# Orpalm

*Synthesis*

2017 - No 10 (1)

Monts du Cantal

*ORPALM Synthesis*
Revue bisannuelle
de Paléoécologie
n°10 (1) - Année 2017

Editeurs en chef
Jean-Frédéric TERRAL [1,3]
Serge MULLER [1,3]

Editeurs associés
Laurent BRÉMOND [1,4]
Benoît BROSSIER [1,5]
Anne-Laure DECOMBEIX [2,5]
Vincent GIRARD [1,3]

[1] ISEM, [2] AMAP
[3] UM2, [4] EPHE, [5] CNRS

Auteurs
Christol DOCQUIER, Anaïs DORTEL, Mareva DUBOIS, Fanny GAVERIAUX, Justine INGHILLERI, Fanny LACHERY, Clara PLANCHER, Mary ROBLES, Hugues TERREAUX DE FELICE

Travail éditorial
Serge MULLER

Publication
2e trimestre 2017
Université de Montpellier

# ORPAM 2016-2017 : Au pays du plus vaste volcan d'Europe

Pour cette école de terrain et ce stage d'intégration de début de Master 1 CEPAGE (7-9 septembre 2016), l'équipe ORPAM a quitté sa zone de confort méditerranéenne pour rejoindre le département du Cantal, berceau du fromage éponyme, de ses panoramas exceptionnels et leurs graciles hôtes à cornes, Aubrac et Salers. Les valises, sacs, piochons, carottier, tarières de pressler (…) sont donc posées à Murat, petite bourgade située au pied des contreforts orientaux des Monts du Cantal, et entourée par trois rochers basaltiques imposants, vestiges d'une ancienne et intense activité volcanique.

En effet, le Massif du Cantal constitue le plus vaste volcan d'Europe, *a priori* éteint. Situé dans le Parc Naturel Régional des volcans d'Auvergne, ce stratovolcan (volcan constitué de l'accumulation de coulées de lave, de tephras et/ou de pyroclastites au cours des différents stades éruptifs) couvre une superficie de 2700 km² pour un diamètre de 70 km. Il est formé d'un cône central stratifié par 8 millions d'années d'activité intense, débutée à -11 Ma, puis très fortement démantelé par l'érosion, en particulier lors des périodes glaciaires et interglaciaires quaternaires. Ce volcan diffère des volcans plus septentrionaux de la chaîne des Puys qui sont, pour la plupart, de type strombolien (édifices monogéniques) dont le dernier s'est formé à l'Holocène, il y a environ 7 600 ans.

Les conditions actuelles dominées par un climat montagnard humide ($P_{annuelles} \geq 2500$ mm/an), la tradition sylvicole et agropastorale, et l'histoire volcanique et climatique de la région, offrent une mosaïque de paysages au relief accidenté d'où émergent une vingtaine de vallées glaciaires étroites ou larges, quelquefois abruptes, boisées ou prairiales, rayonnant depuis le centre du stratovolcan culminant à 1855 m au Plomb du Cantal.

Des biotopes uniques, héritiers de cette histoire tumultueuse, tels que des lacs (ou plutôt des paléolacs), des zones humides d'accumulation de matière organique (tourbières) et des forêts anciennes exploitées (sapinières) se retrouvent l'espace de trois jours au cœur des activités de valorisation de témoins de la biodiversité passée, de marqueurs / proxies paléogéographiques et paléoécologiques : l'assemblage fossile des diatomites de Murat, les séquences dendrochronologiques des sapins du Lioran, les enregistrements de pollen et de rhizopodes de la tourbière de Lapsou.

*« De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans ! »*. Au niveau de connaissances, de compétences et de savoir-faire d'étudiants de M1 CEPAGE, les travaux d'ORPAM restent évidemment perfectibles. Toutefois, cette perfectibilité s'efface largement devant le bilan méthodologique, scientifique et humain de cette école de terrain et du stage en laboratoire (ISEM) qui a suivi. La conduite d'ORPAM 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.

Un grand merci au département Biologie-Ecologie de la Faculté des Sciences (Université de Montpellier) et à l'institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier pour leur soutien indéfectible. Toute l'équipe remercie Matthieu Billette de Villemur du Relai des Castors à Murat.

L'équipe pédagogique était cette année constituée de : Benjamin Adroit, Anne-Laure Decombeix, Laurent Bremond, Benoît Brossier, Séverine Fauquette, Vincent Girard, Serge Muller et Jean-Frédéric Terral.

Enfin, une petite pensée pour notre cher carottier russe, qui nous a quitté prématurément, après une vie certes trop courte, mais entièrement dévouée à l'étude paléoécologique des tourbières…

Jean-Frédéric Terral
Editeur en chef d'*ORPALM Synthesis*

*Le bonheur est dans le pré pour les Orpamiens 2016 et leurs très sympathiques encadrants*

# ORPAL & ORPAM : modules d'enseignement-recherche avec de vrais morceaux d'humain dedans

## ORPAL & ORPAM en bref

ORPAL et ORPAM sont des unités d'enseignement (UE) respectivement proposées en L3 Sciences de la Vie (SV) et en M1 Biodiversité-Ecologie-Evolution parcours Cepage, UFR Fac des Sciences, Département d'enseignement Biologie-Ecologie, Université de Montpellier.

**Contenu pédagogique**
Sur la thématique de la reconstruction des environnements passés, ces UE sont quasi-exclusivement dévolues 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.

**Apport pour les étudiants**
ORPAL et ORPAM sont des UE originales et novatrices. Elles permettent aux étudiants de : découvrir le monde secret de la recherche, se former par la recherche à travers un stage conventionné dans 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.

**Organisation des modules**
Les étudiants, répartis en binômes ou 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.

---

## Déroulement d'ORPAL-ORPAM

**Etape 1/5 : Briefing méthodologique**
La reconstruction des paléoenvironnements : pourquoi et comment ? Organisation des modules, objectifs pédagogiques, méthodes.

**Etape 2/5 : Stage de terrain**
24 heures de terrain, réparties sur trois jours consécutifs, permettent aux groupes d'appliquer diverses méthodes paléoenvironnementales. Ces stages ont lieu dans des zones bien circonscrites d'un point de vue géographique et écologique : région du Pic St-Loup et littoral languedocien pour ORPAL ; sites d'étude modifiés chaque année pour ORPAM.

**Etape 3/5 : Stage en laboratoire**
Sous la responsabilité d'un encadrant, travail de laboratoire, analyse des données, travail bibliographique. Une journée par semaine.

**Etape 4/5 : Rédaction et présentation orale**
Rédaction d'un mémoire synthétique sous la forme d'un article scientifique et intégration des corrections faites par un rapporteur. Le module se clôt par une présentation orale.

**Etape 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 la forme).

***Mise en garde : Les articles présentés dans cette revue, bien que corrigés par les équipes pédagogiques, sont des travaux réalisés par des étudiants de 3e et 4e années. Ce sont des exercices d'initiation à la rédaction scientifique, avec une visée plus méthodologique que factuelle.***

---

**ORPAL :** *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PAléoenvironnements – Licence ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2006-2007.
**ORPAM :** *n.m.* Acronyme d' « Outils et méthodes de la Reconstruction des PAléoenvironnements – Master ». UE de l'Université de Montpellier, lancée en 2015-2016.
***ORPALM Synthesis***. Revue bisannuelle, créée en 2008 sous le nom *ORPAL Synthesis* pour publier les travaux réalisés dans le cadre de l'UE ORPAL, et rebaptisée en prévision de l'intégration, en 2015-2016, des travaux de l'UE ORPAM.

