



O r p a l

synthesis 2013

No 6

**Vallée
du Galeizon,
Cévennes, Gard**

ORPAL - synthesis

Revue annuelle
de Paléoécologie
n°6 - Année 2013

Editeur en chef
Jean-Frédéric TERRAL^{1,3}

Editeurs associés
Adam ALI^{1,3}
Laurent BRÉMOND^{1,4}
Benoît BROSSIER^{1,5}
Vincent GIRARD^{1,3}
Sarah IVORRA^{1,5}
Serge MULLER^{2,3}
Philippe POIRIER^{1,6}
Laure PARADIS^{1,5}

¹ CBAE, ² ISEM,
³ UM2, ⁴ EPHE, ⁵ CNRS, ⁶ INRAP

Auteurs

Nadine ABOUL-HASSAN, Karl
ADELAÏDE, Damiens BARTHE,
Océane BARTHOLOMEE,
Darlène BECHTEL, Aurélie
CAZALIS, Louise CLOCHEY,
Julie DENIS, Thomas FETTES,
Damien FOUILLOUX, Laetitia
GENNETE, Mélanie LARUE,
Hugo LASSAUCE, Sandrine
LOSSAINT, Etienne RAMADIER,
Candice ROBERT, Fanny
SCHOTT, Lucas TORRES, Olivia
URBANIAC, Lucile VILLOT,
Charifa YOUSOUF

Maquette

Serge MULLER

Publication

3^e trimestre 2013
Université Montpellier-2

ORPAL : Galeizon 2013, un grand cru à consommer sans modération !

Pour la seconde année consécutive, la commune de Cendras, située dans la vallée du Galeizon (Gard), a accueilli l'école de terrain d'ORPAL du 23 au 25 janvier 2013. Comme en 2012, étudiants et encadrants ont pu bénéficier du soutien impeccable du Syndicat Mixte de la vallée du Galeizon et de Christian Anton (anthropologue, conservateur du patrimoine), qui nous a éclairé de ses lumières sur les paysages, la géographie, la géologie, les vestiges et l'histoire humaine de la vallée, de la Préhistoire à nos jours. Un grand merci à Lucie Chabal et à Philippe Poirier (anthracologues et chercheurs au CBAE) pour leur implication au cours des stages en laboratoire.

Cette cuvée de bon cru, marquée par un taux de réussite maximal et des arômes subtils, n'a reculé ni devant l'épaisse couche de neige qui avait enveloppé les terrains d'investigation, ni devant les défis méthodologiques et analytiques qui se dressaient devant elle. L'accent a été mis sur les bio-indicateurs permettant de générer des données écologiques de références mobilisables pour des reconstructions paléoécologiques et paléoenvironnementales : empreintes foliaires, morphologie foliaire, pollen, palynomorphes et charbons de bois. La thématique de l'écologie de l'invasion a été introduite dans une étude sur le pin maritime, qui a couplée la dendroécologie (étude de la croissance de l'arbre et des facteurs qui l'influencent) et la géomatique (mise en place d'un système d'information géographique ou SIG pour les intimes).

Cette année encore, nous pouvons une fois de plus exprimer comme leitmotiv que *la perfectibilité des travaux, intrinsèque à toute construction d'ordre scientifique, s'efface devant le bilan méthodologique, scientifique et humain de cette école de terrain. La conduite d'ORPAL a su intégrer les multiples facettes du processus de la recherche fondamentale sans en perdre de vue la dimension humaine et tout en apportant une réelle plus-value pédagogique.*

Jean-Frédéric Terral
Editeur en chef d'ORPAL - synthesis



Le troupeau d'ORPAL 2013, gardé par les enseignants-bergers et leur chien méchant

ORPAL : module d'enseignement-recherche avec des vrais morceaux d'humain dedans

ORPAL en bref

ORPAL est une unité d'enseignement proposée en 3^{ème} année de Licence Géosciences Biologie Environnement (GBE), UFR Fac des Sciences, Département d'enseignement Biologie-Ecologie, Université Montpellier 2.

Contenu pédagogique

Sur la thématique de la reconstruction des environnements passés, cette unité d'enseignement (UE) est dévolue quasi-exclusivement à la pratique et à l'expérimentation. Toute la chaîne opératoire des recherches est considérée : le questionnement, la problématique, la recherche bibliographique, le terrain, le travail en laboratoire, le traitement des résultats, leur interprétation et la diffusion (écrite et orale) de l'information scientifique.

Déroulement d'ORPAL

ORPAL 1/5 : Briefing méthodologique

La reconstruction des paléoenvironnements : pourquoi et comment ? Présentation de l'UE, son organisation, de ses objectifs pédagogiques, des outils, des méthodes.

ORPAL 2/5 : Stage de terrain

Dans une zone bien circonscrite d'un point de vue géographique et écologique, quelques exemples de différentes approches utilisées : carottage sédimentaire pour les milieux lacustres ou palustres (pollen, rhizopodes, macrofossiles, microcharbons) ; carottage dendrologique (étude de la croissance et de la démographie des peuplements d'arbres). Le volume de «terrain» total est de 24 heures, réparties sur trois jours consécutifs.

Apport pour les étudiants

Cette unité d'enseignement est réellement originale et novatrice. Elle répond du mieux possible aux revendications des étudiants : découvrir le monde secret de la recherche, se former par la recherche à travers un stage conventionné par un établissement de l'enseignement supérieur, valider un acquis de l'expérience, ajouter une ligne concrète dans leur CV, découvrir la vie trépidante et tumultueuse d'un laboratoire, etc.

Constitution de l'équipe

Les étudiants, répartis en trinômes, choisissent un sujet sous la direction d'un enseignant-chercheur ou d'un chercheur de l'équipe pédagogique. Ce dernier sera leur référent chargé de suivre et d'évaluer leur progression tout au long de leur parcours.

ORPAL 3/5 : Stage en laboratoire

Sous la responsabilité d'un encadrant, temps d'analyse des données, de traitement statistique, de réflexion et d'analyse bibliographique. Une journée par semaine.

ORPAL 4/5 : Rédaction

Rédaction d'un mémoire synthétique relatif au sujet développé sous la forme d'un article scientifique. Présentation orale et intégration des corrections faites par un rapporteur.

ORPAL 5/5 : Evaluation et publication

Evaluation des articles par le comité de rédaction de la revue (note initiale réévaluée à l'issue du processus de *reviewing*) et publication des meilleures contributions (critères portant à la fois sur le fond et sur la forme).

NOTE : Les articles présentés dans cette revue, bien que corrigés par l'équipe pédagogique du module, sont des travaux réalisés par des étudiants de 3^e année. Ces exercices d'initiation à la rédaction scientifique ne peuvent pas être considérés et cités comme de véritables articles.

ORPAL : n.m. 1. Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PALéoenvironnements ». Unité d'enseignement de l'Université de Montpellier-2, lancée en 2006-2007 ;

2. Revue annuelle de Paléoécologie du même nom.

ORPAL 2012

Vallée du Galeizon

Cévennes, Gard

La formation travertineuse des Grandes Aigières : témoin des variations récentes de végétation du Gard ?	7
La pédoanthracologie : un outil pour reconstituer la végétation après un incendie.....	17
Palynomorphes des zones humides de la vallée du Galeizon	25
Transect palynologique actuel au sein de la vallée du Galeizon.....	37
Rôle de facteurs environnementaux sur la plasticité foliaire chez <i>Quercus ilex</i> , mesurée sur un échantillonnage réalisé dans la vallée du Galeizon (Gard, France)	47
Dynamique forestière d'un versant du piémont cévenol (Soustelle, Vallée du Galeizon, France) : approche combinée dendrochronologique et cartographique	59



*Gisement houiller à troncs de Lycophytes arborescentes
(dans la tache de lumière en arrière-plan et sur la droite de l'image au premier plan)
Carrière de l'aérodrome de la Grand'Combe (S.D.Muller, 25 janvier 2013)*

LA FORMATION TRAVERTINEUSE DES GRANDES AIGUIERES : TEMOIN DES VARIATIONS RECENTES DE VEGETATION DU GARD ?

Darlène Bechtel ¹, Thomas Fettes ², Mélanie Larue ³, Olivia Urbaniak ⁴

*Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie
Institut de Botanique, 163 Rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France*

¹ darlene.bechtel@etud.univ-montp2.fr, ² thomas.fettes@etud.univ-montp2.fr,
³ melanie.larue@etud.univ-montp2.fr, ⁴ olivia.urbaniak@etud.univ-montp2.fr

Encadrement : Vincent Girard

Résumé : Les travertins (dépôts carbonatés) contiennent régulièrement des empreintes foliaires issues de plantes de ripisylve. Ces archives représentent de bons indicateurs paléoenvironnementaux, notamment pour l'Holocène. La présente étude se concentre sur les empreintes foliaires de la formation travertineuse des Grandes Aiguières, décrite ici pour la première fois. L'âge de cette dernière est estimé à 200 ans par la découverte d'un artefact anthropique dans les dépôts travertineux. De fortes similitudes entre la flore actuelle des Grandes Aiguières et la flore travertineuse sont mises en évidence. Les différences entre ces deux flores permettent de discuter le processus de travertinisation.

Mots clés : ripisylve, empreinte foliaire, calcaire, travertins

Abstract : Travertines (precipitated limestones) regularly contain leaf imprints deriving from riparian vegetation. These archives are valuable palaeoenvironmental indicators, particularly for the Holocene. This study focuses on the leaf imprints of the Grandes Aiguières travertine, described here for the first time. The age of this travertine deposit is estimated about 200 years, based on the discovery of an anthropogenic artefact. Great similarities between the modern flora and the travertine flora of Grandes Aiguières are highlighted. The differences between both floras allow discussing the travertinisation process.

Keywords : riparian forest, leaf imprint, limestone, travertines

Les formations travertineuses correspondent à des dépôts calcaires issus de cours d'eau ou d'eau de sources ayant de fortes concentrations en carbonates. Le processus de travertinisation correspond à l'ensemble des mécanismes physico-chimiques conduisant à la saturation d'ions bicarbonates dans l'eau, puis à la précipitation de la calcite soluble. Durant cette réaction, le CO₂ dissout dans le milieu s'échappe, favorisant ainsi la travertinisation. L'agitation des eaux (cascades, sources, etc.), qui met en étroite relation l'eau et l'air, permet un dégazage

facilité du CO₂ dans l'atmosphère et accélère le processus (Farizier, 1980). Cette transformation se caractérise par l'équation suivante :



Des éléments organiques (feuilles, bois, charbons, divers organismes, etc.) charriés par le courant s'accumulent au niveau des zones de travertinisation, qui sont généralement des dépressions du substrat rocheux de la rivière. Après dégradation, ces éléments laissent une empreinte dans les couches de calcaire néoformées. Ces formations naturelles représentent donc des archives paléoécologiques.

Leur étude permet d'aborder les transformations du paysage, car leur formation est étroitement liée aux conditions environnementales (Ali, 2003).

Notre étude a été réalisée sur la formation travertineuse des Grandes Aiguières, située près du hameau de Suzon (Gard), à 20 km au nord-est d'Alès. Cette formation se développe sur des calcaires argileux et des marnes du Barrémien inférieur (environ 130 millions d'années). Le site des Grandes Aiguières a depuis longtemps été occupé par l'homme. Il a vu une succession de populations, allant de l'homme néolithique dès 6000 cal. BP jusqu'aux populations actuelles, en passant par les Romains de 2300 à 2000 cal. BP puis les Visigoths entre 1700 et 1500 cal. BP. Vers 5500 cal. BP, à la fin de l'âge de Bronze, le territoire voit apparaître la culture des champs d'urnes¹. Puis, avec les Romains, on assiste à une importante structuration du territoire par la poursuite de l'ouverture systématique des milieux, déjà entamée au néolithique. Au Moyen-Âge, l'extraction du charbon devient une activité majeure dans la région, et au 19^{ème} siècle, les bassins houillers et les mines de fer, de plomb, de zinc et d'asphalte permettent à la cité d'Alès de devenir un centre métallurgique et chimique. En 1875, commence le reboisement du massif pour lutter contre l'érosion et les transports sédimentaires. L'ensemble des sociétés qui se sont succédées depuis 6000 ans ont influencé la végétation régionale, et en particulier celle des Grandes Aiguières (Inventaire Forestier National, 1995).

Malgré cette longue occupation humaine, la formation travertineuse des Grandes Aiguières n'a jamais été exploitée. Seul Mazauric (1904) l'a mentionnée dans une synthèse concernant les explorations hydrologiques du Gard. Il a mis en évidence la présence de grottes dans lesquelles se trouve une rivière souterraine, le Séguissous, dont il fit une description détaillée et qui est la source de la formation du travertin de Grandes Aiguières. Cette formation traverti-

neuse encore mal connue est susceptible d'apporter de nouvelles données concernant l'évolution récente de la flore locale. Nous l'avons étudiée dans le but de rechercher d'éventuels changements floristiques à l'échelle locale pouvant être liés aux activités anthropiques ou au changement climatique. Dans un premier temps, nous avons essayé de définir l'âge de ce dépôt. Ensuite, nous avons comparé la végétation locale actuelle avec celle mise en évidence dans les travertins en identifiant les points communs et les différences entre la flore locale et la flore préservée dans la formation travertineuse.

MATERIEL ET METHODES

Avec une altitude variant de 4 mètres entre l'amont (210 m) et l'aval (206 m), la formation travertineuse des Grandes Aiguières (4°262' N ; 44°176' E) s'étend sur 90 m à l'intérieur d'un canyon creusé par le Séguissous (Fig. 1). Selon la typologie géomorphologique de Casanova (1981), cette formation est d'origine météogène, et associée au système karstique du Séguissous et aux processus de précipitation physico-chimique. Il s'agit ici d'un complexe de barrage caractérisé par une retenue, qui conduit à des encroûtements sur des galets ou sur le substrat en forme de dômes (Ollivier et al., 2008).

La région d'Alès est soumise à un climat méditerranéen, caractérisé par des épisodes cévenols. Ces épisodes, qui correspondent à de fortes pluies associées à des orages localisés, contribuent à l'apport détritique de matières organiques et minérales qui sont en partie piégées dans le travertin des Grandes Aiguières. La végétation du Séguissous est une ripisylve méditerranéenne appauvrie et mêlée d'espèces des chênaies mésophiles. Elle est dominée par le chêne pubescent (*Quercus pubescens* Willd.) et l'érable de Montpellier (*Acer monspessulanum* L.), et comprend également de nombreux chênes verts (*Quercus ilex* Willd.). Puis, en moindre abondance du figuier (*Ficus carica* L.) et du frêne (*Fraxinus angustifolia* Vahl.). Le sous-bois comprend du lierre (*Hedera helix* L.), ainsi que beaucoup d'arbustes, comme l'églantier des chiens (*Rosa canina* L.) et la

¹ Un champ d'urnes est une importante nécropole plate qui renferme plusieurs dizaines voir centaines de vases cinéraires, chacun d'eux contenant les cendres de corps incinérés.

viorne tin (*Viburnum tinus* L.). On note aussi la présence de jeunes lauriers nobles (*Laurus nobilis* L.), de filaires (*Phillyrea latifolia* L., *P. angustifolia* L.) et de troènes (*Ligustrum vulgare* L.). La bordure de la rivière est constituée par du buis (*Buxus sempervirens* L.), mêlé à de jeunes églantiers et à du fragon (*Ruscus aculeatus* L.). En ce qui concerne les plantes plus basses, on croise de l'hellébore (*Helleborus foetidus* L.), de l'asperge sauvage (*Asparagus acutifolius* L.) et de nombreuses herbacées (dont certaines sont aquatiques).

Enfin, on rencontre sur la falaise calcaire du canyon des fougères, parmi lesquelles la doradille des ânes (*Asplenium onopteris* L.).

Les échantillons de travertins contenant des empreintes foliaires ont été récoltés aux abords de cette ripisylve. Le matériel travertineux est retrouvé sous forme de galets roulés ou de couches de travertin en place sur la roche constituant le substrat, à l'affleurement au niveau des berges du Séguissous.

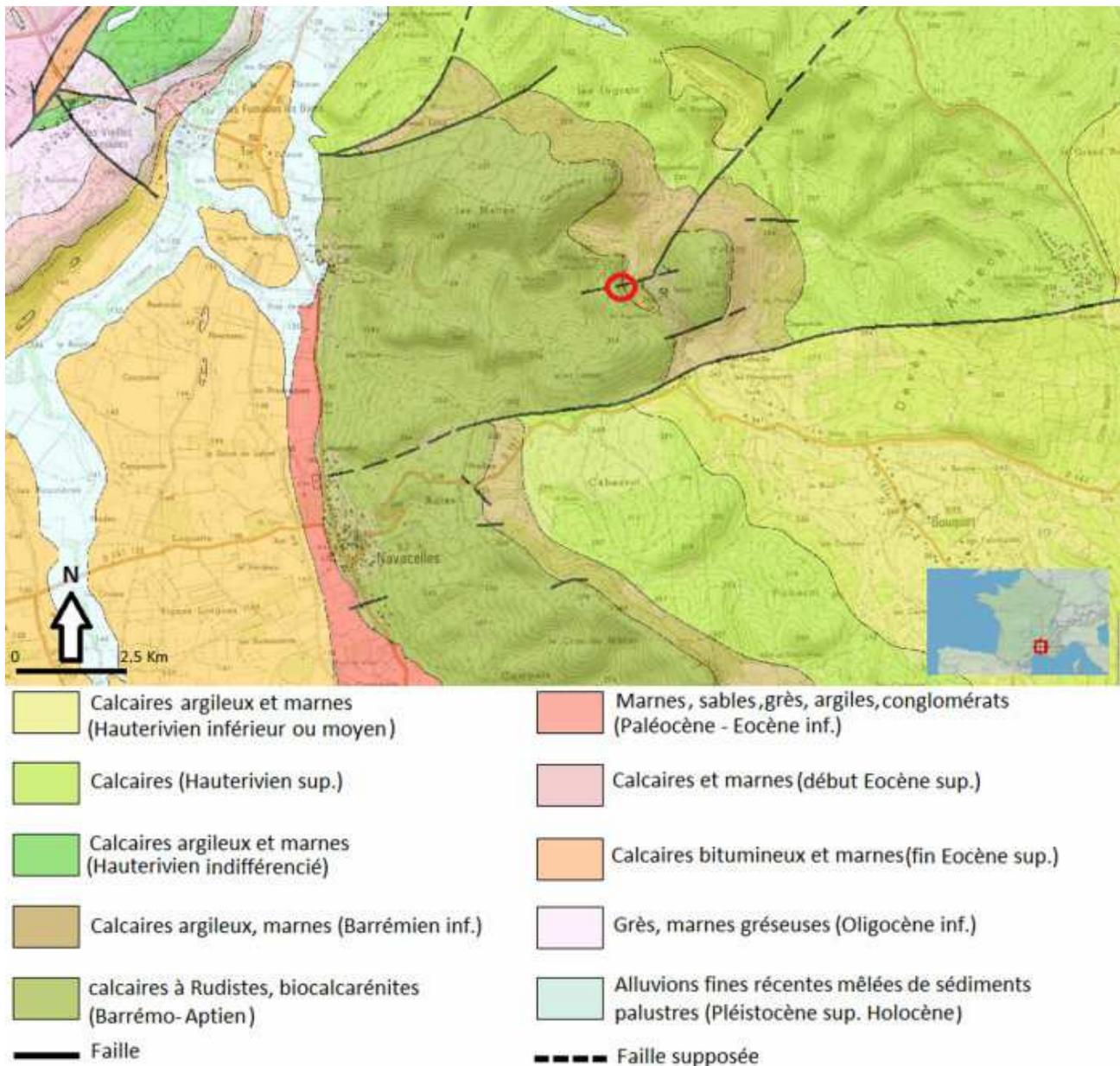


Figure 1 : Localisation du travertin des grandes Aiguères (cercle rouge), au nord-est d'Alès, Gard (30) (carte modifiée à partir de <http://infoterre.brgm.fr>)

Lorsqu'il était en place, le matériel a été extrait à l'aide de marteaux et de burins. Les coupes effectuées dans la formation travertineuse n'ont pas permis d'identifier une organisation (stratification) permettant d'iden-

tifier une chrono-séquence claire. Le poids total prélevé est de 53,0 kg (dont 19,6 kg de travertins fixés et 33,4 kg de travertins libres) (Fig. 2).

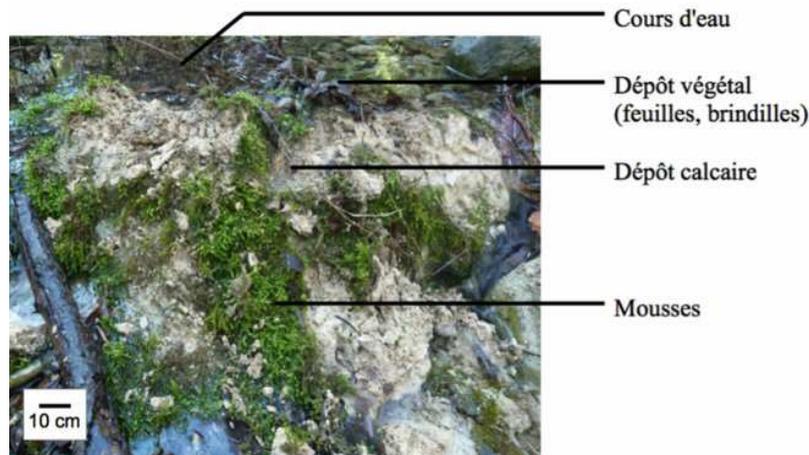


Figure 2 : Couche en place du travertin des Grandes Aigüères formant un barrage de retenue

Afin de les comparer, les deux types de matériels travertineux (galets roulés et travertin en place) ont été analysés séparément. L'ensemble des échantillons a été inventorié à l'aide d'une numérotation de la forme AIG + numéro, (où AIG fait référence aux Grandes Aigüères ; les numéros 1 à 10 correspondent aux travertins en place, et 11 à 72, aux galets roulés.) Les échantillons ont été retravaillés en laboratoire en extrayant les couches successives de dépôt calcaire afin de mettre en évidence les macrorestes de végétaux préservés.

Le matériel récolté est fragile. Suite à son extraction, il devient de plus en plus friable et les empreintes foliaires qu'il contient s'altèrent rapidement. Le transport et les manipulations ont donc pu avoir une influence sur la qualité du matériel (feuilles fragmentées, nervures et marges difficilement visibles). L'identification botanique des empreintes foliaires a été effectuée sur des critères morphologiques (forme, taille, nervation, marge) à l'aide de flores (Rameau et al., 2008) et de la comparaison avec la flore actuelle environnante.

RESULTATS

333 empreintes foliaires ont été trouvées et traitées dans cette étude. Seules 105 ont pu être identifiées correspondant à 9 espèces différentes (Tab. 1). Les espèces les plus abondantes sont *Buxus sempervirens*, *Quercus pubescens*, *Acer monspessulanum* et cf. *Salix elaeagnifolia* Tauch. (Fig. 3). Beaucoup d'éléments se présentent sous forme de fragments ou de traces incomplètes difficiles ou impossibles à identifier précisément. 228 traces sont non identifiables dans l'ensemble des travertins récoltés. De très nombreuses traces de Bryophytes ont été découvertes dans les travertins ainsi que quelques restes animaux dont une dizaine de coquilles de mollusques. Dans un même échantillon, beaucoup d'empreintes étaient superposées, rendant certains spécimens non observables et donc non identifiables. Lors de la préparation des échantillons, nous avons parfois choisi de sélectionner certaines empreintes aux dépens d'autres. Les choix ont été guidés par l'esthétique de certains spécimens et/ou par l'observation de certains caractères laissant penser qu'une nouvelle espèce avait peut-être été trouvée.

Tableau 1 : Inventaire des 105 feuilles identifiées dans le travertin des Grandes Aigüères

Taxon	Nombre de feuilles identifiées dans le travertin	Proportions dans l'assemblage fossile (en %)	Présence dans la végétation environnante
<i>Acer campestre</i>	4	3,8	
<i>Acer monspessulanum</i>	16	15,2	x
<i>Asparagus acutifolius</i>	-	-	x
<i>Buxus sempervirens</i>	24	22,9	x
<i>Crataegus monogyna</i>	1	1,0	
<i>Ficus carica</i>	1	1,0	x
<i>Fraxinus angustifolia</i>	-	-	x
<i>Hedera helix</i>	1	1,0	x
<i>Helleborus foetidus</i>	-	-	x
<i>Laurus nobilis</i>	-	-	x
<i>Ligustrum vulgare</i>	-	-	x
<i>Phillyrea angustifolia</i>	-	-	x
<i>Phillyrea latifolia</i>	-	-	x
<i>Quercus ilex</i>	-	-	x
<i>Quercus pubescens</i>	18	17,1	x
<i>Rosa canina</i>	14	13,3	x
<i>Ruscus aculeatus</i>	-	-	x
<i>Salix elaeagnifolia</i>	15	14,3	
<i>Viburnum tinus</i>	-	-	x
Monocotylédone(s) herbacée(s)	11	10,5	x

Afin de tester si l'effort d'échantillonnage a été suffisant, une courbe de raréfaction a été réalisée. Cette courbe prend en compte la richesse spécifique d'une part, et le nombre d'échantillons d'autre part. Pour une zone et une méthode d'échantillonnage donnée, elle évalue si l'effort d'échantillonnage a été suffisant pour collecter exhaustivement les espèces présentes. Il semble ainsi qu'un échantillonnage de 30-40 traces foliaires aurait déjà été représentatif à 70% de la flore travertineuse des Grandes Aigüères, car la courbe atteint son asymptote pour cette valeur (Fig. 4).

L'indice de Simpson 1-D correspond à la probabilité de tirer au hasard deux individus d'espèces différentes. Il permet d'estimer le niveau de diversité spécifique dans un milieu donné, l'indice variant entre 0 et 1. Plus il se rapproche de 0, plus les chances d'obtenir des individus d'espèces différentes sont élevées. Dans le cas du travertin des Grandes Aigüères, un indice de 0,84 est obtenu, ce qui traduit la présence d'espèces dominantes dans l'échantillonnage effectué.

DISCUSSION

1- Âge de la formation travertineuse des Grandes Aigüères

L'âge de la formation travertineuse des Grandes Aigüères n'est pas connu. Un travertin situé près de Pont-Saint-Esprit (Gard), à seulement quelques kilomètres du travertin des Grandes Aigüères, a été daté au radiocarbone à 1080 ± 50 BP (Vernet, 1986). D'autres travaux ont montré que de nombreux travertins du Sud de la France se sont mis en place au début de l'Holocène : les travertins du Queyras ont été datés à 9850 cal. BP sur la base du rapport Thorium/Uranium (Ali et al., 2003a) ; ceux de Saint-Antonin et de Saint-Guilhem-le-Désert ont été respectivement datés à 8950 et 10500 cal. BP par le radiocarbone (Ali et al., 2003b). Ces différentes études montrent que du matériel travertineux peut être retrouvé dans des couches d'âges variés dans le sud de la France et qu'on ne peut statuer clairement sur l'âge de la formation des Grandes Aigüères.

