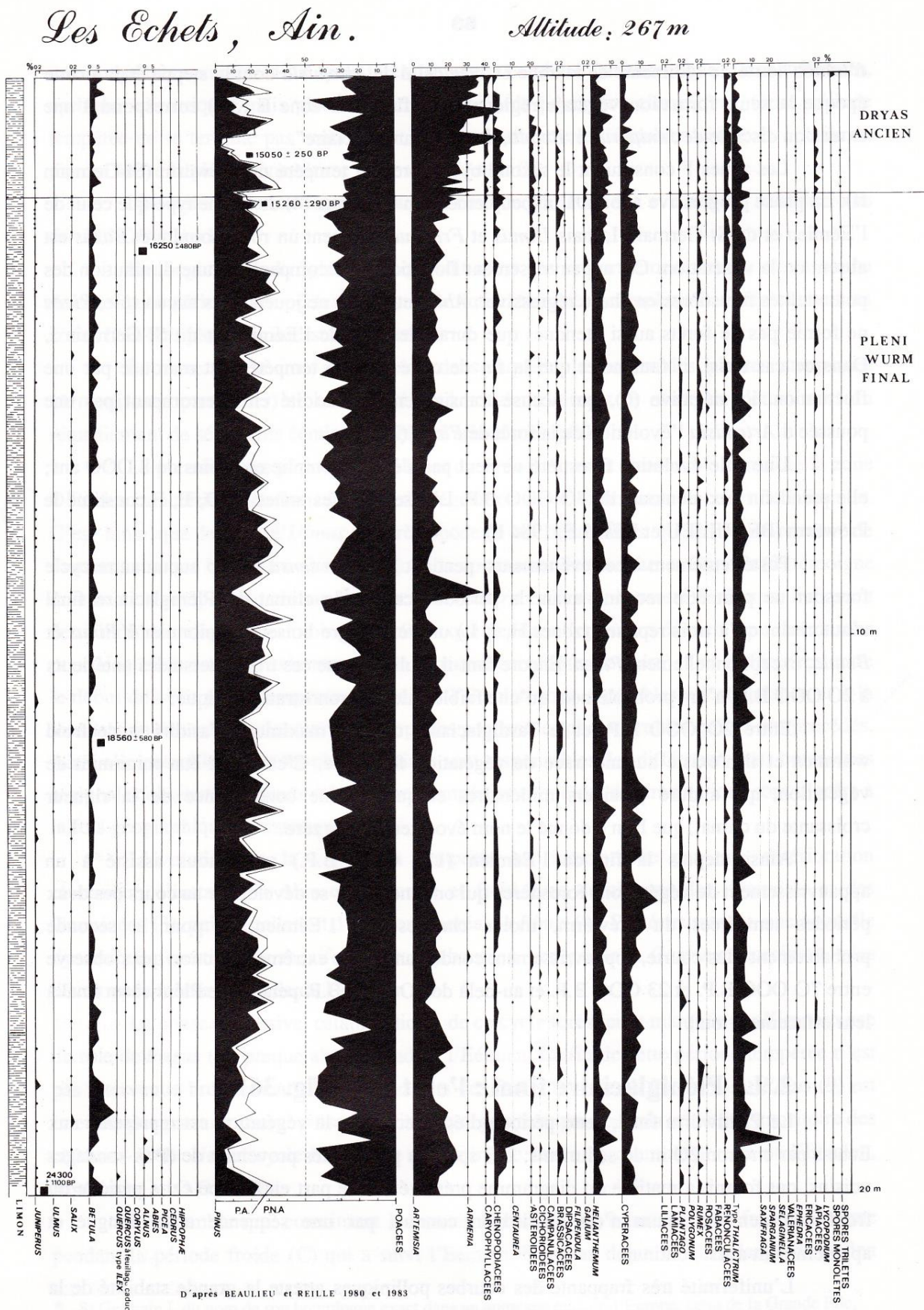
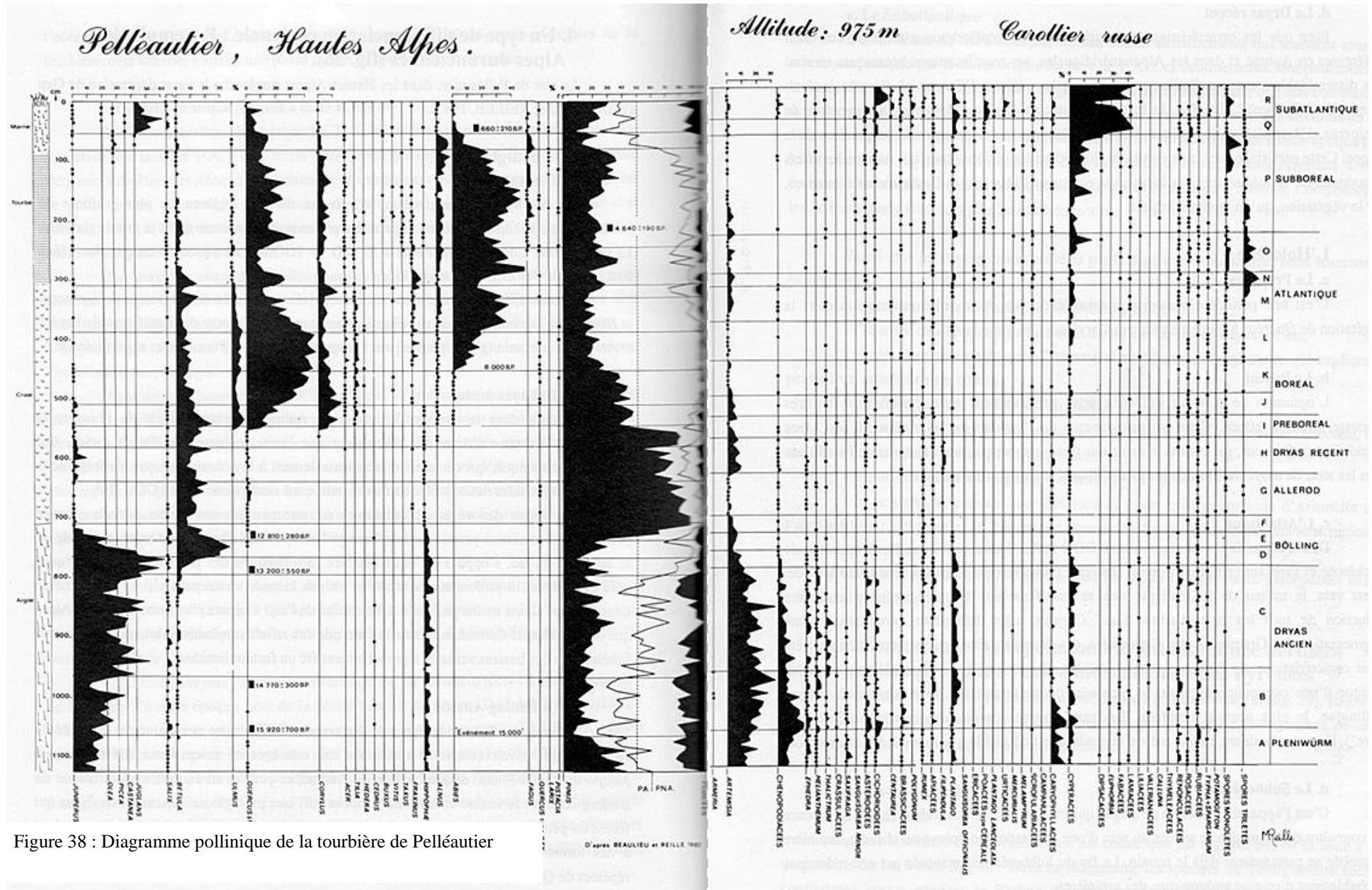


Figure 36 : Image pollinique de "l'état zéro" aux Echets.





Alt + flèche gauche pour le retour au texte







Alt + flèche gauche pour le retour au texte

Lac de Balcère, Pyrénées orientales

Altitude : 1 764 m

Carotier russe

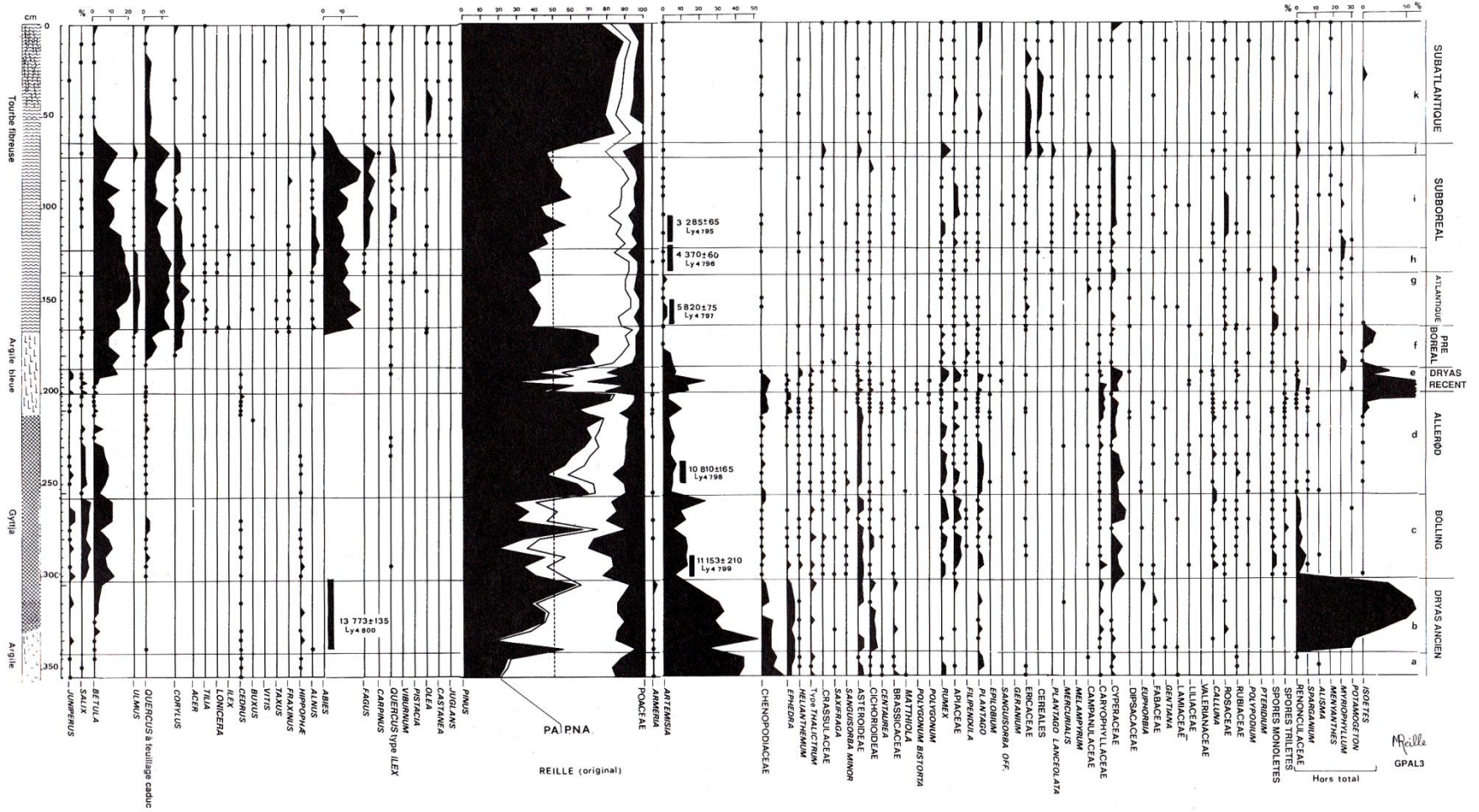


Figure 41 : Diagramme pollinique du lac de Balcère.





Alt + flèche gauche pour le retour au texte

La Moulinasse Aude

Altitude : 1 330 m

Carottier russe

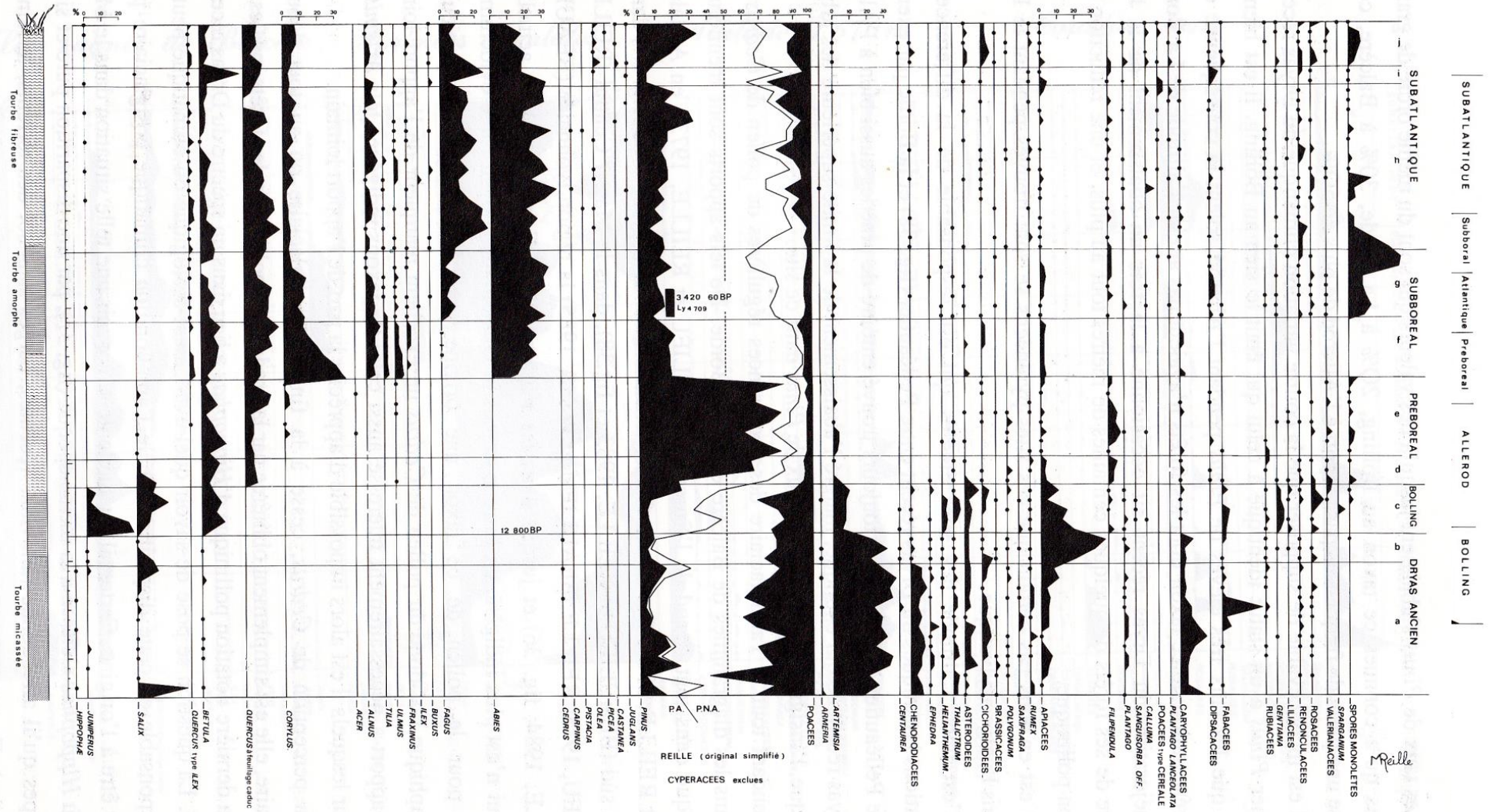
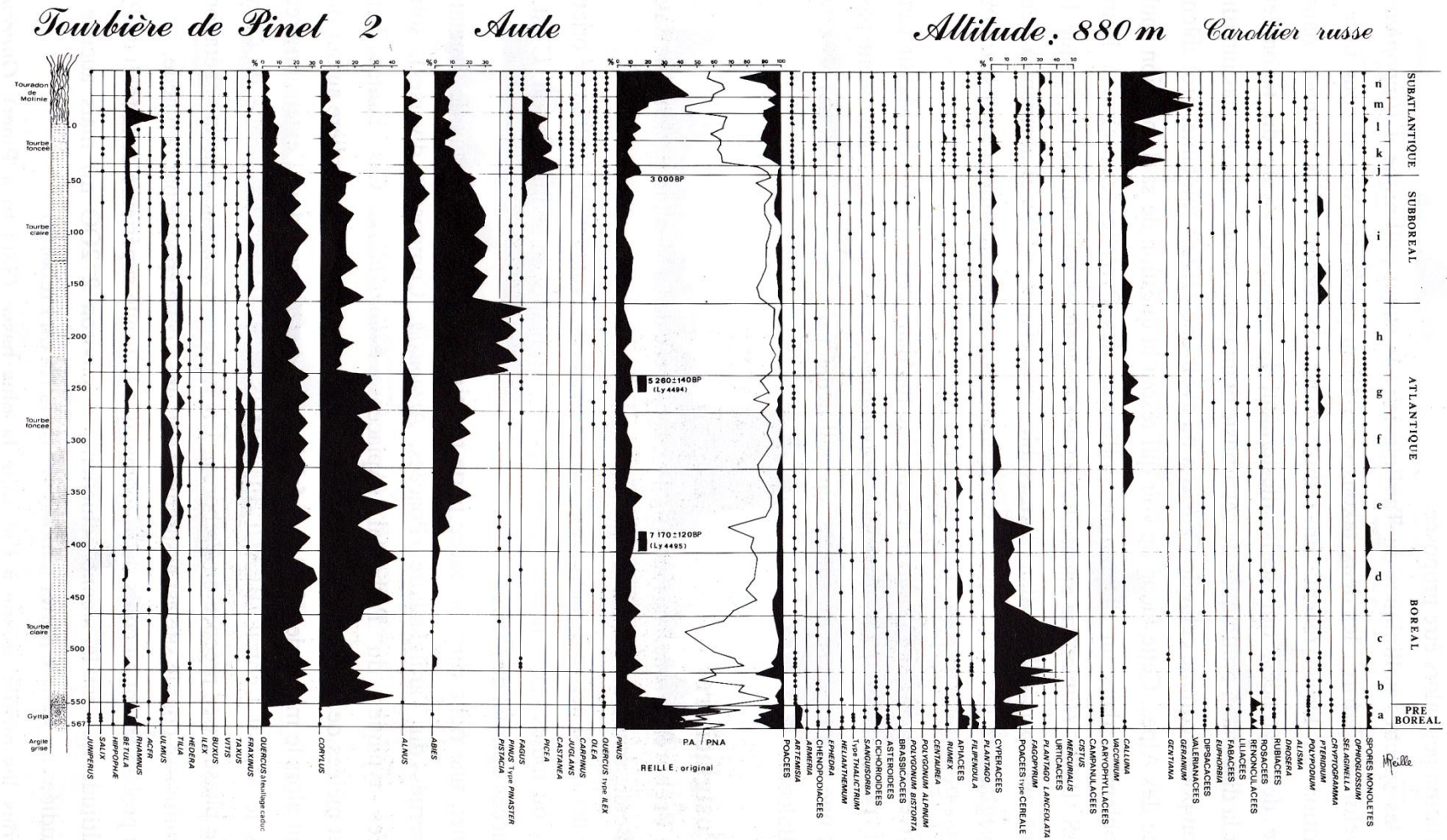


Figure 43 : Diagramme pollinique de la tourbière de La Moulinasse.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Les Bassettes, Pyrénées orientales, Altitude: 1900m, Carottier russe.*