# ORPAM 2016-2017
# Littoral, Hérault

Dortel A., Inghilleri J. & Robles M. : *Étude dendroclimatique sur le sapin pectiné (*Abies alba*) dans la région de Murat (Cantal, France)* ..... 9

Gaveriaux F. & Lachery F. : *Reconstitution du climat de Murat au Mio-Pliocène grâce à l'analyse de sa macroflore fossile* ..... 25

Dubois M. & Plancher C. : *Dynamiques paléoenvironnementales holocènes de la tourbière de Lapsou (Cantal, France)* ..... 37

Docquier C. & Terreaux de Félice H. : *Reconstruction des variations hydrologiques d'une tourbière du Cantal (France) : environnement de dépôt et conservation des rhizopodes* ..... 49

*Carex diandra* (Cyperaceae), une laîche rare des tourbières *(photo : S. Muller)*

# ÉTUDE DENDROCLIMATIQUE SUR LE SAPIN PECTINE (*ABIES ALBA*) DANS LA REGION DE MURAT (CANTAL, FRANCE)

Anaïs Dortel [1], Justine Inghilleri [2], Mary Robles [3]

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

[1] anais.dortel@etu.umontpellier.fr, [2] justine.inghilleri@etu.umontpellier.fr,
[3] mary.robles@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Benoît Brossier

*Citation :* Dortel A., Inghilleri J. & Robles M. (2017). Étude dendroclimatique sur le sapin pectiné (*Abies alba*) dans la région de Murat (France, Cantal). *Orpalm Synthesis*, 10(2) : 9-23.

---

**Résumé** : La dendroécologie permet d'étudier la réponse des arbres aux variations climatiques. Les variations de croissance radiale du sapin pectiné (*Abies alba*) ont été analysées sur des individus se développant sur trois placettes soumises aux mêmes conditions climatiques. L'étude des chronologies moyennes brutes montre qu'une placette a été plus influencée par les activités anthropiques que les autres. L'étude de corrélations entre le climat et les données standardisées révèle la sensibilité d'*A. alba* vis-à-vis du climat : cette espèce apparaît fortement influencée par les précipitations d'été, de printemps et d'automne, mais aussi par les températures printanières.

**Mots clés :** Massif Central, Lioran, Gymnospermes, influence anthropique, précipitation

**Abstract:** *Dendroclimatological study of silver fir (*Abies alba*) in the Murat area (Cantal, France).* Dendroecology allows studying the response of trees to climate changes. The radial growth variations of silver fir (*Abies alba*) were analysed on an individuals growing on three plots subjected to the same climate conditions. The study of the average untreated chronologies shows that one plot was more affected by human activities than the others. The study of correlations between climate and standardised data shows the sensitivity of *A. alba* to climate. This species seems strongly influenced by precipitation during summer, spring and autumn, as well as by spring temperatures.

**Keywords**: Massif Central, Lioran, Gymnosperm, anthropogenic impact, rainfall

La dendroécologie a pour objectif de quantifier l'effet des facteurs environnementaux (climat, sol, compétition, etc.) et physiologiques (âge, taille, etc.) sur la croissance des arbres, en utilisant la largeur de cerne comme indicateur (Fritts, 1976). Une des thématiques de recherche les plus courantes en dendroécologie est l'analyse de la réponse des arbres au climat et à ses variations, en particulier depuis quelques années en raison de l'intérêt grandissant pour les conséquences des changements globaux sur les écosystèmes (Beier et al., 2008 ; Gholami et al., 2016)

En Europe, les relations croissance-précipitations ont été étudiées dans de nombreuses régions incluant le sud de la France (Rolland, 1993 ; Lebourgeois, 2007). Ces études dendroclimatologiques ont surtout été menées sur *Pinus sylvestris*, et la plupart

se concentrent sur l'étude de l'épaisseur des cernes ou la densité maximum du bois final (Vila et al., 2008). Peu d'études ont été réalisées dans le Massif Central français.

Dans le présent travail, nous nous sommes concentrées sur la croissance radiale du sapin pectiné (*Abies alba* Mill.). A la différence du pin, cette espèce ne présente pas de faux cernes. Le sapin offre en outre une lecture de cernes facile du fait de la faible fluctuation de densité du bois final. La croissance étant liée à de nombreux facteurs autogènes (âge, taille, etc.) et allogènes (climat, conditions locales, compétition) (Cook, 1985), il est nécessaire de réaliser différentes analyses afin de mettre en évidence l'influence éventuelle des facteurs que l'on souhaite étudier (le "signal" ; Fritts, 1976 ; Nicault et al, 2011). L'une des difficultés de la dendrochronologie est de séparer le plus proprement possible ce "signal" de l'influence des autres facteurs, appelée le "bruit" (Nicault et al, 2011).

Dans le département du Cantal, au cœur du Massif Central français, l'étage montagnard est principalement occupé par le hêtre (*Fagus sylvatica*) et le sapin (Jolly & Lecompte, 1988). On sait notamment que dans la région de Murat, le sapin pectiné était abondant vers 1860-1870 (Bartoli & Demesure-Musch, 2003). Dès la fin du 19e siècle, et suite à une forte exploitation des graines de sapin pour la sécherie de Murat, il y eut dans la région une volonté de (re)créer des sapinières (Bartoli & Demesure-Musch, 2003). Les forêts actuelles sont en grande partie issues de ces reboisements.

Le sapin pectiné est un conifère adapté aux climats froids à humidité élevée. Les étés secs et les gelées tardives affectent son développement (Lebourgeois, 2007 ; Cailleret & Davi, 2010 ; Lebourgeois et al., 2010), tandis que les précipitations et les chaleurs printanières semblent l'influencer positivement (Rolland, 1993). Si plusieurs études dendrologiques se sont déjà intéressées à cette espèce, aucune n'a été menée dans la région de Murat. Dans cette étude, nous nous proposons de tester si la croissance de différentes populations d'*Abies alba* du Massif du Lioran réagit de manière homogène aux conditions climatiques. L'étude dendroclimatologique réalisée a pour objectifs de : i) déterminer les conditions climatiques affectant l'accroissement radial, et ii) identifier et dater les perturbations ayant éventuellement influencé les populations étudiées.

## MATERIEL ET METHODES

### 1- Site d'étude

Le site se trouve sur le domaine skiable du Lioran, dans le Cantal (Annexe 1). Ce massif, qui culmine à 1850 m, est situé dans la chaîne volcanique du Massif Central. Les précipitations annuelles y dépassent les 1600 mm (normales annuelles de 1981 à 2010 ; source : Météo France).

Trois placettes, toutes situées dans l'étage montagnard, ont été échantillonnées :

- Placette 1 (45°04'38,8"N; 2°44'43,5"E, 1300 m) : pente faible ; végétation forestière dominée par *Abies alba*, *Fagus sylvatica* et *Picea abies*. La présence de plusieurs souches témoigne d'une exploitation de la ressource bois.

- Placette 2 (45°04'32,2"N; 2°44'45,6"E ; 1400 m), en bordure d'une piste de ski : forêt moyennement dense composée essentiellement d'*Abies alba*. La présence de souches est également observée.

- Placette 3 (45°08'65,1"N; 2°74'18,4"E ; 1220 m), en bord de route : forêt d'*Abies alba* présentant un sous-bois bien développé. En dehors des arbres en bord de la route, le milieu ne présente pas de souche.

### 2- Matériel biologique

*Abies alba* possède une aire de répartition globale restreinte et localisée en Europe moyenne et méridionale (Jacamon, 2002). En France, il est présent dans les Vosges, le Jura, le Massif Central, les Alpes, les Pyrénées, la Corse et au sein d'un îlot non montagnard en Normandie (Jacamon, 2002 ; Lebourgeois et al., 2010). Cette espèce sciaphile (Cailleret & Davi, 2010) se trouve typiquement dans les étages montagnards moyens et supérieurs, à des altitudes comprises entre 400 et 1600 m

(Jacamon, 2002), préférentiellement sur sols acides (Rameau et al., 2008).