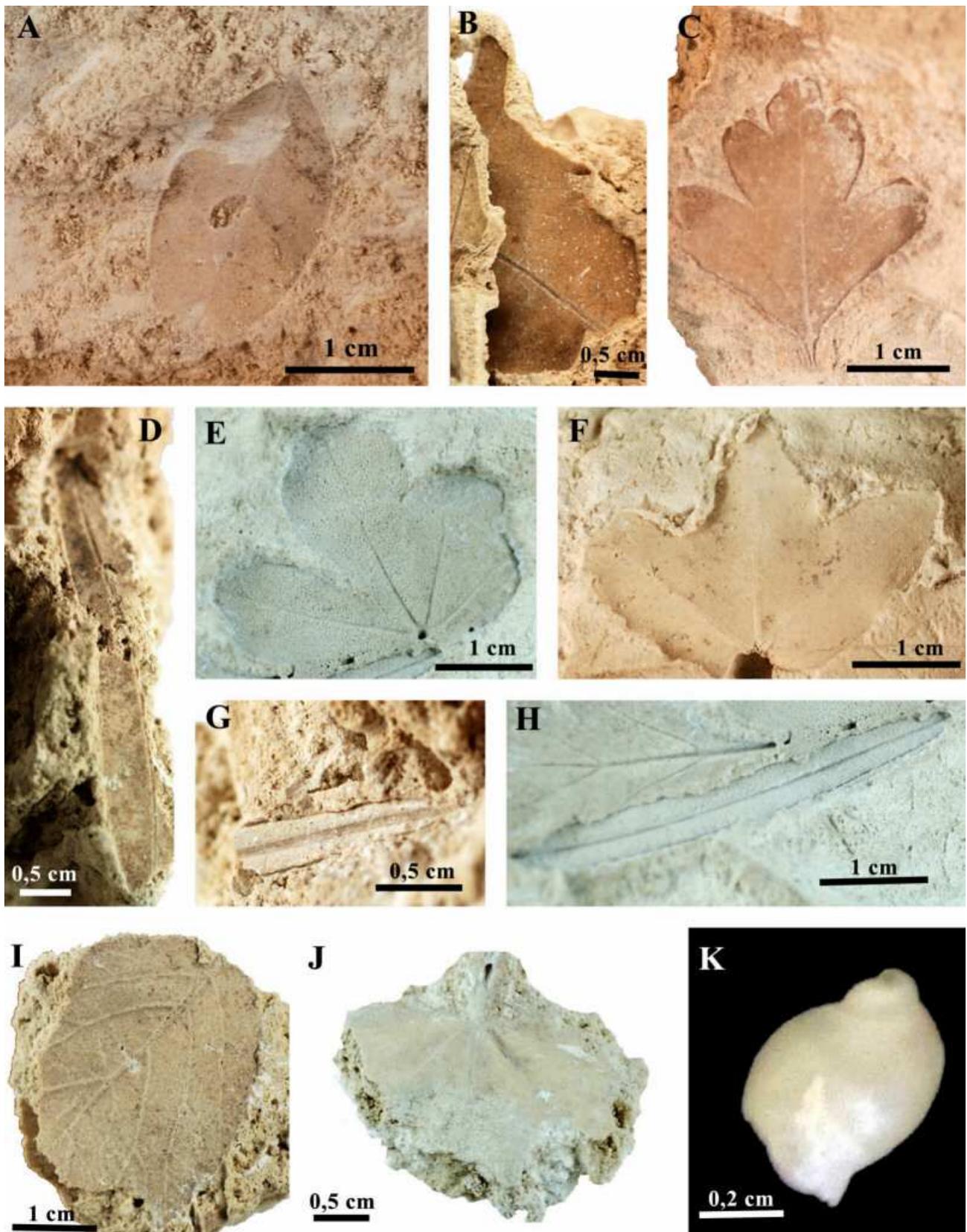


Figure 3 : Taxons retrouvés dans le travertin des Grandes Aigüères. A. *Buxus sempervirens* ; B. *Ficus carica* ; C. *Crataegus monogyna* ; D. cf. *Salix elaeagnifolia* ; E. *Acer campestre* ; F. *Acer monspessulanum* ; G, H. cf. *Salix elaeagnifolia* ; I. *Rosa canina* ; J. *Hedera helix* ; K. Coquille de gastéropode.

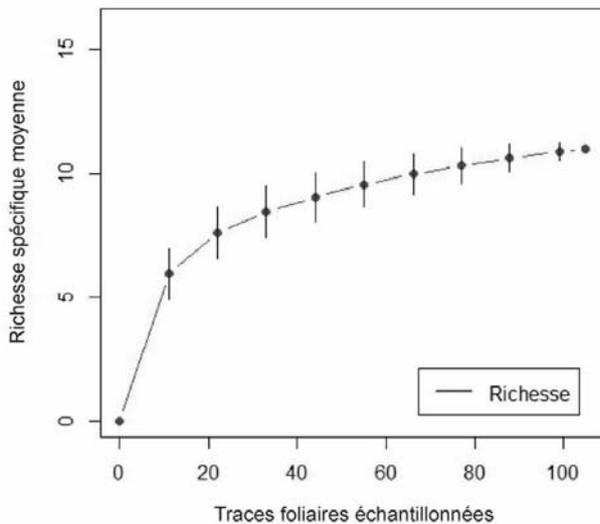


Figure 4 : Courbe de raréfaction des empreintes foliaires

Plusieurs indices provenant du travertin des Grands Aiguères permettent toutefois d'apporter des précisions. Le premier correspond au fait que le lit du Seguisous est recouvert d'une couche de boue carbonatée, montrant que la travertinisation se poursuit. Des feuilles tombées à l'automne 2012 dans le cours d'eau, sont déjà recouvertes d'une couche de dépôt calcaire (Fig. 2), ce qui suggère que le processus de travertinisation aux Grands Aiguères se déroule très rapidement. La présence de coquilles de gastéropodes non recristallisées dans les premiers centimètres du travertin le confirme (Fig. 3). Le second indice est la découverte d'un fragment de plastique dans les 5 premiers centimètres d'un des échantillons de travertin ramenés au laboratoire. Il provient d'un sac en plastique, ce qui indique que les dépôts superficiels du travertin des Grands Aiguères sont postérieurs à l'année 1950. Il est difficile de statuer sur les premiers dépôts. En effet, lors de la récolte des échantillons, aucune organisation stratigraphique du travertin n'a pu être identifiée. Nous n'avons donc pas pu mettre en évidence des assemblages fossiles provenant de couches successives, susceptibles de donner une datation relative. Néanmoins, en prenant en compte l'épaisseur complète de la série (environ 20 cm), on peut estimer que le début de fonctionnement de la formation

travertineuse des Grands Aiguères pourrait dater d'environ 200 ans. Une datation plus précise pourrait être obtenue à l'aide d'une datation par des analyses géochimique ^{226}Ra - ^{210}Pb . Ce couple peut être utilisé pour la datation de carbonates très récents inférieurs à 150 ans (Brouzes et al., 1999).

2- Végétation

Il existe de très nombreux points communs entre la flore actuelle des Grands Aiguères et la flore subfossile du travertin. En effet, plusieurs espèces identifiées au niveau de la ripisylve du Seguisous ont été retrouvées au sein des travertins : *Acer monspessulanum*, *Buxus sempervirens*, *Ficus carica*, *Hedera helix*, *Quercus pubescens* et *Rosa canina*. La flore travertineuse apparaît refléter plutôt bien la flore de la ripisylve du Seguisous. Trois espèces posent néanmoins problème : *Acer campestre*, *Crataegus monogyna* Jacq. et cf. *Salix elaeagnifolia* sont présents uniquement dans les formations travertineuses, et n'ont pas été observées dans la végétation environnante. Leur absence locale pourrait s'expliquer par un transport des feuilles, qui pourraient provenir d'une zone en amont de la formation travertineuse, toutefois relativement proche car les empreintes foliaires retrouvées sont bien conservées (pas de fragmentation par le transport). L'identification des empreintes de cf. *Salix elaeagnifolia* est difficile à établir clairement. Cette espèce est commune au niveau des cours d'eaux de la région et est très probablement présente sur notre lieu d'étude. Mais il est également possible que certaines des empreintes attribuées à cf. *S. elaeagnifolia* puissent appartenir à d'autres espèces comme *Helleborus foetidus* ou *Phillyrea angustifolia*.

Nous pouvons aussi noter que *Ruscus aculeatus* et *Quercus ilex*, très abondants au niveau de la ripisylve, n'ont pas été retrouvés dans le travertin. *R. aculeatus* possède des feuilles très réduites dont la préservation dans les travertins est sans doute difficile à cause de leur fragilité et de leur grande transportabilité par l'eau (poids très réduit). Il possède aussi des cladodes, tiges modifiées

aplaties faisant lieu d'organe photosynthétique, mais elles ne tombent donc pas à la mauvaise saison et sont donc difficilement préservables dans le travertin. *Quercus ilex* possède un feuillage sempervirent. Le renouvellement de ses feuilles se fait à un rythme beaucoup plus lent qu'une espèce caducifoliée et elles ne tombent pas toutes en même temps. Leur probabilité de piégeage est donc plus faible. En revanche, elles sont coriaces, car très cutinisées pour résister à la sécheresse. Si des feuilles de *Q. ilex* avaient été piégées dans le travertin, elles auraient dû être parfaitement fossilisées. L'absence de cette espèce dans les échantillons reste énigmatique, sauf si on suppose qu'elle est apparue récemment aux Grandes Aigüères. Le chêne vert est toutefois spontané en zone méditerranéenne française, et y est dominant dans l'étage méso-méditerranéen depuis l'âge du Bronze (Reille & Pons, 1992 ; Ali et al., 2008). La forte hétérophylle développementale de cet arbre, qui complique son identification foliaire, pourrait expliquer son absence de l'assemblage fossile. Il est également possible que certaines feuilles non identifiées appartiennent à *Quercus ilex*. Cette hypothèse pourrait être éclairée par le travail réalisé sur le rôle des facteurs environnementaux chez *Quercus ilex*, dans la vallée du Galeizon (Gard, France) (Bartholomé et al., ce volume).

Pour conclure, hormis *Ruscus aculeatus* et *Quercus ilex*, toutes les espèces de la flore actuelle des Grandes Aigüères que nous avons recensées ont été retrouvées dans le matériel travertineux, ce qui laisse penser que la végétation du site a peu changé durant les cinquante dernières années.

CONCLUSION

Sans organisation stratifiée claire, mais avec des processus de travertinisation rapide, la formation travertineuse des Grandes Aigüères (dont l'âge a été estimé à au plus 200 ans) ne renseigne que peu sur l'évolution récente de la végétation du Gard. L'anthropisation de la région d'Alès (que ce soit à vocation agricole, pastorale ou minière) a, depuis des centaines voire des milliers

d'années, influencé le paysage et la flore. Néanmoins, les flores actuelle et fossile des Grandes Aigüères montrent de grandes similitudes, révélant que la végétation a peu changé à cet endroit au cours des dernières décennies malgré l'impact humain. Ceci est nuancé vis-à-vis de la collecte étudiée. En effet, bien que l'effort d'échantillonnage ait été suffisant, certaines difficultés d'identification des traces foliaires limitent les interprétations sur l'évolution de la flore des Grandes Aigüères.

Afin de poursuivre le travail initié, il serait intéressant de rechercher d'autres formations travertineuses dans la région, au niveau des divers canyons creusés dans les calcaires à l'est d'Alès par d'autres rivières que le Seguisous. Ces autres formations travertineuses pourraient avoir enregistré les variations de la flore locale sur des temps plus longs, permettant alors d'évaluer l'influence de l'anthropisation de la région notamment son passé minier et l'impact de la pollution alors générée.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Christian Anton, anthropologue, habitant et amoureux de la Vallée du Galeizon, sans qui le travertin n'aurait pas été découvert et étudié.

REFERENCES

- Ali A.A. (2003). *Les systèmes travertineux holocènes et la caractérisation des paléopaysages méditerranéens et subalpins (France) : Une approche géobotanique séquentielle à haute résolution spatiale*. Thèse de Doctorat, Université Montpellier 2.
- Ali A.A., Carcaillet C., Guendon J.-L., Quinif Y., Roiron P. & Terral J.-F. (2003a). The Early Holocene treeline in the southern French Alps: new evidence from travertine formations. *Global Ecology & Biogeography*, 12 : 411-419.
- Ali A.A., Terral J.-F., Guendon J.-L. & Roiron P. (2003b). Holocene paleoenvironmental changes in southern France: a paleobotanical study of travertine at St-Antonin Bouches- du- Rhône. *The Holocene*, 13 : 165-170.

- Ali A.A., Roiron P., Chabal L., Ambert P., Gasco J., André J. & Terral J.-F. (2008). Holocene hydrological and vegetation changes in southern France inferred by the study of an alluvial travertine system (Saint-Guilhem-le-Désert, Hérault). *Comptes Rendus Géoscience*, 340 : 356-366.
- Bartholomé O., Clochey L., Gennete L. & Torres L. (2013). Rôle de facteurs environnementaux sur la plasticité foliaire chez *Quercus ilex*, mesurée sur un échantillonnage réalisé dans la vallée du Galeizon (Gard, France). *Orpal Synthesis*, 6 : 47-57.
- Casanova J. (1981). *Etude d'un milieu stromatolitique continental, les travertins plio-pléistocènes du Var (France)*. Thèse de 3^{ème} cycle, Université Aix-Marseille 2.
- Condomines M., Brouzes C. & Rihs S. (1999). Le radium et ses descendants dans quelques carbonates hydrothermaux d'Auvergne : origine et utilisation pour la datation. *Comptes rendus de l'Académie des Sciences, Séries IIA*, 328 : 23-28.
- Farizier M. (1980). *Recherches sur les macroflores des tufs quaternaires du Sud de la France. Tufs de Montpellier – Vallée du Lez, Vallée de la Vis, Saint-Paul-Lez-Durance, Valbonne et Vallon du Jonquier*. Diplôme E.P.H.E, Montpellier.
- Inventaire Forestier National (1995). *Département du Gard. Résultats du troisième inventaire forestier (1993)*. Ministère de l'Agriculture, de la Pêche et de l'Alimentation, Paris.
- Mazauric F. (1904). Explorations hydrologiques dans les régions de la Cèze et du Bouquet (Gard). *Bulletin de Spelunca, Mémoires de la Société de Spéléologie*, 36 : 174-181.
- Ollivier V., Roiron P., Balasecu A., Nahapetyan S., Gabrielyan Y. & Guendon J.-L. (2008). Milieux, processus, faciès et dynamiques morphosédimentaires des formations travertineuses quaternaires en relation avec les changements climatiques et les occupations humaines entre Méditerranée et Caucase. *Studii de Prestorie*, 5 : 15-35.
- Rameau J.-C., Mansion D., Dumé G. & Gauberville C. (2008). *Flore forestière française, guide écologique. Tome 3, Région Méditerranéenne*, Institut pour le Développement Forestier – CNPPF, Paris.
- Reille M. & Pons A. (1992). The ecological significance of sclerophyllous oak forests in the western part of Mediterranean basin: a note on pollen analytical data. *Vegetatio*, 99-100 : 13-17.
- Vernet J.-L. (1986). Travertins et évolution des paysages holocènes dans le domaine méditerranéen. *Méditerranée*, 57 : 25-29.

LA PEDOANTHRACOLOGIE : UN OUTIL POUR RECONSTITUER LA VEGETATION APRES UN INCENDIE

Nadine Aboul-Hassan ¹, Fanny Schott ², Charifa Youssouf ³

*Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie
Institut de Botanique, 163 Rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France*

¹ nadine.aboul-hassan@etud.univ-montp2.fr, ² fanny.schott@etud.univ-montp2.fr,

³ charifa.youssouf@etud.univ-montp2.fr

Encadrement : Adam Ali et Philippe Poirier

Résumé : La pédoanthracologie est un outil retraçant les variations de la biomasse végétale brûlée (densité et structure) au cours du temps par l'analyse (identification et quantification) de charbons de bois préservés dans des sols. Cette étude a été effectuée sur des charbons contenus dans plusieurs profils de sols sur un versant boisé de Cendras (Gard, France) afin d'évaluer l'impact d'un incendie sur la végétation antérieure, survenu en 2006. La comparaison entre la flore pré- et post-incendie, via la xylogologie, montre une faible différence entre les deux en termes de composition. La quantité de charbons recueillis au sol semble *a priori* dépendante des processus taxonomiques.

Mots clés : écosystème méditerranéen, anthracomasse, charbons, *Pinus pinaster*, Cendras

Abstract : The pedoanthracology allows reconstructing the changes of burned vegetation biomass (density and structure) in time through the analysis (identification and quantification) of charcoals preserved in soils. This study has been realised on charcoals contained in several soil profiles on a wooded hillside of Cendras (Gard, France) in order to estimate the impact of a fire that occurred in 2006. The comparison between pre- and post-fire floras shows a weak difference of composition between both of them. The quantity of charcoals collected in soils seems *a priori* dependent of taxonomic processes.

Keywords : Mediterranean ecosystem, anthracomass, charcoals, *Pinus pinaster*, Cendras

Le feu est une perturbation souvent considérée comme un élément destructeur aux conséquences néfastes, mais il est également un facteur essentiel dans le fonctionnement naturel des écosystèmes. Des feux sont observés sur l'ensemble de la planète, là où il y a du combustible (végétation), même dans les régions froides. En effet, de larges étendues de terres brûlent chaque année dans les zones tropicales sèches et humides comme en Afrique, en Amérique du Sud et en Australie (WIR, 2000), mais également au Canada et dans les Alpes françaises (Carcaillet, 2001). Le feu joue un rôle majeur dans le cycle du carbone (Keywood et al.,

2013) et permet un renouvellement des espèces, notamment par la création de sites de germination. Cette perturbation discrète et ponctuelle peut être d'origine climatique (sécheresse, foudre...) mais également d'origine anthropique. Dans ce dernier cas, les répercussions sont plus défavorables. Les activités humaines peuvent en effet modifier la variabilité naturelle du régime de feu (équilibre climat-feu) et favoriser la prolifération d'espèces invasives au détriment d'espèces indigènes (Kurz & Apps, 1999), réduisant la biomasse des terrains et des sols (Bhatti et al., 2000) et menaçant les forêts natives ou anciennes.

Depuis quelques décennies, l'étude des

paléoincendies requiert une attention particulière. Les travaux actuels permettent d'évaluer l'influence des feux et d'obtenir des informations sur les paléoclimats (Ali et al., 2012), ainsi que sur les dynamiques de végétation. La compréhension des interactions climat-feu dans le passé et les conséquences sur la végétation peuvent alimenter les réflexions sur le devenir des écosystèmes en réponse au changement global en cours (effet de serre). Le feu est fortement lié au climat et l'augmentation des températures tend à favoriser les départs d'incendies. Des prévisions (Bates et al., 2008) estiment que les conditions de sécheresse dans la plupart des régions de l'hémisphère nord autour de 2080 entraineront un doublement de la fréquence des feux. Au-delà de la problématique climatique et environnementale, les feux de forêts ont des répercussions au niveau économique (destruction d'infrastructures et lutte contre les incendies), mais aussi sur la santé publique (fumées toxiques).

La pédoanthracologie devrait permettre de reconstituer les paléovégétations ayant subi des incendies, d'évaluer l'influence des feux et de prévoir leur fréquence. Pour tenter de tester ces hypothèses, nous avons effectué une étude basée sur l'analyse de charbons de bois préservés dans des sols localisés sur un versant sud de la commune de Cendras. Le principal objectif de cette étude a été de déterminer la composition et la structuration de la végétation qui se développait sur le site d'étude avant un incendie qui s'est produit en 2006.

MATERIEL ET METHODES

1- Site d'échantillonnage

Les échantillons de sols ont été récoltés sur un versant boisé de la commune de Cendras (44°09' N ; 04°02' E), dans le Gard (France), à environ 200 m d'altitude. Cendras se situe dans la vallée du Galeizon, à proximité du Parc National des Cévennes. Dominées par des pinèdes, des châtaigneraies et des chênaies, la région subit de grandes amplitudes thermiques annuelles, avec des hivers froids et des étés chauds et secs. La

couverture ligneuse importante et les conditions climatiques sont favorables au déclenchement d'incendies, susceptibles de causer de véritables catastrophes.

En 1992, un syndicat mixte de gestion a été créé pour notamment entretenir les paysages façonnés par l'homme afin de limiter le risque d'incendie et maintenir la biodiversité. Un problème majeur pour la vallée est lié à l'expansion du pin maritime (*Pinus pinaster*), introduit pour la construction des mines et qui se développe au détriment d'autres espèces.

2- Prélèvements du sédiment

Les prélèvements ont été effectués en janvier 2013 le long d'un versant boisé, orienté S-E/N-O (44°08' N ; 04°08' E). Sur trois replats, choisis pour leur faible inclinaison, et par conséquent susceptibles de contenir plus de charbons, trois quadrats d'un mètre carré ont été délimités par quatre balises et une corde. Chacun d'entre eux a été subdivisé en quatre carrés de cinquante centimètres de côté. Les échantillons de sols ont été prélevés superficiellement, sur une profondeur d'environ cinq centimètres avec des truelles, puis mis dans des sacs en plastiques individuels étiquetés selon le quadrat (C1, C2, C3) et la subdivision (A, B, C, D). Au total, 12 sacs ont été analysés. Les distances entre les zones ont été mesurées, à savoir 7,45 m entre C1 et C3, 11,90 m entre C1 et C2 et 4,30 m entre C2 et C3.

Les espèces présentes ont été répertoriées au niveau de chaque quadrat et à l'échelle du site. Le pin maritime (*Pinus pinaster*) et les bruyères (*Erica* spp.) sont les espèces dominantes sur l'ensemble des quadrats (Fig. 1).

3- Extraction des charbons

Les échantillons de terre humide ont été séchés en salle de séchage, au Centre de Bio-Archéologie et d'Écologie (CBAE) de Montpellier. Chaque prélèvement a été étalé et étiqueté individuellement dans des caisses en plastique. Tous les échantillons ont été séchés à l'étuve pendant quatre jours à 48°C, puis pendant une semaine à l'air libre. Une fois séché, 1 kg de sol (pesé sur une balance

standard) de chaque quadrat a été tamisé à l'eau dans une colonne de tamis (mailles de 2 et 0.8 mm) afin d'éliminer la terre. Un tri a enfin été effectué à la loupe binoculaire afin

d'isoler les charbons d'un diamètre supérieur à 2 millimètres (les sections plus petites ne permettent pas une diagnose fiable).

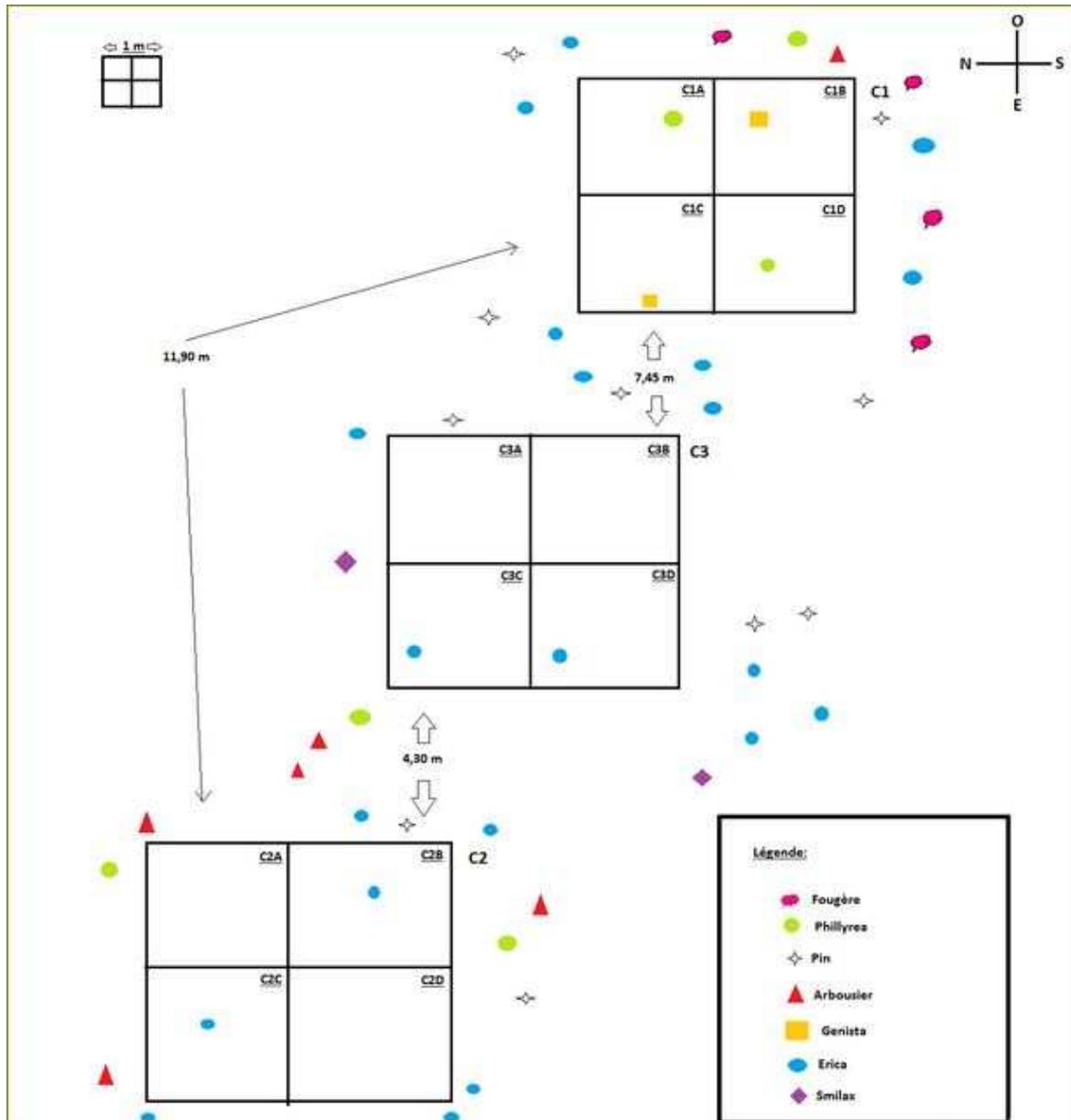


Figure 1 : Schéma du site de prélèvement et localisation de la biomasse végétale.

4- Anthracomasse

L'anthracomasse spécifique (exprimée en mg.kg^{-1}) se calcule en divisant la masse de charbons (en mg) par la masse de sédiments tamisés (en kg) (Touflon & Talon, 2008). La masse de charbons récoltée par sous-quadrats a été pesée à l'aide d'une balance de précision afin de déterminer l'anthracomasse spécifi-

que, permettant l'expression quantitative des données anthracologiques.

5- Identification des charbons

Les charbons récoltés ont été observés au microscope à réflexion pour analyser la structure anatomique du bois. Ce sont les éléments cellulaires constituant le xylème

secondaire (vaisseaux, fibres...) qui permettent une identification, généralement au niveau du genre et plus rarement à celui de l'espèce. L'analyse se fait sous trois plans (transversal, longitudinal tangentiel et longitudinal radial). L'identification se fait aussi par comparaison avec des charbons de l'anthrothèque de référence du CBAE et à l'aide d'atlas de xylologie (Jacquiot, 1955 ; Jacquiot et al., 1973).

RESULTATS

La biomasse recensée par quadrat montre neuf taxons identifiés avec plus ou moins de précision. Les taxons les mieux représentés dans tous les sous-quadrats sont *Erica* (234 charbons), *Pinus* (145 charbons) et *Arbutus*

(109 charbons). *Phillyrea* a également été trouvé dans les charbons, ce qui est en accord avec les relevés de biomasse effectués sur le terrain (Fig. 1). Par contre, quelques taxons, comme *Cistus* et *Quercus*, ont été identifiés dans les charbons mais n'ont pas été observés sur le terrain. Enfin, plusieurs échantillons n'ont pas pu être identifiés de manière aussi précise : c'est le cas des Fabaceae subfam. Faboideae (anciennes Papilionaceae), des Monocots et des Rosaceae subfam. Pomoideae. Ils se révèlent plus anecdotiques, n'étant présents que faiblement dans l'anthrocomasse (Fig 2). Le second quadrat comporte une plus grande richesse taxonomique que les deux autres, avant C1 et C3.

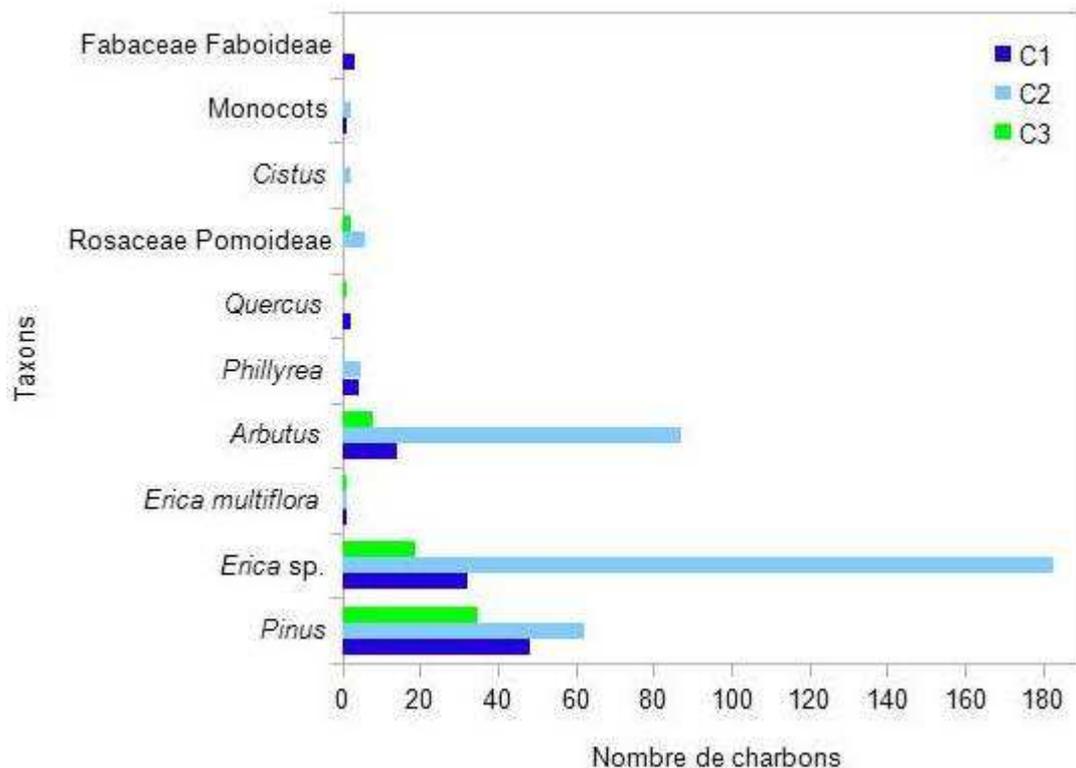


Figure 2: Nombre de charbons de bois identifiés par espèce dans chaque quadrat

Sur les 787 charbons récoltés, seuls 500 ont pu être identifiés. Les charbons non identifiés étaient des charbons d'écorce ne présentant pas le dernier cerne de croissance, des charbons trop petits (notés non identifiés) ou encore les charbons trop altérés (notés non identifiables) (Fig. 3).