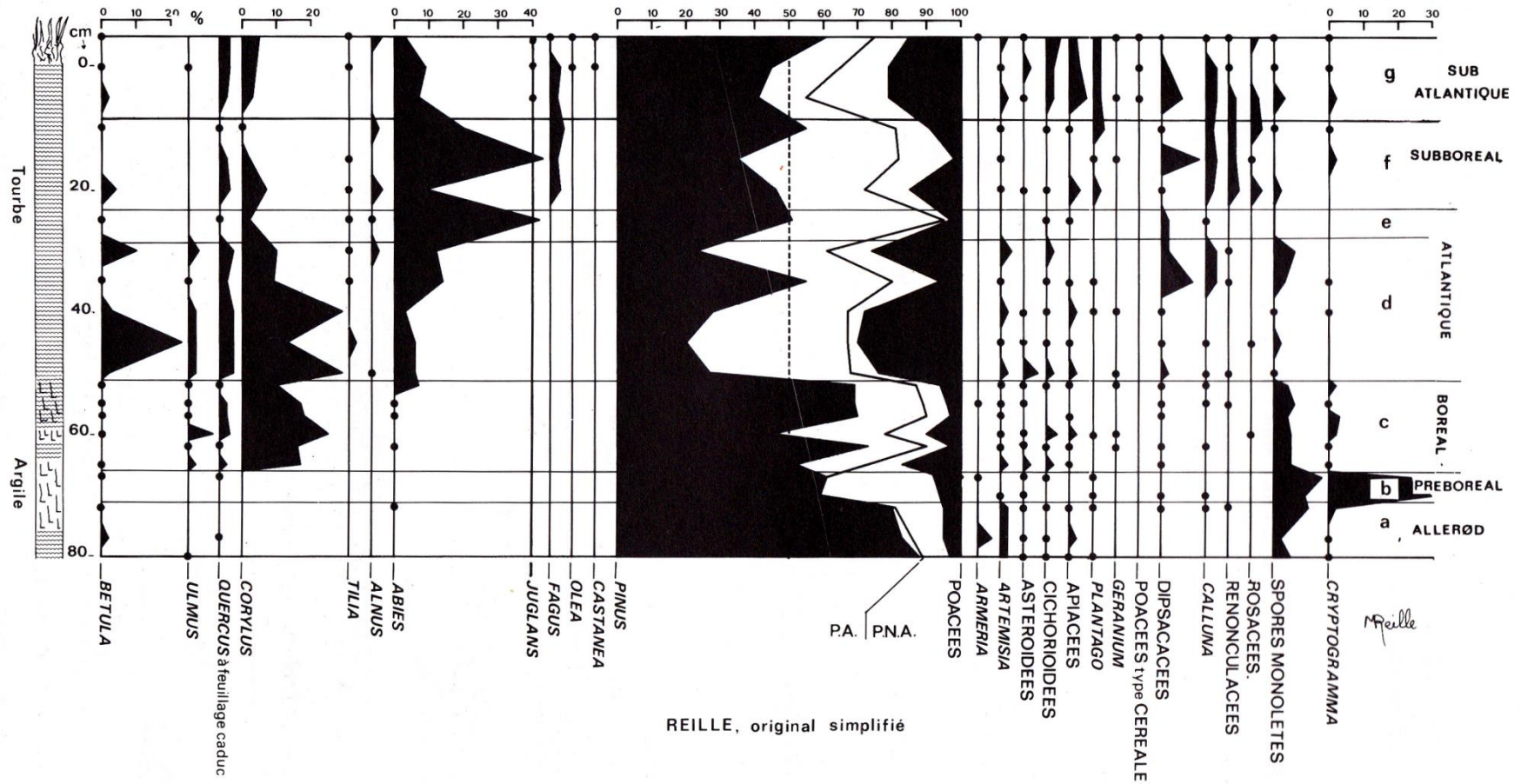


Figure 45 : Diagramme pollinique de la tourbière des Bassettes.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Les Mouillères (ruisseau du Fournas) Ariège Altitude: 1510 m Carottier russe*

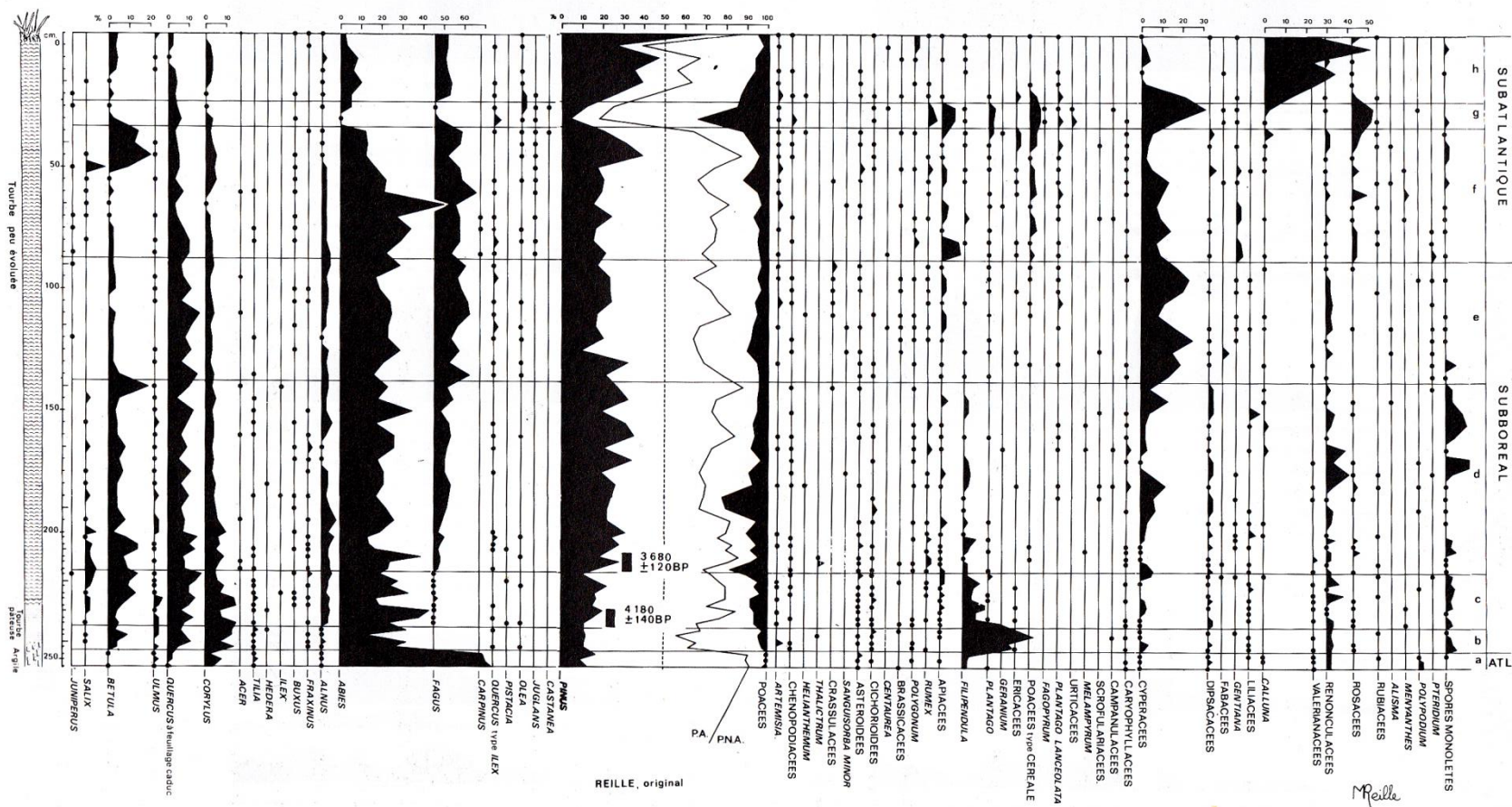


Figure 46 : Diagramme pollinique de la tourbière des Mouillères (ruisseau du Fournas).

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Le Serre, Pyrénées orientales.*

*Altitude: 1750 m Carottier russe*

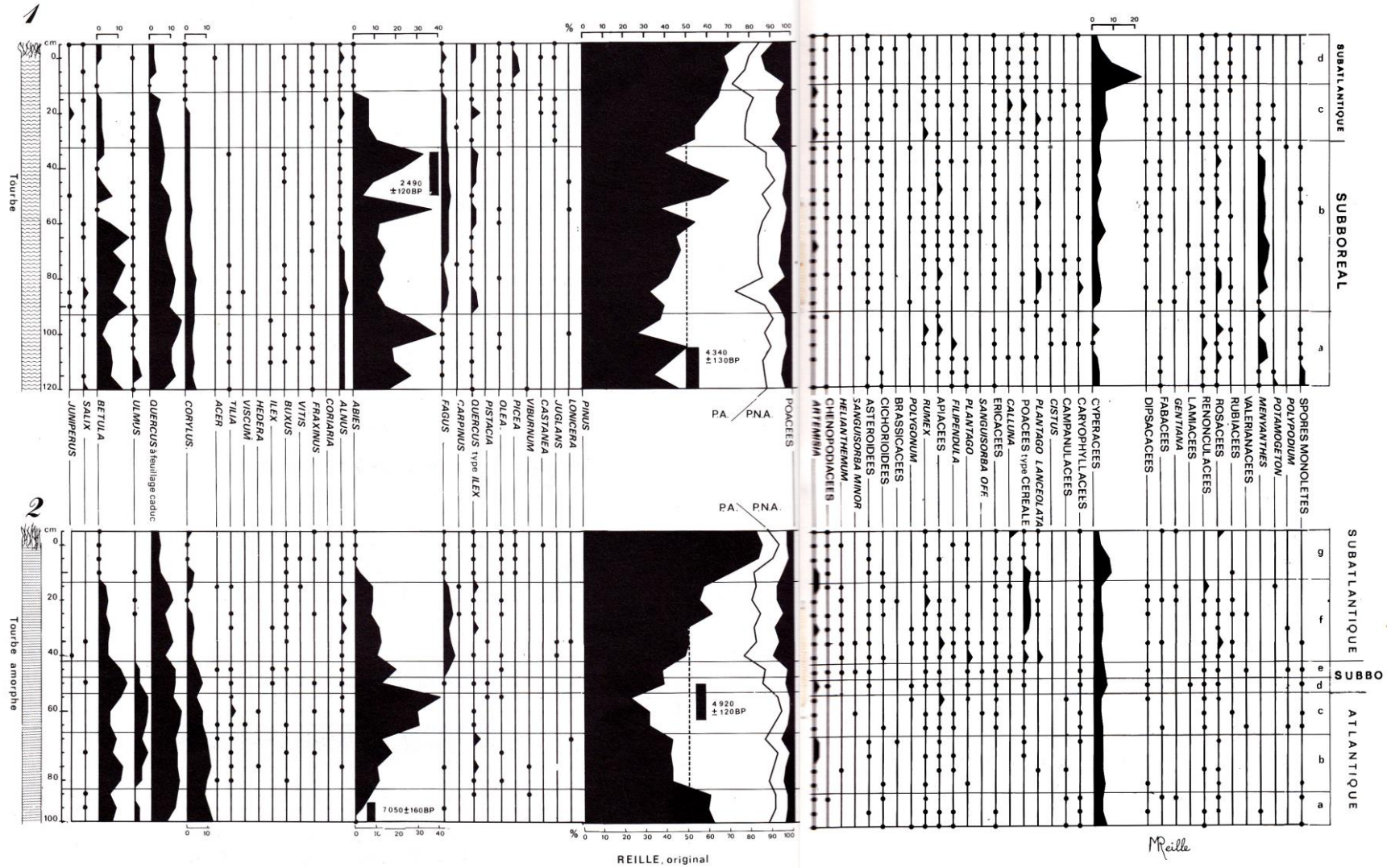


Figure 47 : Diagrammes polliniques de deux tourbières du Serre.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

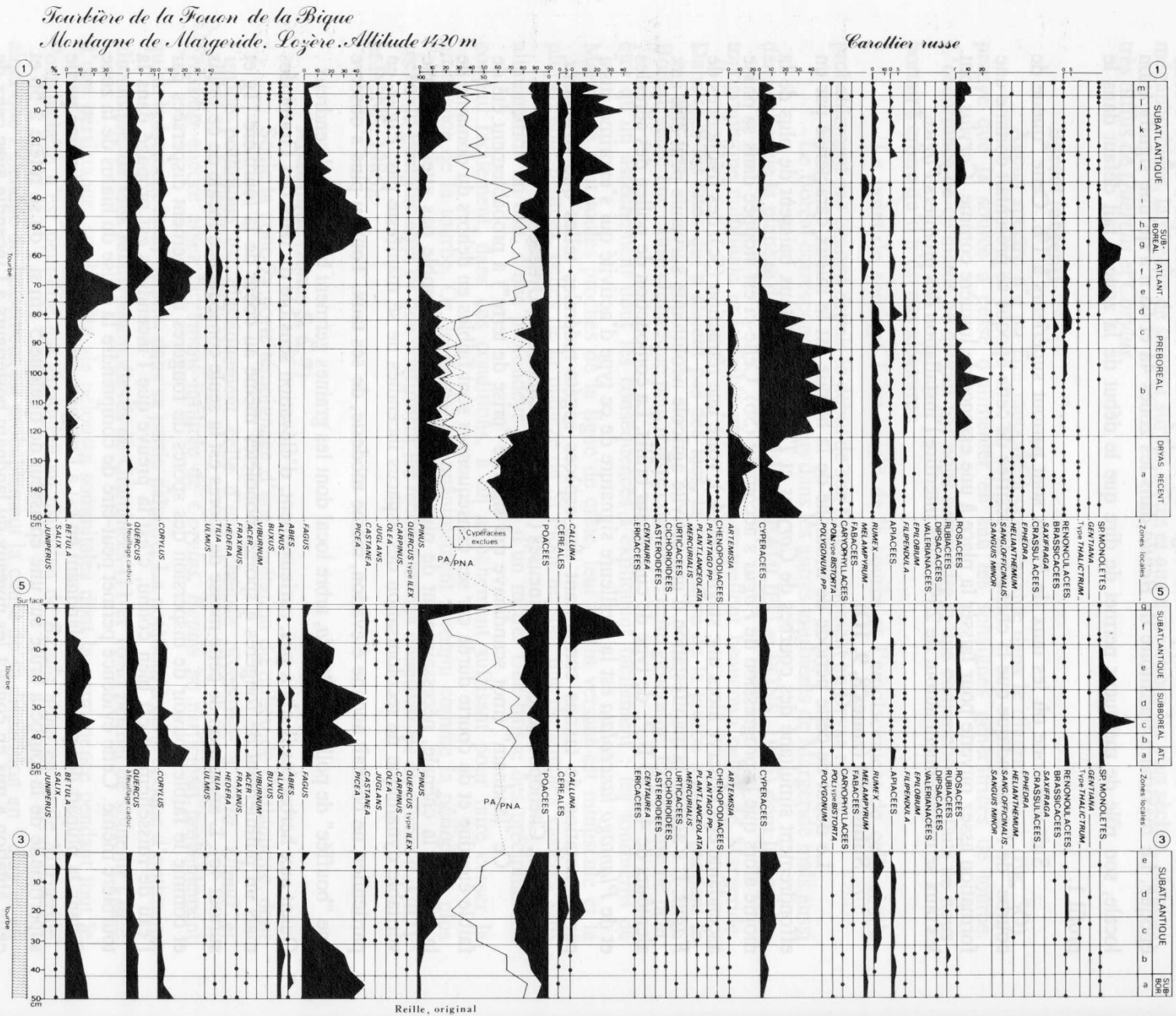


Figure 50 : Tourbière de la Fouon de la Bique : diagrammes polliniques des profils 1,5,3.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

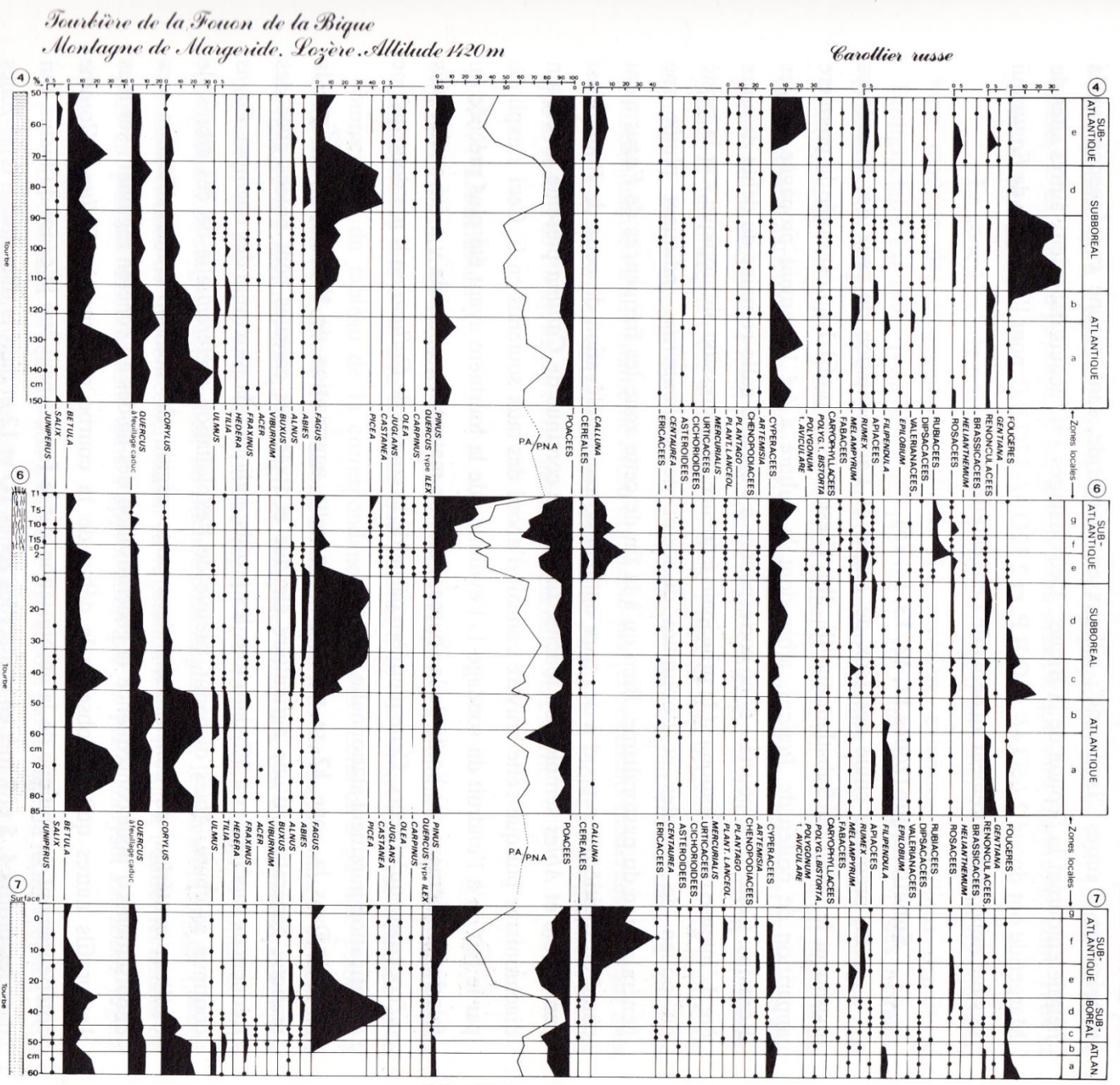


Figure 51 : Tourbière de la Fouon de la Bique : diagrammes polliniques des profils 4,6,7.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