## 3- Méthodes de terrain

31 individus (11 dans la placette 1, 10 dans la placette 2 et 10 dans la placette 3) ont été échantillonnés au moyen d'une tarière de Pressler. Deux carottes, distantes d'un angle d'au moins 120°, ont été prélevées par arbre. Le carottage a été réalisé perpendiculairement à l'arbre, à hauteur de poitrine (1,30 m) (Mérian, 2012). Les prélèvements ont été réalisés sur les arbres dominants qui ne portaient aucune cicatrice, c'est à dire les arbres dont le diamètre du tronc était le plus important (supérieur à 80 cm). Afin d'éviter le bois de compression produit par les conifères dans les milieux pentus, les échantillons ont été prélevés parallèlement aux lignes de niveau topographique. Après prélèvements, les carottes ont été laissées à sécher à l'air libre pendant 3 semaines.

## 4- Méthodes de laboratoire

Après séchage, les carottes ont été collées sur des baguettes striées. Elles ont ensuite été poncées sous 3 épaisseurs de grains : 240, 400 et 600 grains/pouce carré afin de rendre les cernes bien visibles. Les cernes ont été pointés puis mesurés. L'étape de pointage consiste à dater les cernes et à repérer les cernes remarquables (cernes étroits, larges, incomplet etc.). Les carottes ont été ensuite comparées entre elles afin de vérifier leur synchronisme. La mesure des largeurs de cerne a été réalisée suivant une des deux méthodes suivantes, en fonction de la disponibilité du matériel. La première de ces méthodes consiste à mesurer la largeur des cernes grâce à un banc de mesure (Lintab 5/6) et au logiciel TSAPWin. La seconde méthode, appliquée sur les échantillons restant, consiste à scanner (EPSON Photo V600) les carottes, puis à mesurer la largeur des cernes à l'aide du logiciel CooRecorder (7.4). Un second logiciel, CDendro (7.4), est utilisé afin de convertir les données de mesures en format Heidelberg, compatible avec TSAPWin.

Le synchronisme de chaque échantillon est vérifié visuellement afin de repérer et corriger les erreurs de mesure et d'attribuer à chaque cerne son année réelle d'élaboration (Bunn, 2010). Pour chaque individu, une courbe de croissance moyenne est calculée à partir de ces deux carottes. À partir des données brutes, les années caractéristiques sont mises en évidence selon la méthode développée par Becker (1989) : les années caractéristiques sont les années pour lesquelles au moins 70% des arbres du peuplement considéré ont présenté un écart relatif de croissance d'au moins 10% et de signe constant par rapport à la moyenne des 10 années précédentes.

Les chronologies moyennes brutes par placette sont obtenues par moyenne des séries individuelles de largeurs de cerne des individus de la placette considéré. Pour obtenir une représentation plus réaliste des données, la chronologie est arrêtée lorsque le nombre d'individus est inférieur à 5.

Enfin, l'étape de standardisation est réalisée dans le but d'uniformiser les séries individuelles en éliminant les facteurs d'âges et de sites de chaque individu (Fritts, 1976). Les échantillons prélevés présentent de fortes variations d'accroissement, une double standardisation est donc réalisée à l'aide de l'application DENDRO sur le logiciel R afin de récupérer au maximum le signal climatique (Mérian, 2012). En premier lieu, une fonction exponentielle négative est appliquée si la croissance de l'arbre suit une telle fonction, dans le but d'éliminer les signaux liés à l'âge. Si la croissance ne suit pas une fonction exponentielle négative, une standardisation selon une droite ou une moyenne est utilisée. Ensuite, une fonction de *spline* est réalisée sur les séries dans le but d'atténuer les signaux liés à l'impact anthropique (Cook & Peters, 1981). Les séries standardisées sont enfin moyennées par placette et sur l'ensemble des individus afin d'atténuer les variations individuelles et de limiter au maximum l'influence anthropique dans les séries (Fritts, 1976 ; Mérian, 2013).

## 5- Données météorologiques

Afin de déterminer quels paramètres climatiques influencent la croissance du sapin pectiné, des données météorologiques issues de la région de Murat ont été utilisées (source Météo France). Ces dernières couvrent une période allant de janvier 1979 à octobre 2016. Les températures minimales et maximales, ainsi que les précipitations mensuelles, ont été utilisées. Les données de la station 15101004 (station du Super-Lioran) ont été préférentiellement choisies, car cette station est la plus proche de notre site d'étude. Pour les mois où ces dernières n'étaient pas disponibles, les données provenant de la station 15050001 (station du Claux), située à environ 9 km du Super-Lioran et à une altitude de 1050 m, ont été utilisées à défaut.

La région de Murat présente des températures moyennes de 13°C en été et de 0°C en hiver. Les précipitations moyennes estivales sont de 110 mm, les hivernales de 200 mm (Annexe 2). En moyenne, l'été est une période relativement sèche par rapport au reste de l'année.

## 6- Analyses Statistiques

Des corrélations de Spearman ont été réalisées à l'aide du logiciel Past (v. 3.14 ; Hammer et al., 2001) sur la moyenne des données brutes par placette afin de tester leur synchronisme. Des tests similaires ont été appliqués sur les données standardisées afin de rechercher une relation entre les données climatiques et la croissance d'*Abies alba*. Ces corrélations ont été réalisées pour chaque individu et sur la moyenne des placettes. Seuls les paramètres climatiques étant corrélés significativement au niveau de confiance 95% à plusieurs individus ont été retenus.

# RESULTATS

## 1- Étude des chronologies moyennes brutes de 1925 à 2016

La comparaison des chronologies moyennes par placette (Fig. 1) permet de mettre en évidence des tendances très similaires entre toutes les placettes de 1925 à 1965. La placette 1 présente cependant une croissance radiale limitée de 1925 à 1957 par rapport aux 2 autres placettes. L'année 1956 est marquée par une diminution importante du taux d'accroissement, suivie par une accélération de croissance jusqu'en 1959. Les individus de la placette 2 présentent une augmentation de leur accroissement de 1966 à 1975. La placette 1 est marquée par une forte accélération de la croissance de 1988 à 1991, puis le taux d'accroissement y reste important jusqu'en 2016. En revanche, les taux d'accroissement des placettes 2 et 3 diminuent progressivement depuis 1995.

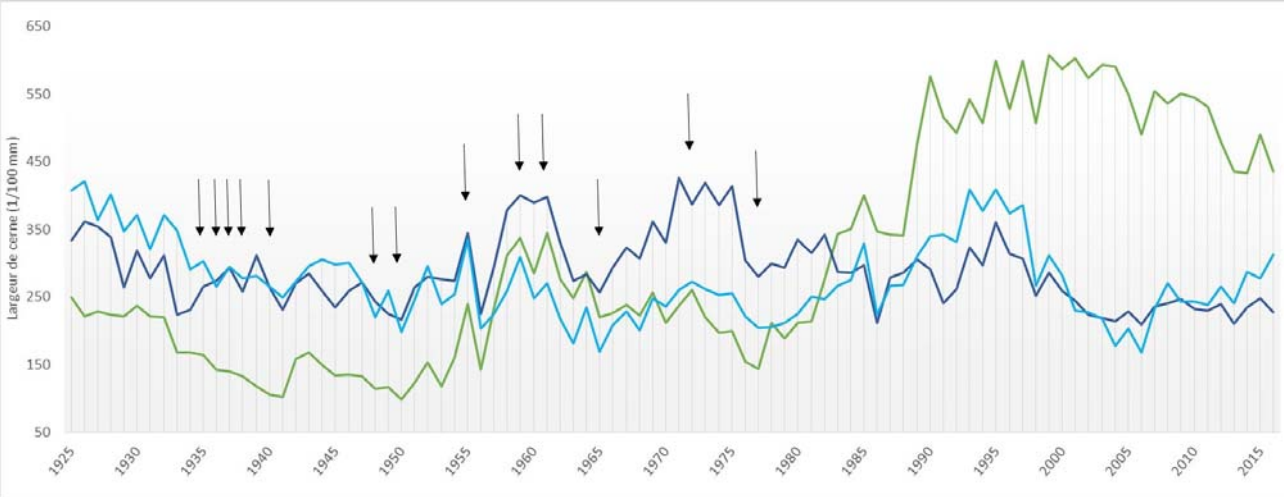



*Figure 1. Chronologies moyennes brutes par placettes et les années caractéristiques calculées selon la méthode de Becker (1989). La chronologie des placettes sont représentées en vert (1), en bleu foncé (2) et en bleu clair (3). Les années caractéristiques sont indiquées par les flèches noires.*

Visuellement, les taux d'accroissement de la placette 1 sont cependant assez différents de ceux des placettes 2 et 3. Cela est confirmé par les résultat des tests de corrélation de Spearman : les coefficients de corrélations entre la placette 1 et les deux autres placettes ne sont pas significatifs, à la différence de celui entre la placette 2 et 3 qui met en évidence une relation positive (Annexe 3).