Tous les quadrats contiennent des charbons de

bois, avec toutefois de grandes disparités dans les quantités : 10 815 mg.kg⁻¹ dans le quadrat C2, 2 823 mg.kg⁻¹ dans C1 et 901 mg.kg⁻¹ dans C3. Au sein des sous-quadrats, les masses de charbon apparaissent aussi hétérogènes, allant de 0,004 g (C3C) à 4,501 g (C2B).

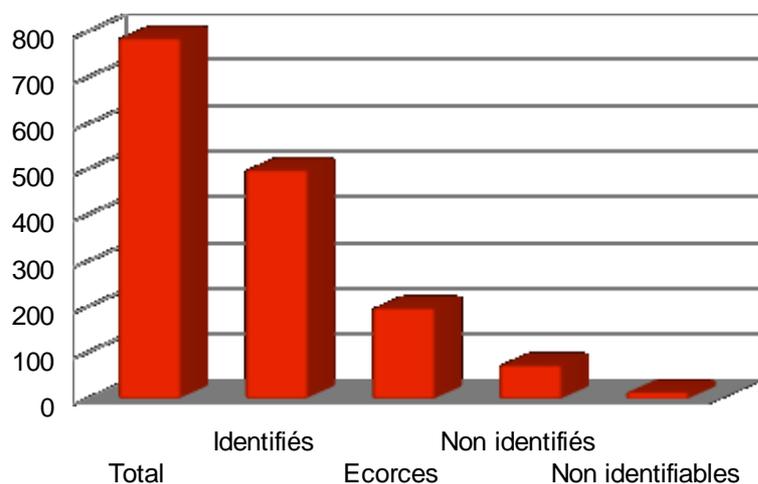


Figure 3 : Proportions des charbons de bois récoltés

Tableau 1. Masse, nombre de charbons et d'écorces récoltés par quadrats et sous-quadrats.

Quadrat	Sous-quadrat	Masse de charbons (g)	Anthracomasse (mg.kg ⁻¹)	Nombre de charbons	Nombre de charbons identifiés	Nombre d'écorces
C1	A	1.307	2 823	122	3	40
	B	0.346		12	4	0
	C	0.901		16	4	0
	D	0.269		32	6	0
C2	A	3.891	10 815	150	7	16
	B	4.501		233	5	45
	C	1.718		20	5	0
	D	0.705		71	6	16
C3	A	0.436	801	26	5	10
	B	0.286		75	3	47
	C	0.004		19	2	12
	D	0.175		35	3	12

De manière générale, la masse prélevée n'excède pas 1 g, sauf pour 4 sous-quadrats : C1A (1,307 g), C2A (3,891 g), C2B (4,501 g) et C2C (1,718 g). Conformément à ces observations, le nombre de charbons identifiés indique une richesse plus importante pour C2 avec 524 charbons contre 322 pour C1 et 155 pour C3. Toutefois, le nombre moyen de taxons identifiés est relativement constant, avec environ 4 par subdivisions (Tab. 1).

DISCUSSION

Le feu est un phénomène qui nécessite une énergie d'activation, un carburant (O₂) et du combustible, qui est ici la végétation. La

source peut être d'origine naturelle ou anthropique, mais la propagation et l'intensité du feu sont plus importantes lorsque la zone touchée est en pente (SCPAP, 2002). Le vent est un élément amplificateur de la propagation. Les essences végétales sont carbonisées et selon la solidité de la structure, certains charbons vont être plus ou moins fragmentés pendant les phases de ruissellement.

Notre échantillonnage a été effectué sur le versant d'une colline, sous un climat méditerranéen très contrasté. La région est affectée par une sécheresse importante et des vents dominants forts, soufflant du nord ou du nord-ouest. Il s'agit du Mistral et de la Tramontane, des vents secs et froids

(SCPARP, 2002; GER, 2012). Les feux qui se déclarent dans de telles conditions sont de forte intensité. Après des étés secs et sans pluie, une pluviosité intense et brutale s'installe en début d'automne. Au cours des années qui suivent un événement de feu, les charbons sont répartis sur la colline selon la force du ruissellement. Le C2 est non seulement le quadrat situé le plus bas, mais également celui où la pente est la moins forte et où l'épaisseur de sol est la plus importante. Cette configuration permet d'expliquer le dépôt supérieur dans le C2, le C1 puis le C3, qui est très rocailleux. L'importance supposée du ruissellement suggère que la fragmentation des charbons a pu être importante. En outre, tous les taxons ne réagissent pas de la même manière à un feu : pour une taille égale, deux espèces ne laisseront pas la même quantité de charbon, ce qui peut biaiser les interprétations.

Les végétaux présentent deux types de comportements vis-à-vis du feu : les espèces qui meurent au passage du feu, et celles qui présentent des formes de résistance leur permettant d'être moins affectées. Les Rosaceae et les Monocotss n'ont pas de structures de protection contre le feu et leur combustion doit être totale. Par contre, les espèces résistantes sont prédisposées à survivre dans un milieu régulièrement soumis aux incendies grâce à différentes capacités, comme celle de posséder une écorce très épaisse (ce qui est le cas de la plupart des espèces recensées). Le Houérou (1980) distingue chez les espèces pyrophytes deux types de résistance au feu : passive et active. Parmi les pyrophytes passives, nous avons pu identifier *Quercus*, *Phillyrea*, *Genista* (Fabaceae), *Arbustus*, *Erica* et *Erica multiflora*. Ces espèces ont une écorce plus épaisse et se renouvellent via leur partie souterraine. Les pyrophytes actives, quant à elles, voient la propagation de leurs diaspores activée en présence du feu. Pour ces dernières, nous avons recensé *Pinus* et *Cistus*.

Selon Rigolot & Fernandes (2005), le développement du rhytidome – la partie morte de l'écorce qui se détache du tronc – épais et assez précoce de *Pinus pinaster* protège le

cambium. Les fissures dans ce rhytidome constitueraient une isolation qui diminuerait l'effet de l'échauffement. La température létale des aiguilles est comprise entre 55° et 65°C pendant une minute. Cette grande résistance à la chaleur est liée à leur rapport surface-volume, qui est très faible.

La combustion des plantes est favorisée par leur densité, car elles accumulent des parties mortes, telles que les écorces et les litières. La combustion et la propagation sont également favorisées dans le cas des aiguilles, qui facilitent les flux de dioxygène (Rigolot & Fernandes, 2005). Nous avons ainsi remarqué lors de l'identification de nos échantillons, des charbons de bois vitrifiés, apparaissant brillants et épais, parmi les pins, les bruyères et les arbousiers. Ceci correspond au résultat d'une combustion à haute pression et à haute température.

Nous avons aussi vu que le nombre de charbons identifiés ne donne pas le nombre d'individus qui constituait la végétation avant incendie, mais qu'il est corrélé avec l'anthracomasse de chaque quadrat (Fig. 4). L'anthracomasse reflète la masse de charbons identifiés, et non celle de l'ensemble des éléments pesés après tri à la loupe binoculaire. Cette relation suggérerait une homogénéité des taxons identifiés dans les trois quadrats, sachant que l'identification s'arrête au genre, sauf pour *Erica multiflora*.

Enfin, nous ne disposons pas de données sur la végétation post-incendie de notre site d'étude. Toutefois, certains taxons identifiés correspondent à ceux recensés sur le terrain. Pour compléter cette méthode pédoanthracologique, nous aurions pu effectuer une analyse palynologique des échantillons de terre non tamisés.

CONCLUSION

La démarche pédoanthracologique nous a permis de distinguer plusieurs taxons affectés par le feu de 2006. Même si les éléments anatomiques présents sur les charbons ne permettent pas d'identifier les échantillons au niveau de l'espèce, la connaissance de la flore locale permet d'attribuer les 3 taxons

majoritaires à 4 espèces. *Erica arborea/scoparia*, *Pinus pinaster* et *Arbustus unedo* sont les taxons majoritaires dans nos échantillons : ce sont des espèces bien connues comme pyrophytes. Elles possèdent une écorce protectrice épaisse et leur fréquence dans le milieu dépend entre autres de leur capacité de reproduction.

Il est possible que le feu étudié ait été un feu dirigé, auquel cas le feu aurait été volontairement, déclenché dans le but d'éviter des conséquences plus désastreuses (renouvellement total de la végétation après un incendie de forte intensité, favorisé par la pente non négligeable du milieu) puisqu'une telle chose est autorisée.

La pédoanthracologie doit être complétée par d'autres techniques comme la palynologie, qui étudie les grains de pollen, augmentant ainsi la chance de recenser plus de taxons, voire d'identifier plus précisément les espèces. La dendrochronologie pourrait également compléter les données : elle concerne les espèces, ou parties des plantes, non tuées par le feu et permet de dater les perturbations comme les régimes de feux et les changements climatiques. La combinaison de plusieurs méthodes paléoécologiques est nécessaire pour étudier les perturbations affectant les formations végétales. Elles éclairent sur la manière dont réagissent les espèces concernées, et peuvent servir de base pour l'élaboration de plans de protection, car ces changements ont également des conséquences sur la santé humaine, ainsi que des coûts économiques importants.

RÉFÉRENCES

Bates B., Kundzewicz Z.W., Wu S. & Palutikof J.P. (2008). *Le changement climatique et l'eau*. Document technique, GIEC, Genève.

Carcaillet C. (2001). Are Holocene wood-charcoal fragments stratified in alpine and subalpine soils? Evidence from the Alps based on AMS 14C dates. *The Holocene*, 11:

231-242.

GER (2012). *Rapport de présentation du Plan Local d'Urbanisme*. GER, Alès.

Jacquot C. (1955). *Atlas d'anatomie des bois des conifères*. Centre technique du bois, Paris.

Jacquot C., Tranard Y. & Dirol D. (1973). *Atlas d'anatomie des bois d'Angiospermes (essences feuillues)*. Centre Technique du bois, Paris.

Keywood M., Kanakidou M., Stohl A., Dentener F., Grassi G., Meyer C.P., Torseth K., Edwards D., Thompson A.M., Lohmann U. & Burrows J. (2013). Fire in the air: Biomass burning impacts in a changing climate. *Critical Reviews In Environmental Science And Technology*, 43 : 40-83.

Kurz W.A. & Apps M.J. (1999). A 70-years retrospective analysis of carbon fluxes in the Canadian forest sector. In : J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White (Eds.), *Climates change 2001. Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University, United Kingdom.

Le Houérou H.-N. (1980). L'impact de l'homme et de ses animaux sur la forêt méditerranéenne (1ère partie). *Forêt méditerranéenne*, 2: 39.

Rigolot E. & Fernandes P. (2005). Ecologie du pin maritime en relation avec le feu et gestion des peuplements pour leur protection contre les incendies sur le site forêt méditerranéenne, *Forêt méditerranéenne*, 26 : 97-106.

SCARP (2002). *L'hydrologie au service de la protection des forêts contre les incendies*. Société du Canal de Provence et d'Aménagement de la Région Provençale.

WIR (2000). World Resources Report 1998-99. Environmental change and Human Health. In : J.J. McCarthy, O.F. Canziani, N.A. Leary, D.J. Dokken & K.S. White (Eds.), *Climates change 2001. Impacts, Adaptation and Vulnerability*. Cambridge University, United Kingdom.

PALYNOMORPHES DES ZONES HUMIDES DE LA VALLEE DU GALEIZON

Damiens Barthe ¹, Aurélie Cazalis ², Sandrine Lossaint ³

Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie

Institut de Botanique, 163 Rue Auguste Broussonet, 34090 Montpellier, France

et

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier

Université Montpellier-2, 34095 Montpellier cedex 05

¹ damiens.barthe@univ-montp2.fr, ² aurelie.cazalis@univ-montp2.fr,

³ sandrine.lossaint@univ-montp2.fr,

Encadrement : Laurent Brémond

Résumé : La Vallée du Galeizon est marquée par la présence d'un patrimoine culturel cévenol important et par une riche biodiversité. Afin de tester la relation entre les palynomorphes et les caractéristiques environnementales, des prélèvements dans des zones humides ont été effectués et analysés au laboratoire. Les résultats obtenus ont été soumis à des analyses statistiques. La présence permanente d'eau dans le milieu est corrélée positivement à la quantité de diatomées et négativement à la quantité de rhizopodes et de champignons. La prise en compte d'autres variables environnementales, telles que la température et le pH, est toutefois nécessaire pour mieux comprendre la présence de palynomorphes dans les milieux.

Mots clés : palynomorphes, diatomées, milieux humides, variables environnementales, analyses statistiques

Abstract: Valley of Galeizon (Cévennes) is characterized by an important cultural heritage and a rich biodiversity. In order to test the relationship between palynomorphs and the environmental parameters, samples were collected in wetlands and analysed in the laboratory. The obtained results were submitted to statistical analyses. As a result, it appears that the presence of permanent waters is positively correlated with diatom quantity and negatively with the occurrence of rhizopoda and mushrooms. The inclusion of other variables, such as temperature and pH, is however necessary for better understanding the environmental controls of palynomorph occurrences.

Keywords: palynomorph, diatoms, wetlands, environmental variables, statistical analyses

Les Cévennes, délimitées par le massif du mont Lozère au nord et le massif du mont Aigoual au sud-ouest, sont essentiellement constituées de reliefs schisteux et granitiques. Elles comprennent le Parc national des Cévennes, qui se situe à cheval sur deux régions (Languedoc-Roussillon et Rhône-Alpes). Classé réserve mondiale de biosphère par l'UNESCO en 1985 (Jaffuel &

Pin, 2006), ce parc a pour mission de protéger toutes les formes du patrimoine (flore, faune, architectures traditionnelles). Il abrite une grande diversité de paysages, comprenant notamment des zones humides. Dans le contexte du changement climatique et des changements d'usage des terres, il est primordial de connaître et de conserver la biodiversité de ces sites. Pour bien comprendre le fonctionnement écologique et

la biodiversité associée à préserver, il est intéressant d'avoir un point de vue historique plus long que les quelques années de relevés souvent disponibles. La paléoécologie peut fournir ce cadre chronologique sur le long terme (Willis & Birks, 2009), et c'est dans ce sens que cette étude est orientée.

Il n'existe à ce jour que très peu d'études sur les paléoenvironnements de la région (Minana et al., 2012). Les zones humides sont favorables à la préservation des restes biologiques et au développement de microorganismes, tels que les diatomées, algues unicellulaires brunes présentes en eau douce ou salée (possédant une enveloppe constituée de deux frustules siliceux) et les rhizopodes, organismes unicellulaires hétérotrophes. L'analyse des palynomorphes (pollen, spores et autres microfossiles à paroi organique) permet la reconstitution des paléoenvironnements. Dans cette étude, nous nous sommes intéressés à qualifier et quantifier les palynomorphes des zones humides afin d'identifier leur potentiel en tant que marqueurs paléoenvironnementaux.

MATERIEL ET METHODES

1- Présentation du site

La vallée du Galeizon, située au nord-ouest de la ville d'Alès dans la zone appelée Basses Cévennes à pins maritimes, s'étend sur 8800 ha entre 141 à 924 mètres d'altitude. Du fait de cette importante amplitude altitudinale, la vallée possède une diversité faunistique et floristique remarquable, qui est protégée par une structure visant à sa conservation : le Syndicat mixte de la Vallée du Galeizon. La vallée possède de nombreux milieux : des zones schisteuses en amont, des zones calcaires en aval, ainsi que des zones humides, comme les rivières, les mares temporaires et les zones creusées susceptibles d'être immergées après un orage. C'est dans ces zones que les prélèvements ont été réalisés afin d'identifier les palynomorphes.

2- Sites et méthodes d'échantillonnage

Lors du stage ORPAL qui s'est déroulé du 23

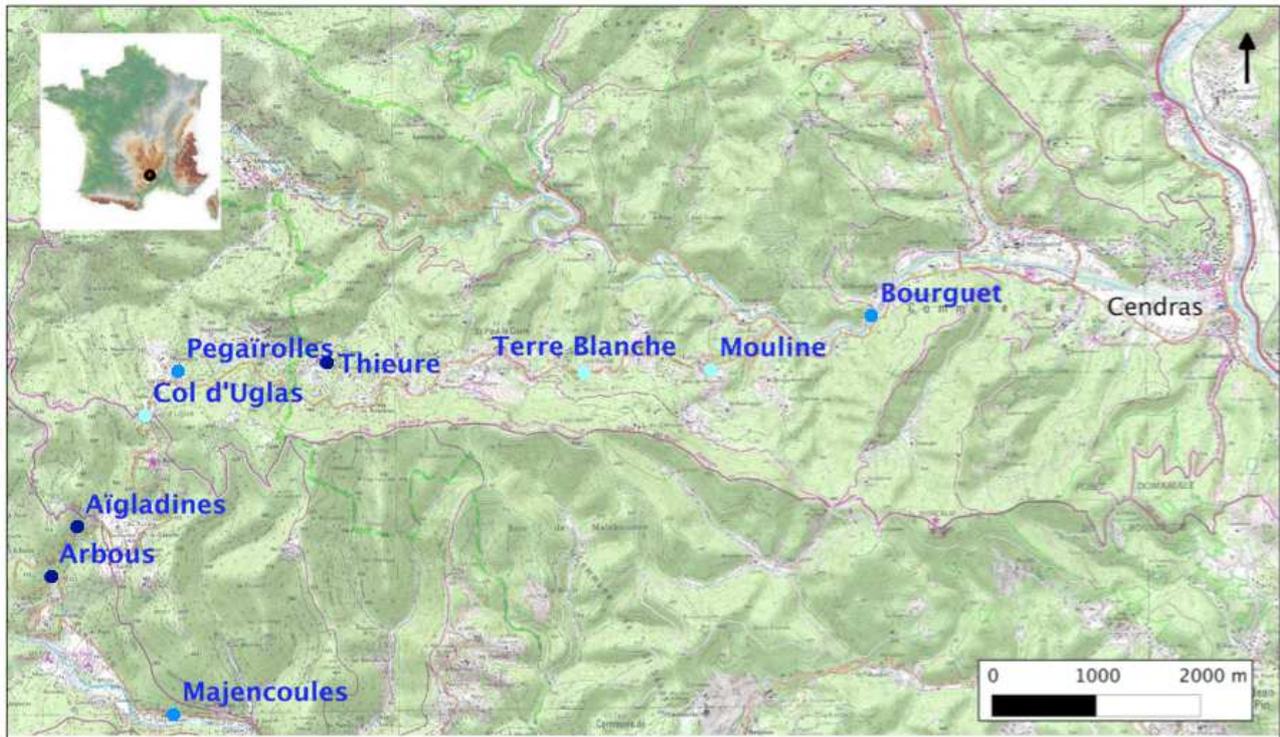
au 25 Janvier 2013, 13 échantillons correspondant à plusieurs milieux ont été récoltés sur 9 sites différents (Annexe 1). Trois types de milieux ont été définis d'après l'hydropériode : permanente, saisonnière et éphémère :

- permanente : Arbous (Arb), Aïgladines (Aig.A et Aig.B), Thieure (Thi.fon, Thi.ba, Thi.ri) ;
- saisonnière : Majencoules (Maj), Bourguet (Bou), Pegairolles (Peg.A et Peg.B) ;
- éphémère : Col d'Uglas (Ugl), Terre Blanche (TeBl), Mouline (Mou).

L'échantillonnage a consisté à recueillir de l'eau, des sédiments et des restes végétaux dans chaque zone humide. L'ensemble du matériel a été stocké dans un sac hermétique par site. Des relevés botaniques et une caractérisation qualitative du pourtour de la zone humide (pente, luminosité, vitesse du courant...) ont été effectués. Les coordonnées géographiques des sites ont été relevées à l'aide d'un GPS *TwoNav Sportiva* et reportées sur un fond topographique IGN à l'aide du logiciel QGIS ([Quantum GIS Development Team, 2013](#)) (Fig. 1).

3- Méthodes d'extraction et d'analyse des données

Extraction physico-chimique. Les palynomorphes ont été extraits selon un protocole développé d'après Warner (1990), Charman et al. (2000) et Smol et al. (2001). Les échantillons récoltés ont été tamisés sous un jet d'eau ultra-pure (eau du robinet filtrée à 5 mm et déminéralisée par un échangeur d'ions) à travers trois filtres (2 mm, 250 µm et 10 µm). Les filtres à 2 mm et 250 µm éliminent les éléments végétaux organiques grossiers et les cailloux, tandis que celui de 10 µm permet de conserver l'essentiel des palynomorphes. Après filtration, une centrifugation à 3000 t/min pendant 5 min a permis de retirer l'essentiel de l'eau et d'obtenir un résidu avec une humidité plus ou moins constante entre les échantillons. Les prélèvements ont enfin été concentrés, en pesant les résidus humides de la même façon pour chaque comptage.



Fond de carte : IGN Scan25

Légende :

- Eau permanente
- Eau saisonnière
- Eau éphémère

Figure 1. Localisation des sites échantillonnés dans la vallée du Galeizon

Trois lames par échantillon ont été montées : deux en injectant 10 µl de solution dans de la glycérine entre lame et lamelle, et une dans du Naphrax. Ces supports de comptage sont respectivement les mieux adaptés à l'observation des rhizopodes et des diatomées (Smol et al, 2001).

Comptages. Les comptages sont réalisés au microscope optique (grossissement x 630), afin de dénombrer les diatomées, les rhizopodes, les ascospores et les hyphes (produits par les champignons) présents dans chaque prélèvement. Chaque lame réalisée a été balayée sur trois lignes, ce qui a permis d'avoir une estimation comparable des palynomorphes entre les échantillons. Plusieurs documents ont été utilisés pour répertorier les organismes en différentes catégories et identifier certaines diatomées (Digerfeldt, non daté ; Warner, 1990 ; Charman et al., 2000 ; Smol et al., 2001 ; Loir, 2004). Plusieurs palynomorphes ont été photographiés (Annexe 2).

Analyses statistiques. Les comptages ont été associés aux données environnementales disponibles pour chaque échantillon dans une matrice. Une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée à l'aide du logiciel R avec le package *FactoMineR* (Husson et al., 2008) pour interpréter les assemblages obtenus. Cette méthode a un intérêt particulier, car toutes les variables (descriptives et environnementales) sont prises en compte et une représentation graphique permet d'observer leur poids dans la distribution des palynomorphes comptés dans les différents sites étudiés (Husson et al., 2009). Les variables montrant une influence forte sur la composition des échantillons ont été analysées en détail pour comprendre comment elles la modifiaient. Un test de Khi-deux a été effectué afin de tester l'appariement entre la répartition des palynomorphes et le temps de présence d'eau du milieu. Une analyse factorielle des correspondances (AFC) a également été

réalisée avec le logiciel R afin de déterminer les associations existant entre ces variables à partir de leur distribution. Les moyennes des comptages pour chaque valeur de la variable testée ont été utilisées pour la réalisation de cette analyse.

RESULTATS

1- Répartition des palynomorphes

Les résultats obtenus sont donnés en Annexe 3. La distribution des palynomorphes en fonction de la durée d'inondation est présentée Figure 2. Cette figure permet d'observer une surreprésentation des diatomées, significativement plus abondantes dans les eaux permanentes.

Pour comprendre cette répartition des palynomorphes dans les milieux échantillonnés et l'influence de différentes variables environnementales sur cette répartition, nous avons réalisé une ACP (Fig. 3), afin de déterminer les facteurs influençant cette répartition. Cette

analyse permet une représentation en deux dimensions de la variabilité du nuage des points de prélèvements associée à l'influence des variables environnementales relevées. Sur la Figure 3a, le premier axe (abscisses) représente les champignons (ascospores et hyphes) et les rhizopodes, tandis que le deuxième (ordonnées) correspond à la présence de diatomées. Ces deux dimensions représentent plus de 80 % de la variabilité observée. Cette représentation révèle que les variables prises en compte (altitude, exposition...), très proches du centre des axes, ne semblent pas avoir d'influence sur la composition en palynomorphes des échantillons. Seule la variable correspondant à la durée d'inondation (hydropériode) semble avoir une influence sur la répartition observée. La Figure 3b a enfin pour objectif de montrer l'importance des variables : plus la flèche est éloignée du centre, plus la variable a un impact fort sur la variabilité du nuage de points.

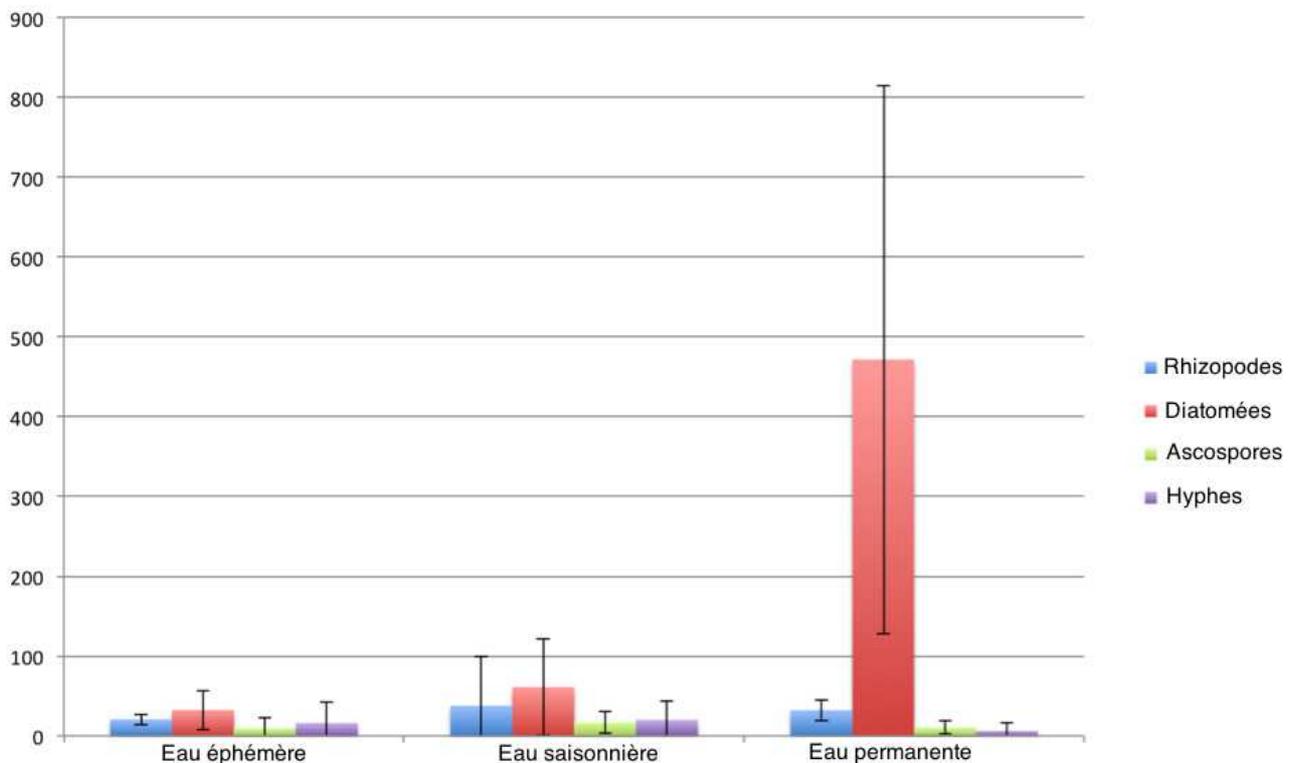


Figure 2. Répartition des microorganismes en fonction du type de zone humide

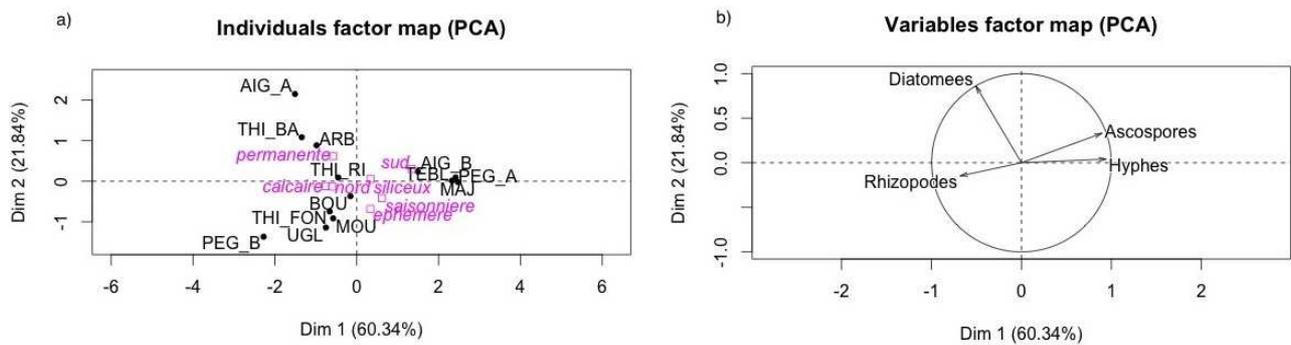


Figure 3. Analyse en composantes principales (ACP)
 a) Sites échantillonnés et variables environnementales
 b) Coefficients de corrélation entre variables et sites échantillonnés

2- Influence de la durée d'inondation

Pour tester la validité statistique de la durée d'inondation, nous avons réalisé un test de Khi-deux de contingence qui montre une association non aléatoire entre palynomorphes et hydropériode (p -value $< 10^{-15}$). Pour mieux comprendre cette association, nous avons réalisé une AFC (Fig. 4). Les deux dimensions comprennent 100 % de la

variabilité observée, avec un axe (abscisse) qui domine avec 98,9 %. On observe que les diatomées sont en moyenne plus présentes dans les eaux permanentes. À l'inverse, les rhizopodes et les restes de champignons sont plus abondants dans les eaux saisonnières et éphémères. Cette analyse montre que la répartition des palynomorphes est fortement influencée par la durée d'inondation.