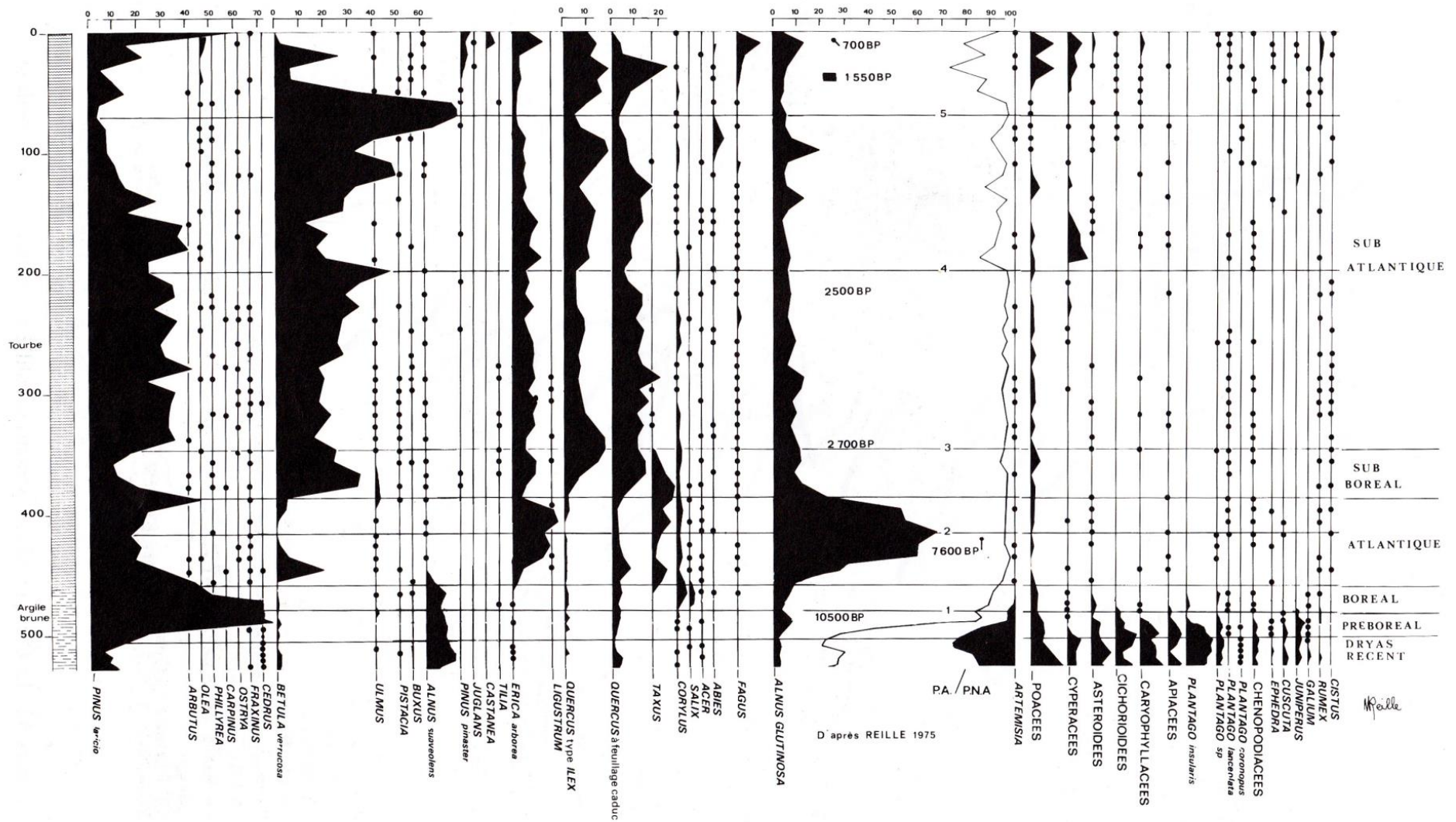
*Lac de Creno, Corse.**Altitude : 1280 m*

Figure 53 : Diagramme pollinique de la tourbière de Creno.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Lac de Bastani, Corse*      *Altitude: 2 089 m*      *Carottier Mackereth*

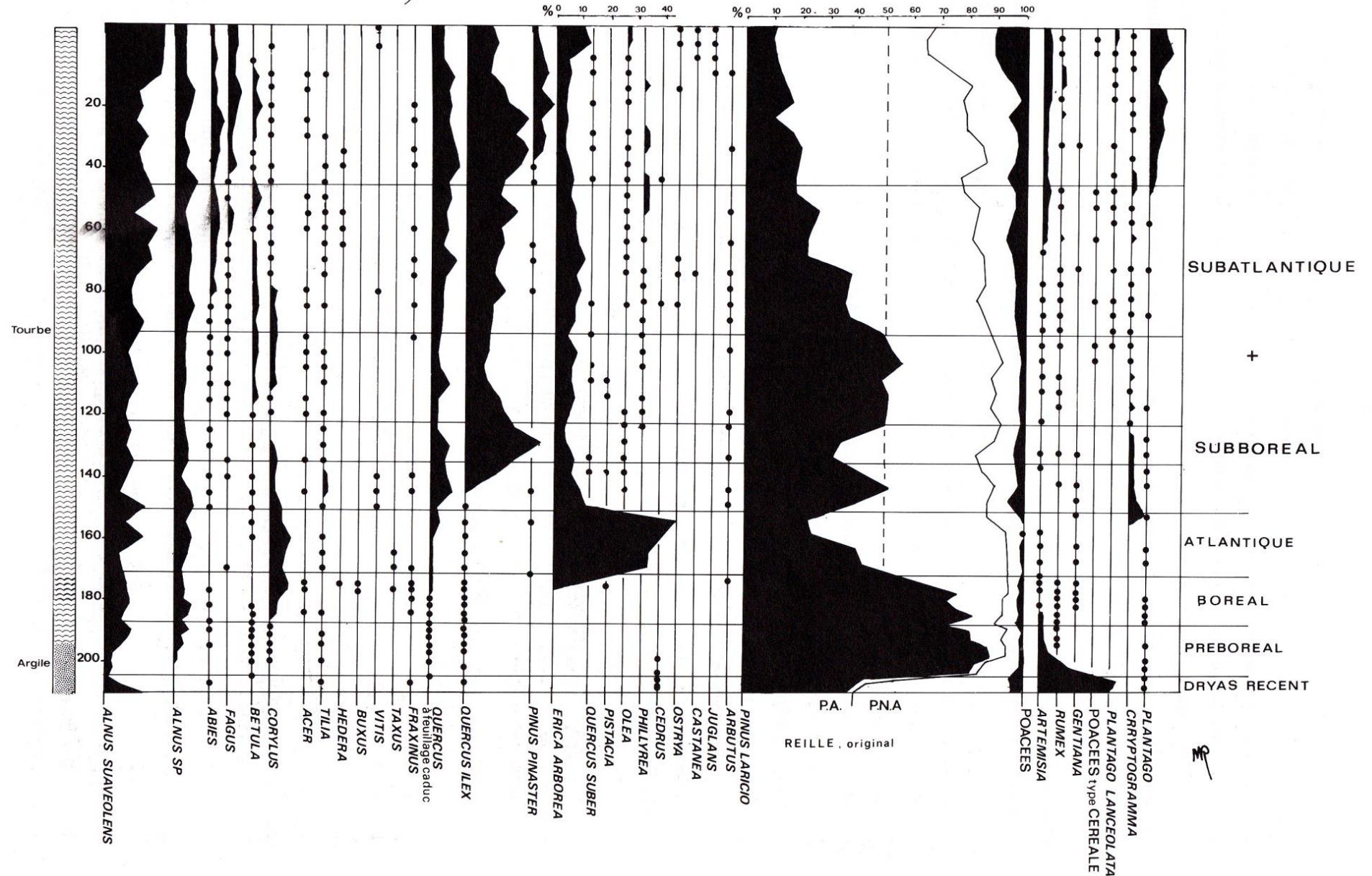


Figure 54 : Diagramme pollinique d'une séquence sous lacustre du lac de Bastani.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

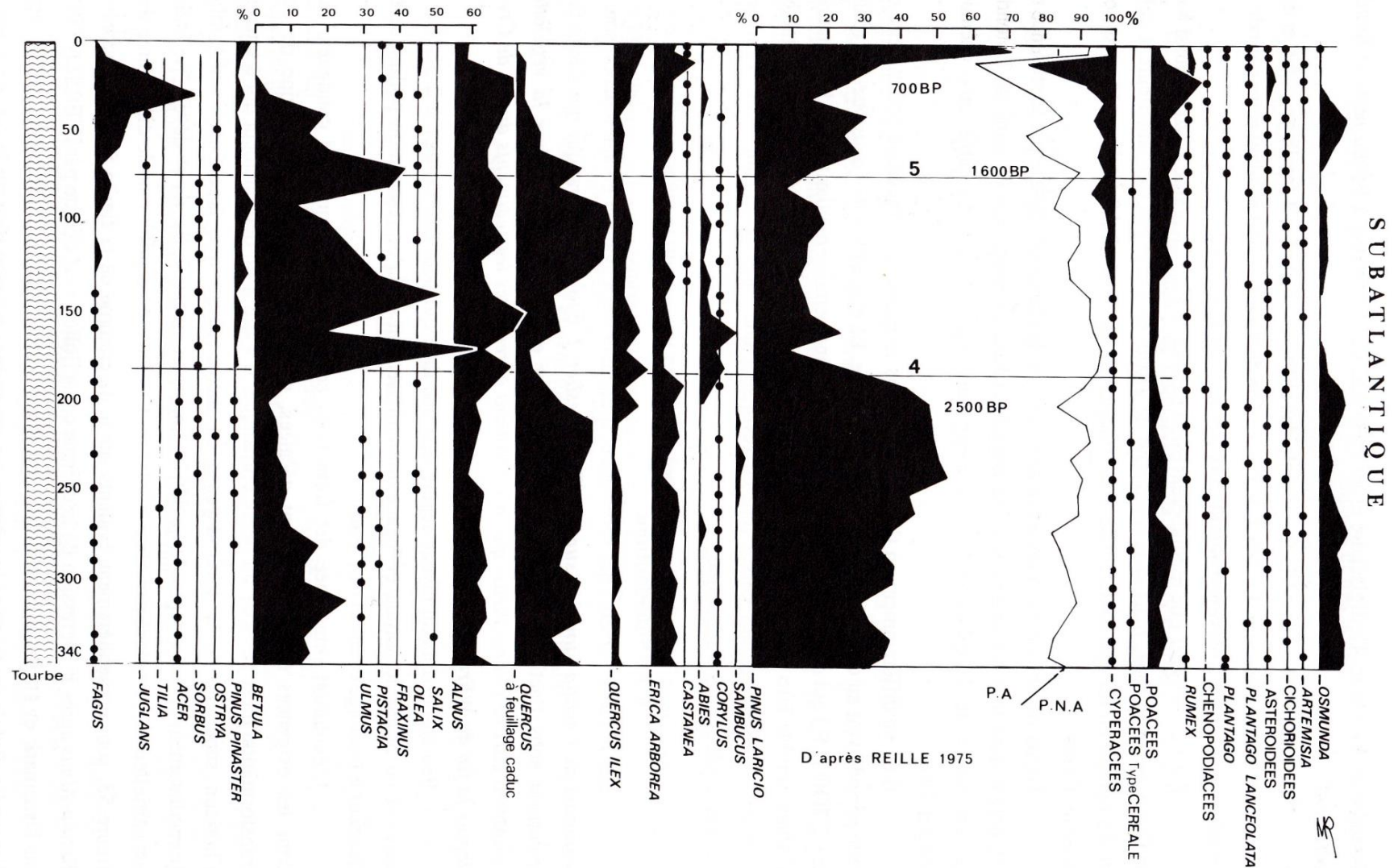
*Lac de Creno, Corse**Altitude: 1 280 m*

Figure 55 : Diagramme pollinique de la tourbière du lac de Creno.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

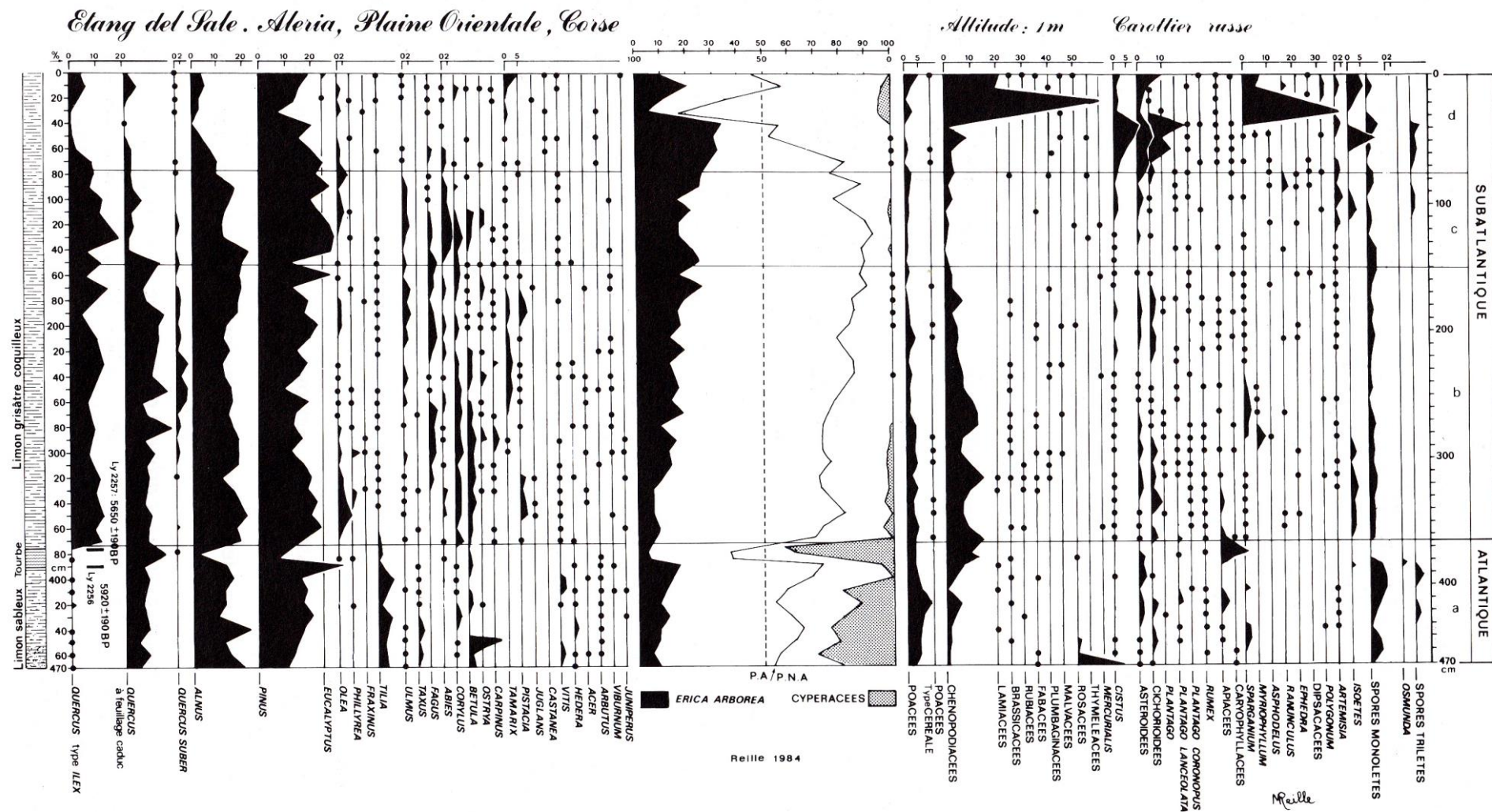


Figure 56 : Diagramme pollinique de l'étang del Sale.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

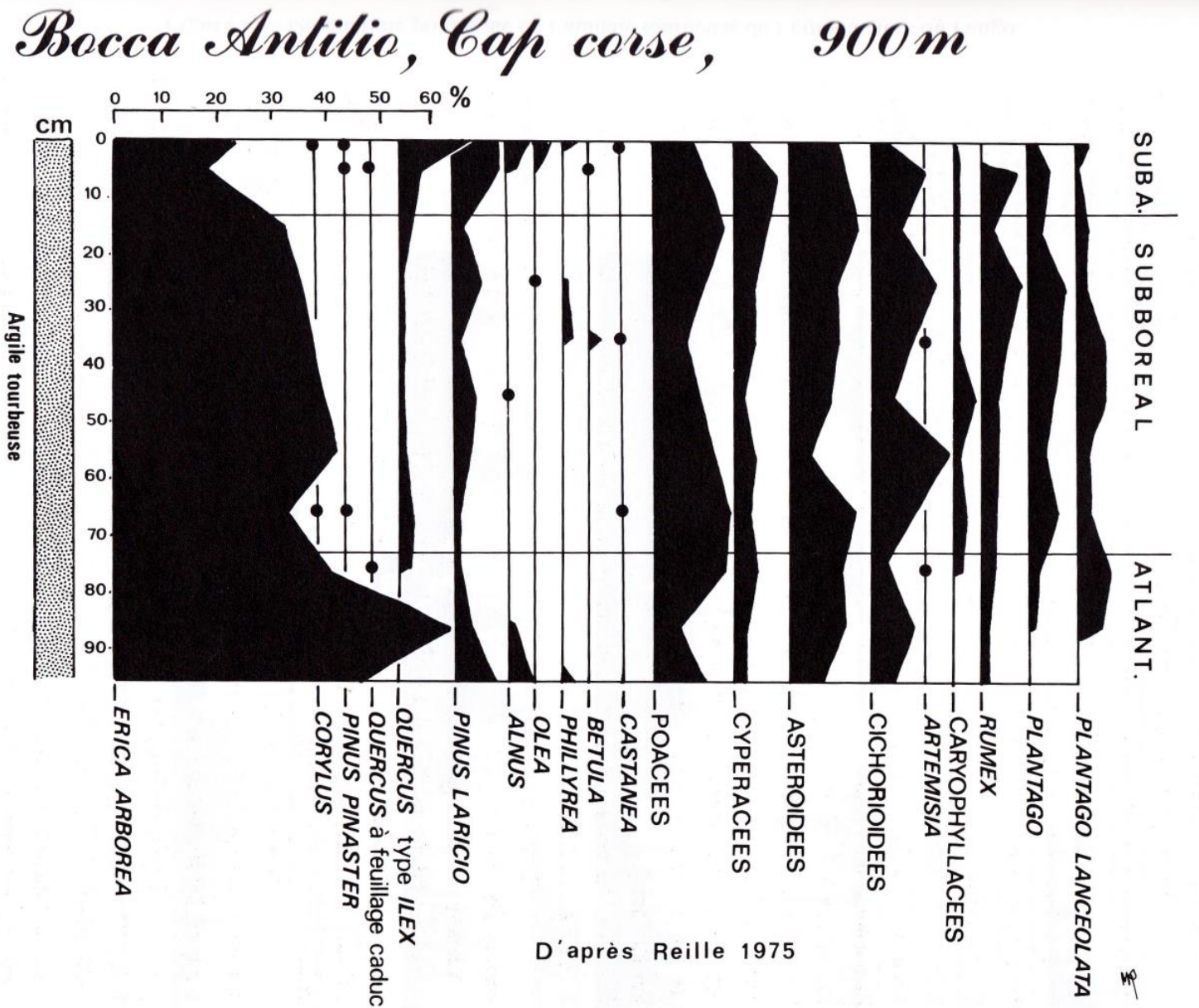


Figure 57 : Diagramme pollinique d'une séquence prise sur la crête du Cap Corse.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