La Figure 2 montre les écarts relatifs de croissance moyens des différentes placettes pour les années caractéristiques. L'année 1955 est l'année qui ressort le plus avec un accroissement de croissance considérable par rapport aux 10 dernières années. Les années 1959 et 1961 présentent également une augmentation de croissance importante. Les années 1950, 1977 et 1936 montrent une croissance limitée.

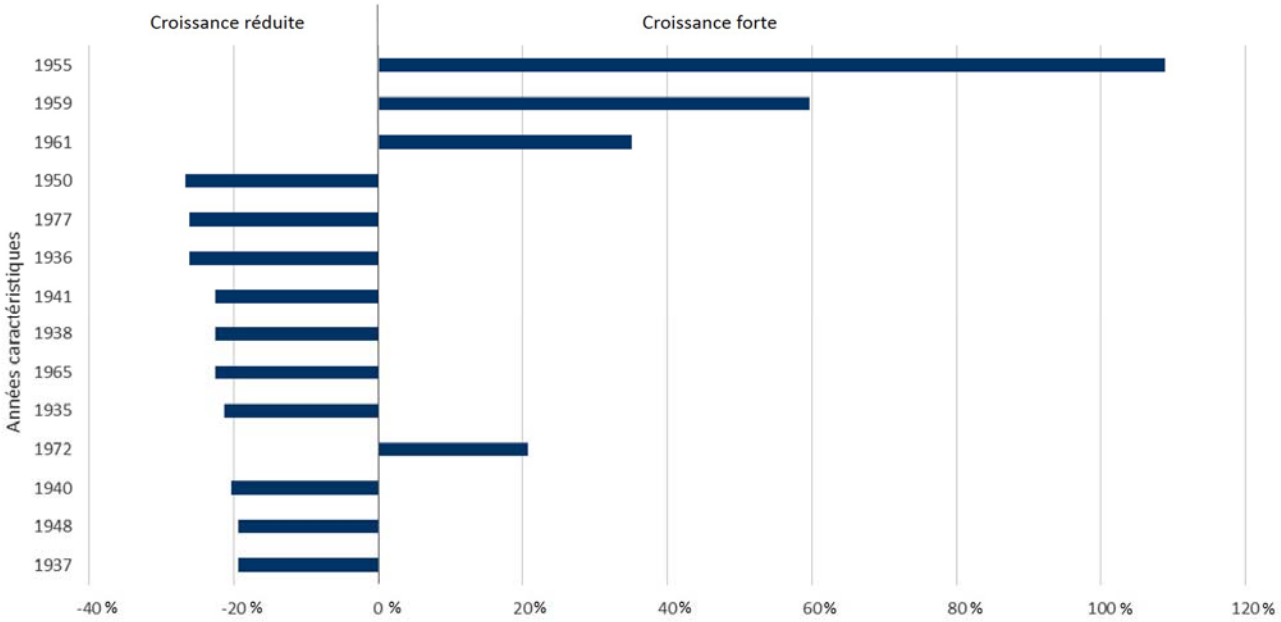



*Figure 2. Écarts relatifs de croissance moyenne des années caractéristiques au sein des 3 placettes, calculés par rapport à la croissance moyenne des dix années précédentes selon la méthode de Becker (1989).*

## 2- Étude des chronologies moyennes standardisées de 1925 à 2016

Après standardisation, les différentes stations présentent encore des différences (Fig. 3). En revanche, certaines années semblent concorder (Fig. 3). Les années 1941 et 1950 sont marquées par une baisse de la croissance et sont suivies par une reprise de la croissance. Un important pic d'accélération de croissance est observé en 1955 sur toutes les placettes, suivis d'un fort ralentissement l'année suivante. L'année 1959 présente une augmentation de croissance, suivie d'une diminution l'année suivante puis d'une reprise de croissance en 1961. Pendant la période de 1963 à 1970, les séries des 3 placettes sont très synchrones avec une variation inter-annuelle forte (à part en 1966). Les conditions climatiques semblent instables d'une année sur l'autre durant cette période. Au sein des trois placettes, les années 1986, 1994, 1998, 2006 et 2013 sont marquées par une baisse de la croissance, tandis que les années 1985 et 1995 laissent apparaître une augmentation de la croissance.

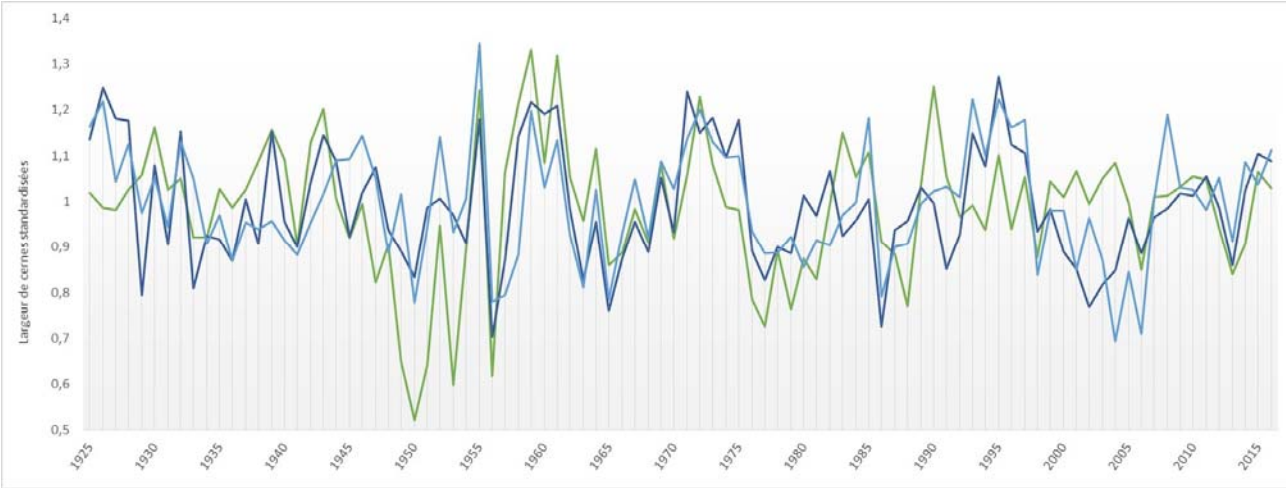



*Figure 3. Chronologies moyennes par placettes des largeurs de cernes standardisées. La chronologie de la placette 1 est représentée en vert, celle de la placette 2 en bleu foncé et celle de la placette 3 en bleu clair.*

Les années caractéristiques mises en évidence sur les données brutes grâce à la méthode de Becker sont cohérentes avec les pics de croissance observés sur la Figure 3. Les années 1941, 1950, 1959, 1961 et 1965 semblent effectivement avoir marquées la croissance des arbres des trois placettes et ainsi avoir connues des conditions climatiques particulières par rapport aux autres années.

## 3- Relations entre le climat et la chronologie moyenne standardisée de 1979 à 2015

Les années 1986, 1994, 1998, 2006 et 2013 (décrites précédemment grâce à l'étude des chronologies moyennes standardisées) présentent une baisse de croissance. Les années 1994 et 1998 sont liées à de faibles précipitations automnales l'année n-1 (Fig. 4). L'année 1994 est de plus marquée par un été chaud et sec. L'année 2013 est marquée par de faibles précipitations en été et de faibles températures au printemps. En 1986, l'hiver était froid et marqué par de fortes précipitations comme au printemps. En 2006, de fortes températures estivales et automnales sont observées. Les années 1985 et 1995 (décrites précédemment grâce à l'étude des chronologies moyennes standardisées), qui laissent apparaître une augmentation de la croissance, présentent de fortes précipitations à l'automne de l'année n-1 et de fortes précipitations en hiver respectivement (Fig. 4).