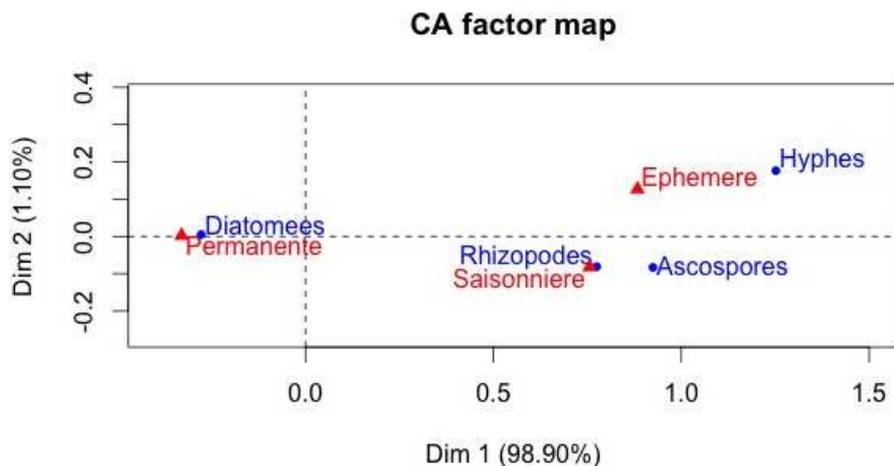


Figure 4. Analyse en factorielle des correspondances (AFC) représentant les palynomorphes en fonction de l'hydropériode

DISCUSSION

1- Pertinence des données environnementales

L'ACP obtenue (Fig. 3a) montre que les variables environnementales étudiées ne permettent pas d'expliquer les différents

assemblages à l'exception de la durée d'inondation, qui semble avoir une légère influence. Dans la Figure 3b, une anti-corrélation semble exister entre les rhizopodes et les différentes structures de champignons (ascospores et hyphes). Cette observation pourrait s'expliquer par un phénomène de compétition : un grand nombre de champignons aquatiques se développe dans les eaux

douces (Shearer et al., 2007) et occuperait ainsi la niche écologique des rhizopodes. Il est aussi envisageable que le cycle écologique des rhizopodes soit trop long par rapport à la durée de la présence de l'eau et qu'ils n'aient pas le temps de se reproduire (Charman et al., 2000).

Une forte concentration de diatomées n'est observée que dans les milieux à eau permanente (Fig. 2). La pérennité de l'eau semble donc importante pour le développement de ces algues qui peuvent être benthiques ou planctoniques. Elles ont besoin d'un milieu aquatique pour réaliser leur cycle de vie, qui peut durer de quelques heures à quelques jours (Baars, 1983), et requiert des nutriments, de la lumière et un pH adapté (Round et al., 1990). Le test de Khi-deux confirme cette corrélation entre les organismes étudiés et le type de zones humides. Dans le même sens, l'AFC (Fig. 4) met en évidence la relation existant entre les types d'organismes et la durée d'inondation. De ce fait, l'eau semble être le facteur déterminant de la répartition des diatomées, et également dans une moindre mesure de celle des rhizopodes. Les palynomorphes semblent donc être de bons indicateurs de cette variable dans notre milieu d'étude. Ils sont généralement utilisés pour caractériser les zones humides en région tempérée-froide ou tropicale (Hendon & Charman, 2001), mais ont très peu été étudiés en zone méditerranéenne. Nous devons néanmoins rester prudents dans l'interprétation de nos résultats, puisque nous n'avons pas d'enregistrements continus dans le temps de ces zones humides, et que les caractéristiques environnementales ont été définies de façon qualitative.

2- Limites méthodologiques de l'étude

Les analyses multivariées mettent en évidence un biais possible de notre travail : les données environnementales récoltées (altitude, exposition, types de sols et de milieux) n'expliquent que très peu la variabilité observée. Il serait donc pertinent de s'intéresser à d'autres variables pour pouvoir mieux quantifier les milieux. Par exemple, la présence de

diatomées dans un milieu pourrait être liée à différents paramètres physico-chimiques. Outre l'intensité lumineuse et la présence des composants minéraux qui sont nécessaires à ces algues, ce sont notamment la température, la concentration en oxygène, le pH, la concentration en matières organiques et la salinité qui déterminent la présence de diatomées (Loir, 2004). Les mesures du pH et de la salinité dans les échantillons permettraient ainsi d'observer s'il y a bien une corrélation entre ces variables et la présence de diatomées.

D'autres organismes pourraient également apporter des informations environnementales : le dénombrement des branchiopodes (Crustacés) et des gyrogonites de Charophyceae permet d'estimer la durée d'inondation (Muller et al, 2008). Ces organismes sont en effet liés à des eaux temporaires, avec des durées d'inondations différentes selon les espèces. Des mesures ou une enquête de terrain sur l'hydropériode de chaque site devraient enfin permettre de déterminer de façon plus sûre la corrélation palynomorphes/milieux. Des tests statistiques pourraient être mis en place (test de corrélation de Pearson). Cette méthode permettrait de montrer si la composition en palynomorphes est significativement corrélée à la durée d'inondation (permanente, saisonnière ou éphémère). S'il s'avérait qu'une relation entre la durée d'inondation et la présence de palynomorphes soit effective, ces derniers permettraient à décrire les milieux et donc de reconstruire les zones humides passées.

CONCLUSIONS ET PERSPECTIVES

Cette étude a permis de mettre en évidence les liens pouvant exister entre l'hydropériode et la présence de certains palynomorphes comme les diatomées, particulièrement intéressantes dans la détermination de milieux humides. Cependant, pour pouvoir valider l'utilisation des palynomorphes présents en tant qu'indicateurs paléoenvironnementaux, il faudrait étudier d'autres variables environnementales et échantillonner plus de milieux présentant une gamme de conditions plus étendues (altitude et pH par exemple).

Les diatomées pourraient aussi être identifiées de façon précise (jusqu'à l'espèce), afin de déterminer leur écologie et caractériser ainsi précisément les milieux dans lesquels elles vivent. De plus, pour définir les milieux de façon plus complète et plus spécifique, les palynomorphes (de cette étude) pourraient être associés à d'autres palynomorphes tels que les spores et les grains de pollen qui apportent des informations sur la végétation du milieu.

Ainsi, l'étude de ce type d'assemblages pourrait permettre de connaître la dynamique passée de zones humides pour mieux les préserver. La paléocéologie peut alors être un outil structurant dans la restauration et la conservation des écosystèmes humides, en fort déclin sur l'ensemble du pourtour méditerranéen (Muller et al., 2008, 2012).

RÉFÉRENCES

- Baars J. (1983). Autoecological investigations on freshwater diatoms. 1. Generation times of some species. *Archiv für Hydrobiologie, Supplement*, 67 : 11-18.
- Charman D.J., Hendon D. & Woodland W.A. (2000). *The identification of testate amoebae (Protozoa : Rhizopoda) in peats*. Technical guide 9. Quaternary Research Association.
- Digerfeldt G. (non daté). *Atlas suédois de macrorestes*. Lund University, Lund.
- Hendon D., Charman D.J. & Kent M. (2001). Palaeohydrological records derived from testate amoebae analysis from peatlands in northern England: within-site variability, between-site comparability and palaeoclimatic implications. *The Holocene*, 11 : 127-148.
- Husson F, Lê S & Pagès J. (2009). *Analyse de données avec R*. Presses Universitaires, Rennes.
- Jaffuel R. & Pin M. (2006). *La Charte européenne du tourisme durable dans le Parc national et la Réserve de Biosphère des Cévennes (France) : La rencontre entre un concept et un territoire*. Presses de l'Université du Québec, Québec.
- Lê S., Josse J. & Husson F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25 : 1-18.
- Loir M. (2004). *Guide des diatomées*. Delachaux et Niestlé, Paris.
- Minana E., Mistral A. & Valla T. (2012). Assemblages des Thecamoebiens des zones humides de la Vallée du Galeizon. *Orpal synthesis*, 5 : 49-62.
- Muller S.D., Bruneton H., Soulié-Märsche I., Rey T., Thiéry A., Waterkeyn A., Brendonck L., Schevin P., Yavercovski N., & Grillas P. (2008). Long-term dynamics of a Mediterranean alkaline vernal pool (Rhone delta, Southern France). *Wetlands*, 28 : 951-966.
- Muller S.D., Miramont C., Bruneton H., Carré M., Sottocornola M., Court-Picon M., de Beaulieu J.-L., Nakagawa T. & Schevin P. (2012). A palaeoecological perspective for the conservation and restoration of wetland plant communities in the central French Alps, with particular emphasis on alder carr vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 171 : 124-139.
- Round F.E., Crawford R.M. & Mann D.G. (1990). *The diatoms Biology and morphology of the genera*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Shearer C.A., Descals E., Kohlmeyer B., Kohlmeyer J., Marvanová L., Padgett D., Porter D., Raja H.A., Schmit J.P., Thorton H. & Voglmayr H. (2007). Fungal biodiversity in aquatic habitats. *Biodiversity and Conservation*, 16 : 49-67.
- Smol J.P. & Stoermer E.F. (2010). *The Diatoms: Applications for the environmental and earth sciences*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Smol J.P., John H., Birks B. & Last W.M. (2001). *Tracking Environmental change using lake sediments*. Volume 3, Kluwer Academic Publishers.
- Warner B.G. (1990). *Methods in Quaternary Ecology*. Geoscience Canada.

ANNEXE 1

Photos des différents sites échantillonnés

Majencoules (Maj)



L'Arbous (Arb)



Aïgladines point A (Aig.A)



Aïgladines point B (Aig.B)



Col d'Uglas (Ugl)

Pegäïrolles point A (Peg.A)

Pegäïrolles point B (Peg.B)



Le Thieure Bassin (Thi.ba)



Le Thieure Rivière (Thi.ri)



Thieure Fontaine (Thi.fon)



Terre blanche (TeBl)



Moulinas (Mou)



Bourguet (Bou)



ANNEXE 2

Quelques photos de palynomorphes :

1. Diatomées

Luticola sp.



Cavinula sp.



Gyrosigma sp.

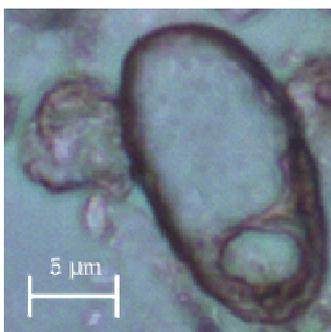


Navicula angula



2. Rhizopodes

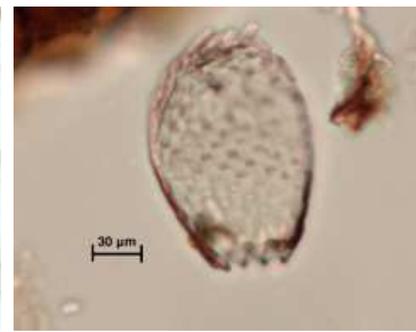
Centropyxis sp.



Arcella sp.



Euglypha sp.



ANNEXE 3

Données environnementales et comptages

Site	Station	Description de la station	Végétation
Aïgladines	Aig.A	Petite source en bord de route	<i>Pinus salzmannii</i> , <i>Quercus ilex</i> , <i>Quercus pubescens</i> , <i>Viburnum tinus</i>
Arbous	Arb	Pente douce, alluvions, source captée	<i>Hedera helix</i> , <i>Pteridium aquilinum</i> , <i>Quercus ilex</i>
	Aig.B	Courant d'eau très important (pas de sédiments)	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Buxus sempervirens</i> , <i>Hedera helix</i> , <i>Ilex aquifolium</i>
Bourguet	Bou	Mares cupulaires en bord de rivière	<i>Isoetes duriei</i> , <i>Ranunculus sardous</i> , <i>Riccia</i> spp.
Majencoules	Maj	Rivière, peu de courant	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Hedera helix</i>
Mouline	Mou	Bassin	
Pegäïrolles	Peg.a	Eau stagnante	
	Peg.b	Mare en milieu de bois	<i>Alnus glutinosa</i> , <i>Fraxinus excelsior</i> , <i>Quercus ilex</i>
Terre Blanche	TeBl	Mare temporaire	<i>Buxus sempervirens</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Pinus pinaster</i>
Thieure	Thi.ri	Mares temporaires humides	<i>Calluna vulgaris</i> , <i>Erica scoparia</i>
	Thi.ba	Pente assez abrupte en bord de route	<i>Castanea sativa</i> , <i>Corylus avellana</i> , <i>Pinus pinaster</i>
	Thi.fon	Eau plutôt stagnante	
Uglas (col d')	Ugl	Flaque en bord de chemin	<i>Buxus sempervirens</i> , <i>Cedrus atlantica</i> , <i>Pinus pinaster</i> , <i>Quercus ilex</i>

Site	Station	Altitude (m)	Nature du sol	Orientation	Hydrologie	Diatomées	Rhizopodes	Ascospores	Hyphes
Aïgladines	Aig.A	352	Siliceux	Sud	permanente	986	54	13	-
Arbous	Arb	287	Siliceux	Sud	permanente	576	36	10	-
	Aig.B	352	Siliceux	Sud	permanente	143	16	25	26
Bourguet	Bou	170	Siliceux	Nord	saisonnaire	129	7	9	-
Majencoules	Maj	173	Siliceux	Sud	saisonnaire	3	4	27	42
Mouline	Mou	250	Calcaire	Nord	éphémère	45	25	3	2
Pegäïrolles	Peg.a	527	Siliceux	Nord	saisonnaire	18	9	30	38
	Peg.b	523	Siliceux	Nord	saisonnaire	94	131	1	-
Terre Blanche	TeBl	340	Siliceux	Nord	éphémère	48	13	25	46
Thieure	Thi.ri	333	Calcaire	Nord	permanente	334	32	7	11
	Thi.ba	333	Calcaire	Nord	permanente	692	33	5	-
	Thi.fon	333	Calcaire	Nord	permanente	98	22	3	-
Uglas (col d')	Ugl	570	Siliceux	Nord	éphémère	4	24	-	-

TRANSECT PALYNOLOGIQUE ACTUEL AU SEIN DE LA VALLEE DU GALEIZON

Julie Denis ¹, Hugo Lassauce ² et Etienne Ramadier ³

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier
Université Montpellier-2, 34095 Montpellier cedex 05*

¹ denis.julied@gmail.com, ² hugo.lassauce@gmail.com, ³ etienne.ramadier@gmail.com.

Encadrement : Serge Muller

Résumé : L'étude des grains de pollen actuels piégés et conservés dans des mousses renseigne sur la composition de la végétation environnante. Des échantillons de mousses ont été prélevés dans la vallée du Galeizon (Gard), et ont fait l'objet d'analyses palynologiques. L'étude a porté sur les treize principaux taxons, définis sur la base de relevés de végétation. Les résultats obtenus révèlent des enregistrements différents selon les taxons, liés à leur mode de dispersion pollinique et aux caractéristiques du milieu (altitude, ouverture de la végétation).

Mots clés : palynologie, diagramme pollinique, dispersion, végétation, Cévennes

Abstract: The study of pollen grains trapped and preserved within mosses provides information about the composition of the surrounding vegetation. Moss samples have been taken in Galeizon valley (Gard, France), and have been investigated for the palynological content. The obtained results reveal different records depending on taxa, related to their mode of pollen dispersal and to the environmental features (altitude, opening of the vegetation).

Keywords : palynology, pollen diagram, dispersal, vegetation, Cévennes

La principale particularité du grain de pollen (gamétophyte mâle des Spermaphytes) réside dans la composition chimique de sa paroi externe, capable de résister à toutes sortes d'altérations. La sporopollénine, dont la composition exacte est encore mal connue, compose la couche externe du grain, l'exine. C'est elle qui lui confère *ses qualités exceptionnelles de résistance physique, d'inertie chimique et de résistance aux attaques biologiques* (Lézine, 2009). Le pollen présente donc un intérêt scientifique majeur pour les reconstitutions paléoenvironnementales, d'autant qu'il est produit en très grandes quantités. Le contenu biologique disparaissant rapidement après enfouissement, la paroi pollinique est la seule partie conservée dans les sédiments. La taille et la

morphologie générale du pollen, ainsi que sa structure, l'ornementation de sa surface, et la forme et le nombre des apertures permettent son identification.

Hyde & Williams (1944) introduisent le terme de « palynologie », étymologiquement « étude de la poussière » (du grec ancien « palu-nein »). Ce terme nomme encore actuellement cette science qui étudie les spores, les grains de pollen et les palynomorphes (microfossiles à paroi organique). Un échantillon contenant les grains de pollen de plusieurs espèces permet *l'étude des associations végétales comme des individus et ce, à différentes échelles spatio-temporelles* (Lézine, 2009). Effectivement, le recoupement de plusieurs sites polliniques permet d'étendre la reconstitution à l'échelle de la région, du continent (Jolly et al., 1998) ou de la totalité

du globe (Harrison & Prentice, 2003). Néanmoins, la palynologie présente plusieurs limites. La répartition des sites polliniques est hétérogène et *les taxons polliniques correspondent majoritairement à des ensembles d'espèces de même genre ou famille (type pollinique) dont les exigences environnementales peuvent diverger* (Lézine, 2009).

L'objet de cette étude consiste en une analyse palynologique d'échantillons de mousses prélevés sur neuf sites polliniques distincts, différant par l'altitude et la végétation. Les grains de pollen actuels ainsi récoltés serviront, une fois recensés et identifiés, à identifier les capacités de dispersion pollinique des taxons concernés, et de distinguer les taxons à dispersion locale (0-20 m) des taxons à dispersion régionale. Nous étudierons également l'influence des caractéristiques du milieu (altitude, ouverture) sur l'enregistrement pollinique des différents taxons.

MATERIEL ET METHODES

1- Zone d'échantillonnage et sites polliniques

La région d'étude correspond à l'est du bassin versant du Galeizon (orientation nord-ouest /

sud-est), en Basses Cévennes, au nord-ouest de la ville d'Alès. Neuf stations ont été étudiées : elles sont disposées le long de la route départementale D160, non loin de la commune de St-Paul Lacoste (Fig. 1). Leur altitude varie de 170 mètres à 570 mètres (Col d'Uglasses). D'après les données géologiques fournies par le Syndicat Mixte d'Aménagement et de Conservation de la vallée du Galeizon (SMACVG), cette commune et ses environs reposent majoritairement sur un substrat siliceux composé de formations métamorphiques schisteuses. Néanmoins, et c'est ce qui caractérise aussi la vallée du Galeizon, un autre type de formation affleure de manière discordante, il s'agit d'un sol calcaire, dépôt sédimentaire datant du Mésozoïque.

À la différence des dépôts sédimentaires qui peuvent conserver les parois polliniques pendant des millions d'années, les coussinets de mousse piègent les grains de pollen actuels des espèces végétales avoisinantes. Cette dernière peut en concentrer une importante diversité, dispersée de manière abiotique par le vent (anémogamie) et/ou l'eau (hydrochorie). Les sites polliniques ont été choisis pour leur degré élevé d'humidité, favorisant le développement des mousses et assurant ainsi la conservation des grains.

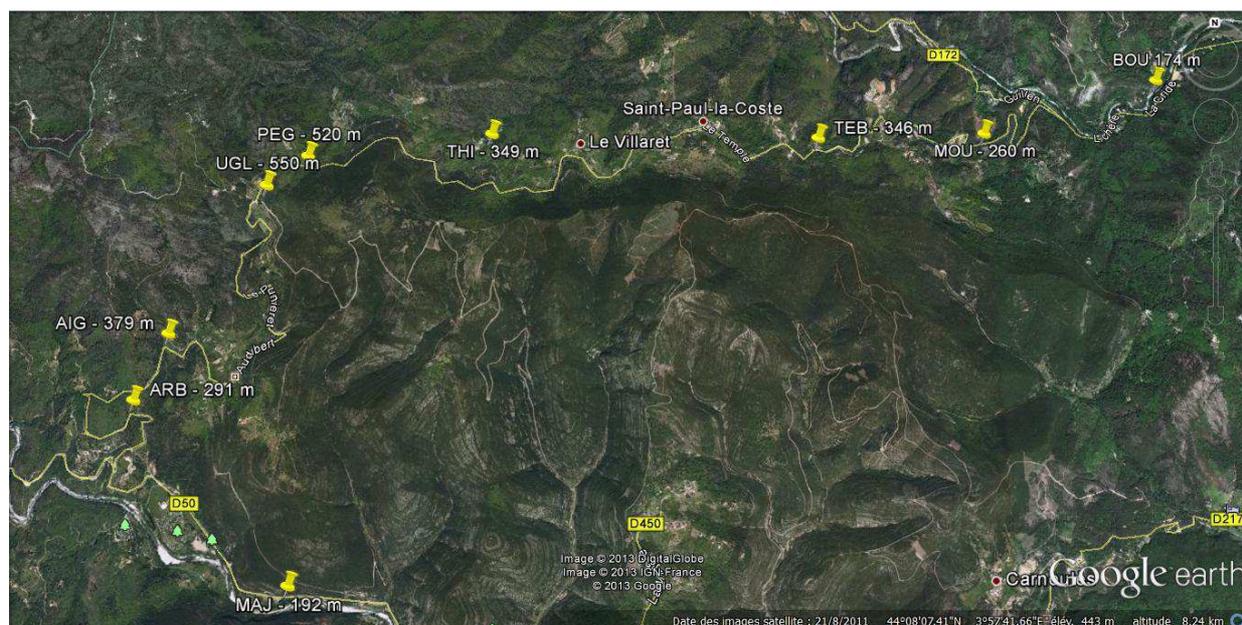


Figure 1. Localisation des sites d'étude

2- Échantillonnage et recensement de la végétation

Quelques coussinets de mousse ont été soigneusement prélevés à la main dans chaque site et stockés individuellement dans des sachets portant l'identifiant du site. En parallèle, chacun des neuf sites a fait l'objet du recensement de toutes les espèces végétales observées (végétation locale), ainsi que du relevé du recouvrement de chacune d'entre elles, notées de 1 à 5 selon leurs proportions (1 : 0-5% ; 2 : 5-25% ; 3 : 25-50% ; 4 : 50-75% ; 5 : 75-100%).

3- Méthodes de laboratoire

Les mousses de chaque échantillon ont été finement coupées afin de ne récupérer que les débris de feuilles pouvant contenir les grains de pollen, en excluant les minéraux. Les débris de mousse obtenus sont ensuite tamisés à l'eau filtrée dans un tube pour éliminer le matériel grossier. Le pollen se retrouve alors contenu dans le filtrat. Les tubes sont placés une première fois à la centrifugeuse à 2500 tours/minute pendant 5 minutes. À la suite de cela, le surplus d'eau est vidé pour ne garder que les culots. L'eau restante est éliminée par déshydratation à l'acide acétique (CH_3COOH) à froid.

L'acétolyse mise au point par [Erdtman \(1960\)](#) est un traitement combinant l'acide sulfurique et l'anhydride acétique. Les culots sont soumis à un bain d'une unité volumique d'acide sulfurique et de neuf unités d'anhydride acétique au bain marie à 90°C. Ce traitement élimine la matière organique et colore les grains de pollen. Une fois ceci effectué, les culots sont rincés à l'eau et centrifugés, puis rincés à l'alcool, avant d'être transférés dans des piluliers. Le montage des lames se fait dans de la glycérine.

4- Comptage des grains et identification

Le comptage a concerné 12 taxons polliniques, choisis préalablement en fonction des relevés de végétation et des principales formations végétales régionales : *Abies*, *Alnus*, *Betula*, Brassicaceae, *Castanea*,

Corylus, Ericaceae, *Fagus*, *Olea*, *Pinus*, Poaceae, *Quercus*. Les espèces appartenant à ces genres et familles ne sont pas forcément présentes dans les inventaires de la végétation de chaque site pollinique.

Les lames sont placées sous microscope optique et sont balayées ligne par ligne jusqu'à ce que le nombre de grains de pollen trouvés soit égal à 100. Cette valeur est choisie afin que les résultats soient représentatifs. Lorsque ces derniers ne sont pas identifiés, soit parce qu'absents de la liste sélectionnée soit parce qu'ils sont trop abîmés pour être reconnus, ils sont classés comme indéterminés. Les lames sont comptées indépendamment par chacun d'entre nous afin de diminuer le biais de comptage.

RESULTATS

1- Conditions du comptage

Trois personnes ont compté les lames dans un ordre aléatoire. On émet l'hypothèse que plus le temps passé à identifier et à dénombrer les grains de pollen est long, plus l'identification devient juste. Ceci serait dû à l'habitude d'observation, ce qui supposerait une réduction du nombre de grains classés comme indéterminés et augmenterait le nombre de taxons observés par lame. Afin de vérifier cette hypothèse, pour chaque personne et chaque lame observée chronologiquement, impliquant la notion d'habitude, la variation du nombre de taxons identifiés et celui de grains indéterminés a été étudiée. Ceci induit une notion d'homogénéité au sein des différents sites, concernant la variabilité des espèces, qui n'est pas prévisible.

Aucune tendance due à l'habitude pour une personne n'a été observée, le nombre de grains indéterminés variant de manière non significative pour chacun. De même pour le nombre de taxons par lames observées chronologiquement, celui-ci varie mais ne suit aucune tendance, l'homogénéité dans les différents échantillons n'est pas respectée. De manière générale, on ne peut pas conclure que le temps passé sur les lames permet de diminuer ces deux données. Une comparaison pour les mêmes sites en fonction de la

personne ayant compté serait plus juste puisque l'effet du temps et de l'habitude ne peut pas être mis en évidence ici.

La similarité des résultats est visible ici même si des variations subsistent. Pour certaines lames, le nombre de taxons est identique pour chaque personne ou variant très peu mais pour d'autres la variation est importante (plus du double de taxons observés par une personne dans certains cas). Une tendance similaire est à noter pour les trois personnes ayant effectués les comptages et la moyenne de ces derniers permettra une diminution des erreurs d'interprétation. Le traitement des données permettant d'arriver à ces conclusions n'est pas mis en valeur ici n'étant pas considéré comme indispensable.

Diagramme pollinique

Le diagramme pollinique (Fig. 2) représente la compilation des résultats de comptage. Pour chaque site, la proportion de grains de

pollen appartenant aux différents taxons est mise en évidence.

Les taxons arborescents.

Pinus : le pourcentage de grains de pin fluctue entre un minimum de 10% pour le site Arb et un maximum de 60% à Ugl. Sa moyenne générale pour l'ensemble des sites est d'environ 25%. Pourtant, seuls Maj, Ugl, Peg et Bou le recensent pour des surfaces de recouvrement moyennes d'environ 25% (2-3), avec les espèces *Pinus pinaster* (majoritaire), *P. sylvestris* et *P. salzmannii* (Tab. 1).

Quercus : les résultats sont similaires pour *Quercus*, avec un maximum de 80% à Arb. Les chênes sont cependant inventoriés dans la majorité des sites, présentant un recouvrement moyen de 50% (3-4), avec les espèces *Quercus ilex* (majoritaire) et *Q. pubescens*. Leur absence à Thi et Teb n'empêche nullement la présence de pollen (respectivement 5 et 23%).