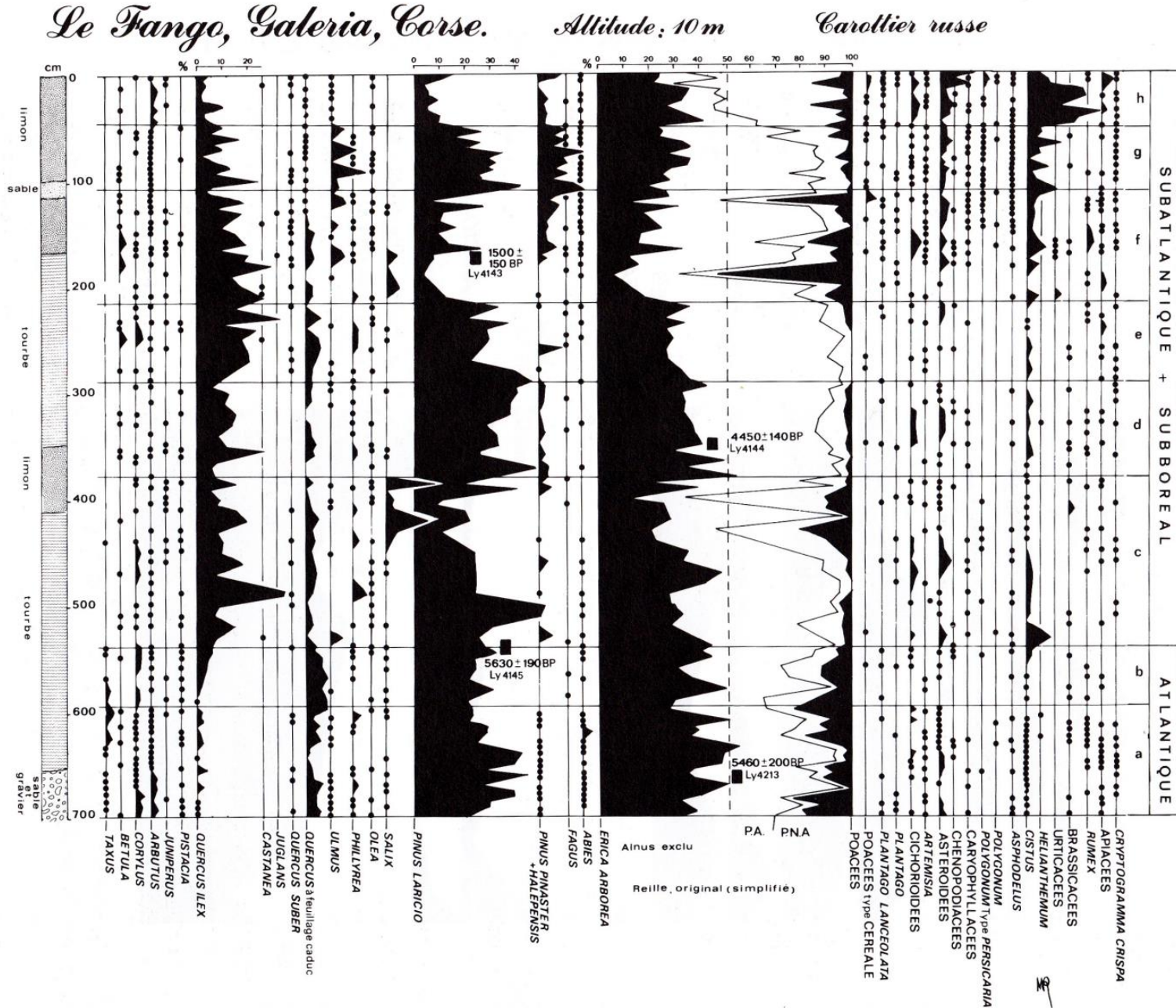


Figure 58 : Diagramme pollinique de l'aulnaie tourbeuse de l'embouchure du Fango.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

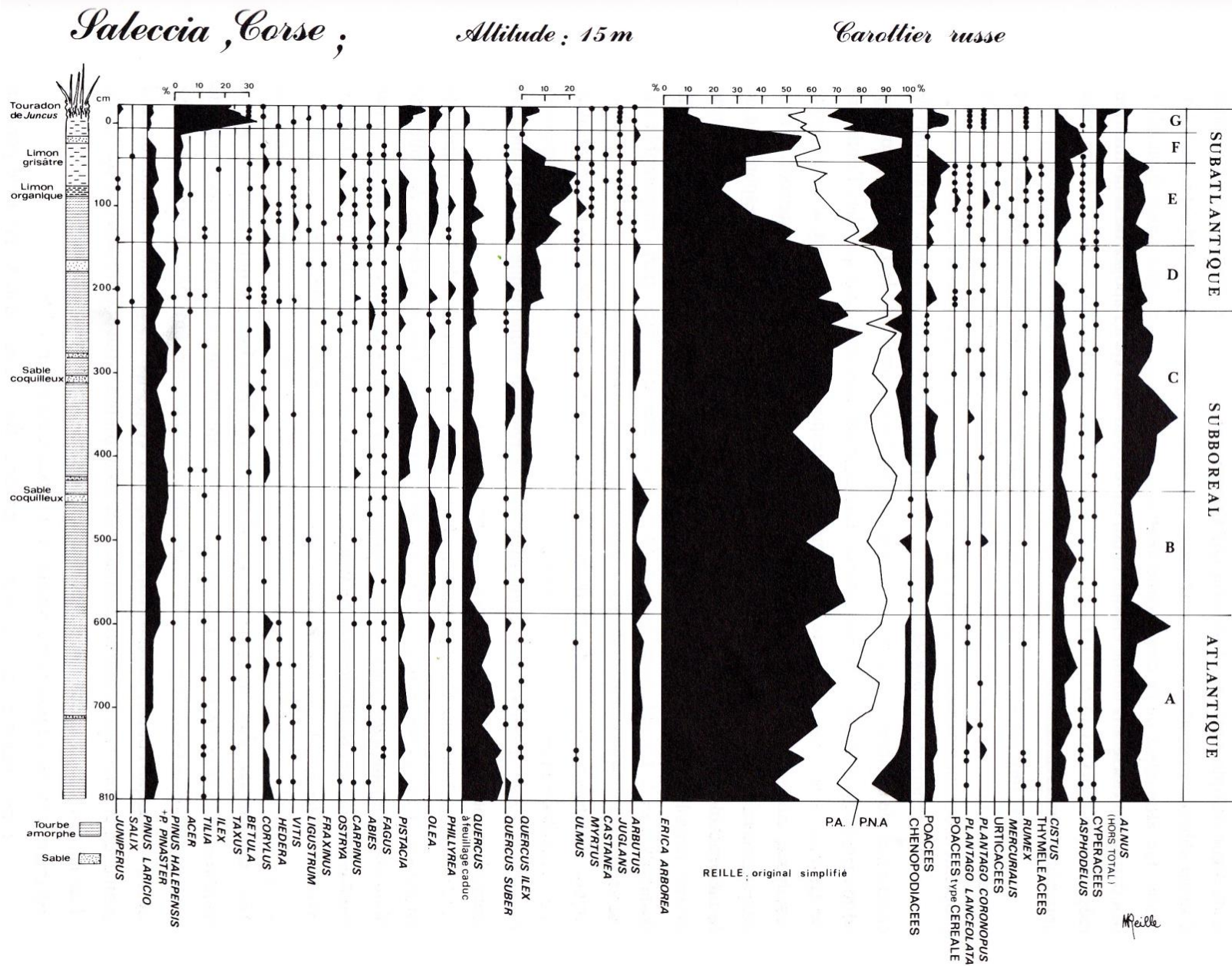


Figure 59 : Diagramme pollinique du marais de Saleccia.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

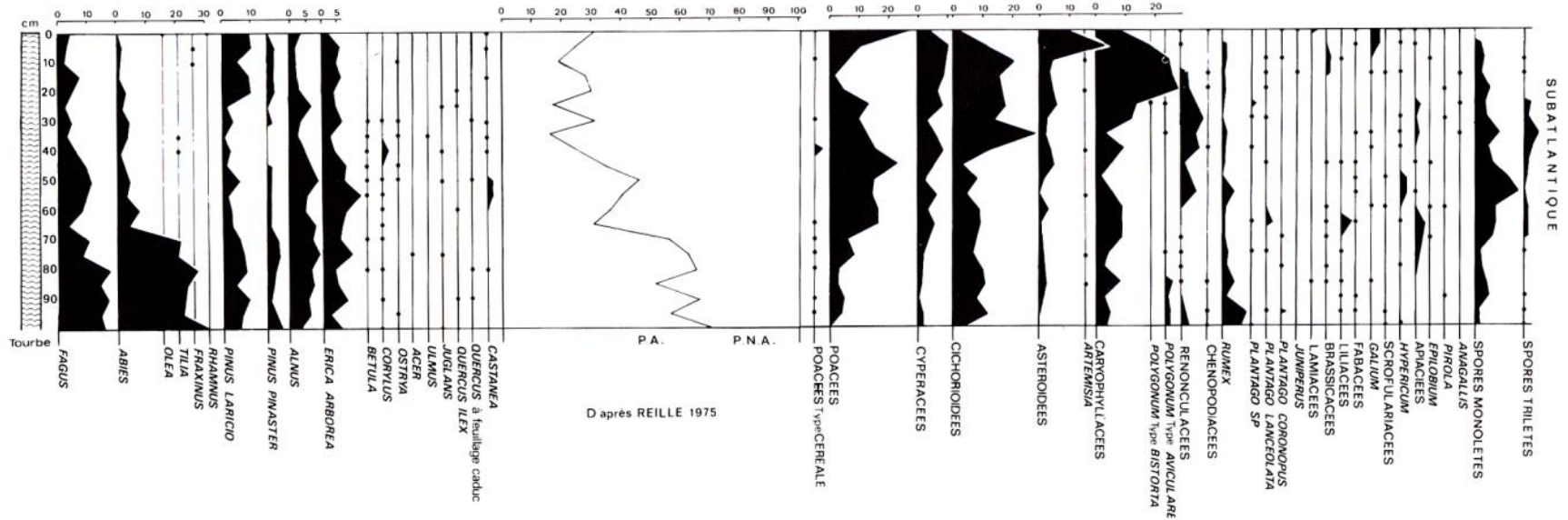
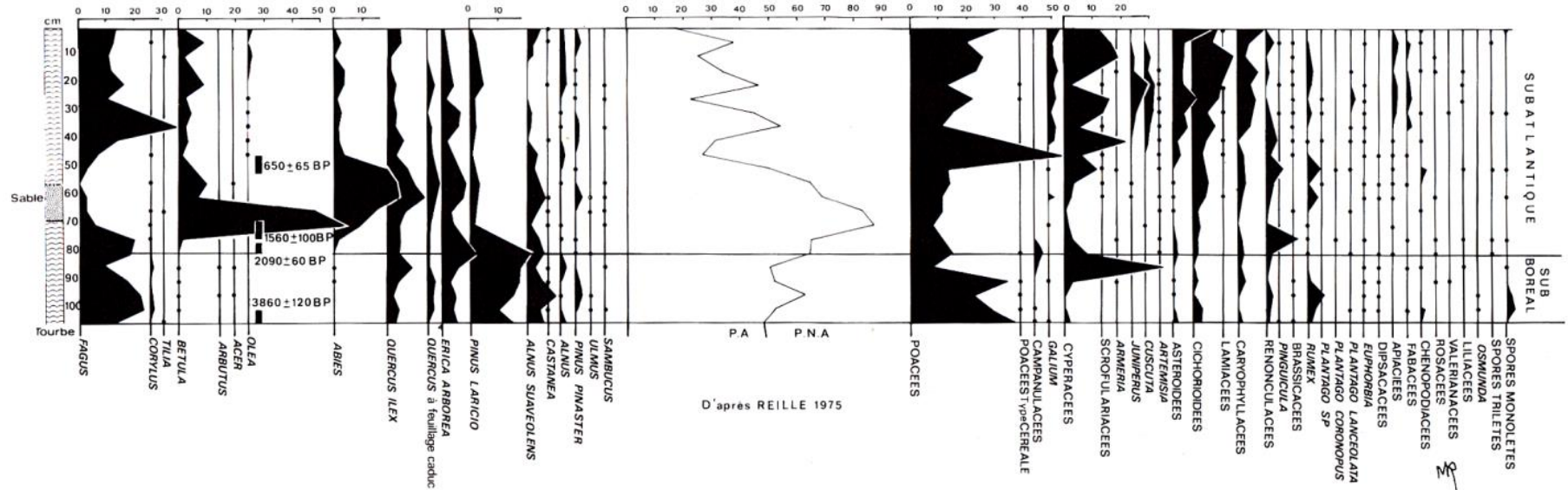
*Pozzine du prato di Caldane; Massif du San Pedrone, Corse. 1720 m Sando Keller**Pozzine des bergeries de Cavallara; Massif de l'Incidine, Corse. 1450 m Carottier Couleaux*

Figure 60 : Diagrammes polliniques des pozzines du prato di Caldane et de Cavallara.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

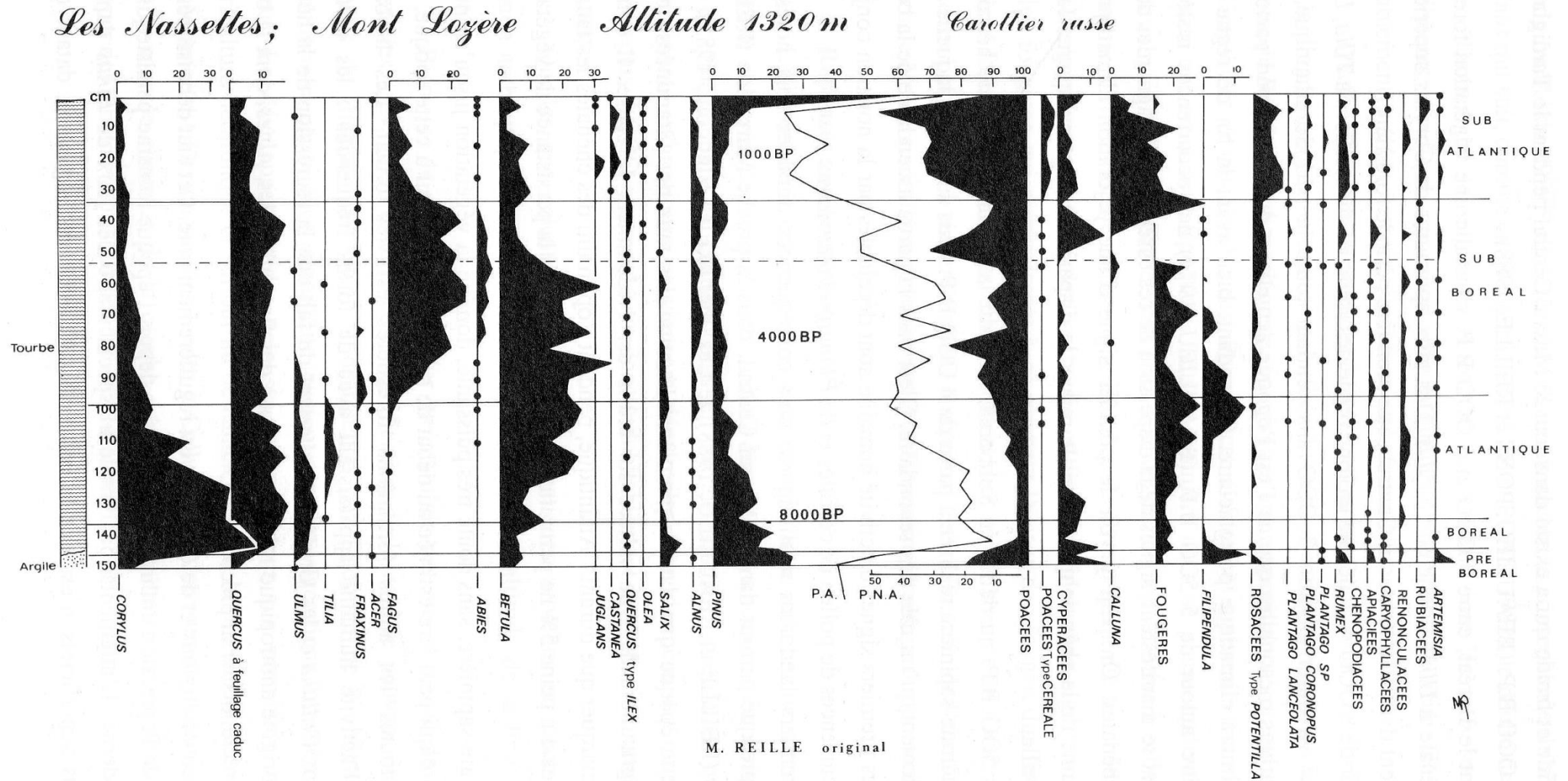
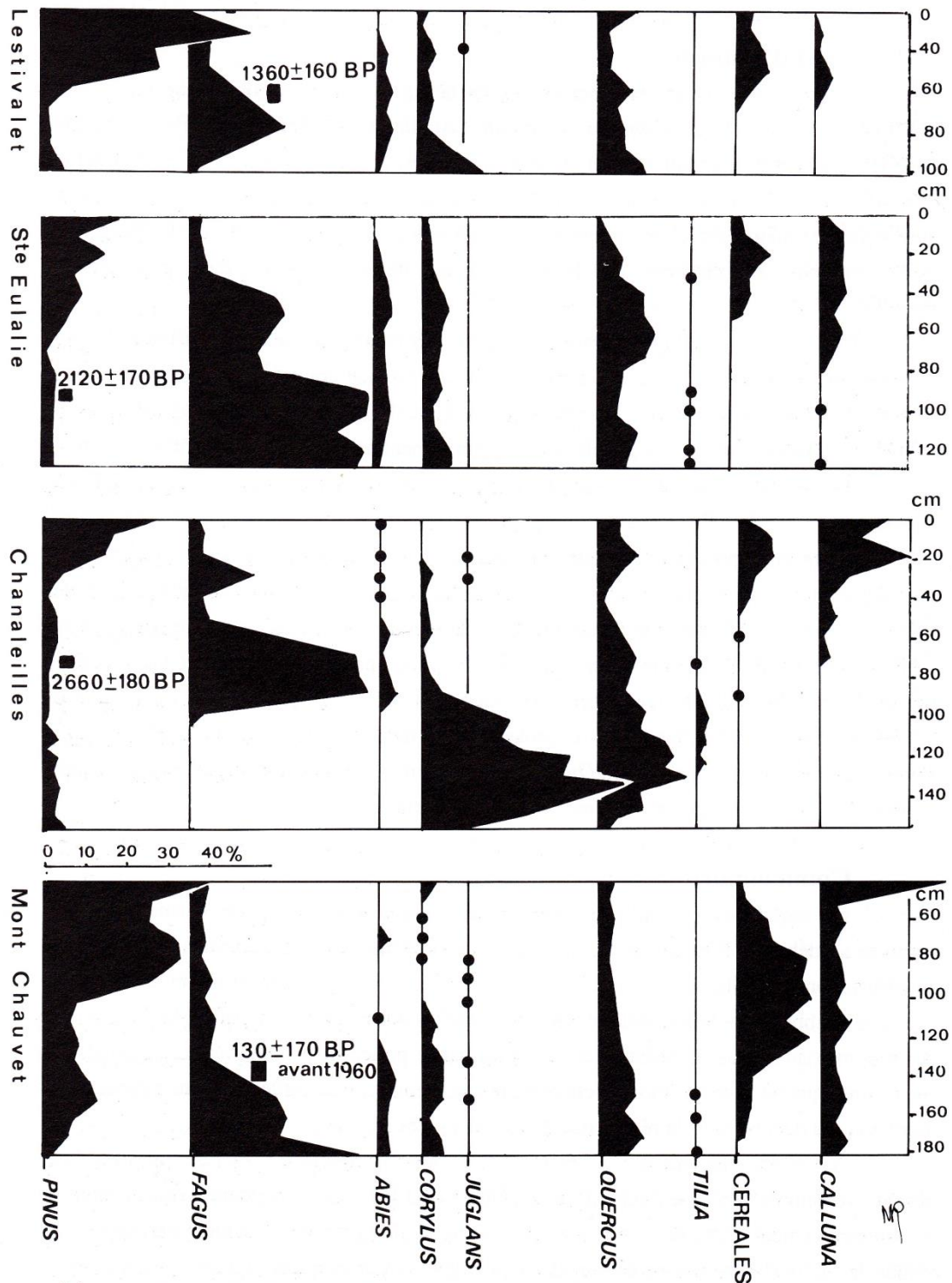


Figure 61 : Diagramme pollinique de la tourbière des Nassettes.