## 4- Corrélation entre les données climatiques et les chronologies moyennes standardisées

Les individus étudiés présentent des réponses diverses et non homogènes aux conditions climatiques (Annexe 3).
Dans la placette 1, la croissance des arbres est corrélée négativement aux précipitations de juillet (arbre S1A1 et S1A6). Les températures du mois de mars (S1A5 et S1A6) et les minimales du mois d'août (S1A4 et S1A10) influent positivement sur le développement radial, tandis que les températures maximales du mois de décembre (S1A2 et S1A10) influent négativement. En moyenne, les arbres de cette placette répondent positivement aux températures minimales de février et négativement aux précipitations de juillet.

Dans la placette 2, il n'y a aucune corrélation avec les conditions climatiques. Individuellement, les précipitations globales (S2A2 et S2A9) et celles du mois de mai (S2A2 et S2A8) sont corrélées positivement à la croissance, tout comme les températures minimales du mois de février (S2A1 et S2A7).

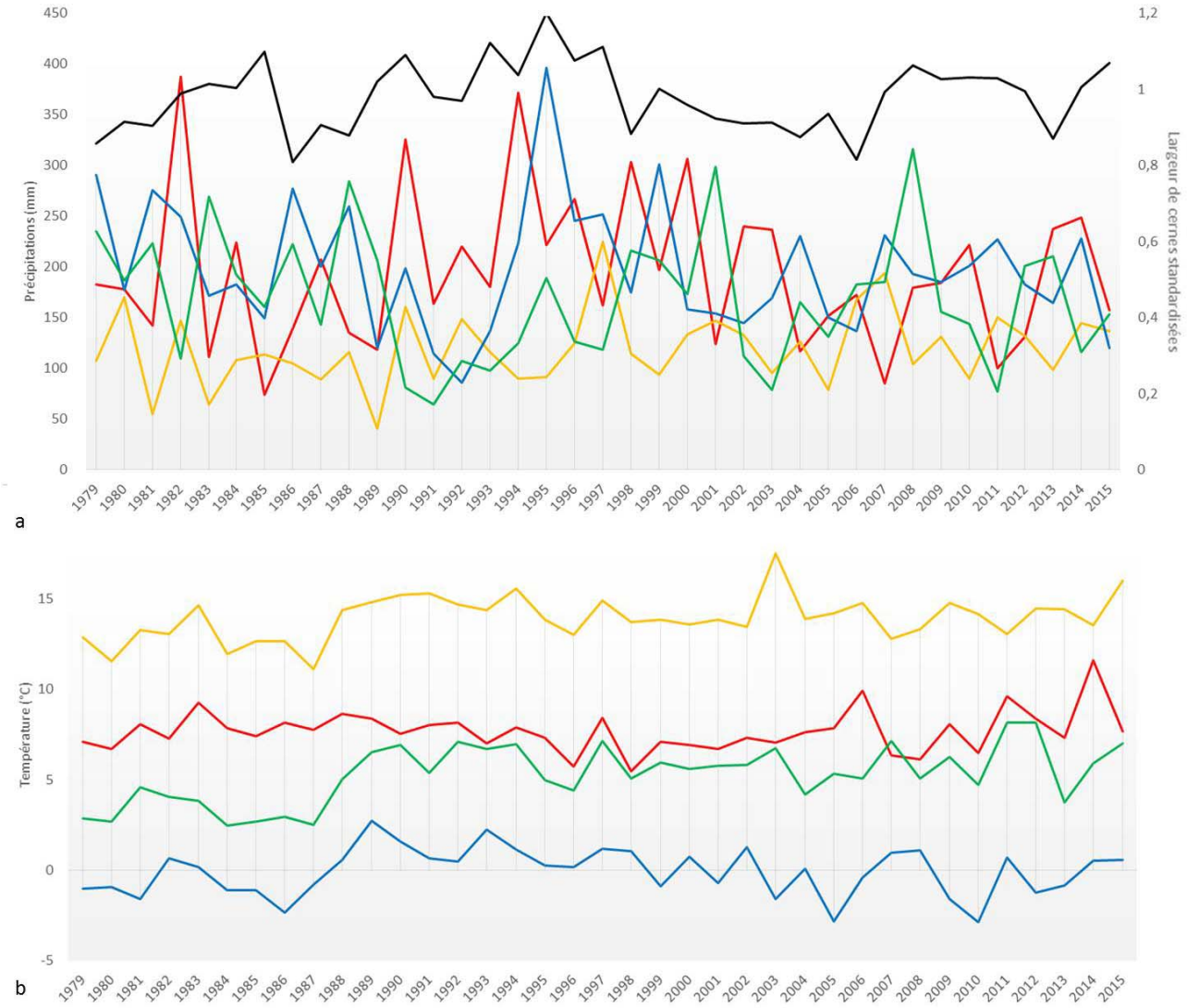



*Figure 4. Variations saisonnières de précipitations (a) et de températures (b) sur la zone d'échantillonnage de 1979 à 2016. La chronologie moyenne des largeurs de cernes standardisées des trois placettes est représentée en noir, les variations climatiques estivales sont représentées en jaune, les variations automnales en rouge, les variations hivernales en bleu et les variations climatiques printanières en vert (source : Météo-France).*

Dans la placette 3, la croissance des arbres est influencée par les précipitations estivales (corrélation négative, S3A3 et S3A4), en particulier par celle de juin (corrélation positive, S3A1, S3A6 et S3A8) et d'août (corrélation négative, S3A3 et S3A6). Les précipitations d'octobre ont un impact négatif sur la croissance (S3A3, S3A6 et S3A8), alors que les précipitations de novembre ont un effet positif (S3A4 et S3A7). Les températures minimales du mois d'avril affectent positivement la croissance (S3A1, S3A5 et S3A8), mais celles du mois de septembre les affectent négativement (S3A4 et S3A7).

## DISCUSSION

### 1- Impact anthropique

Les changements d'accroissement des arbres dans les placettes 1 et 2 peuvent être attribués à des facteurs anthropiques susceptibles de faire varier les conditions biotiques et abiotiques du milieu, notamment par l'ouverture du milieu. En effet, sur la placette 1, plusieurs individus échantillonnés étaient situés à côté d'une souche d'arbre dominant.

La coupe d'un arbre de plusieurs dizaines d'années a un impact sur la croissance des arbres qui l'entourent, en leur laissant un meilleur accès à la lumière et aux ressources édaphiques. Les accroissements rapides du diamètre à partir de 1981 et de 1988 pourraient ainsi être liés à des coupes, favorisant une accélération de la croissance en épaisseur des arbres environnants (Nyland, 1996). La présence de coupes a été confirmée par des photographies aériennes (Annexe 4). Concernant la placette 2, située en bordure d'une piste de ski, l'accélération de croissance de 1967 à 1975 peut s'expliquer par l'ouverture de la station de ski du Super-Lioran en 1965 (source : site internet de la station, http://www.lelioran.com), visible également sur des photographies aériennes (Annexe 4). Des coupes d'arbres ont été effectuées afin de créer les pistes de ski et les aménagements associés. L'ouverture du paysage a permis aux arbres de la placette 2 d'avoir un meilleur accès à la lumière et aux ressources, entraînant une augmentation de la croissance radiale. Suite à un éclaircissement, les sapins présentent un élargissement de leur tronc (Tremblay & Laflèche, 2012), ce qui expliquerait les importantes différences de diamètre au sein des placettes 1 et 2. Bien que la placette 3 se situe en contrebas d'une route, la croissance des sapins semble moins impactée par les actions humaines. En fait, ce sont surtout les arbres en limite de forêt qui sont susceptibles d'être impactés ; or, la plupart des échantillonnages n'ont pas été réalisés directement en bordure de route, ce qui a permis de limiter l'impact anthropique. Il est aussi possible que la route était déjà construite avant la mise en place des arbres. En effet, des photographies aériennes indiquent sa présence depuis au moins 1948 (Annexe 4).