Table 1. Proportion du recouvrement d'une partie des espèces recensées par site

Espèce	Taxon pollinique	Aig	Arb	Bou	Maj	Mou	Peg	Teb	Thi	Ugl
<i>Alnus glutinosa</i>	<i>Alnus</i>	5		2-3				5	3	
<i>Betula pendula</i>	<i>Betula</i>						1			
<i>Castanea sativa</i>	<i>Castanea</i>	1	+				5	+		
<i>Corylus avellana</i>	<i>Corylus</i>					5	2-3			
<i>Olea europea</i>	<i>Olea</i>				1					
<i>Pinus pinaster</i>	<i>Pinus</i>			2			2-3			2-3
<i>Pinus salzmannii</i>					3					
<i>Pinus sylvestris</i>							3			
<i>Quercus ilex</i>	<i>Quercus</i>	2-3	5	1	4		2			4
<i>Quercus pubescens</i>					2-3	1				+
Poaceae indét.	Poaceae	4	5	3	4					+
<i>Cardamina hirsuta</i>	Brassicaceae		1							
<i>Calluna vulgaris</i>				4		+				
<i>Erica arborea</i>	Ericaceae	2	2							
<i>Erica cinerea</i>										
<i>Erica scoparia</i>				5		+				

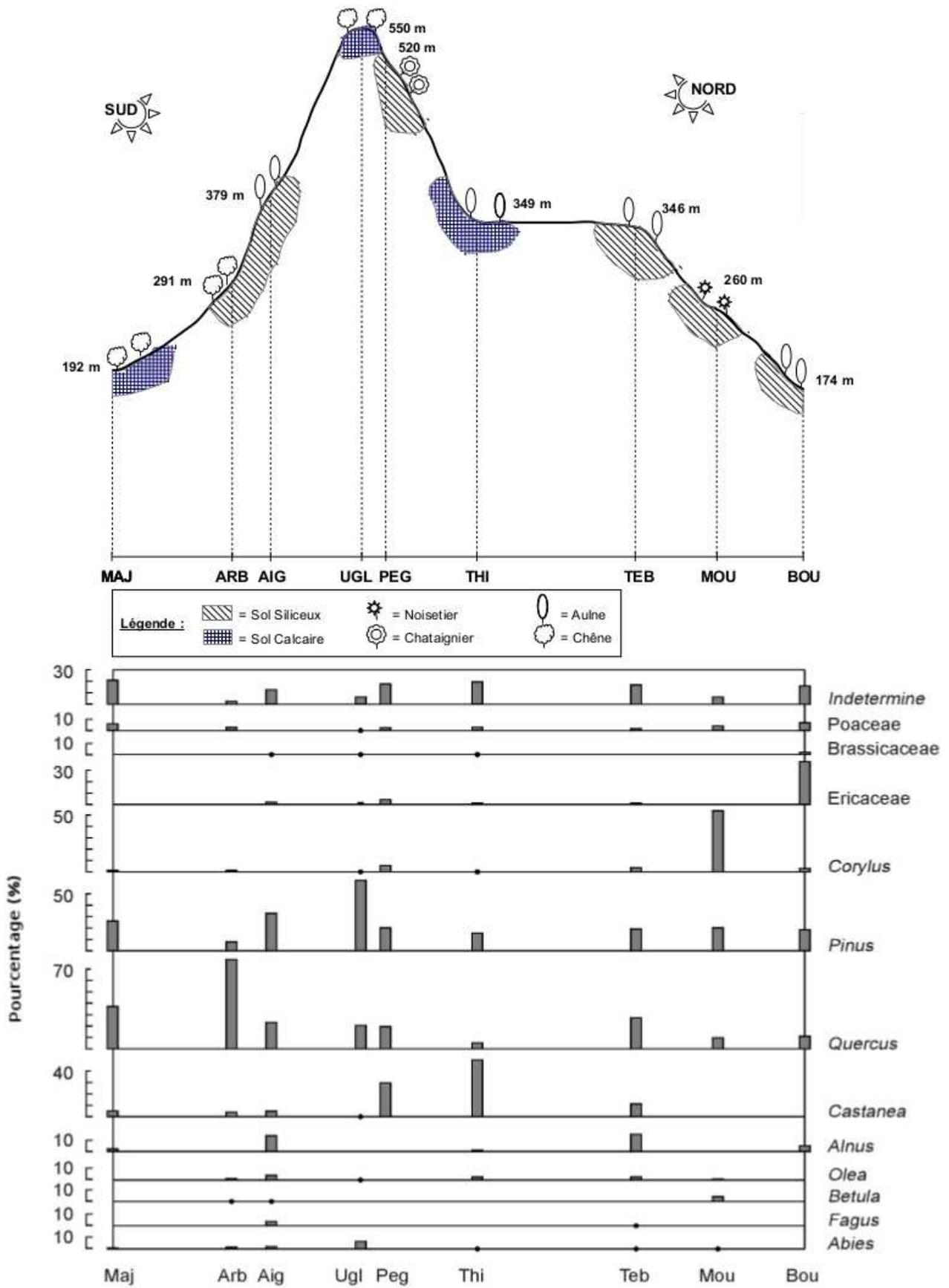


Figure 2. Diagramme pollinique en pourcentage du transect de la vallée du Galeizon. Les sommes polliniques sont de 300 grains. Les points représentent des pourcentages inférieurs à 1%.

Castanea sativa : le pollen du châtaignier n'est recensé de façon importante qu'à Peg (30%), où sa surface de recouvrement est $\geq 75\%$ (5) et à Thi (50%) où il n'a pourtant pas été inventorié. Malgré cela, son pollen est identifié sur les autres sites, à l'exception de Bou et Mou, avec une proportion moyenne de 5%.

Corylus avellana : le noisetier n'est observé que sur les sites Peg et Mou, dont les surfaces de recouvrement inventoriées sont de 25% (2-3) et $\geq 75\%$ (5). La proportion recensée de son pollen atteint 50% à MOU, mais seulement 0 à 5% sur les autres sites.

Alnus glutinosa : l'aulne n'est présent que dans 4 sites, avec un recouvrement compris entre 25-50% (3 ; Thi et Bou) et $\geq 75\%$ (5 ; Aig et Teb). Les recensements polliniques mettent en évidence des pourcentages légèrement supérieurs à 10% pour Aig et Teb, et très faibles (<5%) voire nuls pour les autres sites.

Betula pendula et *Olea europea* : le bouleau et l'olivier n'ont été recensés qu'une seule fois avec un recouvrement inférieur à 10% (1), respectivement sur les sites Peg et Maj. D'une manière étonnante, le pollen de *Betula* n'est pas retrouvé à Peg, mais une proportion faible ($\leq 5\%$) est observée à Bou, Arb et Aig. De la même manière, le pollen d'*Olea* n'est pas recensé à Maj, tandis qu'une proportion faible ($\leq 5\%$) se retrouve dans tous les autres sites à l'exception de Bou.

Fagus sylvatica et *Abies alba* : le hêtre et le sapin n'ont jamais été observés sur aucun des sites. Néanmoins, du pollen d'*Abies* a été identifié en proportion faible ($\leq 5\%$) sur l'ensemble des sites, à l'exception de Bou et Maj, comme ce fut le cas d'*Olea*. Quelques grains de pollen de *Fagus* ont également été recensés à Aig (5%) et à Teb (1%).

Ericaceae : les bruyères ont été recensées à Arb et Aig, où *Erica arborea* présente un recouvrement de 5-25% (2), ainsi qu'à Bou, où *Erica scoparia* et *Calluna vulgaris* présentent des recouvrements d'environ 75% (4-5). À l'exception de Bou (40%), Maj, Arb et Mou, le pollen d'Ericaceae n'est présent qu'en quantités faibles (< 5%).

Poaceae : les graminées ont été recensées dans la majorité des stations en proportions faibles ($\leq 5\%$). D'une manière générale, des espèces appartenant à cette famille ont retrouvées de manières très fréquentes et abondantes sur l'ensemble des sites. Leur surface de recouvrement dans la strate herbacée peut aller jusqu'à des valeurs $\geq 75\%$ (5).

Brassicaceae : le pollen de crucifères a été recensé sur quatre sites distincts (Aig, Ugl, Thi et Bou) en très faibles proportions (< 3%). Ce résultat est surprenant, car seule *Cardamine hirsuta* fut identifiée sur le site Arb, avec un recouvrement de strate herbacée inférieur à 5% (1).

Enfin, la proportion de grains indéterminés peut aller jusqu'à un maximum de 20% pour les sites Maj, Peg, Thi et Teb. La moyenne générale est d'environ 10% pour l'ensemble des sites d'échantillonnage. Un grand nombre d'autres espèces que celles répertoriées dans la liste des grains de pollen sélectionnés ont été notées dans l'inventaire des végétations locales (Annexe 1). Ces espèces présentaient parfois des recouvrements importants, allant jusqu'à plus de 75% (5). C'est par exemple le cas de *Fraxinus excelsior* à Teb (4-5), de *Ranunculus sardous* à Bou (5) et de *Viburnum tinus* à Maj (5).

Plusieurs cas de figures sont identifiables :

- Une grande proportion de pollen d'un taxon est recensé sur l'ensemble des sites, en corrélation ou non avec l'inventaire local de la végétation : c'est le cas de *Pinus*, *Quercus*, et des Poaceae, dans une moindre mesure du fait qu'il s'agisse d'herbacées.
- Une petite proportion de pollen d'un taxon est identifiée sur la majorité des sites et ce, même si taxon concerné ne fait pas partie de la végétation locale : c'est le cas de *Betula*, *Olea*, *Abies*, *Fagus* et des Brassicaceae.
- Une grande proportion de pollen d'un taxon est recensée sur un site particulier, en corrélation avec son recouvrement dans la végétation locale : c'est le cas de

Castanea, *Corylus*, *Alnus* et des Ericaceae.

DISCUSSION

Le pollen de *Pinus* et de *Quercus* était présent sur tous les sites, même lorsque les espèces n'ont pas été inventoriées localement. La dispersion de *Pinus* n'apparaît donc pas amoindrie par la taille de ses grains de pollen (de 50 à 75 μm), supérieure à celle des autres (~30 μm). Ceci est attribué à la présence de ballonnets aérifères, lui conférant une structure adaptée à l'anémochorie. Son abondance reflète son importante production, l'efficacité de sa dispersion et sa facile capture par les mousses. De plus, d'après les données du Syndicat de la Vallée du Galeizon (<http://valleedugaleizon.fr/>), le pin maritime fut implanté majoritairement au XXe siècle pour la commercialisation de son bois dans l'exploitation des mines. En ce qui concerne *Quercus*, deux espèces (*Q. ilex* et *Q. pubescens*) sont retrouvées dans toute la région et sont très fréquentes dans la vallée. La taille moyenne de son grain de pollen peut faciliter une dispersion sur une longue distance et pourrait expliquer les proportions non négligeables dans certains sites où le genre n'a pas été recensé. Le chêne peut donc être considéré comme un gros producteur de pollen. De la même manière, les grains de pollen de *Betula*, *Olea*, *Fagus* et *Abies* ont été retrouvés dans plusieurs sites, mais n'apparaissent pas ou peu dans les inventaires de la végétation. Cela concorde avec le fait que ce sont des essences régionales. Les trois premières espèces (*Betula pendula*, *Olea europaea*, *Fagus sylvatica*) présentent probablement une stratégie similaire à celle des chênes. En revanche, les grains d'*Abies* sont encore plus gros que ceux de *Pinus*. Ils sont également plus lourds (exine plus épaisse) et possèdent des ballonnets proportionnellement plus petits, ce qui diminue l'efficacité de sa dispersion. Son observation régulière dans nos lames est plutôt surprenante et découle soit d'une très grosse production pollinique, soit d'une présence à des altitudes supérieures à celle des sites où son pollen a été retrouvé, soit encore d'erreurs d'identification due à la

ressemblance avec le pollen de *Pinus*. Les Poaceae, à la différence de beaucoup d'herbacées dont la dispersion pollinique est entomogame (par les insectes), se sont adaptées à une dispersion de type anémogame, ce qui explique leur abondance dans l'ensemble des échantillons.

La très forte présence pollinique de *Castanea*, *Corylus*, *Alnus* et des Ericaceae sur certains sites témoigne de leur proximité et de leur abondance locale. Leur anémogamie préférentielle induit une capacité à disperser leur pollen sur de grandes distances. Le pollen d'*Alnus* et de *Corylus*, n'étant présent qu'en faible proportion même pour des recouvrements importants, indique donc une faible production pollinique. Les Brassicaceae constitue un cas particulier, où le pollen a été retrouvé dans de nombreux sites où aucune espèce n'avait été recensée. Ceci pourrait s'expliquer par des erreurs d'identification pollinique ou des oublis au cours de l'inventaire, réalisé à une période peu propice pour les plantes herbacées (janvier). En général, il s'agit d'herbacées à dispersion entomogame, ce qui réduit la probabilité de capture par les mousses.

Les paramètres physiographiques tels que l'ouverture du milieu, le type de sol, l'altitude et l'exposition sont à prendre en compte. La proportion plus importante de pollen d'espèces non recensées dans certains sites peut être liée à l'ouverture du milieu. Plus celui-ci sera ouvert, plus la dispersion y sera facilitée. Le pollen de *Castanea*, par exemple, atteint 50% dans un milieu ouvert (Thi), où aucun châtaignier n'a pas été observé. Le fait de trouver le pollen de cette espèce calcifuge en zone calcaire suggère également que sa dispersion a été facilitée par l'ouverture du milieu, mais ne permet en revanche pas d'avoir une idée fiable de la nature du sol (siliceux/calcaire) au travers des assemblages polliniques. L'altitude et l'exposition peuvent également influencer la présence de certaines espèces, comme *Corylus avellana* qui n'a été observé qu'à 340-350 mètres d'altitude.

CONCLUSION

La variabilité observée entre les espèces dépend principalement de leur capacité de production et de l'ouverture du milieu. Certaines espèces ont une dispersion pollinique régionale, avec des stratégies variées (petit pollen, ballonnets aérifères, forte production...). Toutes sont cependant anémogames, et l'ouverture du milieu et l'altitude facilitent la capture de leur pollen par les mousses. D'autres espèces présentent au contraire une dispersion locale. Dans ce cas, l'importance de leur recouvrement local augmente la proportion de grains piégés.

Pour aller plus loin, il aurait été intéressant, par l'analyse de pollen fossile de chercher si les proportions observées ici auraient été les mêmes. Par exemple, si le pollen du châtaigner avait dominé, théoriquement avant la plantation des pinèdes, ou si le chêne, gros producteur, poussant sur sol calcaire comme siliceux, s'était majoritairement imposé.

REFERENCES

- Erdtman G. (1960). The acetolysis method, revised description. *Sv. Botanisk Tidskrift*, 54 : 561-564.
- Harrison S.P. & Prentice I.C. (2003). Climate and CO₂ controls on global vegetation distribution at the last glacial maximum: analysis based on palaeovegetation data, biome modelling and palaeoclimate simulations. *Global Change Biology*, 9 : 983-1004.
- Hyde H.A. & Williams D.A. (1944). The Right Word. *Pollen Analysis Circular*, 8 : 6.
- Jolly D., Prentice I.C., Bonnefille R., Ballouche A., Bengo M., Brenac P., Buchet G., Burney D., Cazet J.-P., Cheddadi R., Ector T., Elenga H., Elmoutaki S., Guiot J., Laarif F., Lamb H., Lezine A.-M., Maley J., Mbenza M. & Peyron O. (1998). Biome reconstruction from pollen and plant macrofossil data from Africa and the Arabian peninsula at 0 and 6000 years. *Journal of Biogeography*, 25 : 1007-1027.
- Lézine A.-M. (2009). *Le pollen, outil d'étude de l'environnement et du climat quaternaire*. Société géologique de France, Vuibert, Paris.

ANNEXE 1

Relevés de végétation complets des différentes stations étudiées. En gras, les espèces dont le pollen a été étudié.

Taxons inventoriés	Aig	Arb	Bou	Maj	Mou	Peg	Teb	Thi	Ugl
<i>Alnus glutinosa</i>	5		2-3				5	3	
<i>Arbutus unedo</i>						1			
<i>Artemisia annua</i>			3						
<i>Asparagus acutifolius</i>			1	1					
<i>Asplenium scolopendrium</i>						1		+	
<i>Asplenium trichomanes</i>	+								
Asteraceae indét.									+
<i>Betula pendula</i>						1			
<i>Brachypodium retusum</i>				2					
<i>Buxus sempervirens</i>	3-4			2	4	3			3
<i>Calluna vulgaris</i>			4		+				
<i>Cardamine hirsuta</i>		1							
<i>Carex</i> sp.								1	+
<i>Castanea sativa</i>	1	+				5	+		
<i>Cedrus atlantica</i>									4
<i>Clematis</i> sp.	1				2		3	3	
<i>Cornus sanguinea</i>					2		1		
<i>Coronilla minima</i>									+
<i>Corylus avellana</i>					5	2-3			
<i>Crataegus monogyna</i>					1		2		
<i>Cyperus longus</i>			+						
<i>Cytisus scoparius</i>			1						
<i>Daphne laureola</i>				+	1	1	1		+
<i>Dianthus sylvestris</i>			1						
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+								
<i>Epilobium hirsutum</i>								+	
<i>Equisetum arvense</i>				+					
<i>Erica arborea</i>	2	2							
<i>Erica cinerea</i>									
<i>Erica scoparia</i>			5		+				
<i>Fragaria vesca</i>		+						+	
<i>Fraxinus excelsior</i>			1				4-5	3-4	
<i>Galium odoratum</i>	1								
<i>Geranium</i> sp.		1			2			4	
<i>Hedera helix</i>	4	4		2	3	2	3	4	+
<i>Helleborus foetidus</i>				1		+			+
<i>Ilex aquifolium</i>	4	+				+	1-2		
<i>Isoetes duriei</i>			+						
<i>Juglans regia</i>					+			1	
<i>Juniperus oxycedrus</i>						2			2
Lamiaceae indét.	1								
<i>Laurus nobilis</i>	1-2	1		+	+			1	
<i>Ligustrum vulgare</i>				+	1				
<i>Lunularia cruciata</i> (Hépatique)	+		5			1			
<i>Olea europea</i>				1					
<i>Phillyrea angustifolia</i>			3	1					
<i>Pinus pinaster</i>			2			2-3			2-3
<i>Pinus salzmannii</i>				3?					
<i>Pinus sylvestris</i>						3			

Taxons inventoriés	Aig	Arb	Bou	Maj	Mou	Peg	Teb	Thi	Ugl
<i>Plantago lanceolata</i>	1	1							
Poaceae indét.	4	5	3	4					+
<i>Polypodium</i> spp.	+				+	+			
<i>Polystichum setiferum</i>					2		+		
<i>Populus nigra</i>			2-3					1	
<i>Potentilla anserina</i>									+
<i>Prunus</i> sp.					+				
<i>Pteridium aquilinum</i>		3							
<i>Pyracantha coccinea</i>				2					
<i>Pyrus communis</i>								1	
<i>Quercus ilex</i>	2-3	5	1	4		2			4
<i>Quercus pubescens</i>				2-3	1				+
<i>Ranunculus</i> sp.		1		1					
<i>Ranunculus sardous</i>			5						
<i>Reboulia hemisphaerica</i> (Hépatique)	+		5			1			
<i>Rhamnus alaternus</i>				1					
<i>Robinia pseudoacacia</i>		1	1-2						
<i>Rosa canina</i>			+	1					
<i>Rubia peregrina</i>				1-2		+	1		+
<i>Rubus fruticosus</i>	2-3	4	2			1	4	5	1
<i>Rumex patientia</i>			+						
<i>Ruscus aculeatus</i>				1			2		
<i>Sambucus nigra</i>			1		1			2	
<i>Samolus valerandi</i>						+			
<i>Scirpoides holoschoenus</i>			+						
<i>Sedum sediforme</i>			+						
<i>Smilax aspera</i>	2			2					
<i>Teucrium chamaedrys</i>									+
<i>Teucrium scorodonia</i>	2-3								
<i>Thymus vulgaris</i>									1
<i>Umbilicus rupestris</i>	+	1							
<i>Urtica dioica</i>		+							
<i>Viburnum tinus</i>				5					
<i>Vicia sepium</i>						+			

ROLE DE FACTEURS ENVIRONNEMENTAUX SUR LA PLASTICITE FOLIAIRE CHEZ *QUERCUS ILEX*, MESUREE SUR UN ECHANTILLONNAGE REALISE DANS LA VALLEE DU GALEIZON (GARD, FRANCE)

Océane Bartholomé¹, Louise Clochey², Laetitia Genneté³ et Lucas Torres⁴

Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie
Institut de Botanique 163 rue Auguste Broussonet 34090 Montpellier

¹oceane.bartholomee@etud.univ-montp2.fr, ²louise.clochey@etud.univ-montp2.fr,
³laetitia.gennete@etud.univ-montp2.fr, ⁴lucas.torres@etud.univ-montp2.fr

Encadrement : Jean-Frédéric Terral et Sarah Ivorra

Résumé : Le chêne vert (*Quercus ilex*) est omniprésent dans la vallée du Galeizon (Cévennes, France). Distribué selon un gradient altitudinal, sur calcaire et silice, il est un élément structurant des versants méditerranéens des Cévennes. Cette étude teste l'hypothèse que ses caractéristiques morphométriques foliaires dépendent des facteurs climatiques et environnementaux. La morphologie a été mesurée du côté ensoleillé et ombragé des arbres, selon des gradients d'altitude et de nature édaphique. Nos résultats ne valident pas statistiquement les relations entre morphologie foliaire et conditions environnementales. Cependant, en accord avec d'autres études, ils montrent un lien entre taille des feuilles et conditions d'ensoleillement.

Mots clés : chêne vert, morphologie foliaire, plasticité, environnement

Abstract: The Holm oak (*Quercus ilex*) is widespread in the Galeizon Valley (Cevennes, France). Distributed along altitudinal gradient, on limestone and silica, it is a typical species of the Mediterranean slopes of Cevennes. This study tests the hypothesis that the morphometrical traits of its leaves depends on climatic and environmental factors. Leaf morphology was quantified on sunny and shady sides of trees along gradients of altitudes and soil nature. Relation between leaf morphology and environmental conditions is not statistically validated by our results. However, according to other studies, they show a relationship between leaf size and light conditions.

Keywords : *Quercus ilex*, leaf morphology, plasticity, environment

L'utilisation de diverses archives écologiques permet la reconstitution des paléo-environnements et, de ce fait, des paléoclimats (Bessedik, 1985 ; Couchoud, 2006 ; Ben Moktar, 2012). Des analyses des isotopes stables C¹³ du carbone et N¹⁵ de l'azote, réalisées à partir d'archives organiques telles que du guano de chauves-souris (Wurster et al., 2010), permettent de déterminer le type de végétation dominant un écosystème passé

grâce à son empreinte isotopique caractéristique. Des études de grains de pollen prisonniers dans des sédiments lacustres ou palustres, et la réalisation de diagrammes polliniques (Rhoujjati et al., 2010) rendent possible la reconstitution partielle de la végétation d'une région (Jacobs, 2002), et ainsi de déduire ou reconstruire les conditions climatiques sur la base du principe d'actualisme (Bignon, 2003). Il en va de même avec l'étude des travertins : les feuilles,

prisonnières de dépôts calcaires, y laissent leur empreinte avant de se dégrader. L'identification de ces dernières, par analogie avec des taxons actuels, facilite la mise en évidence et l'interprétation de paléovégétation (Bechtel et al., ce volume). L'étude de la morphologie foliaire permet d'obtenir un large panel d'informations écologiques (Traiser et al., 2005). En effet, les feuilles sont les principaux marqueurs de la plasticité phénotypique et donc des indicateurs de premier choix de leur plasticité écologique. Elles sont ainsi les premiers organes à être contraints par les paramètres climatiques et physiques du milieu, et constituent donc de bons indicateurs de leurs variations. Il peut être intéressant de rechercher l'existence de relations entre la morphologie des feuilles et des paramètres environnementaux – tels que l'ensoleillement, la nature du sol ou l'altitude. Ensuite, l'établissement de modèles statistiques décrivant ces relations pourrait permettre de reconstituer les conditions environnementales (paramètres physiques et climatiques, notamment) à partir de la morphologie de feuilles subfossiles. Le chêne vert (*Quercus ilex*) semble être un bon candidat à une étude de plasticité écologique à travers la morphologie foliaire, puisqu'il se distribue dans nos régions depuis le littoral jusqu'à une altitude de 900 m environ (versant sud des Cévennes), sur sols calcaires et siliceux. Son feuillage persistant (les feuilles vivent de 2 à 3 ans) facilite son étude en toute saison. Tenter de faire le lien entre la morphologie de ses feuilles et le climat peut sembler pertinent. De nombreuses études ont déjà été réalisées sur ce sujet et sur d'autres espèces à travers le monde : en Asie (Xu et al., 2008), en Amérique du Nord (Royer et al., 2005), et en Europe (Traiser et al., 2004) mettant en évidence de fortes corrélations entre la morphologie foliaire et certaines conditions écologiques (stress hydrique, température, luminosité...). Dans cette optique, nous avons étudié les variations de caractères morphologiques foliaires (mesures traditionnelles) du chêne vert à partir de feuilles collectées sur un transect s'étendant de 214 à 709 m d'altitude, en prenant en considération des paramètres édaphiques

changeants (substrat calcaire ou schisteux) et en tenant compte du niveau d'insolation des feuilles. L'objectif principal de cette étude est de qualifier et quantifier l'influence de paramètres environnementaux, en particulier du climat, sur la morphologie des feuilles.

MATERIEL ET METHODES

1- Contexte géographique et écologique de la zone d'étude :

L'étude a été réalisée dans la vallée du Galeizon (départements du Gard et de la Lozère, France). Située au nord-ouest de la ville d'Alès, cette vallée orientée NNO-SSE se trouve dans la zone des Basses Cévennes, au sein du Parc national des Cévennes. Elle s'étend sur 8 554 hectares et est délimitée au sud par la vallée française et au nord par la vallée Longue (Fig. 1). Elle couvre des altitudes allant de 141 m (embouchure est de la vallée, aux portes d'Alès) à 924 m (crête de la Vieille Morte, à la limite sud-ouest de la vallée). Le climat de la vallée est méditerranéen (à saisonnalité marquée, avec une période estivale sèche) et caractérisé, selon Le Houérou (1992) par un cumul annuel de précipitations supérieur à 1000 mm. En Cévennes, les précipitations sont particulièrement marquées en octobre, période des "épisodes cévenols" pouvant être responsables de crues spectaculaires. Daget (1977) informe que la région est située à la limite entre un climat sans saison sèche et un climat avec un mois de saison sèche non aride. D'un point de vue bioclimatique, la végétation des parties basses s'étend de l'étage mésoméditerranéen (le chêne vert est dominant) à l'étage supraméditerranéen, totalement conquis par l'emblématique châtaignier (*Castanea sativa*) sous l'influence de l'Homme. Dans les zones les plus élevées, le chêne vert est toujours présent dans les zones exposées au sud, alors que les ubacs sont caractérisés par des peuplements de pins sylvestres (*Pinus sylvestris*) et de bouleaux (*Betula pendula*). Sur le plan géologique, la vallée du Galeizon est composée de deux unités géologiques, séparées par la faille de décrochement de Villefort ou faille de la Croix des Dents.