## Montagne de Margeride Massif Central



D'après Reille et Pons 1982

Figure 62 : Diagrammes polliniques simplifiés de 4 séquences de Margeride.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Landos, Haute-Loire,*

*Altitude: 1 070 m*

*Carottier russe*

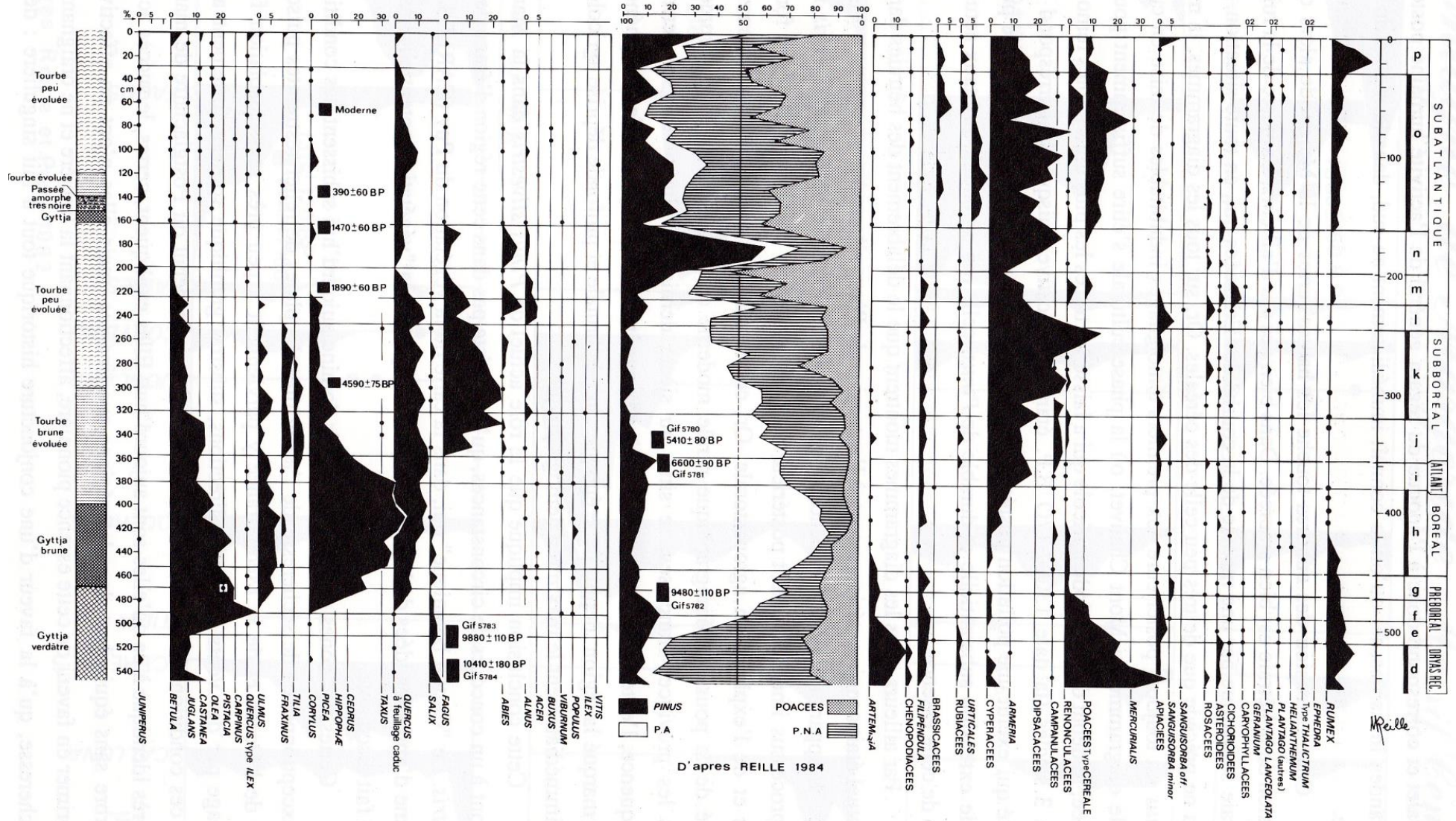


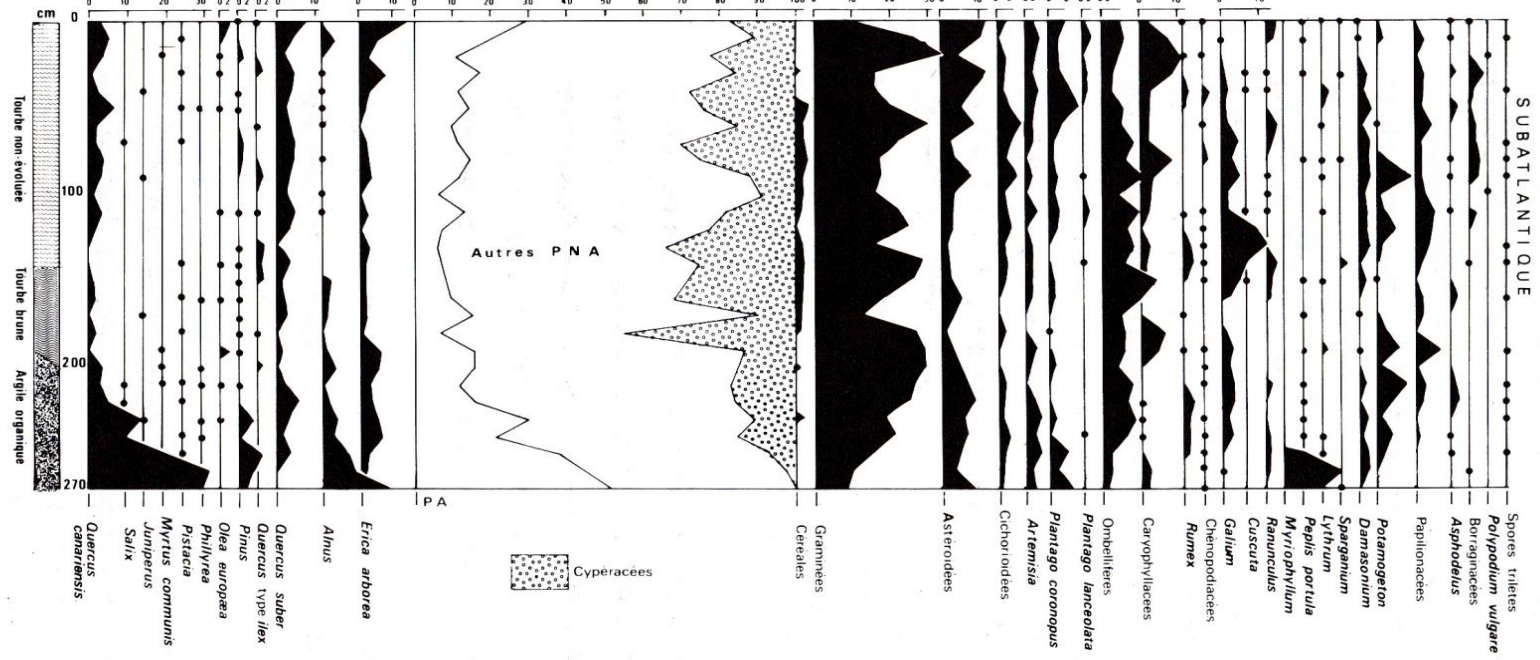
Figure 63 : Diagramme pollinique du marais de Landos.



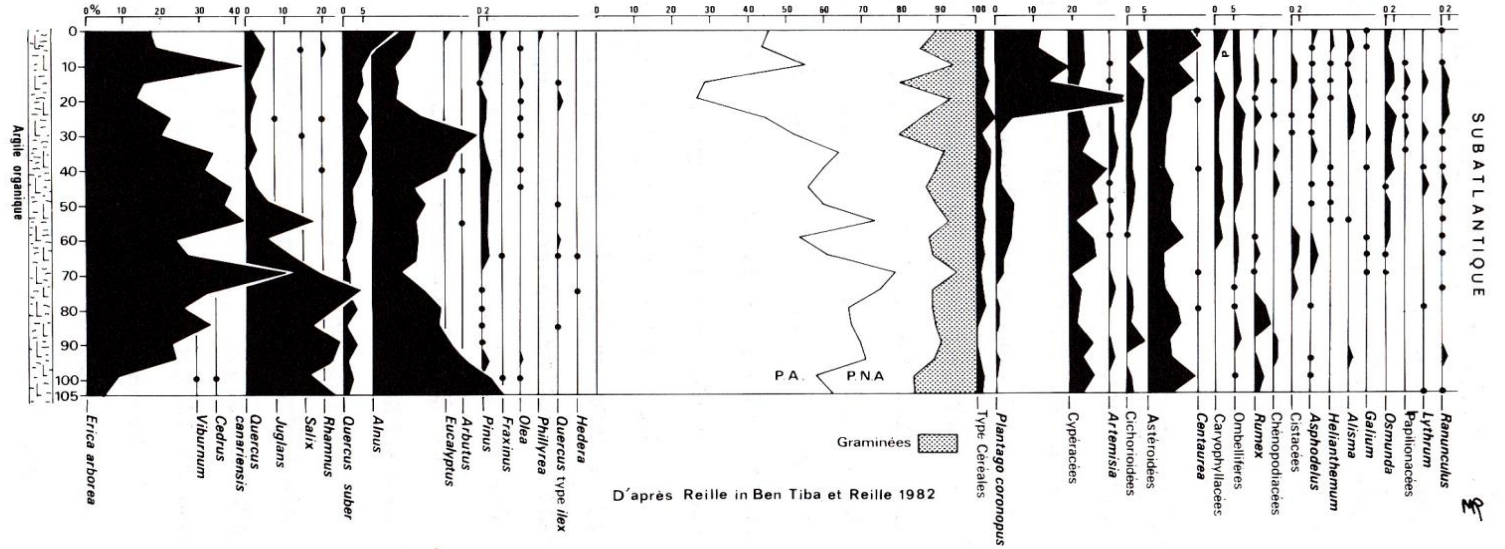




*Dar Fatma, tourbière près d'Ain Draham, Kroumirie, Tunisie.* فاطمة جهة عين دراهم جبال خمير تونس.  
 Altitude: 780 m



*Mhiris el Hamrane* Altitude 550m *Kroumirie, Tunisie.*



D'après Reille in Ben Tiba et Reille 1982

Figure 66 : Diagrammes polliniques de deux séquences de Kroumirie.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Padul, Province de Granada, Espagne. Altitude : 785m Carottier russe*

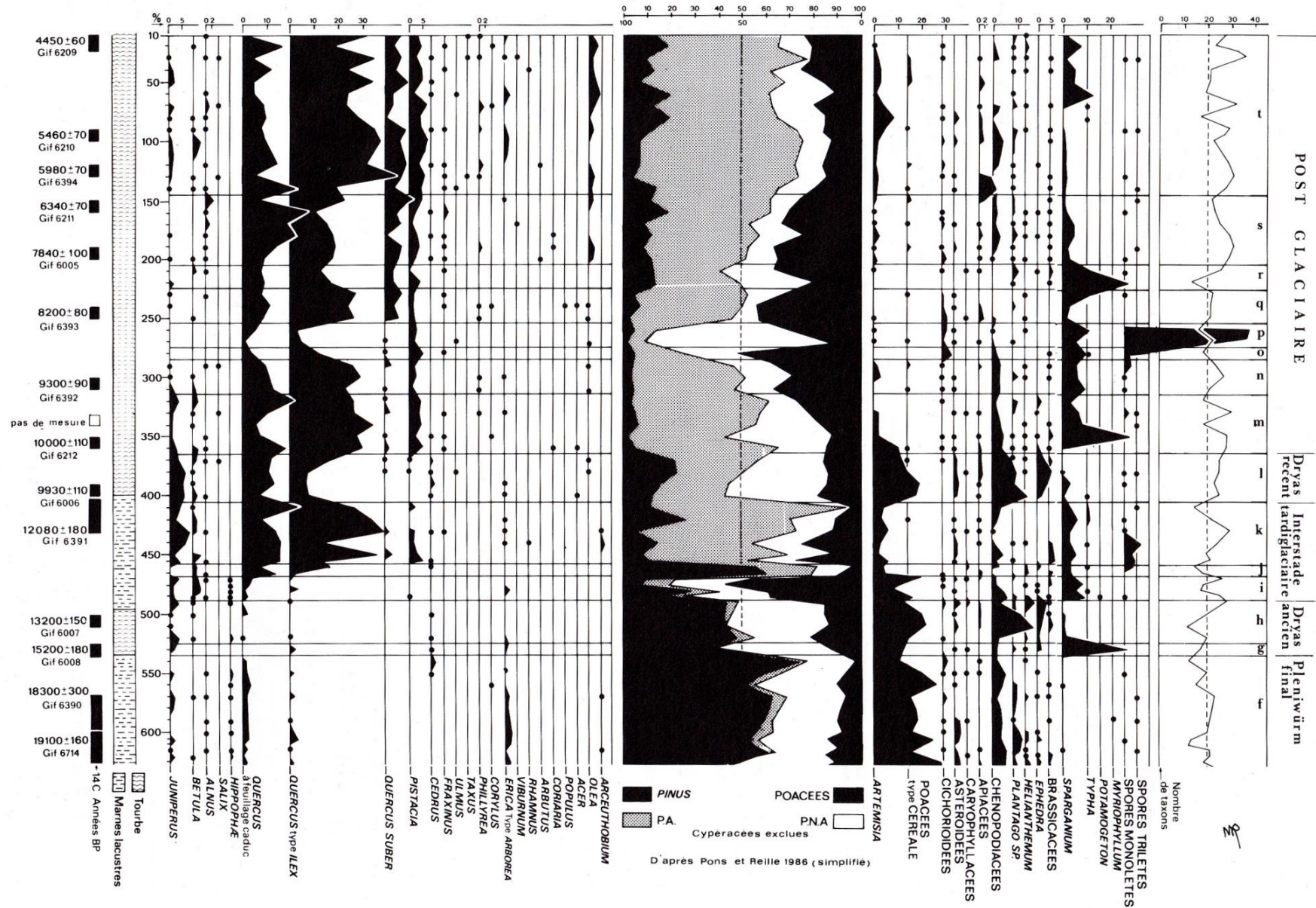


Figure 67 : Diagramme pollinique de la tourbière de Padul.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

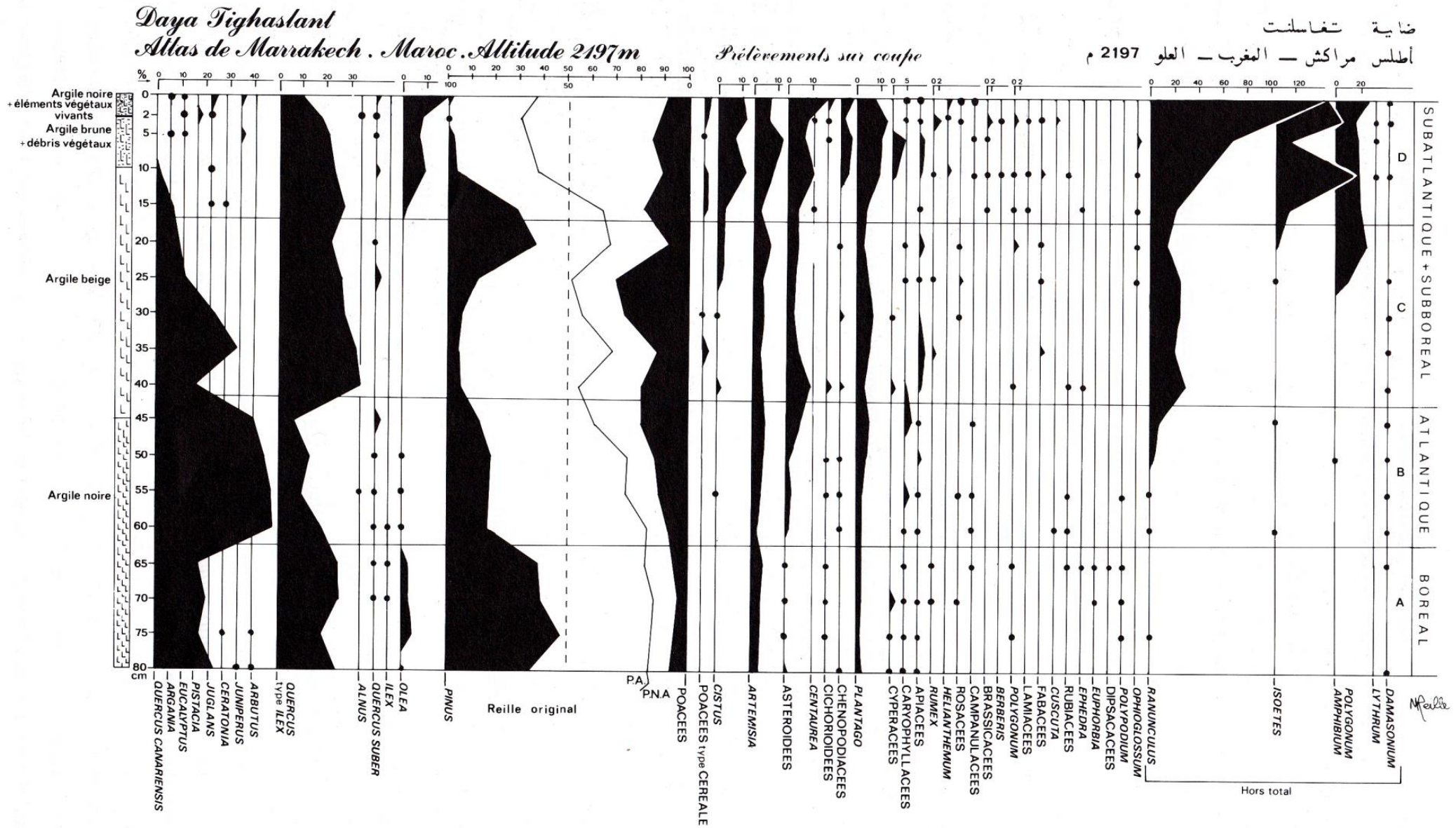


Figure 68 : Diagramme pollinique d'une daya du Haut Atlas marocain.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*La Barthe, Monts Dore; Puy de Dôme. Altitude: 1200 m Carottier russe*

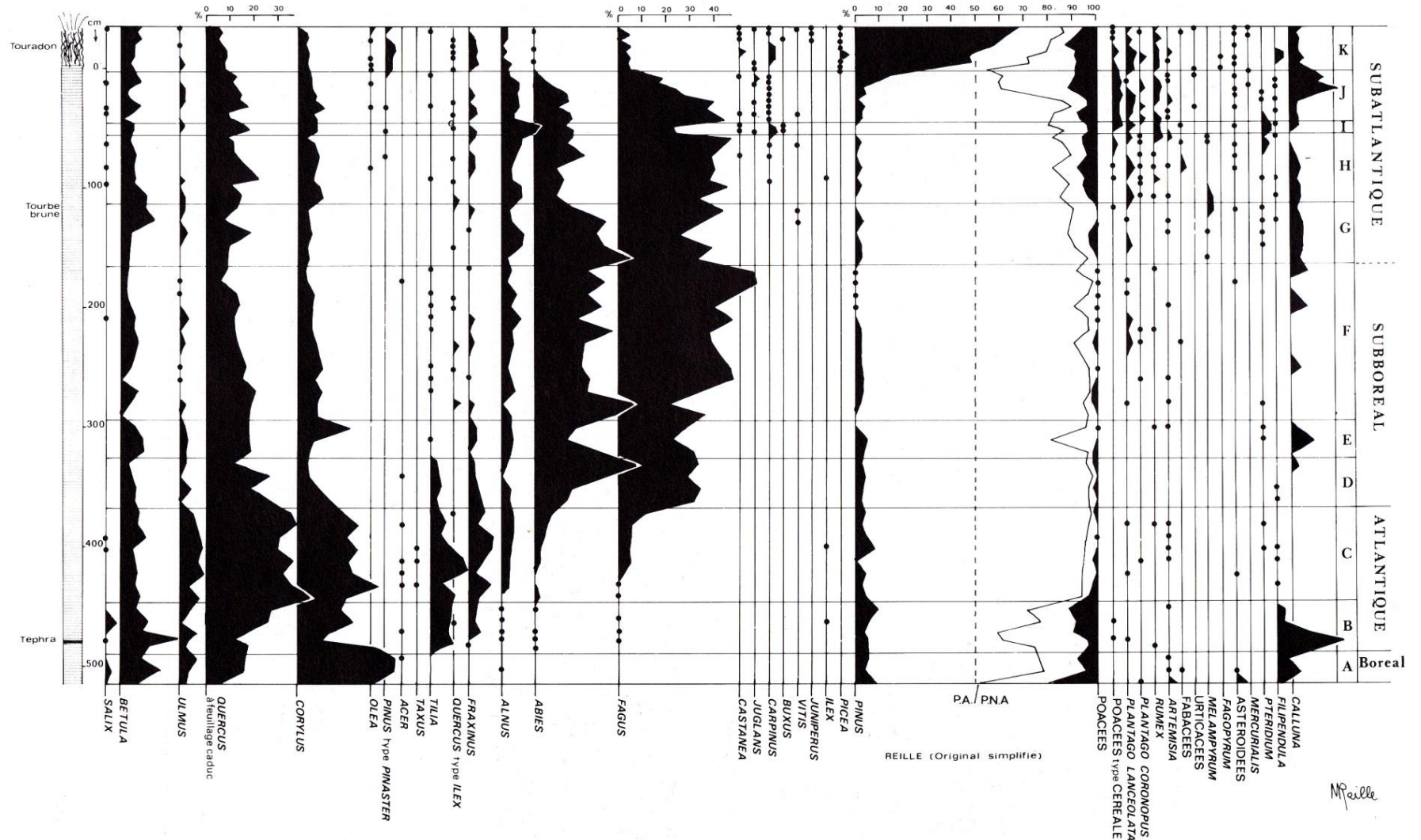


Figure 70 : Diagramme pollinique de la tourbière de la Barthe.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*La Pigne, Monts du Forez, Loire. Altitude : 1 350 m Carottier russe*