## 2- La réponse d'*Abies alba* aux variations climatiques

La croissance d'*Abies alba* sur le Lioran semble fortement influencée par les précipitations. Les précipitations de juillet à octobre (et plus particulièrement celles d'août et septembre) ont un effet positif sur la croissance radiale de l'année suivante (Rolland, 1993 ; Lebourgeois, 2007). A l'inverse, une sécheresse estivale, et plus particulièrement des précipitations faibles de juillet à octobre, freinent la croissance. D'après les données météorologiques, les mois de juillet et d'août sont les moins pluvieux dans la région de Murat. D'après Lebourgeois & Mérian (2012), les arbres présentant un diamètre important sont plus sensibles aux stress hydriques estivaux, ce qui est le cas des individus échantillonnés. Les baisses de croissance observées en 1994 et 2013 semblent liées à de faibles précipitations estivales, accompagnées de fortes chaleurs en 1994. La relation positive entre les précipitations de mai, de juin et de novembre avec la croissance radiale sont quant à elle en accord avec les conclusions des études dendroclimatiques précédentes réalisées sur *Abies alba* (Battipaglia et al., 2009) ou sur d'autres essences (Schuster & Oberhuber, 2013). Ainsi, des précipitations importantes au printemps et à l'automne ont un impact positif sur la croissance. D'après Battipaglia et al. (2009), les précipitations en automne sont essentielles à la croissance radiale des cernes. Les faibles croissances observées en 1994 et 1998 semblent être dues aux faibles précipitations automnales de l'année précédente. A l'inverse, la forte croissance de 1985 est liée à de fortes précipitations automnales l'année précédente.

La croissance du sapin pectiné au Lioran semble être moins affectée par les températures. Des températures douces de février à avril jouent un rôle important et permettent au sapin pectiné d'accroître sa croissance radiale (Rolland, 1993 ; Lebourgeois, 2007 ; Battipaglia et al., 2009). La faible croissance de 2013 peut être également liée aux faibles températures printanières. De fortes températures estivales peuvent également limiter la croissance comme en 2006 où les chaleurs ont perduré jusqu'au début de l'automne.

Le fort synchronisme observé entre les trois placettes de 1957 à 1965 témoigne de l'effet du climat sur la croissance et non d'un effet

anthropique puisqu'il est commun à toutes les placettes.

## 3- Limites de l'étude

Pour chaque placette, une dizaine d'arbres ont été échantillonnés. Or, Lebourgeois & Mérian (2012) préconisent d'échantillonner au moins 18 arbres par site pour les études portant sur le sapin pectiné. Nos résultats peuvent être influencés par des biais d'échantillonnage liés au nombre restreint d'individus échantillonnés. Notre échantillon présente cependant trop de variabilité pour permettre de mettre en évidence des tendances climatiques représentatives d'une placette ou d'une population. D'après le principe de réplication, stipulant qu'un site doit être choisi de manière à maximiser le signal environnemental étudié, et au vue des placettes choisies, l'emplacement de ces dernières ne permet peut être pas d'optimiser le signal climatique. En effet, pour étudier ce dernier, les sites d'étude doivent être préférentiellement choisis en limite altitudinale de forêt (Lebourgeois, 2008). La standardisation appliquée ici n'a peut-être pas non plus permis de complètement supprimer le "bruit" dû aux autres facteurs environnementaux, les perturbations anthropiques sur les individus étudiés étant trop importantes pour que leurs effets soit totalement supprimés. Le signal climatique n'étant pas correctement extrait, certains cernes caractéristiques ont ainsi pu ne pas être détectés et les corrélations cernes-climat sont peu significatives.

## CONCLUSION

Malgré l'existence de perturbations anthropiques telles que des coupes, notamment sur les placettes 1 et 2, plusieurs tendances de croissance ont pu être détectées chez le sapin pectiné. Sa croissance est favorisée par les pluies d'été ou du début d'automne, mais limitée si ces dernières sont trop faibles. Des températures trop froides au début de l'hiver freinent aussi sa croissance, mais des températures printanières douces la favorise. Connaissant la réponse d'*Abies alba* aux variations climatiques dans la région de Murat, d'autres études dendroclimatiques pourraient être menées afin de retracer les variations climatiques antérieures à 1979 à travers l'étude de cernes. Ces études permettraient de retracer le climat et de mettre en évidence les événements climatiques qui ont marqué la région de Murat.

## REFERENCES


Bartoli M. & Demesure-Musch B. (2003). Plus d'un siècle d'intervention humaine dans les flux des gènes des pins à crochets et sapins français. *Revue forestière française*, 55 : 543-556.

Battipaglia G., Saurer M., Cherubini P., Siegwolf R.T.W. & Cotrufo M.F. (2009). Tree rings indicate different drought resistance of a native (*Abies alba* Mill.) and a nonnative (*Picea abies* (L.) Karst.) species co-occurring at a dry site in Southern Italy. *Forest Ecology and Management*, 257 : 820-828.

Becker M. (1989). The role of climate on present and past vitality of silver fir forests in the Vosges mountains of northeastern France. *Canadian Journal of Forest Research*, 19 : 1110-1117.

Beier C.M., Sink S.E., Hennon P.E., D'amore D.V. & Juday G. P. (2008). Twentieth-century warming and the dendroclimatology of declining yellow-cedar forests in southeastern Alaska. *Canadian Journal of Forest Research*, 38 : 1319-1334.

Bunn A.G. (2010). Statistical and visual crossdating in R using the dplR library. *Dendrochronologia*, 28 : 251-258.

Cailleret M. & Davi H. (2010). Effects of climate on diameter growth of co-occurring *Fagus sylvatica* and *Abies alba* along an altitudinal gradient. *Trees*, 25 : 265-276.

Carrer M., Anfodillo T., Urbinati C. & Carraro V. (1998). High-altitude forest sensitivity to global warming: results from long-term and short-term analyses in the Eastern Italian Alps. *In :* M. Beniston & J.L. Innes (éds.), *The impacts of climate variability on Forests.* Springer, Berlin, pp. 171-189.

Carrer M., Nola P., Motta R. & Urbinati C. (2010). Contrasting tree‐ring growth to

climate responses of *Abies alba* toward the southern limit of its distribution area. *Oikos*, 119 : 1515-1525.

Cook E.R. & Peters K. (1981). The smoothing spline: A new approach to standardizing forest interior treering width series for dendroclimatic studies. *Tree-Ring Bulletin*, 41: 45-53.

Cook, E.R. (1985). *A time series analysis approach to tree-ring standardization*. Thèse de Doctorat, Université d'Arizona, 171 p.

Fritts H.C. (1976). *Tree rings and climate.* Academic Press, San Diego, 567 p.

Gholami V., Jolandan M.A. & Torkaman J. (2016). Evaluation of climate change in northern Iran during the last four centuries by using dendroclimatology. *Natural Hazards*, 1-16 (first online) doi:10.1007/s11069-016-2667-4.

Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D. (2001). PAST : Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 : 1-9.

Jacamon M. (2002). *Guide de dendrologie: arbres, arbustes, arbrisseaux des forêts françaises, 4ème édition*. AgroParisTech, Nancy, 350 p.

Jolly M.-C. & Lecompte M. (1988). L'origine de l'asylvatisme de haute altitude en Auvergne, une question controversée : exemple du Cantal. *Documents de Cartographie Écologique, Grenoble*, 31 : 49-60.

Keller, T., Édouard, J.L., Guibal, F., Guiot, J., Tessier, L. & Vila, B. (2000). Impact d'un scénario climatique de réchauffement global sur la croissance des arbres. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Serie III, Sciences de la Vie*, 323 : 913-924.