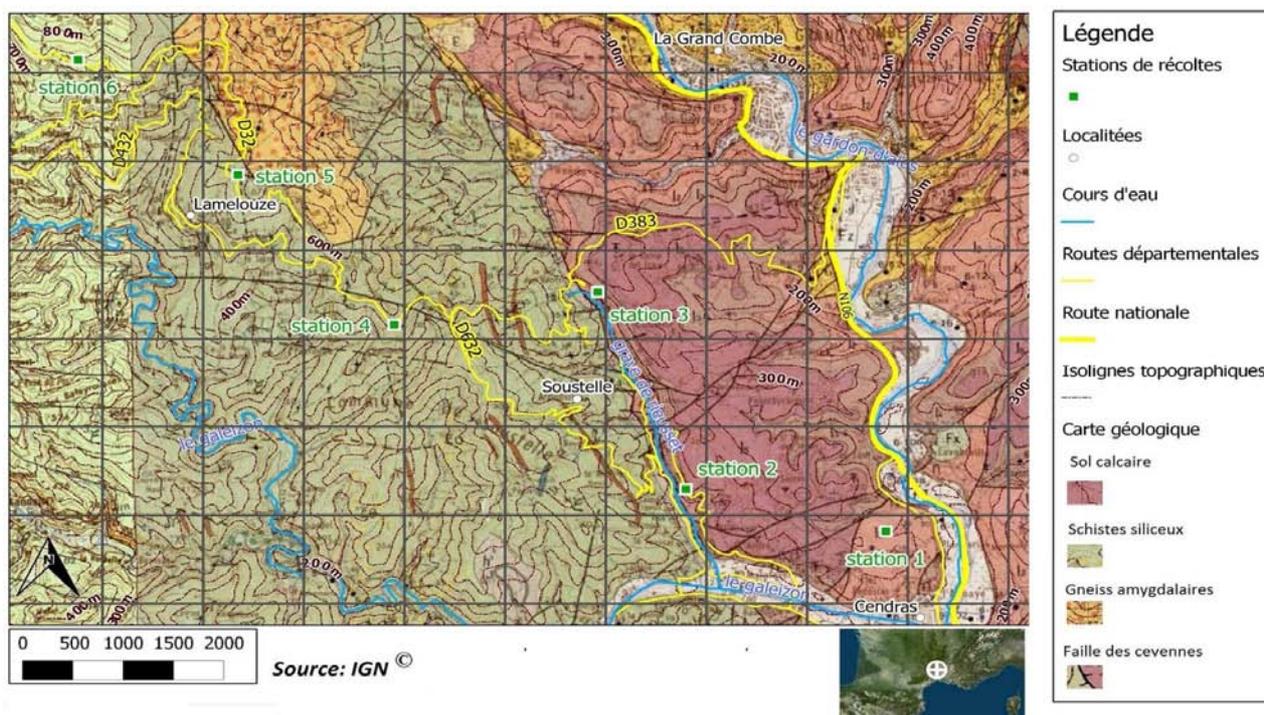


Figure 1. Zone d'étude et localisation des différentes stations de prélèvement des feuilles de chênes

Le substratum de la vallée est de nature schisteuse en amont (85%) et calcaire en aval (15%). Ce dernier type de roche repose lui-même sur les schistes de l'amont, qu'il recouvre de manière non homogène sur une période allant du Trias au Crétacé.

Observables depuis le col de la Croix des Vents, les deux versants sont ainsi caractérisés par des formations végétales différentes. La partie basale du versant est de la vallée, à sol calcaire, est colonisé majoritairement par un matorral à chênes verts, comprenant ponctuellement des chênes blancs (*Quercus pubescens*). Passée la faille, les pins maritimes (*Pinus pinaster*) et les châtaigniers (*Castanea sativa*) sont majoritaires. Subsistent quelques peuplements denses de chênes verts à arbousiers (*Arbutus unedo*), à bruyères arborescentes (*Erica arborea*) et/ou à bruyères à balai (*Erica scoparia*). A mesure que l'on s'élève en altitude, le chêne vert se raréfie pour être supplanté par la châtaigneraie ou, dans les zones les plus ouvertes, par des landes à callunes (*Calluna vulgaris*), à bruyères cendrées (*Erica cinerea*) et à genêts à balai (*Cytisus scoparius*).

Par ailleurs, les activités anthropiques ont grandement modelé le couvert végétal actuel. Les activités minières, qui se sont développées dans la région dès le XIX^e siècle, ont favorisé la formation des taillis de chênes verts. Debazac (1963) explique que l'utilisation du pin maritime pour l'étagage des galeries de mines, est responsable de l'introduction de cette espèce invasive dans la région. Sa rapide expansion, également favorisée par les incendies de forêt, a profondément modifié le paysage et participé à la régression du châtaignier dont la culture est délaissée.

2- Matériel

Les prélèvements ont été réalisés sur 6 stations différentes, à raison de 5 individus par station. Les stations sont réparties le long d'un transect altitudinal qui correspond également à un changement de nature du substratum (de calcaire à micaschiste). Pour chaque site, les coordonnées GPS ont été enregistrées, et un relevé floristique (espèces ligneuses) a été réalisé (Tab. 1, Annexe 1). Pour chacune des stations, 5 individus sains ont été échantillonnés.

Table 1. Caractéristiques des différentes stations : latitude, longitude, altitude et nature du sol

Station	Latitude N	Longit. E	Altitude (m)	Nature du sol	Végétation
Station 1	44°09.721'	4°03.006'	214	Sol calcaire, acide	Taillis : <i>Q.ilex</i> , <i>Q.pub.</i>
Station 2	44°09.991'	4°01.520'	227	Sol acide, micaschistes	
Station 3	44°11.206'	4°00.885'	330	Dépôts de micaschistes	Garrigue haute sèche
Station 4	44°11.020'	3°59.364'	511		
Station 5	44°11.943'	3°58.215'	615	Sol acide, micaschistes	
Station 6	44°12.652'	3°57.034'	709	Sol acide, micaschistes	Taillis de <i>Castanea</i>

De nombreuses feuilles ont été récoltées par individu sur deux faces : l'une exposée directement au soleil et l'autre indirectement (côté ombragé). Afin d'éviter au maximum certains biais morphologiques, les feuilles jeunes et épineuses, souvent située sur des branches basses ou juvéniles, ont été exclues du prélèvement, considérant cette variation due à un mécanisme de protection des jeunes pousses et non à une adaptation morphologique liée à des facteurs écologiques. Les feuilles ont été prélevées assez haut dans l'arbre, dans la mesure du possible. Elles devaient être entières (marge intacte principalement, les trop courbées ou parasitées n'étaient pas sélectionnées). Les feuilles ont été placées dans une presse afin de garantir leur séchage et leur conservation.

3- Méthodes

Préparation des feuilles. 40 feuilles par individu (20 pour chaque exposition) ont été choisies sur des critères de conservation et d'aplanissement. Par 10, elles ont été placées en ligne sur une planche d'herbier. Elles ont été scannées avec une échelle de papier millimétré, afin d'obtenir des planches d'images à traiter. Deux planches par exposition et donc 4 planches par individu ont été obtenues.

Traitement d'image via Photoshop. Les planches de feuilles ont été modifiées. Les feuilles ont été désolidarisées de leur pétiole. Les éventuelles ombres de contours ont été éliminées afin d'obtenir une marge plus nette. Elles ont été alignées, mises en nuances de gris pour réduire la taille de fichier, et l'échelle a été replacée.

Traitement d'image via ImageJ. Les planches ont été pixellisées. Avec l'outil « analyse de

particules » et des cadres ajustés aux feuilles, les mesures « longueur », « largeur », « périmètre », « surface », « position du centroïde (ou centre de gravité) » en cm ont été réalisées.

4- Analyses statistiques

Elles ont été réalisées à l'aide du logiciel R, grâce aux packages *ade4*, *stats* et *MASS*. Des boîtes à moustaches (boxplots) ont été réalisées pour visualiser les données. Elles permettent de faire un choix au niveau des variables qui pourraient avoir un lien avec les paramètres du milieu. La corrélation linéaire entre les différentes variables a été testée grâce à un test de Pearson. La distribution des individus d'une variable a été représentée en fonction de l'autre (nuages de points). Il en va de même pour la distribution de chaque variable dans la population (histogrammes). A partir des variables sélectionnées, une Analyse de Composante Principale (ACP) a été réalisée. Cette méthode descriptive de statistique multivariée permet de réduire le nombre de dimensions originelles (correspondant aux variables quantitatives) en vue de visualiser et d'interpréter les variations de la taille des feuilles entre individus de différentes conditions. L'ACP a été complétée par une Analyse Factorielle Discriminante (AFD), méthode descriptive et décisionnelle, visant à tester l'existence d'éventuelles différences entre groupes définis *a priori* : dans notre cas, entre les stations, entre les stations et l'exposition, et seulement l'exposition. Pour l'étude de la relation entre la morphologie des feuilles et l'exposition, une MANOVA (analyse de variance multivariée) a été utilisée.

RESULTATS

Des boîtes à moustaches ont été réalisées pour les différents paramètres mesurés sur des chênes verts échantillonnés dans chaque station. Un chevauchement est observable pour toutes les variables (Fig. 2). Les largeurs moyennes pour les 6 stations ne semblent pas différentes, surtout à cause de l'importance des écart-types qui se chevauchent (Tab. 2). Il en va de même pour les autres paramètres : même si certaines moyennes sont plus élevées que d'autres, l'amplitude des écart-types fait qu'ils se recoupent. Il ne semble pas y avoir de différence significative d'une station à l'autre. De plus, il existe un grand écart entre le minimum et le maximum de chaque variable : quels que soient la station et le paramètre considérés, cet écart est très élevé. Les données sont très hétérogènes.

Par ailleurs, les différents paramètres sont fortement corrélés (Fig. 3). Cette constatation se retrouve dans l'ACP (Fig. 4), qui permet de définir les paramètres décrivant au mieux les adaptations foliaires. L'ACP, réalisée sur l'ensemble des variables (Fig. 4.4), met en évidence un nuage de points relativement homogène entre les stations.

Tous les paramètres semblent être corrélés. Il est difficile de déduire quels paramètres et individus déterminent l'orientation des axes. L'ACP, avec une coloration en fonction de l'exposition des feuilles (Fig. 4.3), met en évidence le fait que les feuilles exposées au soleil (rouge) sont en moyenne plus grandes et plus étroites que les feuilles à l'ombre (bleu). La distribution des individus est cependant peu différente : la zone de chevauchement des individus des deux expositions est assez importante.

Dans le but de maximiser la variation intergroupe, une AFD a été réalisée (Fig. 2f) pour tenter d'isoler un paramètre spécifique de la plasticité morphologique des feuilles. Le premier axe explique 53,07% de la variance et le second 36,42%. Si on définit les stations comme groupes, la répartition des points est assez concentrée, excepté pour quelques valeurs disparates; les individus des différentes stations se superposent et les ellipses de confiance à 95% se recoupent (Fig. 2.f). Les centres de gravité de chaque station sont très proches. Il n'y a donc aucun groupe qui se différencie.

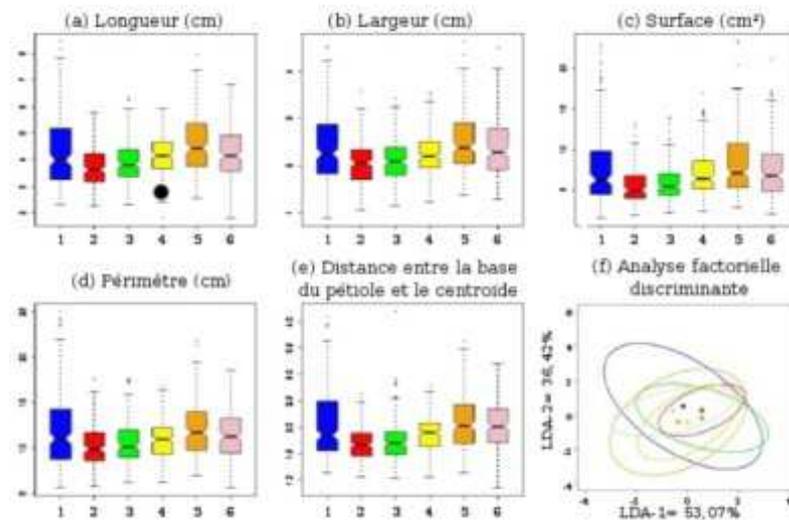


Figure 2. Boîtes à moustache relatives aux différents paramètres mesurés sur le matériel foliaire échantillonné (a-e) et graphe synthétique de l'AFD (f). Les paramètres mesurés sont : la longueur (a), la largeur (b), la surface (c), le périmètre (d) et la distance entre la base du pétiole et du centroïde. L'AFD (f) a été réalisée en considérant les stations comme groupes ; les points correspondent aux centres de gravité des 6 stations ; les ellipses de confiance sont de 95%.

Table 2. Moyennes, écart-types, minimum et maximum des variables morphométriques pour les 6 stations

Largeur	Longueur	Surface	Périmètre	Longueur base du pétiole-centroïde
---------	----------	---------	-----------	------------------------------------

Station 1					
Moyenne	2.38	4.32	7.64	12.08	2.07
Écart-type	0.79	1.33	4.61	4.39	0.67
Minimum	0.88	2.33	1.49	5.65	1.14
Maximum	4.54	8.46	22.95	25.05	4.10
Station 2					
Moyenne	2.03	3.71	5.43	10.23	1.70
Écart-type	0.47	0.70	2.07	2.11	0.31
Minimum	1.05	2.29	1.83	5.80	1.05
Maximum	3.59	5.77	13.02	17.62	2.63
Station 3					
Moyenne	2.11	3.95	5.97	10.63	1.75
Écart-type	0.43	0.77	2.21	2.29	0.40
Minimum	1.15	2.33	2.10	6.28	1.03
Maximum	3.43	6.36	13.86	17.60	4.19
Station 4					
Moyenne	2.25	4.20	7.09	10.95	1.89
Écart-type	0.47	0.74	2.79	2.08	0.33
Minimum	1.23	1.82	2.30	6.19	1.05
Maximum	3.56	5.91	16.88	16.83	2.78
Station 5					
Moyenne	2.47	4.57	8.10	12.05	2.09
Écart-type	0.60	1.04	3.82	2.79	0.48
Minimum	1.38	2.60	2.76	7.02	1.14
Maximum	4.64	7.95	23.34	21.84	3.62
Station 6					
Moyenne	2.39	4.30	7.60	11.61	2.07
Écart-type	0.65	1.00	3.60	2.68	0.48
Minimum	1.28	1.82	1.96	5.55	0.84
Maximum	4.51	6.84	21.08	18.57	3.20

Toutefois, en isolant les feuilles des individus en fonction de leur exposition, la MANOVA indique l'existence d'une différence significative entre les deux conditions d'ensoleillement (test de Pillai : $(Pr > F) < 1.10^{-15}$). L'exposition jouerait donc un rôle sur la morphologie des feuilles de chêne vert.

DISCUSSION

Les résultats obtenus ne sont pas aussi contrastés qu'attendu. Ils montrent une importante variabilité interindividuelle, dont il est difficile de tirer des conclusions quant à la plasticité foliaire. D'après l'ACP, il ne semblerait pas y avoir de différence significative entre les sous-populations statistiques définies lors de l'échantillonnage, à savoir les feuilles distinguées selon les différentes conditions du milieu : l'altitude, la nature du

sol et l'ensoleillement. De même, l'AFD ne permet pas de discriminer les groupes définis *a priori* : il n'y aurait pas de distinction entre les individus des différentes stations. L'altitude et la nature du sol n'auraient pas d'impact sur la morphologie de la feuille.

Par contre, la MANOVA indique une différence significative en fonction de l'exposition des feuilles, traduisant une influence de l'ensoleillement sur la morphologie foliaire. L'ensoleillement serait à l'origine d'une diminution de la longueur, de la largeur et de la surface (Xu et al., 2008). L'exposition à la lumière entraîne également l'épaississement de la cuticule (protection contre la dessiccation) (Xu et al., 2009). Par ailleurs, à l'ombre, le rapport de la surface par la masse

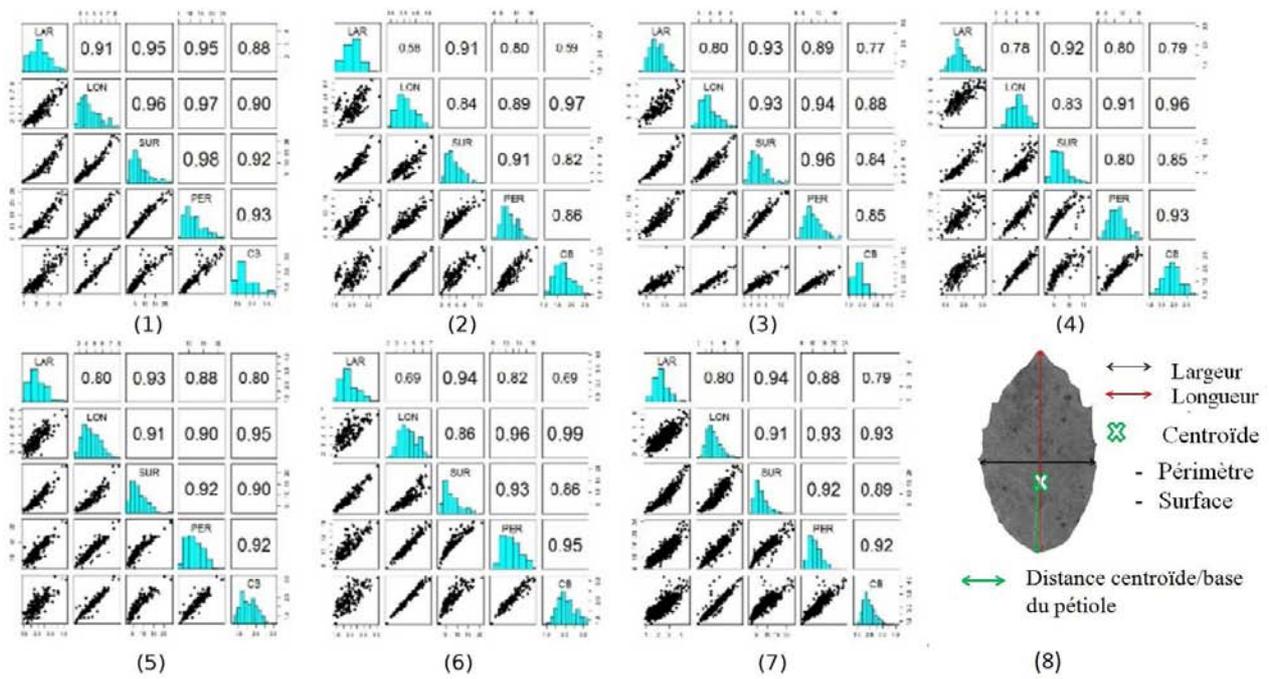


Figure 3. Corrélation entre les différentes variables étudiées. (1) Station 1 ; (2) Station 2 ; (3) Station 3 ; (4) Station 4 ; (5) Station 5 ; (6) Station 6 ; (7) Toutes les stations ; (8) Paramètres mesurés sur les feuilles

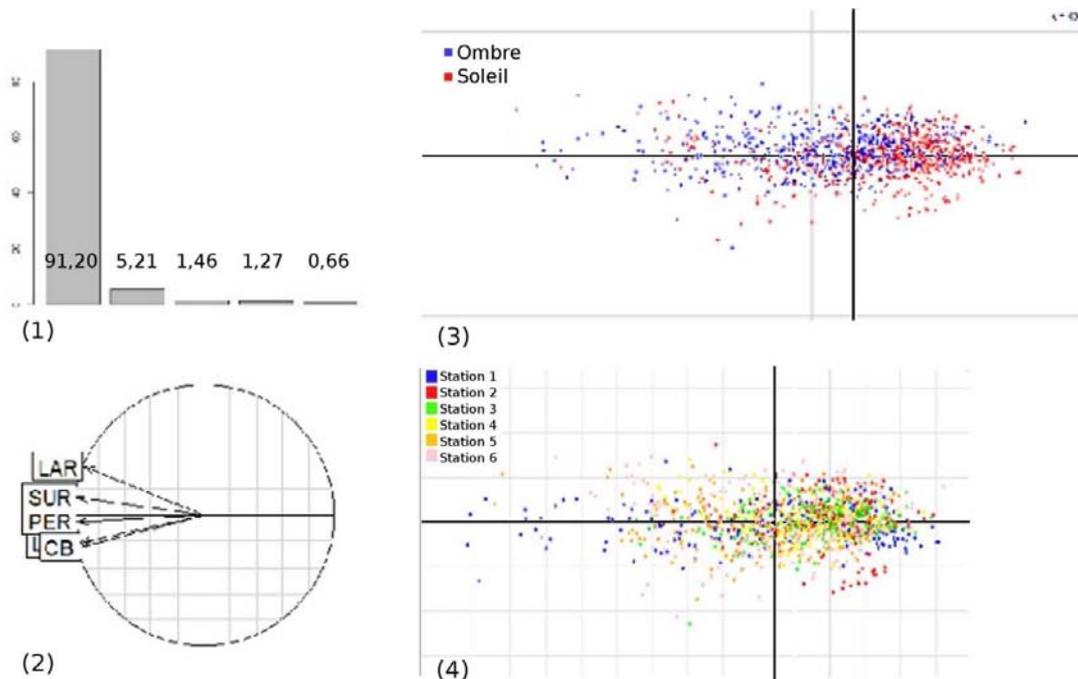


Figure 4. Analyse en Composante Principale des variables morphométriques. (1) Pourcentage d'inertie des axes principaux de l'ACP ; (2) Cercle de corrélation confirmant la forte corrélation des variables. SUR : surface ; PER : périmètre ; LAR : largeur ; LON : longueur ; CB : position du centroïde ; (3) Distribution du nuage de points (un par feuille de chêne vert), selon l'exposition des feuilles, dans le plan 1-2 de l'ACP ; (4) Distribution du nuage de point (un point par feuille de chêne vert), station par station, dans le plan 1-2 de l'ACP.

sèche augmente. L'élongation et l'augmentation de la taille des feuilles observées côté ombre correspondrait à une augmentation de la zone photosynthétique de la feuille en absence de lumière directe (Xu et al., 2009). L'ombrage générerait également la formation d'un plus grand nombre de dents sur les marges, ce qui pourrait augmenter la surface photosynthétique et la résistance de la feuille (Royer et al., 2008). Enfin, la densité des nervures augmenteraient avec l'ombrage pour faciliter l'export des synthétats (Xu et al., 2008).

Par ailleurs, d'autres études menées ont été réalisées sur des plantes cultivées en conditions contrôlées, avec définition d'un gradient d'intensité lumineuse ou du pourcentage d'humidité afin de tester l'influence du changement de ces variables sur la morphologie foliaire (Xu et al., 2008, 2009). Le contrôle des conditions permet d'établir plus aisément les relations entre les paramètres environnementaux et morphologiques. Sur le terrain, les effets de l'altitude et de la nature du sol ont été peu testés. Par contre, l'influence de l'humidité du sol, des températures et des précipitations ont été étudiés (Traiser et al., 2005 ; Ogaya & Peñuelas, 2006).

Les paramètres choisis pour caractériser la morphologie des feuilles de *Q. ilex* sont corrélés entre eux (Fig. 3.8). Le périmètre, l'allongement, la position du centroïde par rapport à la base du limbe, et la surface dépendent de la longueur et de la largeur des feuilles. La longueur (L) et la largeur (l) variant de manière concomitante : le rapport L/l ne permet pas de traduire des différences de forme. Il serait pertinent d'étudier d'autres variables, comme la masse sèche de la feuille (Xu et al., 2009) ou la distance entre les nervures (Xu et al., 2008). La longueur du pétiole ou la distinction de différentes zones dans la feuille (une partie supérieure, une médiane et une inférieure ; Xu et al., 2008) pourraient être d'autres aspects à exploiter. En outre, les conditions d'altitude et de nature du sol varient en même temps. Il est possible que la combinaison de leurs variations interagisse. De ce fait, il serait judicieux de mener des

études en parallèle : d'une part sur un gradient altitudinal, en conservant une nature et une composition du sol identiques, et d'autre part sur un gradient de nature du sol à la même altitude.

Il est possible que la considération de l'exposition nord-sud à l'échelle d'un individu ne soit pas suffisante pour établir une distinction morphologique entre les feuilles à l'ombre et au soleil. Il aurait été plus significatif de comparer les arbres des versants Nord et Sud d'une même montagne. La faible variabilité entre les individus selon ce paramètre pourrait se devoir à un problème dans l'échelle du site d'étude. L'aire étudiée étant relativement circonscrite dans le temps et dans l'espace, les conditions du milieu ne seraient peut-être pas assez contrastées d'un site de prélèvement à l'autre. Il serait donc intéressant d'étendre l'étude sur une plus grande surface afin de capter des variations de plus grande amplitude. De plus, établir de manière précise la nature du sol aiderait à établir sa part d'influence dans la morphologie foliaire. Cela pourrait se faire par exemple selon un gradient de proportion de calcaire contenu dans le sol. Étendre l'étude aux conditions climatiques, comme la température moyenne ou les précipitations annuelles, pourrait être complémentaire.

La grande plasticité foliaire de *Quercus ilex* est liée à l'existence de deux sous-espèces, dont la répartition géographique se recoupe au niveau de la France. Cela engendre une plus grande variabilité génétique (Lumaret et al., 2002), que l'arbre est capable d'exprimer sélectivement en fonction du climat et des conditions du milieu. Il existe un gradient de la forme foliaire entre *Q. ilex* subsp. *rotundifolia* aux feuilles arrondies (péninsule ibérique) et *Q. ilex* subsp. *ilex*, dont les feuilles ont tendance à être lancéolées (Italie, Balkans et Grèce) (Barbero et al., 1992). Un complexe d'introgession est présent en France : il correspond à un complexe de transition entre les deux sous-espèces (Barbero et al., 1992). Ceci est à l'origine d'une plus grande variabilité phénotypique qui pourrait expliquer la grande variabilité interindividuelle observée au sein d'une

même station. Il serait donc intéressant d'étudier ce phénomène de manière plus poussée, en menant l'étude sur une zone où seule une des deux espèces est présente.

CONCLUSION

D'après nos résultats, aucun paramètre mesuré ne présente de différence significative entre les stations. Une plasticité phénotypique des feuilles selon l'exposition est tout de même perceptible. Un ensoleillement plus important entraîne une réduction de la taille des feuilles, qui peuvent développer des structures de soutien et une surface photosynthétique importante tout en limitant les pertes en eau. La plasticité morphologique de la feuille est accentuée par la présence dans cette région de deux sous-espèces.

D'autres paramètres moins corrélés entre eux pourraient être étudiés. La forme foliaire ou la densité stomatique seraient des aspects intéressants. Les stomates se trouvent sous une couche de poils sur la face abaxiale des feuilles. Un protocole visant à supprimer cette pilosité est encore à établir. La variation d'un seul paramètre du milieu (altitude ou pédologie) est souhaitable. L'élargissement de l'aire de prélèvement et l'augmentation du contraste environnemental entre les sites, permettrait de capter des variations de plus grande amplitude et faciliterait les interprétations.

L'étude de la morphologie foliaire semble être un indicateur pertinent des conditions climatiques. La mesure de différents paramètres renseigne sur l'hydrométrie, la nature pédologique, et l'ensoleillement. Dans un contexte de changement climatique global, la connaissance de ce type d'indicateur environnemental est importante afin de prédire les changements futurs (Niemi & McDonald, 2004). Les études paléontologiques, en plus de la connaissance du passé, confèrent de nombreux éléments facilitant la prédiction des climats futurs (Hargreaves & Annan, 2009).

REFERENCES

- Barbero M., Loisel R. & Quézel P. (1992). Biogeography, ecology and history of Mediterranean *Quercus ilex* ecosystems. *Vegetatio*, 99 : 19-34.
- Bechtel D., Fettes T., Larue M. & Urbaniak O. (2013). La formation travertineuse des Grandes Aiguières : témoin des variations récentes de végétation du Gard ?. *Orpal synthesis*, 6 : 7-15.
- Ben Moktar N. & Mannaï-Tayech B. (2012). Reconstitution de la végétation et du climat durant le Miocène dans le bassin de Saouaf (Tunisie centro-nord-orientale). *Geodiversitas*, 34 : 445-456.
- Bessedik M. (1985). *Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse de doctorat, Université Montpellier 2, Montpellier.
- Couchoud I. (2006). *Etude pétrographique et isotopique des spéléothèmes du sud-ouest de la France formés en contexte archéologique : Contribution à la connaissance des paléoclimats régionaux du stade isotopique 5*. Thèse de doctorat, Université Sciences et Technologies de Bordeaux I, Bordeaux.
- Daget P. (1977). Le bioclimat méditerranéen : Caractères généraux, modes de caractérisation. *Vegetation*, 34 : 1-20.
- Debazac J.-F. (1963). L'aire spontanée du pin de Salzmann en France. *Revue forestière française*, 10 : 768-784.
- Hargreaves J.C. & Annan J.D. (2009). The importance of paleoclimate modeling for improving predictions of future climate change. *Climate of the Past Discussions*, 5 : 2053-2080.
- Jacobs B. (2002). Estimation of low-latitude paleoclimates using fossil angiosperm leaves : examples from the Miocene Tugen Hills, Kenya. *Paleobiology*, 28: 399-421.
- Le Houérou H.-N. (1992). *Bioclimatologie et biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique : diversité biologique, développement durable et désertisation*.