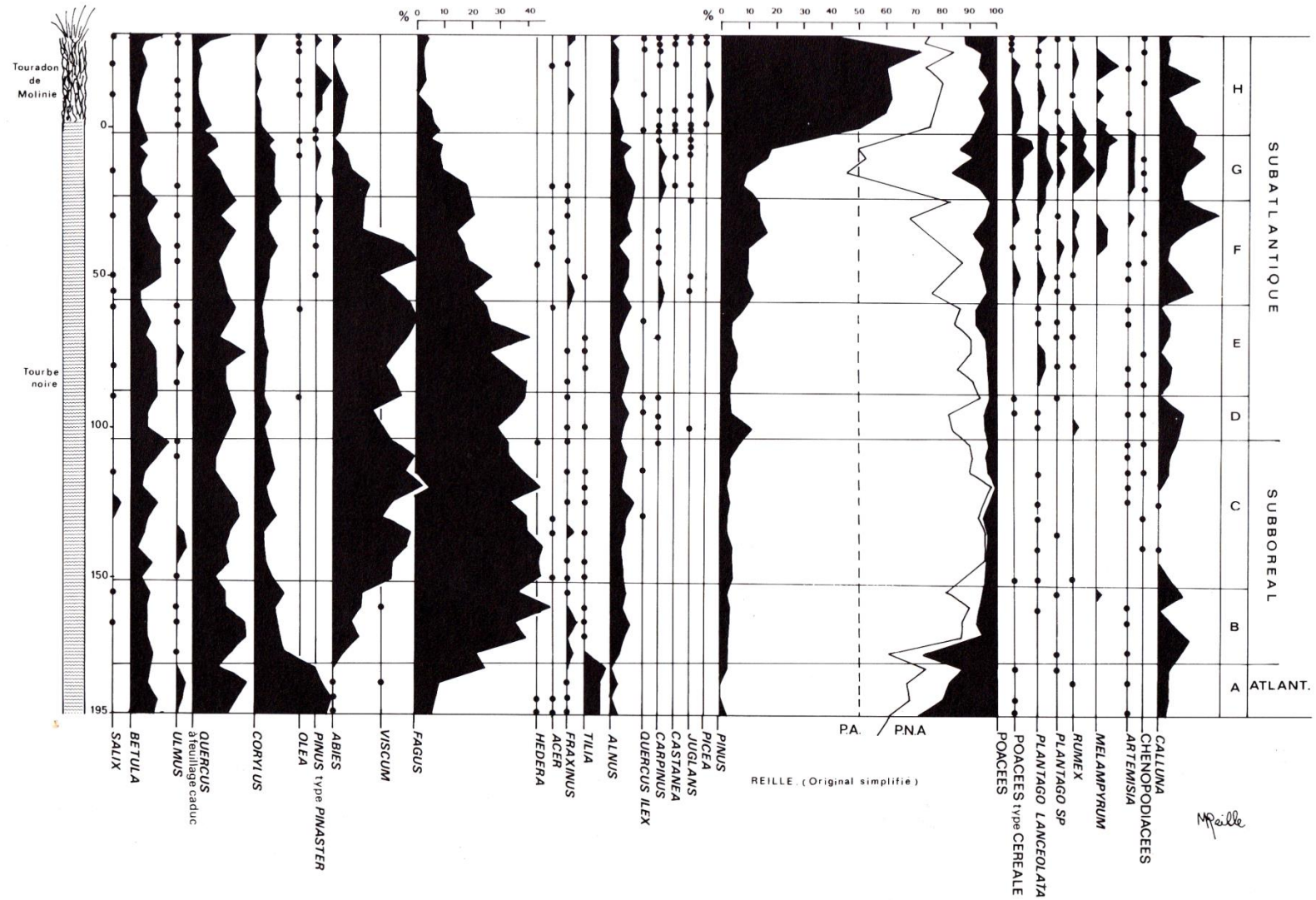


Figure 71 : Diagramme pollinique de la tourbière de la Pigne.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

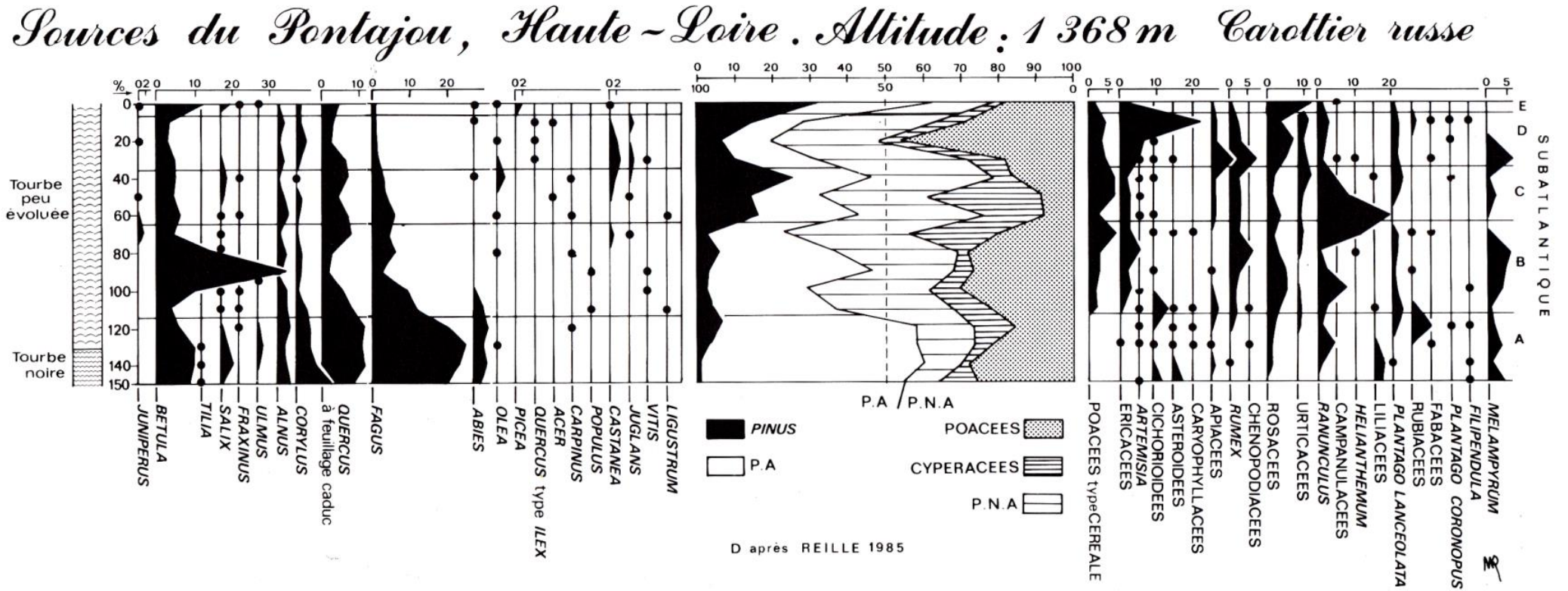


Figure 72 : Diagramme pollinique de la tourbière des sources du Pontajou.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Tourbière de Pinet, Aude. Altitude: 880 m Carottier russe*

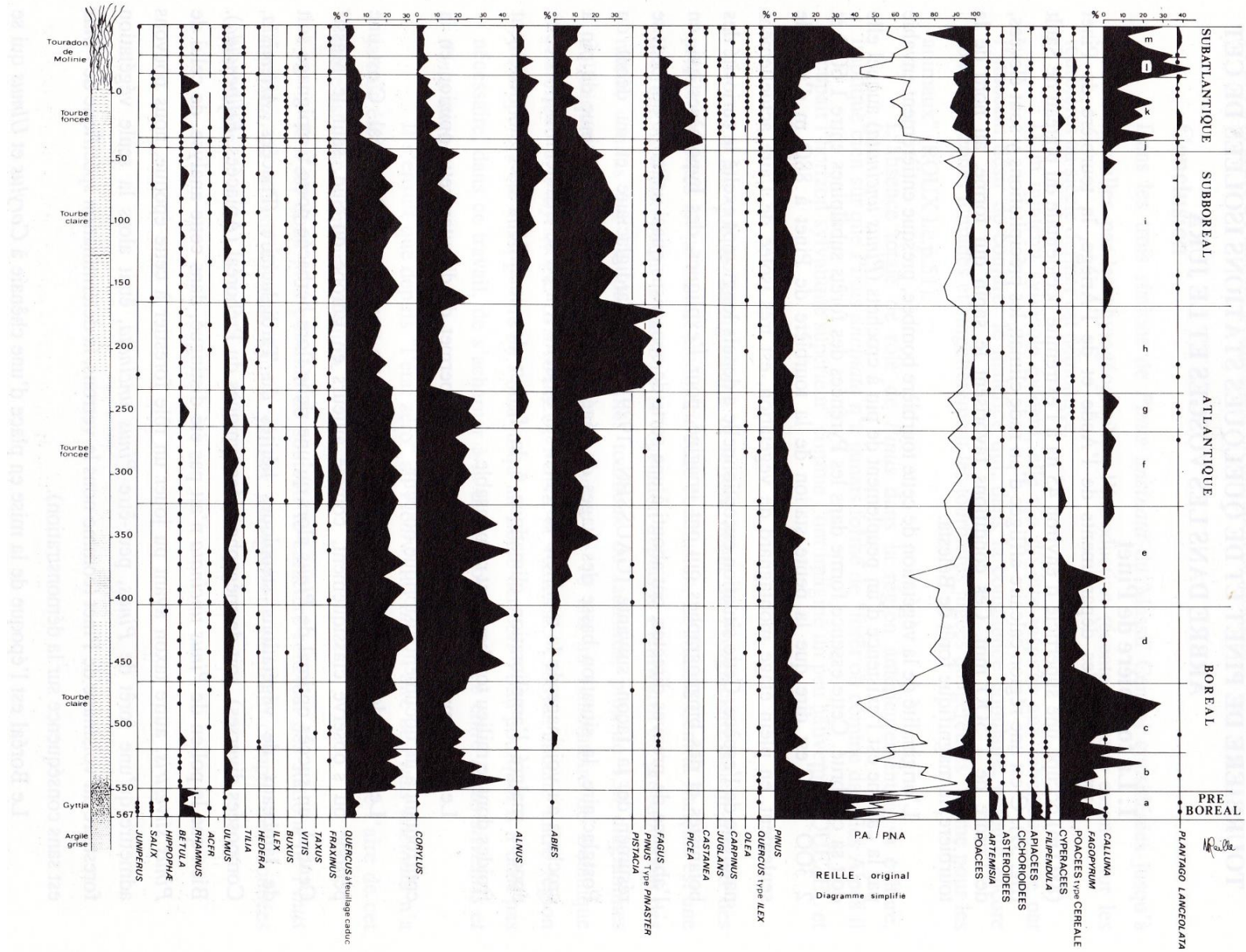


Figure 73 : Diagramme pollinique simplifié de la tourbière de Pinet.



Alt + flèche gauche pour le retour au texte

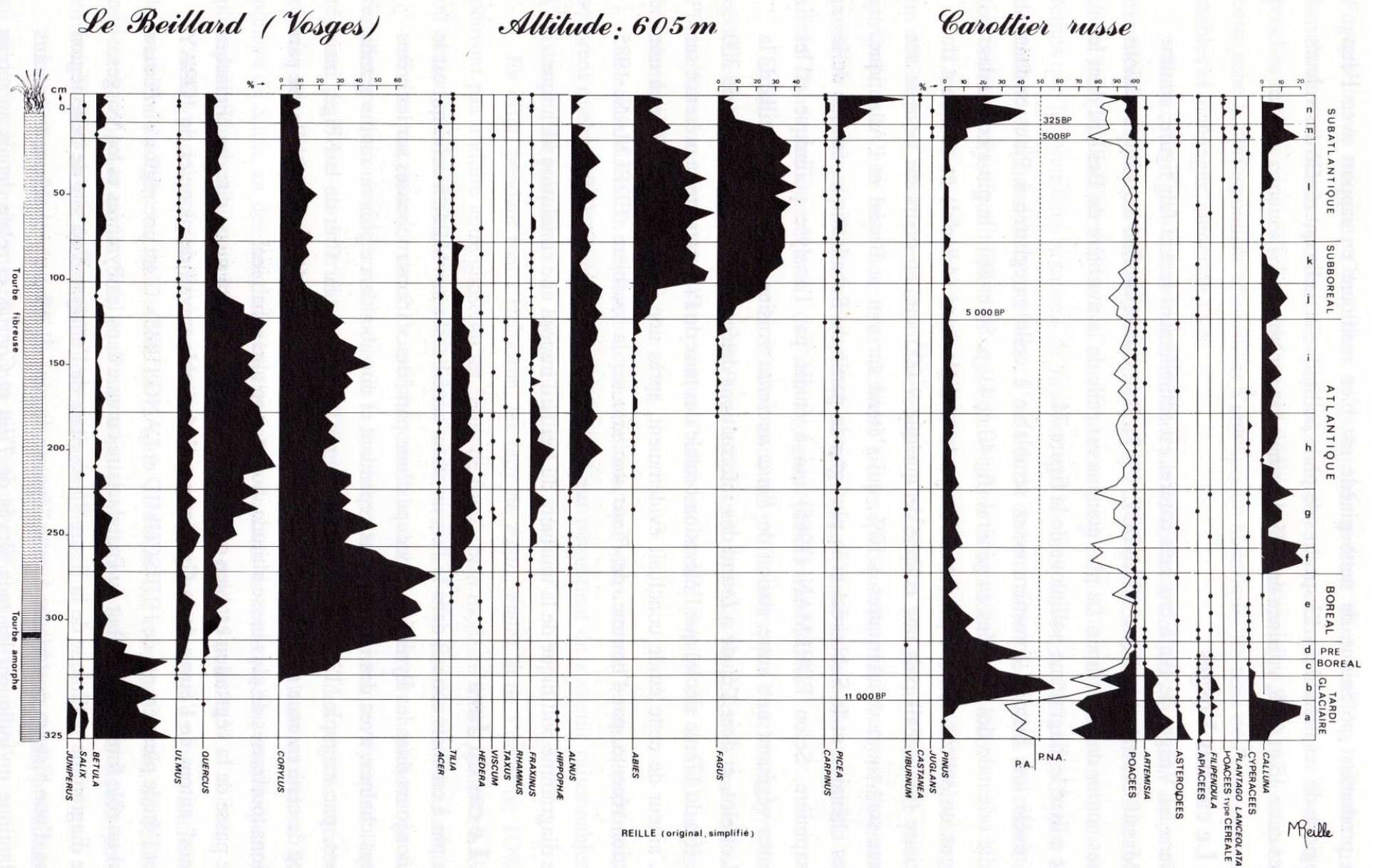


Figure 74 : Diagramme pollinique de la tourbière de Beillard. Les âges indiqués sont estimés d'après EDELMAN, 1985.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