Lebourgeois F. (2007). Climatic signal in annual growth variation of silver fir (*Abies alba* Mill.) and spruce (*Picea abies* Karst.) from the French Permanent Plot Network (RENECOFOR). *Annals of Forest Science*, 64 : 333-343.

Lebourgeois F. (2008). *Introduction à la Dendrochronologie*. Cours d'enseignement à l'ENGREF (AgroParisTech), Paris.

Lebourgeois F., Rathgeber C.B.K. & Ulrich E. (2010). Sensitivity of French temperate coniferous forests to climate variability and extreme events (*Abies alba*, *Picea abies* and *Pinus sylvestris*). *Journal of Vegetation Science*, 21 : 364-376.

Lebourgeois F. & Mérian P. (2012). *Principes et méthodes de la dendrochronologie*. LERFOB, AgroParisTech, Nancy, 88 p.

Mérian P. (2012). POINTER et DENDRO : deux applications sous R pour l'analyse de la réponse des arbres au climat par approche dendroécologique. *Revue forestière française*, 64 : 789-798.

Mérian P. (2013). Conseils pour l'échantillonnage des arbres en peuplements purs et réguliers en vue de l'estimation de leur sensibilité au climat par analyse dendroécologique. *Revue forestière française*, 65 : 21-36.

Nicault A., Bégin Y. & Guiot J. (2011). Standardisation des séries dendrochronologiques. *In* : S. Payette & L. Filion (éds.), *La Dendroécologie - Principes, méthodes et applications*. Presses de l'Université Laval, Laval, pp. 199-204.

Nyland R.D. (1996). *Silviculture, Concepts and Applications*. The McGraw-hill companies, New York, 633 p.

Rameau J.-C., Mansion D. & Dumé G. (2008). *Flore forestière française: Région Méditerranéenne (Vol. 3)*. Forêt privée française, Paris, 2426 p.

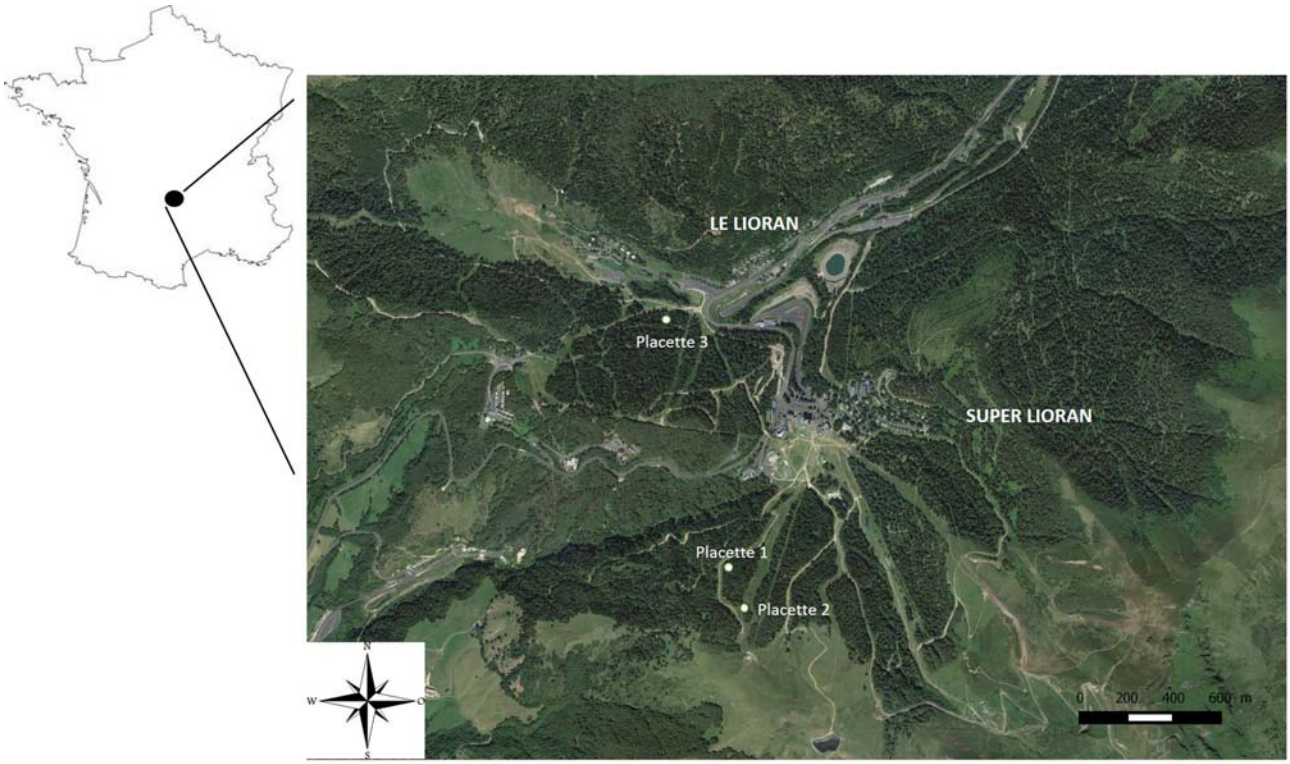
Rolland C. (1993). Tree-ring and climate relationships for *Abies alba* in the internal Alps. *Tree-Ring Bulletin*, 53 : 1-11.

Schuster R. & Oberhuber W. (2013). Drought sensitivity of three co-occurring conifers within a dry inner Alpine environment. *Trees Structure and Function*, 27 : 61-69.

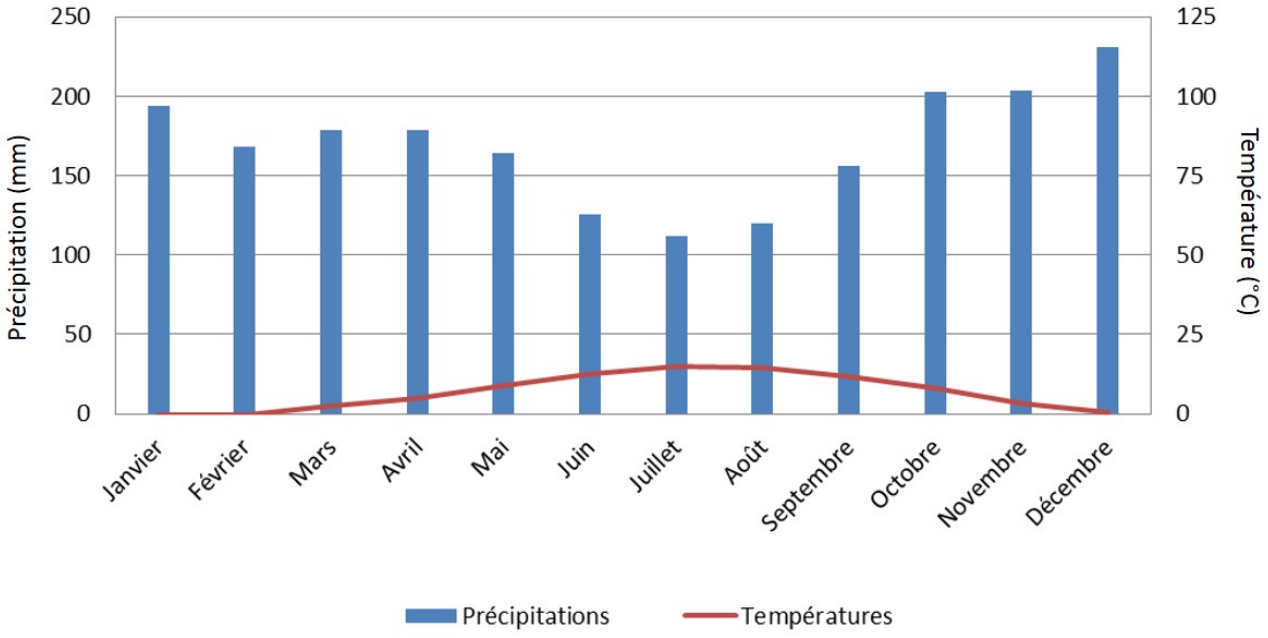
Tremblay S. & Laflèche V. (2012). *Résultats obtenus 5 ans après traitement dans les placettes du réseau de la mesure des effets réels de l'éclaircie commerciale en peuplements résineux.* Mémoire de recherche forestière, Direction de la recherche forestière, Ministère des Ressources naturelles, Gouvernement du Québec, 52 p.