- Thèse de doctorat, Université Montpellier 3, Montpellier.
- Lumaret R., Mir C., Michaud H. & Raynal V. (2002). Phylogeographical variation of chloroplast DNA in holm oak (*Quercus ilex* L.). *Molecular Ecology*, 11: 2327-2336.
- Niemi G.J. & McDonald M.E. (2004). Application of Ecological Indicators. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35 : 89-111.
- Ogaya R. & Peñuelas P. (2006). Contrasting foliar responses to drought in *Quercus ilex* and *Phillyrea latifolia*. *Biologia Plantarum*, 50 : 373-382.
- Royer D.L., Wilf P., Janesko D.A., Kowalski E.A. & Dilcher D.L. (2005). Correlations of climate and plant ecology to leaf size and shape : potential proxies for the fossil record. *American Journal of Botany*, 92 : 1141-1151.
- Traiser C., Klotz S., Uhl D. & Mosbrugger V. (2005). Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166 : 465-484.
- Xu F., Guo W., Xu W. & Wang R. (2008). Habitat effects on leaf morphological plasticity in *Quercus acutissima*. *Acta Biologica Cracoviensia Series Botanica*, 50 : 19-26.
- Xu F., Guo W., Xu W., Wei Y. & Wang R. (2009). Leaf morphology correlates with water and light availability: What consequences for simple and compound leaves?. *Progress in Natural Science*, 19 : 1789-1798.

ANNEXE 1

Inventaire floristique des 6 stations, notées 1 à 6.

Noms latins	Noms vernaculaires	1	2	3	4	5	6
<i>Arbutus unedo</i>	Arbousier		x		x		
<i>Betula pendula</i>	Bouleau						x
<i>Calluna vulgaris</i>	Callune						x
<i>Castanea sativa</i>	Châtaignier				x	x	x
<i>Cistus salviifolius</i>	Ciste à feuilles de sauge		x				
<i>Clematis</i> sp.	Clématite	x					
<i>Cornus sanguinea</i>	Cornouiller sanguin	x					
<i>Crataegus monogyna</i>	Aubépine	x					
<i>Cytisus scoparius</i>	Genêt à balais						x
<i>Erica arborea</i>	Bruyère arborescente		x				
<i>Euphorbia characias</i>	Euphorbe			x			
<i>Hedera helix</i>	Lierre	x					
<i>Helleborus foetidus</i>	Hellébore fétide	x	x				
<i>Ilex aquifolium</i>	Houx	x					
<i>Juniperus oxycedrus</i>	Cade		x		x	x	
<i>Phillyrea</i> sp.	Filaire	x	x				
<i>Pinus nigra</i>	Pin noir						x
<i>Pinus pinaster</i>	Pin maritime				x	x	
<i>Pinus sylvestris</i>	Pin sylvestre						x
<i>Pistacia terebinthus</i>	Pistachier térébinthe		x	x			
<i>Prunus spinosa</i>	Prunellier	x					
<i>Pteridium aquilinum</i>	Fougère aigle	x					
<i>Quercus pubescens</i>	Chêne blanc	x	x				
<i>Rhamnus alaternus</i>	Nerprun alaterne			x			
<i>Robinia pseudoacacia</i>	Robinier	x					
<i>Ruscus aculeatus</i>	Fragon	x					
<i>Sambucus</i> sp.	Sureau	x					
<i>Smilax aspera</i>	Salsepareille	x	x				
<i>Sorbus</i> sp.	Sorbier	x					
<i>Thymus vulgaris</i>	Thym			x			
<i>Viburnum tinus</i>	Viorne tin	x					

DYNAMIQUE FORESTIERE D'UN VERSANT DU PIEMONT CEVENOL (SOUSTELLE, VALLEE DU GALEIZON, FRANCE) : APPROCHE COMBINEE DENDROCHRONOLOGIQUE ET CARTOGRAPHIQUE

Karl Adelaïde ¹, Damien Fouilloux ², Candice Robert ³, Lucile Villot ⁴

Centre de Bio-Archéologie et d'Ecologie
Institut de Botanique 163 rue Auguste Broussonet 34090 Montpellier

¹ k.adelaide972@gmail.com, ² damien.fouilloux@gmail.com,
³ candice38.robert@yahoo.fr, ⁴ villot.lucile@gmail.com

Encadrement : Laure Paradis et Benoit Brossier

Résumé : L'étude cherche à retracer la dynamique d'une forêt méditerranéenne des Cévennes. Des analyses cartographiques et dendroécologiques ont été mises en place pour étudier son évolution dans le temps, et sa réponse face à des perturbations anthropiques et naturelles. Trois parcelles, présentant des différences de densité de peuplement, ont été sélectionnées. L'étude des cicatrices de pins maritimes (*Pinus pinaster*) et des photographies aériennes met en évidence une coupe (1986) et un incendie (2006). Ces perturbations ont conditionné la mise en place des cohortes retrouvées sur les parcelles. Complémentés par des données cadastrales, les résultats montrent un remplacement progressif des châtaigneraies par des pinèdes.

Mots clés : dendroécologie, photo-interprétation, pinèdes, Soustelle, perturbations

Abstract: The study aims at reconstructing the dynamics of a Mediterranean woodland in Cévennes. Map and dendroecological analyses were set up to study its evolution in time, and its response to anthropogenic and natural disturbances. Three parcels, with different densities of population, were selected. The analysis of scars of maritime pines (*Pinus pinaster*) compared to aerial photographs reveals a cutting (1986) and a fire (2006). These disturbances influenced the installation of the cohorts found on the parcels. Complemented by cadastral data, the results show a gradual replacement of chestnut woods by pinewood.

Keywords : dendrochronology, photo-interpretation, pinewood, Soustelle, disturbances

Dans les Cévennes, les impacts anthropiques ont métamorphosé la forêt, aussi bien sur le plan de sa superficie qu'au niveau de sa composition. L'exploitation des forêts cévenoles par l'homme débute avec la mise en place d'alpages pour les troupeaux. Ces premières activités agropastorales impliquent d'importants défrichements dans la région. Du X^e au XVI^e siècle, cette agriculture pastorale se transforme en exploitation de châtaigniers (*Castanea sativa*), en particulier

avec l'arrivée des moines, qui l'ont exploité pour la première fois. Les arbres isolés initialement présents sont alors multipliés et plantés en châtaigneraies s'étendant jusqu'à 900 m d'altitude. Ces bois représentent à la fois une économie et une source de nourriture non négligeable, tant pour les hommes que pour les animaux (source : <http://www.ot-cevennes.com/>). La proportion des pâturages sur les versants du Galeizon diminue alors, au profit d'une expansion de la forêt. Au XIV^e siècle, les hivers froids et rigoureux détruisent

un grand nombre de châtaigneraies (Boivin et al., 2008).

À la suite de cette période, le bois devient très recherché pour se chauffer et pour la construction, mais son prix élevé engendre une reprise de l'activité minière, le charbon de terre étant plus économique que le charbon de bois. Au XVII^e siècle, les mines sont abandonnées et en partie détruites, suite à des guerres de religion et à des problèmes de concurrence entre différents exploitants miniers. L'apparition des lignes de chemin de fer au XIX^e siècle relance leur exploitation par quatre grosses compagnies industrielles. Cette relance est accompagnée de la sylviculture du pin maritime (*Pinus pinaster*), introduit à cette période comme bois d'étayage (Garnier, 2008) et pour d'autres usages, tels que la construction de martinets dans les forges. Cette introduction impacte beaucoup les paysages : les pans de montagne des Cévennes, et notamment ceux de la zone d'étude à Soustelle (30), proche de Cendras, sont encore actuellement dominés par des pinèdes de pins maritimes.

La présence des pinèdes est aussi favorisée par des facteurs environnementaux : le climat méditerranéen du site se traduit par une période estivale très sèche favorisant le départ des feux. Or, le pin maritime possède un très bon système de régénération, adapté au feu, ce qui représente un avantage sélectif par rapport à d'autres espèces végétales (source : <http://www.foret-mediterraneenne.org>). Le pin maritime est capable de se reproduire à partir de 6 à 7 ans (Alazard & Pastuszka, non daté), ce qui l'avantage par rapport à des espèces dont la reproduction est plus tardive (Meddour, 1992). Dans ce contexte, l'évolution des peuplements de pins maritimes de Soustelle est une image représentative de l'évolution qu'ont subie les paysages et de la dynamique forestière des versants du piémont cévenol. À partir de ces faits, il est décidé de mener une étude dont l'objectif principal est de retracer la dynamique forestière d'un versant influencé par des modifications anthropiques ou naturelles. Pour cela, il est d'abord nécessaire de dater et d'identifier les perturbations, pour ensuite regarder l'évolution des peuplements composant cet écosystème.

Deux outils sont utilisés au cours de l'étude : la dendrochronologie permet de décrire l'évolution des peuplements de pins ayant subi des perturbations, en étudiant les cernes de croissance des arbres (Fritts, 1976 ; Achim et al., 2010), et le système d'information géographique (SIG) permet la création, l'interprétation et l'illustration de données géo-référencées.

Dans le cadre de l'étude, il s'agit d'interpréter des photos aériennes, des images satellites et des registres cadastraux, dans le but d'appuyer et de valider les résultats dendrochronologiques. Cette approche combinée permet aussi d'apporter de nouvelles informations sur la nature et la datation plus précise des perturbations.

MATERIEL ET METHODES

L'étude a été effectuée en deux temps : tout d'abord une partie de terrain pour la campagne d'échantillonnage, puis une partie en laboratoire pour la préparation et l'analyse des échantillons.

Sur le terrain

Le site d'étude se situe sur la commune de Soustelle, dans le département du Gard (30) en Languedoc-Roussillon (Fig. 1). Soustelle s'étend sur environ 11 km², entre 160 à 600 m d'altitude. Trois zones d'échantillonnage ont été préalablement repérées au sein de la zone d'étude, depuis un versant opposé. Les différences distinctes des peuplements forestiers (hauteur et densité) apparaissent dans le paysage comme des zones évidentes de perturbations plus ou moins anciennes. Ces zones, localisées à trois hauteurs différentes sur le versant, sont notées :

- Parcelle n°1 (haut), choisie car des arbres de grande taille et de gros diamètre s'y trouvent.
- Parcelle n°2 (milieu), sélectionnée dans une zone à peuplement plus jeune et relativement homogène.
- Parcelle n°3 (bas), qui correspond à une zone beaucoup plus ouverte présentant de jeunes arbres, ainsi qu'une grande diversité écologique.

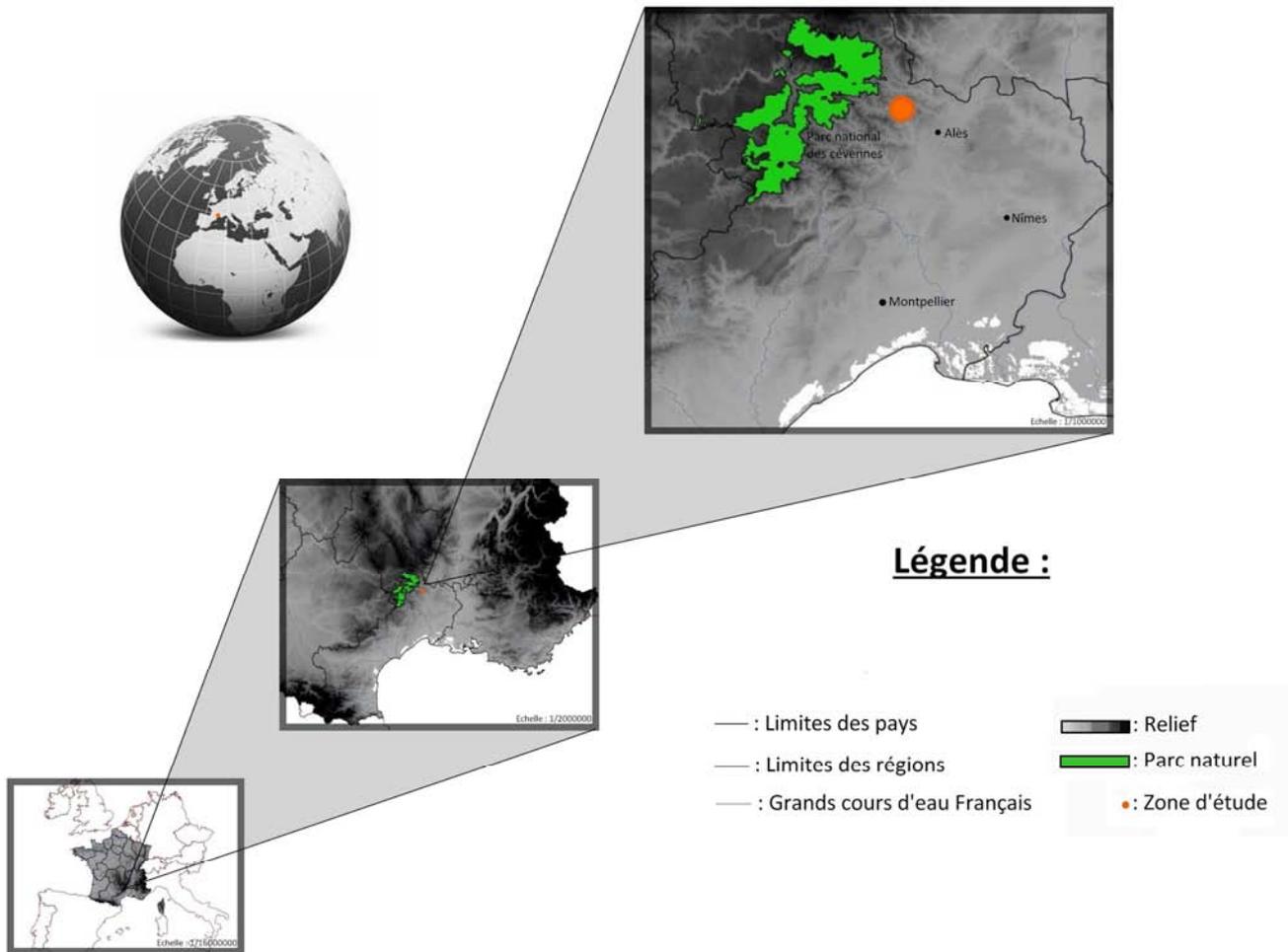


Figure 1. Localisation de la zone d'étude

Dans chacune des trois zones sélectionnées, une parcelle de 400 m² a été positionnée de manière à avoir une image représentative de la végétation de chaque zone. Dans chacune d'elles, 10 quadrats de 1 m² ont été positionnés de façon homogène : un quadrat dans chaque coin de la parcelle, un au milieu de chaque côté de la parcelle (soit 4), et 2 positionnés aléatoirement au centre de la parcelle. Dans chaque quadrat, le pourcentage de recouvrement de chaque espèce a été déterminé, en évaluant la proportion de la surface qu'elle occupait, et le nombre de jeunes pousses de pin a été dénombré. Dans chacun des grands quadrats, la nécromasse a été estimée en mesurant la longueur et le diamètre à chaque extrémité des pièces de bois mort (Annexe 1). Pour la parcelle n°1 (haut), les pins ainsi que les châtaigniers ont été géolocalisés à l'aide des deux types de

GPS (Garmin et Trimble) qui possèdent tous les deux une précision de localisation située entre 2 et 5 m sous couvert forestier. Les pins de la parcelle n°1 (haut) ont été carottés (Delwaide & Filion, 1999) à l'aide d'une tarière de Pressler (5.15 mm de diamètre), pour estimer leur âge. Deux carottes ont été prélevées sur chaque arbre afin d'avoir la croissance moyenne de chaque individu et d'éviter les anomalies de croissance (Lebourgeois & Merian, 2012). Le diamètre à hauteur de poitrine (DHP) de chaque arbre a été mesuré. Cette mesure permet de déterminer la biomasse de notre zone d'échantillonnage. Pour les parcelles n°2 (centre) et n°3 (bas), les données des carottages, effectuées les années précédentes près des zones étudiées, ont été utilisées.

Au laboratoire

Analyse dendrochronologique. L'observation des échantillons permet de déterminer l'âge des pins carottés sur la parcelle n°1 (haut). L'alternance de bois initial et de bois final, formant des cercles concentriques, constituent les cernes de croissance (Fournier et al., 2012). Les deux carottes prélevées permettent de repérer les anomalies de croissance et d'éviter de comptabiliser les faux cernes. Les carottes sont fixées sur un support, puis poncées avec trois grains successifs de papier de verre (240, 400 et 600 grains/cm²). L'étape suivante est celle du pointage, qui permet d'estimer l'âge des arbres : les années de mise en place des cernes sont représentées au crayon, directement sur les carottes, grâce à un code spécifique : 3 points pour un siècle (2000, 1900, ...), deux points pour un demi-siècle (1950, 1850, ...), un point pour une décennie (2010, 1990, 1980, ...). Les cernes caractéristiques (le plus large et le plus étroit) sont ensuite mis en évidence pour chaque décennie, sur chaque individu, afin de mémoriser le patron de croissance des arbres du secteur, et donc de vérifier le synchronisme entre les arbres. Enfin, les accroissements annuels de chaque arbre sont mesurés au moyen des bancs de mesure LINTAB® 5 et 6, associés à un ordinateur et au logiciel TSAPWIN® (Braeker, 2002). La précision des mesures est de l'ordre du 1/100^e de mm.

Dans le but de rendre les données brutes interopérables, celles-ci sont standardisées grâce à TSAPWIN®. Pour cela, le logiciel effectue d'abord un tri des valeurs en éliminant les valeurs aberrantes, et ne conserve que celles représentant au mieux le peuplement dans son ensemble. Puis, cette phase est suivie par une étape d'homogénéisation de l'ensemble des valeurs. Les valeurs obtenues correspondent à des valeurs indicées, qui permettent de comparer plus facilement l'épaisseur des cernes sur les trois parcelles.

Analyse cartographique (Perrier Bruslé & Hecker, 1967 ; Straugh, 2007 ; Cirad, 2008 ; Lortic & Couret, 2011). Nous avons utilisé

plusieurs types de données pour l'analyse spatiale :

- 1 image satellite (juillet 2006) ;
- 14 photographies aériennes (datant de 1950 à 2012 : 1950, 1955 (x2), 1957, 1960, 1962, 1964, 1968, 1981, 1989, 2001, 2006, 2010, 2012) de différentes qualités (forte amélioration technique des prises de vue aériennes concernant la netteté de l'image et les corrections géométriques) ;
- 3 cadastres (cartes manuscrites) datant de 1830, 1964 et 2012, couplés à des données cadastrales (datant de 1844 à 1989). Ces cadastres sont recensés dans un registre où chaque propriétaire déclare la nature de son terrain et paie les taxes associées. Ces déclarations permettent de faire un état des lieux de l'évolution de la zone au cours du temps.

Les limites de l'aire d'étude déterminée suivent la topographie des lieux, en se basant sur les limites du bassin versant au nord, à l'est et à l'ouest, et en s'arrêtant au niveau du village de Soustelle au sud. Les photographies aériennes, qu'elles soient en couleur pour les plus récentes ou en noir et blanc pour les autres, permettent d'observer les variations de la végétation au cours du temps, et donc celles des peuplements de pins. Grâce à des nuances de gris et des différences de textures, il est possible de différencier les zones boisées (foncées, d'aspect dense) et les zones plus ouvertes (claires, d'aspect lisse, avec quelques arbres isolés visibles), mais aussi de différencier les zones de pinèdes de celles où le châtaignier se mêle à la végétation. Pour remonter plus loin dans le temps que les photos aériennes, il est nécessaire d'utiliser les données cadastrales, car elles sont datées de 1844 à 1989. Pour exploiter ces dernières, trois périodes sont définies : 1844-1950, 1950-1970 et 1970-1990. Un intervalle de temps de 20 ans pour les deux dernières périodes a été choisi, ce qui correspond au temps minimum pour la reconstitution d'une forêt ; La première période s'étale sur un siècle, du fait d'un manque de données. Pour traiter les données recueillies sur le terrain, nous avons eu recours au logiciel

QuantumGIS® (version 1.7.4). Ce logiciel permet de réaliser une carte de la zone d'étude, en mettant en évidence les quadrats géolocalisés, ainsi que les arbres de la parcelle n°1 (haut), dont les coordonnées GPS ont été relevées sur le terrain. Enfin, la base de données Prométhée référencant les incendies de forêt dans la zone méditerranéenne française (<http://promethee.com>) permet de vérifier la survenue d'incendies à une date précise.

RESULTATS

Peuplement et diversité actuelle et passée du versant de la zone d'étude

Les premières données que l'on peut comparer sur les trois parcelles sont l'aspect, la densité et l'âge des peuplements arborés qui y sont présents.

- Sur la parcelle n°1 (haut), 16 pins maritimes (*Pinus pinaster*; l'essence majoritaire) et 10 châtaigniers (*Castanea sativa*) sont présents, plutôt espacés les uns des autres. Quelques jeunes chênes verts (*Quercus ilex*), ainsi qu'un arbousier (*Arbutus unedo*) ont aussi été recensés. Le carottage des pins a permis de définir leur âge approximatif, qui est d'environ 60 ans pour tous, excepté un individu (noté Z), qui atteint le siècle (Annexe 4).
- Sur la parcelle n°2 (milieu), 2 arbousiers, 31 pins noirs (*Pinus nigra* subsp. *laricio*) et 12 pins maritimes ont été dénombrés, ainsi que 8 châtaigniers en bordure de parcelle. Ce peuplement est le plus jeune des trois, puisque ces individus ont tout au plus une trentaine d'années.
- Sur la parcelle n°3 (bas), les arbres sont beaucoup plus nombreux en termes d'espèces et d'individus. Il s'agit d'une végétation de matorral (garrigue), sur laquelle on retrouve aussi quelques jeunes pins maritimes.

La strate herbacée diffère entre les trois parcelles (Fig. 2). Bien que des callunes (*Calluna vulgaris*) et des bruyères (*Erica*

spp.) soient présentes sur les trois parcelles, d'autres espèces ne sont présentes que sur certaines d'entre elles. Le genêt à balai (*Cytisus scoparius*) est présent sur les parcelles 1 et 3. La salsepareille (*Smilax aspera*), le filaire (*Phillyrea latifolia*) et d'autres espèces non identifiées sont présentes sur la parcelle n°3 (bas). On retrouve aussi une certaine quantité de ronces (*Rubus fruticosus*) sur la parcelle n°2. La dernière différence observable se situe au niveau de la nécromasse. Son volume par hectare décroît lorsqu'on descend sur le versant : elle est de 6,91 m³ sur la parcelle n°1 (haut), de 66,02 m³ sur la parcelle n°2 (milieu), et de 320,76 m³ sur la parcelle n°3 (bas).

L'utilisation des données cadastrales permet également de remonter dans le temps, et fournit des renseignements complémentaires sur le peuplement et la diversité passée. On constate un changement progressif de l'occupation des sols sur l'ensemble de la zone d'étude, ainsi que sur les 3 parcelles étudiées (Annexe 2). Entre 1844 et 1950, la végétation recouvrant les cadastres était principalement composée de châtaigniers (8 sur 17 des parcelles déclarées). Les autres parcelles sont couvertes par des landes et des cultures. Entre 1950 à 1970, la plupart des parcelles déclarées sont constituées de sols nus ou de landes, à l'exception d'une parcelle contenant une forêt avec quelques pins, mais avec une grande majorité de châtaigniers. Par la suite, entre 1970 et 1990, certaines parcelles voient se reformer des cohortes forestières, observables sur les registres cadastraux entre 1970 et 1980.

Les nouveaux peuplements forestiers diffèrent de ceux que l'on pouvait voir auparavant par le fait qu'ils sont majoritairement constitués de pinèdes, et que le châtaignier a presque complètement disparu. Certaines de ces pinèdes disparaissent entre 1980 et 1990 et sont, toujours d'après les registres cadastraux, remplacées par des landes ou des sols nus. Ainsi, en 1990, 4 parcelles sur 19 sont déclarées par leurs propriétaires en tant que bois, dont 3 de pins.

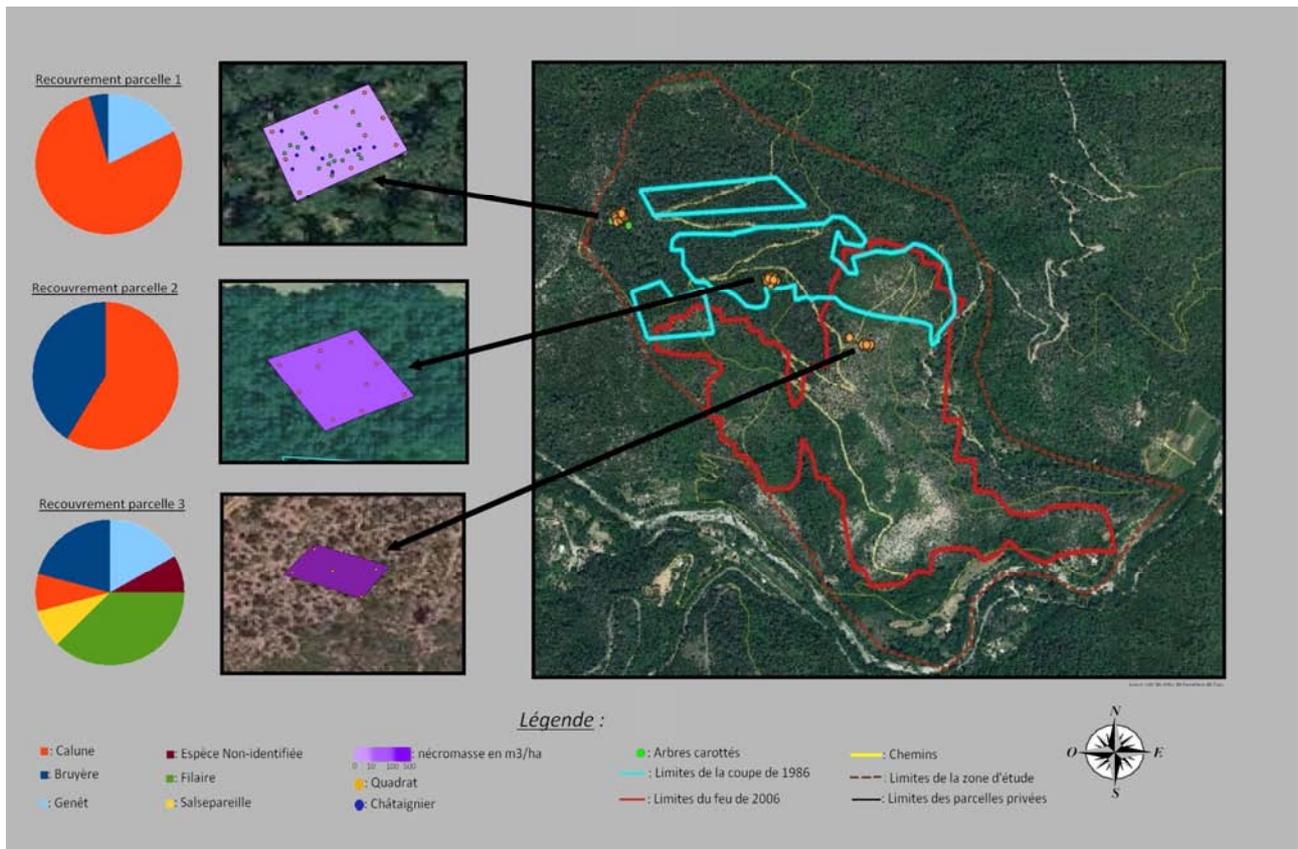


Figure 2. Recouvrement des parcelles étudiées et leur localisation par rapport aux coupes et incendies récents.

Age moyen du peuplement de pins maritimes et perturbations subies

L'étude a permis de mettre en évidence trois perturbations principales au niveau des parcelles (Annexe 3) : une en 1947, une en 1986, et une en 2006. La structure d'âge du peuplement et la présence de cicatrices sur certains arbres mettent en évidence des perturbations (Fig. 3). En 2006, 3 arbres situés dans la parcelle n°3 (bas) présentent des cicatrices d'un incendie, initialement remarqué grâce à l'étude cartographique. Un arbre présente une cicatrice en 1984, et coïncide avec l'apparition d'une cohorte qui correspond aux arbres carottés sur la parcelle n°2 (milieu). C'est le même principe pour la dernière cicatrice, portée par un arbre carotté sur la parcelle n°1 (haut) et correspondant à l'année 1947 : une cohorte apparaît l'année suivante, au niveau des parcelles n°1 (haut) et n°3 (bas). Les cicatrices semblent donc avoir

été créées par des perturbations qui ont directement influencé la dynamique forestière.

La cartographie permet ensuite de définir la nature des perturbations, de façon plus ou moins précise (Fig. 4). Dans le cas de la perturbation la plus ancienne (1947), il est impossible de la définir avec certitude, car les données manquent. Par exemple, les archives des pompiers ne donnent aucune information, car elles débutent en 1973. Par ailleurs, les photos aériennes sont de mauvaise qualité, ce qui rend impossible une reconstitution de l'évolution du paysage à cette période. Il est tout de même possible de dire que les trois parcelles étudiées ont été touchées. Une grande partie du lieu d'étude montre des zones claires, composées de peu de végétaux, voire d'un sol nu. On peut donc penser que la perturbation a touché l'essentiel du versant de l'étude.