*Les enfers, Franches montagnes (Jura suisse) Altitude: 960 m*

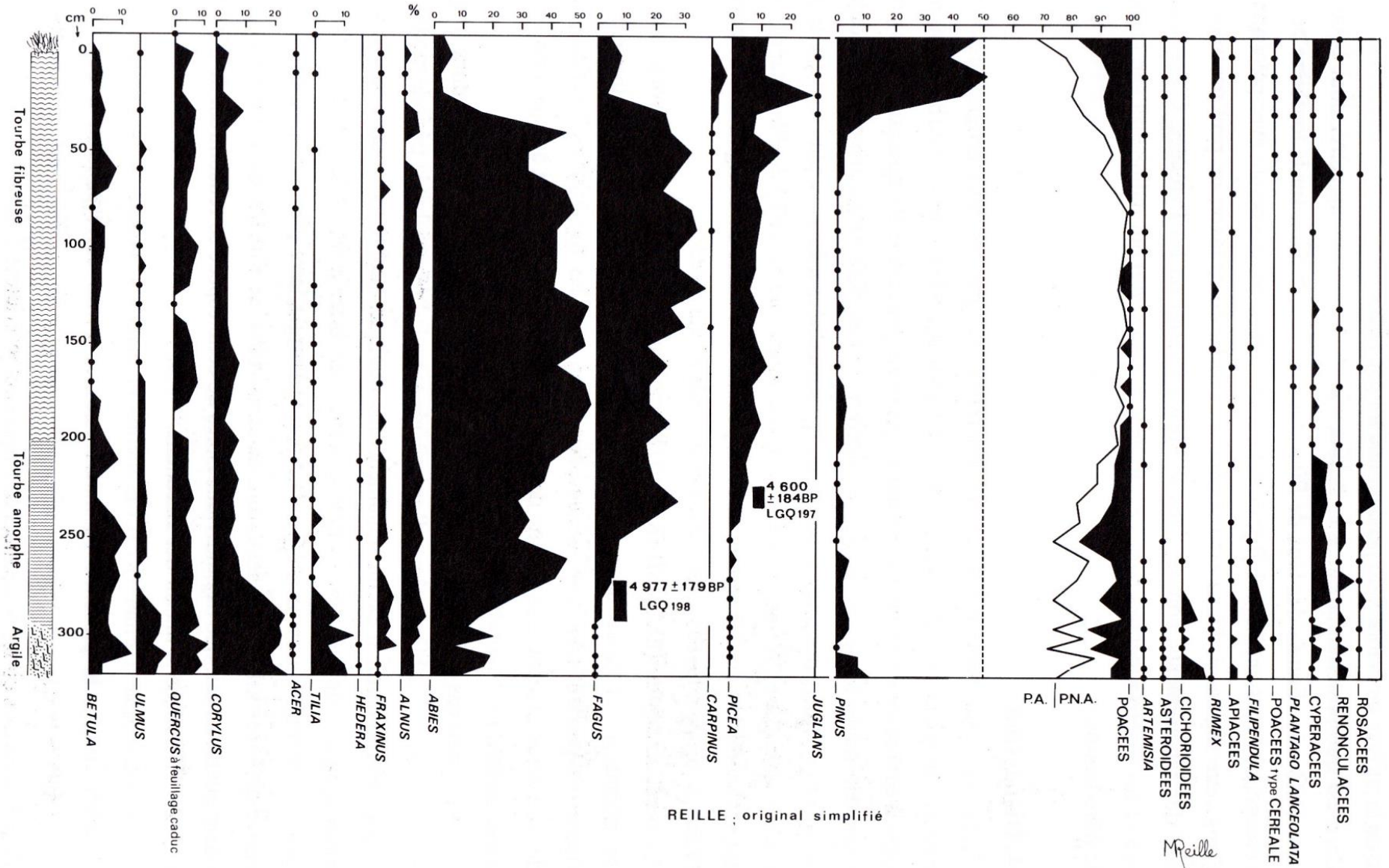


Figure 75 : Diagramme pollinique d'une tourbière du Jura suisse



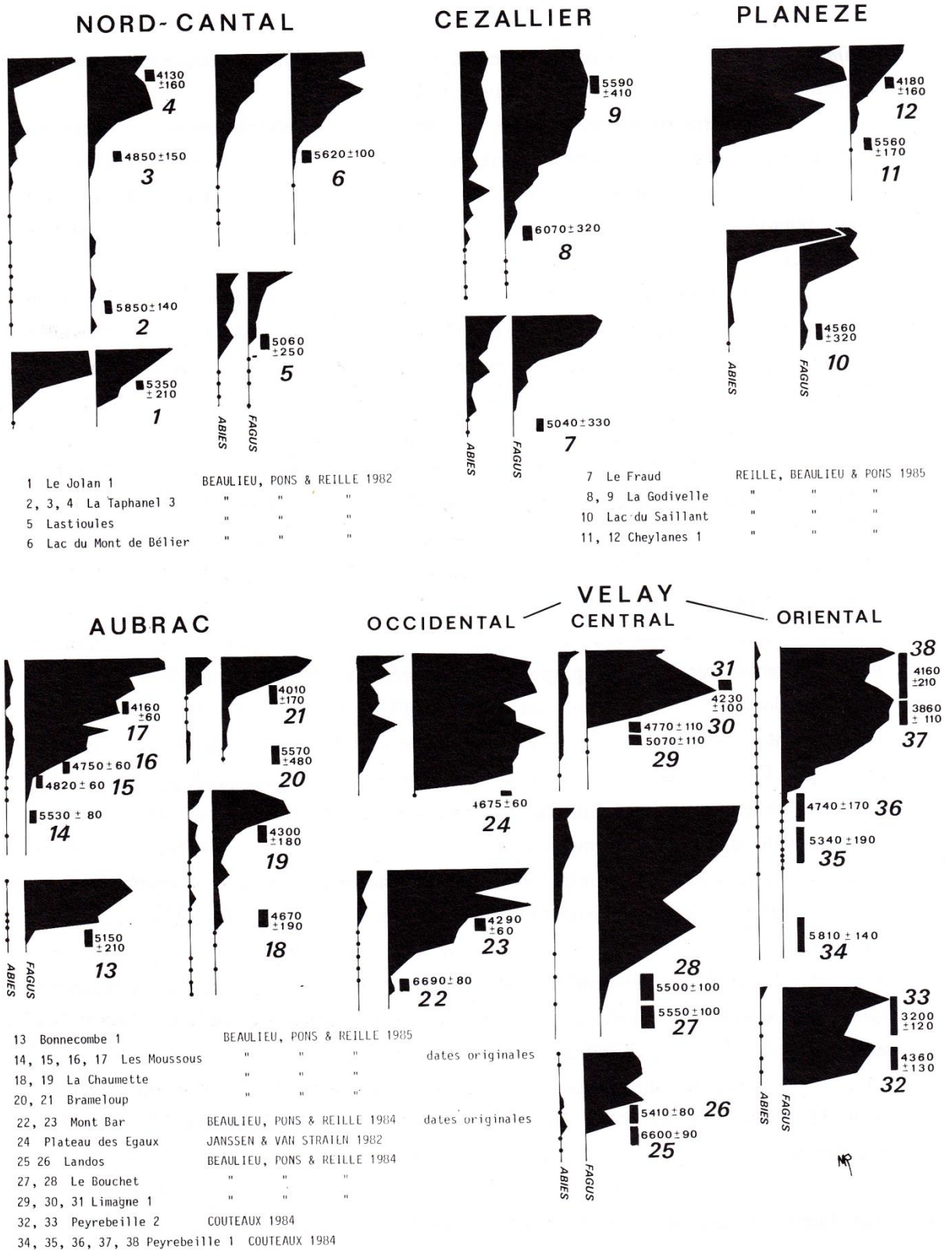
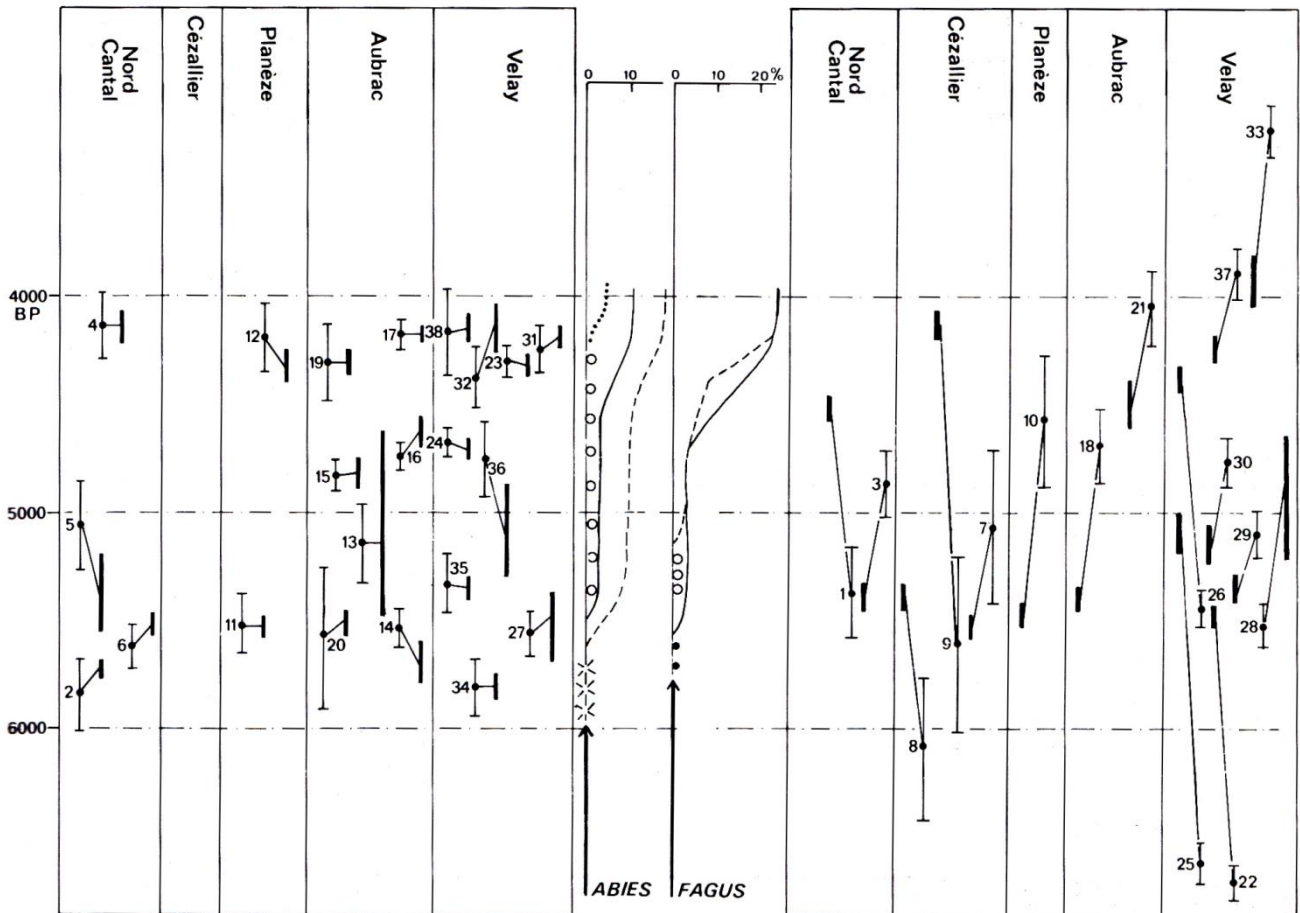


Figure 76 : L'âge du début des courbes d'*Abies* et *Fagus* dans le Massif Central. (D'après BEAULIEU, PONS et REILLE in PONS et coll. 1989).



Alt + flèche gauche pour le retour au texte



**Figure 77 : Correspondance entre les résultats des datations et la dynamique de la végétation.**

(D'après BEAULIEU, PONS et REILLE in PONS et coll. 1989).

- Les numéros des dates sont ceux de la figure 76.

- A gauche sont symbolisées les dates qui fondent la chronologie admise.

Pour chaque date le point figure l'âge mesuré, le trait fin limité représente la déviation standard de la mesure, le trait épais couvre l'intervalle de temps attribué au dépôt de l'épaisseur de sédiment prélevé pour la mesure en fonction de la dynamique des deux essences (dynamique observable pour chaque cas dans la figure 76).

- Au centre, est figurée la chronologie adoptée pour la dynamique d'*Abies* et de *Fagus* (les flèches figurent la dispersion périphérique) :

\* pour *Abies* les croix et le trait plein représentent respectivement la dispersion et la diffusion puis l'expansion de l'essence dans la plus grande partie du Massif Central, le tireté figure la diffusion puis l'expansion de l'essence dans le nord-ouest du Plomb du Cantal, les petits cercles et le pointillé concernent la dispersion et la diffusion de l'essence dans le Velay;

\* pour *Fagus* les points et le trait plein représentent respectivement la dispersion et la diffusion puis l'expansion de l'essence dans l'ensemble du Massif Central, les petits cercles et le tireté figurent les mêmes épisodes du Velay.

- A droite, sont symbolisées les dates incompatibles avec la chronologie admise.

Alt + flèche gauche pour le retour au texte

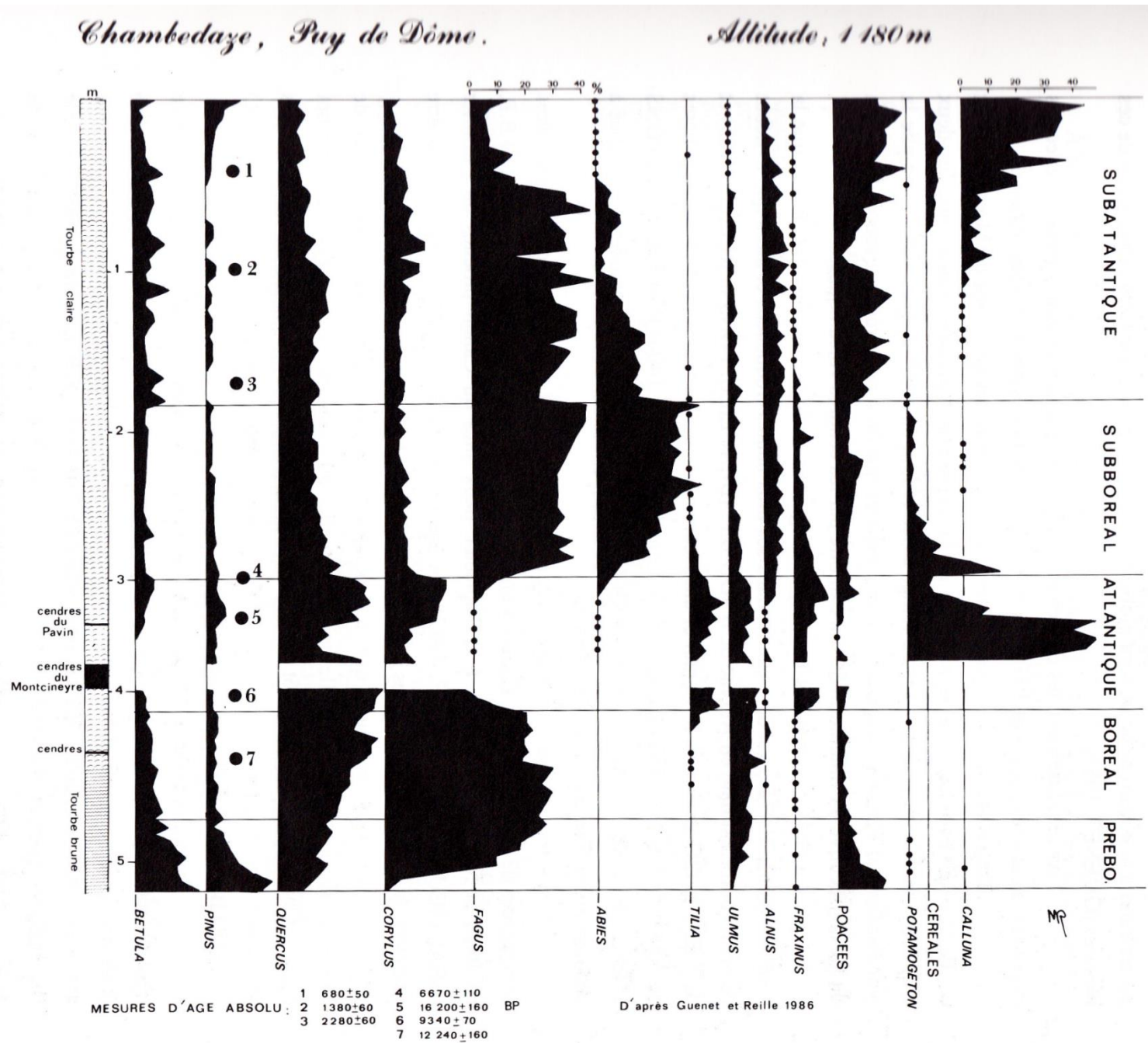


Figure 79 : Diagramme pollinique simplifié de la tourbière du lac de Chambedaze.

## Alt + flèche gauche pour le retour au texte

**Tableau 2** : correspondances des zones polliniques entre tous les diagrammes de la Fouon de la Bique

	1	3	4	5	6	7	Chronologie		État de la végétation	
15	m	e		g	g	g	Subatlantique	Actuel Fin du 19 <sup>ème</sup> et 20 <sup>ème</sup> siècle 19 <sup>ème</sup> siècle avant les reboisements	Taux maximums de <i>Pinus</i> , présence de <i>Picea</i> , progression de <i>Fagus</i>	
14	l				f	f			Optimum des céréales dépassé, progression de <i>Pinus</i> , régression de <i>Calluna</i>	
13	k	d		f	e				Époque de la Bête du Gévaudan 17 et 18 <sup>ème</sup> siècle	Optimum des céréales, <i>Juglans</i> , <i>Castanea</i> Première augmentation de <i>Pinus</i> , effacement de <i>Fagus</i> , 17- 18 <sup>ème</sup> siècle
12	j	c	e	e		e			Moyen-Age	Disparition d' <i>Abies</i> , chute de <i>Fagus</i> , augmentation des céréales et de <i>Calluna</i>
11	i	b							Époque Gallo-Romaine 2 600 B.P.	Première apparition de <i>Juglans</i> , première chute de <i>Fagus</i> , peu de céréales
10	h	a	d	d	d	d	Subboréal	4 200 B.P.	Optimum de <i>Fagus</i> et d' <i>Abies</i> avec ou sans céréales	
9	g		c	c	c	c			"Landnam" pendant la montée de <i>Fagus</i>	
8			b						Montée de <i>Fagus</i> avant "Landnam"	
7	f		b	a	b	b	Atlantique	4 700 B.P.	Queue de courbe de <i>Fagus</i>	
6	e		a		a				Occurrences régulières de <i>Fagus</i> et d' <i>Abies</i>	
5						a	Boréal	6 000 B.P.	Chênaie mixte sans <i>Fagus</i> et <i>Abies</i>	
									8 000 B.P.	
4	d						Préboréal	9 000 B. P.	Apparition de <i>Corylus</i> Disparition de <i>Pinus</i>	
3	c								Apparition de <i>Quercus</i>	
2	b								Ilots de <i>Pinus</i> , bois lâches de <i>Betula</i>	
1	a						Dryas récent	10 300 B.P.	Steppe froide	
								10 7000 B.P.		

## Références

- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. (1973) - L'interprétation des spectres polliniques de périodes froides : à propos du Cèdre au quaternaire en Europe. *XI<sup>e</sup> Congrès Inqua. Christchurch*. 198-199.
- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. (1983) - Paléoenvironnement tardiglaciaire et holocène des lacs de Pelléautier et Siguret (Hautes-Alpes, France) Histoire de la végétation d'après les analyses polliniques *Ecologia mediterranea*. IX, 3, 4 diag. h.t. 19-36.
- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. (1984) - A long upper-Pleistocene pollen record from Les Echets near Lyon, France. *Boreas*. 13. 111-132.
- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. (1984) - The pollen sequence of Les Echets (France) : a new element for the chronology of the upper Pleistocene. *Géographie physique et Quaternaire*. 8 (1). 3-9.
- BEAULIEU J.-L. de, REILLE M. (1989) - A new pollen sequence at La Grande Pile (Vosges, France). *European Union of Geosciences Meeting Strasbourg*. 20-23 March 1989
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1982) - Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation de la bordure nord du massif du Cantal (Massif Central, France) *Pollen et Spores*. XXIV (2). 251-300.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1984) - Recherches pollenanalytiques sur l'histoire de la végétation des monts du Velay, Massif Central, France. *Diss. Bot 72 (Festschrift MAX WELTEN)*. 45-70.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1985) - Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des monts d'Aubrac (Massif Central, France) *Rev. Paleobot. Palynol.* 44 : 37-80.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1988) - Histoire de la végétation du climat et de l'action de l'homme dans le Massif Central français depuis 15 000 ans. *Inst. fr. Pondichéry, trav. sec. sci. tech.* XXX p. 27-32.
- BEAULIEU J.-L. de, PONS A. et REILLE M. (1988) - Histoire de la flore et de la végétation du Massif Central (France) depuis la fin de la dernière glaciation. *Cahiers de Micropaléontologie* vol. 3 (4): 5-36.
- BEN TIBA B. (1982) - Relations pluie pollinique-végétation en Kroumirie (Tunisie septentrionale) *Ecologia Mediterranea* Tome VIII (4). 61-73.

- BEN TIBA B. et REILLE M. (1982) - Recherches pollenanalytiques dans les montagnes de Kroumirie (Tunisie septentrionale) : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*. t. VIII (4). 75-86.
- BERNARD J. et REILLE M. (1987) - Nouvelles analyses polliniques dans l'Atlas de Marrakech, Maroc. *Pollen et Spores* 2-3. 225-240
- BERTRAND L. (1961) - De l'intérêt de la L.O. analyse pour l'étude des sculptures de l'ectexine des grains de pollen. *86è Congrès des Sociétés savantes*. 605-611.
- BEUG H.J. (1975) - Man as factor in the vegetational history of the Balkan Peninsula. In "Problems of Balkan flora and vegetation". *Proc. Frst internat. Symposium on Balkan flora and vegetation*, Varna Sofia. 72-77.
- BEUG H.J. (1977) - Vegetationgeschichtliche Untersuchungen im Küstenbereich von Istrien (Jugoslawien). *Flora*, vol. 166 (1). 357-381.
- BRANDE A. (1973) - Untersuchungen zur postglazialen Vegetationgeschichte im Gebiey der Neretva-Niederungen (Dalmatien, Herzegowina). *Flora*. 162. 144.
- CARLES J. (1957) - *Cartes de la végétation de la France*, C.N.R.S. Toulouse, Notice détaillée de la feuille 59. 40 p.
- COUTEAUX M (1984) - Bilan des recherches pollenanalytiques en Ardèche (France). *Bull. Soc. Roy. Belg.* 117. 181-186.
- COUTEAUX M. et PONS A. (1987) - La signification écologique du pollen d'*Artemisia* dans les sédiments quaternaires. I. Le problème II. L'éventualité d'un rôle d'*Artemisia* palustres. *Bull. de la Soc. Bot. de France., lettres bot.* (3) 283-292.
- CAMUS G., GOER de HERVE A.de, KIEFFER G., MERGOIL J., VINCENT P.M. (1983) - Volcanologie de la chaîne des Puys, *Parc Naturel Régional des volcans d'Auvergne*. Clermont-Ferrand. 112 p. 2è édition.
- DANSEREAU M. (1939) - Monographie du genre *Cistus* L. *Thèse Fac. Sc. Genève*.
- DUPIAS G (1963) - *Carte de la végétation de la France n° 80, 81 (Corse)*. Notice sommaire. C.N.R.S. Toulouse 21 p.
- EDELMAN H.J. (1985) - Late Glacial and Holocene vegetation development of la Goutte Loiselot (Vosges, France). *Drukkerij Elinkwijk Bv - Utrecht*. 197 p.
- EMBERGER L. (1939) - Aperçu général sur la végétation du Maroc. Commentaire de la carte phytogéographique au 1/1 500 000è *Veroff. Inst. Géobot. Rubel. Zurich*. 14, 1 carte coul.h.t. 40-157.
- EMBERGER L. (1968) - Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants (2è édition) Paris, Masson et Cie. 758 p.
- ERDTMAN G. (1960) - The acetolysis method. A revised description. *Svensk. Bot. Tidskr.* 54 (4).
- ETIENNE L. (1972) - L'art du contrepet. *Le livre de poche n° 92*. 300 p.