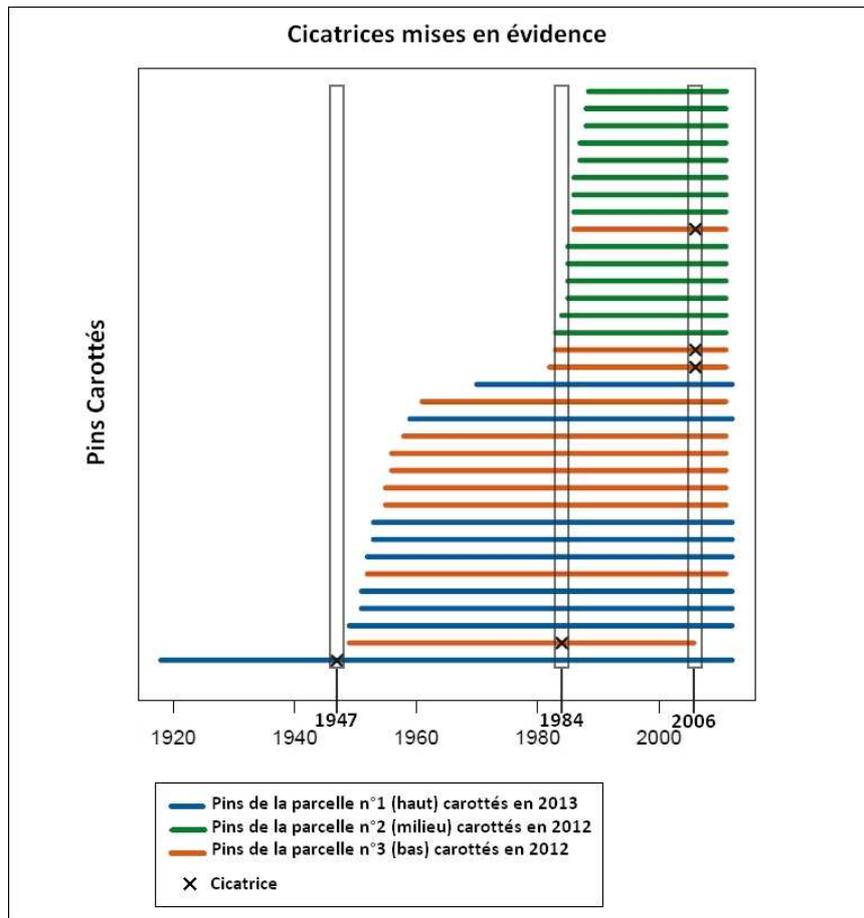


Figure 3. Position des cicatrices sur les carottes étudiées

Définir les perturbations correspondant aux cicatrices de 1986 et 2006 est plus aisé. On observe en 1989 que les perturbations coïncident avec les limites des parcelles cadastrales. Les limites de la perturbation de 2006 sont irrégulières (elles ne suivent pas les cadastres). De plus, les images satellites disponibles (Landsat 7) permettent de visualiser parfaitement la disparition totale de végétation : il n'y a plus aucune réflectance de la végétation (le sol est à nu) vers les capteurs du satellite. Cela met donc en évidence la présence d'une zone où une perturbation a entraîné la disparition du peuplement présent, ce qui appuie la photo-interprétation.

La Figure 4 montre les variations de l'épaisseur des cernes des arbres carottés sur chaque parcelle, à l'aide d'une courbe des valeurs indicées. Les peuplements montrent trois structures d'âge différentes. Le plus ancien est celui échantillonné sur la parcelle n°1. La majorité des individus, soit 8 au total, ont une soixantaine d'années : les pins 2, 4, 5,

6, 7, 8, et les pins X et Y échantillonnés en limite extérieure de parcelle. En effet, la portion de la courbe allant de 1947 à 1918 est représentée par un seul individu (pin Z), suivi du premier pin (n°5) en 1950 qui est probablement l'un des premiers arbres de la nouvelle cohorte âgée d'une soixantaine d'années (Annexe 4).

Les données de carottage pour les autres parcelles, acquises lors de l'école de terrain de l'année dernière (Bassoul et al., 2012), montrent un peuplement plus âgé sur la parcelle du bas (parcelle n°3: 64 ans) que sur celle du milieu (parcelle n°2: 29 ans). Les peuplements échantillonnés ont donc une origine chronologique différente. La majorité des pins datent de 1950 sur la parcelle n°1. Peu de temps après (2 ans), un nouveau peuplement s'est développé sur la parcelle n°3, et enfin une nouvelle pinède s'est installée 35 ans plus tard, en 1983, sur la parcelle n°2.

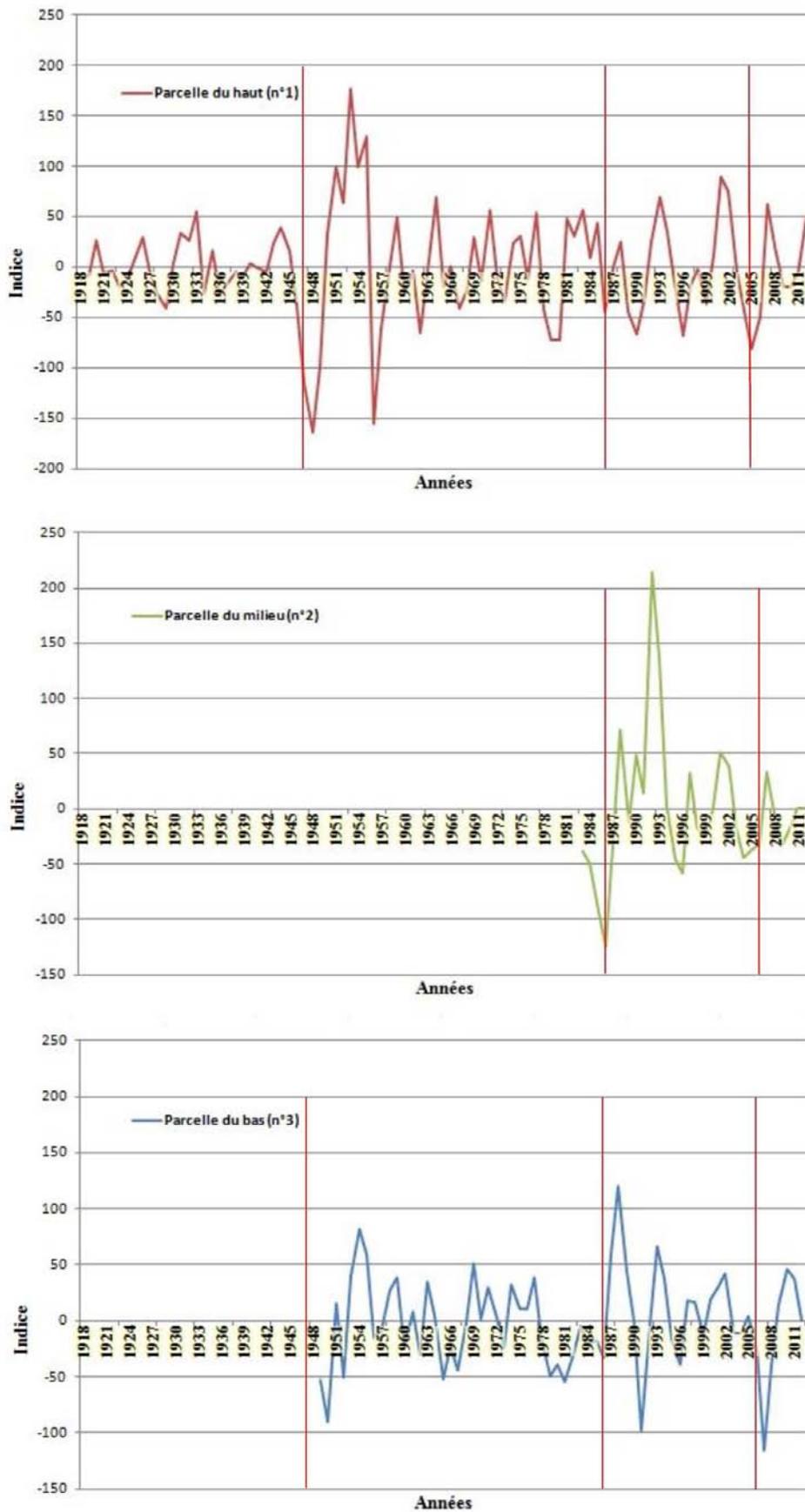


Figure 4. Courbes d'évolution de l'épaisseur des cernes des individus de *Pinus pinaster* sur les 3 zones échantillonnées

DISCUSSION

Hypothèses sur les perturbations responsables de l'état actuel des peuplements

Pour déterminer quelles perturbations se cachent derrière les cicatrices retrouvées grâce à l'analyse dendrochronologique, des photographies aériennes de l'époque sont utilisées, associées à des indices retrouvés sur le terrain.

Pour la perturbation de 2006 (Annexe 3), il est aisé de la définir comme un incendie, d'une part grâce à l'image satellite, et d'autre part d'après les traces retrouvées (arbres calcinés, nécromasse importante). Cet incendie est d'ailleurs inscrit dans la base de données « Prométhée », qui nous informe de son point de départ et de sa superficie. Pour celle de 1986, la cause la plus plausible à retenir est celle d'une coupe à blanc qui englobe l'emplacement de la parcelle n°2, sûrement effectuée après un feu qui aurait démarré par le sud (les limites sont moins rectilignes au sud). Le feu expliquerait la présence de la cicatrice datant de 1984 sur un arbre carotté entre la parcelle n°2 et n°3, au bord d'un chemin. Les pins actuellement présents sur la parcelle n°2 sont très anormalement alignés, ce qui peut indiquer une intervention humaine comme un reboisement suite à l'incendie, ou une plantation d'arbres destinés à l'industrie. La perturbation de 1947 fait quant à elle penser à un feu, car il est difficile de penser qu'une coupe puisse avoir été effectuée sur la totalité d'un versant. En effet, il semble peu probable que tous les propriétaires des parcelles se soient mis d'accord pour réaliser une coupe au même moment. Par ailleurs, cette perturbation présente des limites au niveau des crêtes, ce qui est complémentaire d'un feu car dans la majorité des cas, les incendies se stoppent au niveau des crêtes (Carretero, 1988). Toutefois, certaines limites de perturbations sont très rectilignes et semblent suivre les limites parcellaires. Ce sont des indices en faveur d'une coupe.

L'hypothèse proposée est donc celle d'un feu

ayant touché la quasi-totalité du versant à la fin des années 1940, qui aurait été suivi par des coupes d'entretien sur certaines parcelles partiellement touchées. Cela pourrait expliquer la présence d'indices des deux types de perturbations. Cette période représente le T0 de la zone en termes d'étude dendrochronologique, car un seul arbre dépassant cet âge a été retrouvé, et on peut penser qu'à l'origine les pins du versant ont été représentés par une unique cohorte qui s'est développée à la suite de cette perturbation.

Evolution des peuplements de l'ensemble de la zone d'étude en fonction des perturbations

Une perturbation fait disparaître des arbres, ouvre le milieu à la lumière, et rend possible la mise en place d'une nouvelle cohorte. La présence d'une cicatrice sur un arbre peut témoigner d'une perturbation et indiquer une modification physiologique au sein du peuplement qui peut être de différente nature (Fig. 3). C'est le cas pour l'individu le plus âgé (Z) carotté sur la parcelle n°1 (haut), témoin d'une perturbation en 1947. D'après les hypothèses précédentes, qu'il s'agisse d'un incendie ou d'une coupe, on observe que l'individu redémarre sa croissance de manière importante. Cela pourrait correspondre à une ouverture du milieu et à sa mise en lumière. En effet, une plus grande quantité de lumière augmente l'activité photosynthétique (Fig. 4), et donc la croissance.

A l'inverse, les trois arbres, qui présentent des cicatrices de l'incendie de 2006 dans le peuplement de la parcelle n°3, montrent une baisse de croissance l'année suivant la perturbation. L'âge de départ de chacun des peuplements est donc expliqué de la manière suivante (Fig. 4) : la présence d'une cicatrice en 1947 indique qu'une perturbation a conditionné le développement de la majorité du peuplement actuel de la parcelle n°1, et probablement aussi celui de la parcelle 3. Enfin en 1984, un incendie a détruit la parcelle n°2.

Ce sont ces successions de perturbations qui expliquent l'état actuel des trois parcelles, et

notamment les différences en termes de recouvrement (Fig. 2) : plus la perturbation est récente, plus le nombre d'espèces végétales retrouvées est important. En effet, c'est la parcelle n°3 qui présente le plus grand nombre d'espèces végétales. On comprend donc que cela est dû à l'ouverture du milieu provoquée par l'incendie de 2006. Cependant, l'effort d'échantillonnage au niveau des quadrats intermédiaires ne permet de déterminer si la répartition des espèces retrouvées est caractéristique des trois milieux où les perturbations ont été relevées.

Pour caractériser l'état actuel du peuplement, on dispose d'un autre outil : la nécromasse (Fig. 2). Elle donne des indications sur l'ancienneté du peuplement et la qualité de l'écosystème. En général, une faible nécromasse est synonyme de peuplement en bonne santé. Un écosystème forestier de qualité est représenté par des arbres qui ne sont ni malades ni trop âgés, et qui sont donc moins vulnérables aux parasites, maladies, et conditions météorologiques difficiles (vent, précipitations). Ainsi, il y a peu de production de matière morte, comme dans la parcelle n°1. Le jeune âge des arbres de la parcelle n°2 suggère un peuplement en bonne santé : on s'attendrait donc à y trouver à une faible nécromasse. Mais s'agissant d'une zone anthropisée, la nécromasse abondante peut être due à des coupes d'entretien. Enfin, la nécromasse de la parcelle n°3 est 100 fois plus élevée que celle de la parcelle n°1. Cette différence s'explique par le fait que la parcelle n°3 ayant subi l'incendie de 2006, sa nécromasse est entièrement représentée par deux grands arbres morts, de plus de 10 m de long : dans ce cas, la nécromasse est probablement surreprésentée.

L'interprétation des données cadastrales vient quant à elle compléter la reconstitution de l'évolution des paysages au cours du temps. L'avantage est qu'elle permet de remonter à des périodes pour lesquelles il n'existe pas de photographies aériennes. Le changement de type de peuplement que l'on peut observer est certainement lié à de l'entretien et à l'activité humaine sur le milieu, comme par exemple à la diminution des activités pastorales dans la

région. La première période (1850-1950), dont les forêts sont majoritairement constituées de châtaigniers, est suivie par une période de coupes importante, entre 1950 et 1970 (Annexe 2). Cela se traduit par la déclaration de nombreux terrains de type lande ou sol nu sur les registres cadastraux de cette période. A la suite de cela, les cultures reprennent et l'apparition des pinèdes qui s'ensuit peut s'expliquer par le fait que le pin a été avantagé par l'ouverture de milieu créée par cette période d'entretien. La disparition de certaines des pinèdes dans les années 80 peut s'expliquer par des actions anthropiques, telles que des coupes à blanc. C'est notamment le cas pour les pins qui englobent la parcelle d'étude n°2, ce qui vient appuyer l'hypothèse de la perturbation de 1986.

Ces résultats illustrent donc le fait que le pin maritime et le pin noir gagnent du terrain sur le châtaignier au fil des années. Il s'agit d'une colonisation grandissante des territoires par des conifères, au détriment des feuillus. Néanmoins, l'exploitation de ces données cadastrales connaît ses limites. En effet, les déclarations faites par les propriétaires ne sont pas toujours fiables. Déclarer un terrain boisé revient plus cher qu'un terrain en lande : il est possible que l'occupation des sols déclarée ne reflète pas la réalité. De plus, pour certaines parcelles couvrant une surface importante, les propriétaires ont déclaré le peuplement qui y était majoritaire, et l'on peut penser que d'autres espèces y étaient présentes.

CONCLUSION

Même si l'étude présente un certain nombre de limites, comme la durée de l'école de terrain qui a conditionné la quantité de relevés possibles (nombre de carottages et de quadrats pour les relevés de végétation), elle a permis de mettre en évidence un certain nombre d'informations. Les cicatrices retrouvées, grâce à l'analyse dendrochronologique, sur les pins carottés ont en particulier permis de comprendre la mise en place des différents peuplements de pin maritime.

Sur le versant étudié, trois perturbations ont eu lieu durant le siècle dernier. La photo-interprétation a permis de confirmer les

hypothèses obtenues à partir des interprétations de dendrochronologie faites sur les carottages des trois parcelles échantillonnées. La survenue d'un feu en 2006 sur la parcelle n°3 a été confirmée grâce à l'observation d'une image satellite de la base de données *Prométhée*, et des arbres calcinés encore présents. Pour la parcelle n°2, il a été nécessaire de coupler l'utilisation du SIG et l'exploitation des données dendrochronologiques pour caractériser les perturbations passées. Cette zone semble avoir subi un feu aux alentours de l'année 1984, puis une coupe à blanc (repérable sur la photo aérienne de 1989). Pour la parcelle n°1 (haut), une perturbation (cicatrice) a été détectée grâce à la dendrochronologie en 1947. Toutefois, faute de données photographiques de bonnes qualités, il est difficile d'en déterminer précisément la cause.

Dans l'ensemble, ce travail apporte quelques réponses sur la problématique de l'expansion grandissante du pin maritime en région méditerranéenne. Les informations tirées des cadastres mettent en évidence l'évolution des paysages et l'occupation des sols. Ils permettent de faire ressortir le remplacement progressif des châtaigniers par les pins maritimes, sur une période de 140 ans, ainsi que les différentes actions menées par l'homme sur les peuplements.

De plus, le réchauffement climatique amène des périodes de sécheresse plus importantes, une recrudescence des incendies et une ouverture du milieu. Le pin maritime, espèce pionnière, régénère très rapidement et forme de nouvelles cohortes qui accroît le risque d'incendie. Le principal danger provient de la litière formée par les aiguilles des jeunes pins: c'est un terrain favorable pour la propagation du feu. Le Centre d'Etude du Machinisme Agricole, du Génie Rural des Eaux et Forêts (www.languedoc-roussillon.developpement-durable.gouv.fr) attribue une note de combustibilité de 7 (sur une échelle de 1 à 9) pour les pinèdes de pin maritime. Cette note représente la propriété qu'a un végétal à propager le feu. Elle définit la formation végétale entière (pinède) et toutes les strates qui la composent.

Il est possible de limiter la progression de ce conifère sur les massifs en diminuant ses facteurs de propagation, notamment à travers des mesures de contrôle et de limitation des incendies. Ces mesures de gestion visent à limiter le départ des feux et leur propagation ou à réduire leur intensité (CRPFLR, 2001). On peut donc, par exemple, pratiquer régulièrement un débroussaillage mécanique du sous-bois, et une éclaircie du peuplement pour ouvrir le milieu. L'augmentation de la lumière favorise le développement d'herbacées. Une gestion sylvopastorale est alors envisageable: on introduit un troupeau qui va pâturer le sous-bois. Sa présence permet de maintenir le peuplement ouvert et de limiter la biomasse au sol, et donc indirectement le risque d'incendie. Cette méthode est actuellement peu pratiquée, car il reste difficile de prévoir la pression engendrée par le troupeau et d'éviter les conséquences liées au surpâturage (érosion des sols, broutage des jeunes pousses de pins...etc.). Sur les parcelles privées, on peut coupler la gestion agricole et la sylviculture à travers l'agroforesterie. Elle consiste à réaliser une plantation rectiligne d'arbres, suffisamment espacée pour permettre le passage d'un troupeau, tout en entretenant le sous-bois. Ici, les arbres peuvent être exploités. Enfin, maintenir l'agriculture et les zones de pâtures permet de bloquer la progression du feu. Ces gestions doit bien évidemment être établie à l'échelle d'un massif pour être efficace (DDTM, 2012). Ces méthodes sont souvent couplées à d'autres moyens de préventions comme l'aménagement de pistes, pour faciliter l'accès et la maîtrise des feux, et l'augmentation de point d'accès à l'eau pour les pompiers.

Si aucune mesure n'est prise, on peut imaginer que l'expansion du pin maritime va se poursuivre, et qu'au fil du temps un peuplement monospécifique de la strate arborescente deviendra majoritaire. Il apparaît donc nécessaire de diminuer les impacts anthropiques favorisant les incendies et de ne plus pratiquer d'entretien brutal des peuplements (coupes), qui, comme le montre notre étude, semble favoriser l'expansion de ce conifère.

Références

- Achim A., Cloutier A., Espinoza Herrera R., Ruel J.-C. & Brossier B. (2010). Wood degradation after windthrow in a Northern environment. *Journal of Forest Productions*, 6 : 200-206.
- Alazard P. & Pastuszka P., non daté. *Reproduction du pin maritime*. FCBA, Paris, 22 p. (admidocs.fcba.fr)
- Bassoul M., Pécot M. & Peyric M. (2012). Caractérisation de la végétation pré-incendie par la pédoanthracologie. *Orpal synthesis*, 5 : 41-48.
- Boivin D., Boyer C., Bres E., Faure F., Garnier S., Georges N., Lombardi T., Marjollet G. & Nozerand R. (2008). *Rapport de synthèse*. Document d'objectifs Natura 2000 du site « Vallée du Galeizon », FR 9101369.
- Braeker O.U. (2002). Measuring and data processing in tree-ring research ±, a methodological introduction, *Dendrochronologia*, 20 : 203-216.
- Carretero C.-A. (1988). Le contre-feu : Emploi du contre-feu pour stopper et éteindre les incendies de forêts. *Forêt méditerranéenne*, 10 : 427-442.
- CRPFRLR (2001). *Forêts privées des Basses-Cévennes à pin maritime ; orientations de gestion*. Orientations régionales de production du Languedoc-Roussillon, tome 2. Centre régional de la Propriété forestière du Languedoc-Roussillon.
- Cirad (2008). Initiation à la sémiologie graphique ou « Comment construire des cartes lisibles et efficaces » ? *Bulletin de l'information géographique appliquée aux activités de recherche-développement (BIG)*, 1 : 1-8.
- Delwaide A. & Fillion L. (1999). Dendroséries du pin blanc (*Pinus strobus* L.) et de la pruche de l'Est (*Tsuga canadensis* L.) dans la région de Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 53 : 265-275.
- DDTM (2012). *Plan départemental de protection des forêts contre les incendies*. Plan 2012/2018 pour le département du Gard. Direction Départementale des Territoires et de la Mer.
- Fournier T., Brossier B., Gauthier O. & Carcaillet C. (2012) Post-fire dynamics and spatial heterogeneity of woody debris associated with *Pinus halepensis* in an oak-pine Mediterranean ecosystem. *Ecoscience*, 19 : 356-363.
- Fritts H.C. (1976). *Tree rings and climate*. Academic Press, London, New York & San Francisco.
- Garnier S. (2008). *Vallée du Galeizon*. Document d'objectifs Natura 2000 du site « Vallée du Galeizon », FR 9101369.
- Lebourgeois F. & Merian P. (2012). *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. Manuel électronique, AgroParisTech-ENGREF, Nancy.
- Lortic B. & Couret D. (2011). *Manuel de cartographie rapide, de l'échelle de la région à celle du mobilier urbain*. IRD, Marseille.
- Meddour R. (1992). Régénération naturelle de *Cedrus atlantica* Man. et de divers pins après incendie dans l'arboretum de Meurdja (Algérie). *Forêt méditerranéenne*, 13 : 275-287.
- Perrier Bruslé L. & Hecker A. (1967). *Le langage de la Carte, Introduction à l'écriture cartographique et à la sémiologie graphique*. Ed. J. Bertin, Paris.
- Straugh G.-A. (2007). *Sémiologie graphique*. Artique, groupe Artique solutions.

ANNEXES

Annexe 1. Méthode de mesure de nécromasse

Calcul du volume de nécromasse d'une pièce de bois mort

The diagram shows a frustum-shaped piece of dead wood. Point A is at the left circular end, labeled 'Mesure du diamètre de l'extrémité n°1'. Point B is at the right circular end, labeled 'Mesure du diamètre de l'extrémité n°2'. Point C is a green double-headed arrow along the length of the piece, labeled 'Mesure de la longueur de la pièce'.

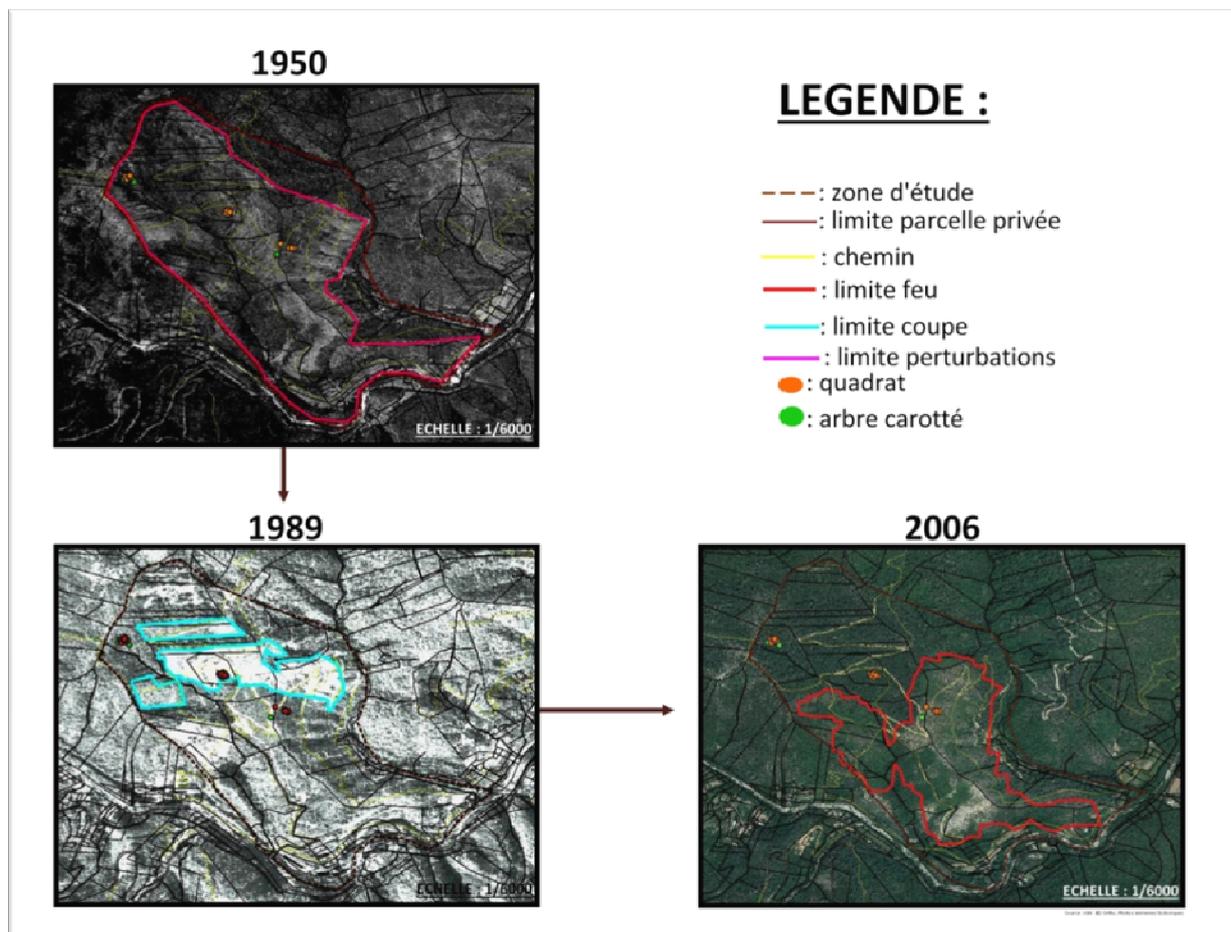
→ Pour calculer le volume : $V = 3,14 \times r^2 \times h$

Ici : $h = C$
 $r = \frac{(A+B)/2}{2}$ } $V = 3,14 \times \left(\frac{(A+B)/2}{2} \right)^2 \times C$

Annexe 2. Déclarations cadastrales

Déclaration	1850-1950	1950-1970	1970-1990
Châtaignier	8	0	0
Terre	2	7	1
Pâturage	1	0	0
Landes	2	6	1
Vigne	1	0	3
Potager	0	0	1
Autres cultures	3	0	0
Bois	0	0	1
Pin	0	2	3
Taillis	0	0	7
Total des parcelles renseignées	17	15	17

Annexe 3. Cartographie des perturbations de 1950, de 1989 et de 2006



Annexe 4. Caractéristiques des cernes des années de perturbation des arbres carottés de la parcelle 1 (haut) et années des cernes les plus anciens visibles sur les carottes.

Code du pin carotté	Année du cerne le plus ancien	Cerne de 1986	Cerne de 2006
2	1969	Normal	Normal
4	1951	Normal	Etroit
5	1950	Normal	Etroit
6	1951	Normal	Etroit
7	1953	Etroit	Normal
8	1951	Normal	Etroit
X	1952	Normal	Etroit
Y	1958	Etroit	Etroit
Z	1917	Normal	Etroit