- GAUSSEN H. (1926) - Végétation de la moitié orientale des Pyrénées. *Thèse. Paris*. 559 p.
- GAUSSEN H. (1929) - Les analyses polliniques de tourbières et la tourbière de Pinet. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, LVIII. 656-660.
- GILOT E., ANCION N., DEUMER J.-M., DOSSIN J.-M. (1966) - La datation radiocarbone. *Les naturalistes Belges*. 47-2 (5-70).
- GILOT E., MUNAUT A. V., COUTEAUX J., HEIM J., CAPRON P. et MULLENDER W. (1969) - Evolution de la végétation et datations C<sup>14</sup> en Belgique. *Centre belge d'histoire rurale*. Publication n°15. Louvain. 29 p.
- GROSJEAN R. (1971) - Histoire de la Corse I. La préhistoire. II La protohistoire. Edouard Privat, éditeur. 454 p.
- GUENET P. (1986) - Analyse pollinique de la tourbière de Chambedaze et recherches pollenanalytiques dans les monts Dore et le Cézallier Massif Central, France. *Thèse Univ. Aix-Marseille III*. 107 p. 12 diag., 3 tableaux h.t.
- GUENET P. et REILLE M. - Datation par l'analyse pollinique des éruptions des plus jeunes volcans d'Auvergne (Besse en Chandesse, Puy de Dôme, France). *Les cahiers du Quaternaire C.N.R.S.* (sous presse).
- GUENET P. et REILLE M. (1988) - Analyse pollinique du lac-tourbière de Chambedaze (Massif Central, France) et datation de l'explosion des plus jeunes volcans d'Auvergne. *Bull. A.F.E.Q.*, 4, 175-194.
- GUINIER Ph. (1958) - Quelques végétaux ligneux du Jura. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 84<sup>e</sup> Session Extraordinaire. 105. 48-61.
- GUINIER Ph. (1959) - Trois Conifères de la flore vosgienne. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 85<sup>e</sup> Session Extraordinaire dans les Vosges et en Alsace. p
- GUIOT J. (1987) - Late Quaternary Climatic change in France Estimated from Multivariate Pollen Time Series. *Quaternary Research*. 28. 100-118.
- GUIOT J. et PONS A. (1986) - Une méthode de reconstruction quantitative du climat à partir de chroniques pollenanalytiques. Le climat de la France depuis 15 000 ans. C.R.Ac. Sc. Paris. t. 302 série II : 911-916.
- GUIOT J., PONS A., BEAULIEU J.-L. de et REILLE M. (1989) - A 140 000-year continental climate reconstruction from two European pollen records. *Nature*, vol. 338, n°6213: 309-313.
- HEIM J. (1970) - Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle de l'Europe occidentale. *Thèse Louvain*. 181 p.
- HUBSCHMID F., LANG G. (1985) - Les Embreux. Holocène environments of a mire in the swiss Jura mountains. *Disst. Bot.* 87, 115, 125.
- IVERSEN J. (1949) - The influence of Prehistoric Man on vegetation. *Danmarks Geologiske Undersgelse*, IV Rackke. 316 p. .

- JALUT G. (1974) - Evolution de la végétation et variations climatiques, durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées. *Thèse Doct. Sci. Univ. Toulouse III*. 181 p.
- JALUT G., SACCHI D., VERNET J.-L. (1975) - Mise en évidence d'un refuge tardiglaciaire à moyenne altitude sur le versant nord-oriental des Pyrénées (Belvis, alt. 960 m, Aude). *C.R.Acad. Sc. Paris, sér. D*, 280. 1781-1784.
- JEAN M.T., PONS A. (1963) - Contribution à l'étude palynologique des Cistacées de la flore de France. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*, Paris 12<sup>e</sup> série, Tome IV. 159-204.
- LIBBY W.F. (1955) - Radiocarbon dating, 2<sup>d</sup> édition *University of Chicago Press*. 170 p.
- MARAMBAT L. (1986) - Etude palynologique de la tourbière de la Barthe (Picherande, Puy de Dôme). *11<sup>e</sup> Réunion des sciences de la Terre, Clermont-Ferrand*. 25-27 Mars 1986. p. 120.
- MARDONES M. (1982) - Le Pléistocène supérieur et l'Holocène du piémont de Lourdes : le gisement de Biscaye (Hautes-Pyrénées, France), études palynologique, sédimentologique et géomorphologique. *Thèse 3<sup>e</sup> cycle, Université Toulouse-Le Mirail*. 96 p. 16 pl. h.t.
- NICOL-PICHARD S. (1987) - Analyse pollinique de sédiments tardi et postglaciaires de Tourves (Var) en Provence orientale. *Ecologia Mediterranea*. XIII (1,2) 29-42.
- PLANCHAIS N. (1985) - Analyses polliniques du remplissage holocène de la lagune du Canet (plaine du Roussillon, département des Pyrénées-orientales). *Ecologia Mediterranea*, Tome XI (Fascicule 1) 117-127.
- PONS A. (1970) - Le pollen P.U.F. "*Que sais-je*" n°783, 126 p. 2<sup>e</sup> édition.
- PONS A. (1980) - La démarche paléoclimatique du palynologue : possibilités et limites *Mem. Mus. Hist. Nat. Paris*. Nouvelle série, série B. Botanique XXVII, "entretiens du Muséum" : 81-86.
- PONS A. (1984) - Les changements de végétation de la région méditerranéenne durant le Pliocène et le Quaternaire en relation avec l'histoire du climat et de l'action de l'homme. *Webbia* 38 : 427-439.
- PONS A. (1984) - A propos de l'apport de la palynologie quaternaire à la connaissance de la forêt bourguignonne. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 131, Lettres bot. (1) : 49-53.
- PONS A., BEAULIEU J.-L. de, GUENET P., REILLE M. (1987) - Les enseignements de l'analyse pollinique des anciens lacs du Massif Central. *Doc. du C.E.R.L.A.T. n°1*. 97-111.
- PONS A., REILLE M. (1988) - The Holocene and upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain). A new study. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 66. 24-263.

- PONS A., BEAULIEU J.-L. de, GUIOT J. and REILLE M. (1987) - The younger Dryas in southwestern Europe : an abrupt climatic change as evidenced from pollen records. *Abrupt climatic change; Evidence and Implications D. Reidel Publishing Co., Holland Berger/Labeyrie edit.* 195.209.
- PONS A., REILLE M., BEAULIEU J.-L. de, DELIBRIAS G. et EVIN J. (1988) - Relations entre datations C<sup>14</sup> et analyse pollinique : l'exemple de l'intervalle 6 000-4 000 B.P. dans le Massif Central. *Bull. de l'A.F.E.Q.* 1. 35-42.
- QUEZEL P. et RIOUX J. (1954) - L'étage subalpin dans le Cantal (Massif Central de France). *Vegetatio (Acta Geobotanica)*. 4 : 345-378.
- REILLE M. (1970) - Etude pollenanalytique des tourbières du Maroc : recherches préliminaires et premiers résultats. *Thèse de spécialité*. Marseille. 61 p. 3 diag. h.t.
- REILLE M. (1975) - Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la montagne corse. *Thèse es sciences Aix-Marseille III*, 206 p. 44 diag. 5 pl.
- REILLE M. (1976) - Analyse pollinique de sédiments postglaciaires dans le Moyen Atlas et le Haut Atlas marocains : premiers résultats. *Ecologia Mediterranea*. n°2 : 153-170.
- REILLE M. (1977) - Contribution pollenanalytique à l'histoire holocène de la végétation des montagnes du Rif (Maroc septentrional). *Xè Congrès INQUA. Birmingham. Supplément au Bulletin AFEQ n°50*. 53-76.
- REILLE M. (1977) - Quelques aspects de l'activité humaine en Corse durant le Subatlantique et ses conséquences sur la végétation. *Supplément Bull. AFEQ n°47*. 329-352.
- REILLE M. (1977) - Analyse pollinique de la tourbière du plateau d'Ovace (Montagne de Cagna, Corse). *Ecologia Mediterranea*. n°3. 159-166.
- REILLE M. (1984) - Origine de la végétation actuelle de la Corse sud-orientale; analyse pollinique de cinq marais côtiers. *Pollen et Spores*, vol. XXVI, n°1. 43-60.
- REILLE M. (1988) - Analyse pollinique des premières carottes sous lacustres de lacs de haute altitude en Corse. *C.R.Ac. Sc. Paris*. 306 série III p. 617-620.
- REILLE M. (1988) - Analyse pollinique de la tourbière des Nassettes, Mont Lozère (France). Réponse à quelques questions biogéographiques. *Revue du Gévaudan n°2*.
- REILLE M. (1988) - Recherches pollenanalytiques sur le littoral occidental de Corse, région de Galéria : la place naturelle d'*Erica arborea* et de *Quercus ilex*. *Travaux scientifiques du Parc naturel régional et des Réserves naturelles de Corse n° 18*. 53-75.
- REILLE M. (1989) - L'origine du pin à crochets dans le Massif Central français. *Bull. Soc. Bot. Fra. (lettres botaniques)* 136 (1): 61-70.
- REILLE M. et PONS A. (1982) - L'histoire récente de *Pinus silvestris* L. en Margeride (Massif Central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle *C.R. Acad. Sc. Paris*, t.294. Série 111-471 : 471-474.

- REILLE M., BEAULIEU J.-L. de (1988) - History of the Würm and holocene vegetation in western Velay (Massif Central, France) : a comparison of pollen analysis from three corings at Lac du Bouchet. *Review of Paleobotany and Palynology* (54) : 233-248.
- REILLE M., BEAULIEU J.-L. de (1988) - La fin de l'Eémien et les interstades du Prévüwm mis pour la première fois en évidence dans le Massif Central français par l'analyse pollinique. *C.R. Acad. Sci. Paris*, t. 306, Série II.p. 1205-1210.
- REILLE M., BEAULIEU J.-L. de, PONS A. (1985) - Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation du Cézallier, de la Planèze de St Flour et de la Margeride (Massif Central, France) *Pollen et Spores* XXVII, 2 : 209-269.
- REILLE M., PONS A. et BEAULIEU J.-L. de (1989) - History of vegetation, climate and human action in the French Massif Central over the last 15 000 years. (sous presse).
- ROBERT C., GAUTHIER A., CHAMLEY H. (1984) - Origine autochtone et allochtone des argiles récentes de haute altitude en Corse. *Géologie Méditerranéenne*. Tome XI n°3. 243-253.
- ROUX B. (1966) - Le pin à crochets naturel du Ventoux de la Forêt Communale de Bédoin. *Rev. forest. française* (Nancy). 18 (5). 328-334.
- ROUX Cl. (1908) - Études phytogéographique et paléobotanique à propos de la présence du pin à crochets dans le plateau Central Français (Pierre-sur-haute et Mont-Dore). *Ann. Soc. Bot. Lyon*. 33 : 43-63.
- SANDOZ H. (1987) - Recherches Taxonomiques Biogéographiques et Phytoécologiques sur les principaux conifères subalpins des Alpes, Mélèze d'Europe, Pin Cembro, Pin à crochets et Pin Mugho. *Thèse, Aix-Marseille III*. 650 p.
- SAUVAGE Ch. (1961) - Recherches géobotaniques sur les suberaies marocaines. *Trav. Inst. Scient. Chérifien Série Bot*. 21. : 1-462.
- TRIAT H. (1969) - Recherches aéropalynologiques au niveau de quelques associations végétales en Basse Provence. *Ann. Fac. Sc. Marseille*, 42 : 205-222.
- TRIAT-LAVAL H. (1979) - Histoire de la forêt provençale depuis 15 000 ans d'après l'analyse pollinique. *Forêt méditerranéenne* (1) : 19-24.
- TRIAT-LAVAL H. et REILLE M. (1981) - Analyse pollinique d'une séquence tourbeuse de Provence orientale (Seillons-Source d'Argens, Var, France). *Ecologia Mediterranea* 7 (2): 31-37.
- VASARI A. and Y. (1985) - Relict occurrences of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia Mediterranea*. XI (1) : 65-68.
- VERNET J.-L. (1980) - La végétation du Bassin de l'Aude, entre Pyrénées et Massif Central, au Tardiglaciaire et au Postglaciaire d'après l'analyse anthracologique. *Review of Palaeobotany and Palynology*. 30 : 33-55.
- WOILLARD G. (1975) - Recherches palynologiques sur le Pléistocène dans l'est de la Belgique et dans les Vosges lorraines. *Acta. Géogr. Lovaniensia* 14. 118 p.

WOILLARD G. (1978) - Grande Pile peat bog : a continuous pollen record for the last 140.000 years. *Quaternary Research* 9, 1.

### OUVRAGES GÉNÉRAUX

Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology (1966) - A Wiley Interscience Publication. 869 p. Auteurs multiples Edité par B. BERGLUND.

BIRKS H.J.B. and H.H. (1980) - Quaternary Palaeoecology. E Arnold, London, 289 p.

ERDTMAN G. (1969) - Handbook of Palynology - An introduction to the study of pollen Grains and Spores. Munksgaard 486 p.

FAEGRI K. and IVERSEN J. (1975) - Textbook of pollen Analysis. Blackwell scientific publications, 3è édition 295 p.

PONS A. (1970) - Le pollen. "*Que sais-je?*" n° 783. Presses Universitaires de France. 128 p.

STRAKA H. (1975) - Pollen - und Sporenkunde. Eine Einführung in die Palynologie. Gustav Fisher Verlag Stuttgart. 238 p.

WALTER H., STRAKA H. (1970) - Arealkunde, Floristisch-historische Geobotanik. Einführung in die Phytologie III/2 Verlag Eugen Ulmer. 478 p.

WODEHOUSE R. P., Ph. D. (1965) - Pollen Grains, Facsimile of the edition of 1935. Hafner Publishing Company. New-York and London 574 p.



# SOMMAIRE

<b>PRÉFACE.....</b>	<b>0</b>
<b>CHAPITRE A .....</b>	<b>3</b>
INTRODUCTION À L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE .....	3
I) Définition et origine du grain de pollen.....	3
Mode d'apparitions successives des cloisons .....	4
Mode d'apparition simultanée des cloisons.....	5
II) Stratification de la paroi pollinique, les apertures.....	2
III) Sculptures et structures de l'exine ; L.O. analyse de la paroi .....	9
<b>CHAPITRE B .....</b>	<b>18</b>
L'INTÉRÊT DE LA MORPHOLOGIE POLLINIQUE EN SYSTÉMATIQUE :	
APPLICATION AU GENRE <i>CISTUS</i> .....	18
I. Morphologie pollinique des espèces de <i>Cistus</i> .....	18
II. Les indications systématiques .....	19
<b>CHAPITRE C .....</b>	<b>22</b>
RELATIONS PLUIE POLLINIQUE-VÉGÉTATION, LEUR INTÉRÊT EN ANALYSE	
POLLINIQUE .....	22
I. Transect pollinique dans la montagne de Cagna (Corse).....	22
II. Origine du pollen dans un site particulier : l'aulnaie tourbeuse de l'embouchure du	
Fango (Corse) .....	26
<b>CHAPITRE D .....</b>	<b>29</b>
INTRODUCTION À L'ANALYSE POLLINIQUE .....	29
I Principes et méthodes.....	29
II. Technique d'Étude : le diagramme pollinique .....	31
III. Les grands traits de l'histoire de la végétation du sud de l'Europe depuis quelque mille	
quatre cents siècles .....	33
Introduction.....	33
1. Coup d'œil sur le Riss-Würm (Eémien) et le Würm des Échets (fig. 35).....	34
2. Le Pléniglaciaire final : l'état zéro (fig. 37).....	36
3. Un exemple complet d'évolution forestière : celui de l'Aubrac (fig. 37).....	37
Le Tardiglaciaire .....	37

Le Postglaciaire ou holocène .....	38
4. Un type de différenciation régionale : l'exemple des Alpes duranciennes (fig. 38) .....	41
Le tardiglaciaire .....	41
L'Holocène .....	41
5. Évolution de la végétation durant les quinze derniers millénaires dans l'extrémité orientale des Pyrénées.....	43
Le Tardiglaciaire .....	43
Le Postglaciaire .....	46
IV. Exemple d'étude détaillé d'un site : La tourbière de la "Fouon de la Bique" : Montagne de Margeride, Lozère .....	48
Histoire de la végétation et chronologie .....	51
Tardiglaciaire (zone 1) .....	51
Préboréal (zones 2, 3, 4).....	51
Boréal (absent) .....	52
Atlantique (zones 5, 6, 7) .....	53
Subboréal (zones 8, 9, 10).....	53
Subatlantique (zones 11, 12, 13, 14, 15).....	54
Conclusion .....	55
<b>CHAPITRE E .....</b>	<b>56</b>
EXEMPLES DE L'APPORT DE L'ANALYSE POLLINIQUE DES SÉDIMENTS POSTGLACIAIRES À LA COMPRÉHENSION DE LA VÉGÉTATION ACTUELLE .....	56
I. Les conséquences de l'insularité : L'exemple de la corse .....	56
Le Tardiglaciaire .....	56
L'Holocène (Postglaciaire) .....	58
II. La place naturelle d' <i>Erica arborea</i> et de <i>Quercus ilex</i> en Corse et la valeur sur l'île des peuplements de <i>Pinus halepensis</i> .....	62
III. La végétation des Massifs de l'Incudine et du San Pedrone en corse.....	68
IV. La végétation du mont Lozère.....	70
V. Le cas de <i>pinus silvestris</i> en Margeride.....	73
VI. La végétation du rif occidental marocain .....	75
VII. La vraie valeur des chênaies sclérophylles dans le bassin de la Méditerranée occidentale .....	78
1) La tourbière de Padul (fig. 67).....	79
2) La daya Tighaslant (fig. 68) .....	81
VIII. Réponse à la question du pin a crochets dans le massif central.....	83
1 La tourbière de la Barthe (fig. 70).....	84
2 La tourbière de la Pigne (fig. 71).....	85
3. La tourbière des sources du Pontajou (fig. 72) .....	86

Conclusion .....	87
IX. L'origine de la station de pin a crochets de la tourbière de pinet et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura .....	88
1. La tourbière de Pinet (fig 73).....	88
2 Le cas des Vosges (fig 74).....	91
3 Le cas du Jura (fig. 75) .....	91
Discussion.....	92
<b>CHAPITRE F.....</b>	<b>94</b>
LE DIAGRAMME POLLINIQUE, INSTRUMENT COMPLÉMENTAIRE DES DATATIONS ABSOLUES.....	94
I. Principe de détermination de l'âge d'un échantillon organique par dosage du radiocarbone .....	94
II. Exemple de critique des données radiométriques : la datation de l'expansion de <i>fagus</i> et <i>abies</i> dans le massif central (fig. 76).....	95
III. Datation par l'analyse pollinique des éruptions des plus jeunes volcans d'auvergne .....	97
ANNEXE .....	100
Deux techniques de préparation du pollen pour son observation en microscopie photonique.....	100
<b>RÉFÉRENCES .....</b>	<b>154</b>
<b>SOMMAIRE.....</b>	<b>161</b>

La connaissance du passé est une voie obligée pour la compréhension du présent dans beaucoup de domaines, particulièrement en biologie.

L'analyse pollinique est un bon moyen d'accéder à cette connaissance car le pollen que recèlent les sédiments accumulés dans les tourbières et les lacs témoigne de l'évolution de la végétation émettrice et, par là même, de celle du climat et de l'action humaine qui en sont les principaux moteurs.

Cette connaissance fournit une base solide à l'exploitation et la gestion de notre environnement.

*Maurice Reille, membre du Laboratoire de Botanique Historique et Palynologie depuis sa création, est un spécialiste de l'histoire quaternaire de la végétation sud-européenne; ses recherches en analyse pollinique ont intéressé tous les pays du bassin de la Méditerranée occidentale où il a signé 170 diagrammes polliniques. Il est co-auteur des principales longues séquences continentales du Sud de l'Europe.*

*Maurice Reille enseigne la Paléoécologie à l'Université d'Aix-Marseille III.*