Vila B., Vennetier M., Ripert C., Chandioux O., Liang E., Guibal F. & Torre F. (2008). Has global change induced divergent trends in radial growth of *Pinus sylvestris* and *Pinus halepensis* at their bioclimatic limit? The example of the Sainte-Baume forest (south-east France). *Annals of Forest Science*, 65 : 709.

ANNEXE 1. Emplacement des placettes échantillonnées au sein de la région de Murat (source : Google Satellite)



ANNEXE 2. Diagramme ombrothermique du Super-Lioran ou du Claux (source : Météo-France)



ANNEXE 3. Coefficient de corrélation de Spearman. Le premier tableau correspond aux corrélations entre moyennes des données brutes des placettes. Les tableaux suivant correspondent aux corrélations entre indices de croissance et conditions climatiques. Les valeurs en gras rouge sont différentes de 0 pour un risque alpha de 5%. Les paramètres ne présentant de corrélation avec aucun arbre ne sont pas représentés.
RR = précipitations; TN = température minimale (de l'année ou du mois si spécifié) ;
TX = température maximale (de l'année ou du mois si spécifié) ;
MT = moyenne des température sur le mois ; MAT = moyenne des température annuelle.

Coefficient de corrélation de spearman entre largeur de cerne moyenne de chaque placette . Les valeurs en gras rouge sont différentes de 0 pour un risque alpha de 5%.

| | Placette 1 | Placette 2 |
|---|---|---|
| Placette 2 | -0,19511 | |
| Placette 3 | 0,13329 | **0,57187** |

Coefficient de corrélation de spearman entre indices de croissance et conditions climatiques. Les valeurs en gras rouge sont différentes de 0 pour un risque alpha de 5%.Les paramètres ne présentant de corrélation avec aucun arbre pour une placette ne sont pas représentés.

Placette 1

| Arbres | RR | RR_été | TN_fev | RR_fev | TN_mar | TX_mar | MT_mar | TN_mai | RR_mai | MT_juil | RR_juil | TN_aou | TN_oct | RR_oct | TN_dec | TX_dec | MT_dec |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| S1A1 | -0,209 | -0,307 | 0,041 | 0,089 | -0,052 | 0,000 | 0,007 | 0,223 | -0,161 | 0,253 | **-0,371** | 0,073 | -0,247 | **-0,332** | -0,172 | -0,043 | -0,083 |
| S1A2 | 0,002 | **-0,337** | 0,113 | -0,011 | -0,119 | -0,037 | -0,060 | 0,193 | 0,087 | -0,089 | -0,293 | -0,200 | -0,088 | **-0,448** | **-0,357** | **-0,424** | **-0,415** |
| S1A3 | -0,182 | -0,288 | 0,151 | -0,141 | -0,100 | -0,055 | -0,072 | 0,123 | -0,099 | 0,248 | -0,287 | 0,021 | -0,202 | -0,272 | -0,030 | -0,025 | -0,040 |
| S1A4 | 0,311 | 0,152 | 0,314 | **0,481** | 0,237 | 0,226 | 0,204 | **0,378** | 0,067 | -0,097 | 0,260 | **0,369** | 0,241 | -0,043 | 0,062 | -0,006 | 0,056 |
| S1A5 | 0,091 | -0,092 | 0,214 | 0,213 | **0,450** | **0,365** | **0,421** | -0,069 | -0,175 | **0,329** | -0,297 | 0,299 | -0,154 | 0,069 | -0,010 | 0,031 | 0,036 |
| S1A6 | -0,072 | -0,157 | 0,275 | -0,040 | **0,415** | 0,312 | **0,360** | -0,055 | -0,064 | 0,208 | **-0,326** | 0,248 | **-0,397** | 0,093 | -0,031 | -0,078 | -0,048 |
| S1A7 | -0,146 | -0,092 | 0,024 | 0,019 | 0,067 | 0,103 | 0,133 | -0,145 | -0,023 | 0,288 | -0,218 | 0,183 | -0,003 | -0,218 | 0,143 | 0,130 | 0,143 |
| S1A8 | **-0,396** | -0,221 | 0,177 | -0,261 | 0,081 | 0,084 | 0,089 | 0,176 | **-0,336** | 0,211 | -0,302 | 0,282 | -0,254 | -0,304 | 0,059 | 0,122 | 0,102 |
| S1A10 | -0,238 | -0,086 | 0,145 | -0,169 | 0,251 | 0,233 | 0,260 | 0,262 | -0,210 | -0,021 | -0,274 | **0,328** | -0,233 | -0,028 | -0,266 | **-0,344** | -0,300 |
| S1A11 | -0,037 | 0,087 | 0,215 | 0,243 | 0,010 | 0,024 | 0,020 | -0,051 | 0,021 | -0,060 | -0,107 | 0,110 | 0,050 | -0,041 | 0,152 | -0,010 | 0,046 |
| S1(moy) | -0,113 | -0,318 | **0,347** | 0,203 | 0,283 | 0,199 | 0,246 | 0,168 | -0,087 | 0,276 | **-0,511** | 0,252 | -0,172 | -0,314 | -0,020 | -0,044 | -0,023 |

Placette 2

| Arbres | MAT | RR | RR_j+j+a+s | TN_fev | TX_mai | RR_mai | RR_juin | TX_sept | RR_sept | RR_dec |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| S2A1 | 0,307 | 0,238 | 0,220 | **0,327** | **0,339** | 0,014 | 0,113 | -0,092 | 0,025 | 0,130 |
| S2A2 | -0,210 | **0,391** | 0,180 | 0,179 | -0,080 | **0,466** | 0,044 | -0,220 | 0,286 | **0,352** |
| S2A3 | **0,326** | 0,179 | **0,363** | 0,177 | 0,254 | 0,023 | 0,134 | -0,169 | 0,294 | 0,046 |
| S2A4 | 0,130 | -0,184 | 0,036 | 0,061 | 0,143 | 0,074 | **0,350** | 0,181 | -0,263 | -0,021 |
| S2A5 | -0,058 | -0,216 | 0,125 | -0,125 | -0,087 | 0,027 | -0,028 | -0,006 | 0,220 | 0,055 |
| S2A6 | 0,176 | 0,048 | 0,260 | 0,231 | 0,157 | 0,139 | 0,184 | -0,136 | 0,098 | 0,312 |
| S2A7 | -0,043 | 0,150 | 0,063 | **0,388** | -0,153 | 0,235 | 0,085 | -0,113 | 0,033 | -0,100 |
| S2A8 | 0,113 | **0,343** | 0,228 | 0,166 | 0,156 | **0,342** | 0,165 | **-0,356** | **0,351** | 0,316 |
| S2A9 | 0,038 | 0,097 | 0,189 | 0,176 | 0,078 | 0,058 | 0,310 | -0,111 | 0,182 | 0,092 |
| S2(moy) | 0,125 | 0,177 | 0,206 | 0,248 | 0,194 | 0,184 | 0,240 | -0,167 | 0,175 | 0,296 |

Placette 3

| Arbres | TN | TX | MAT | RR | RR_été | TN_jan | TX_jan | MT_jan | RR_jan | TN_mar | TX_mar | MT_mar | RR_mar | TN_avr | MT_avr | RR_mai | RR_juin | TN_aou | TX_aou | MT_aou | RR_aou | TN_sept | RR_sept | TN_oct | RR_oct | RR_nov |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| S3A1 | 0,053 | 0,135 | 0,129 | -0,038 | -0,099 | 0,046 | 0,094 | 0,079 | -0,071 | -0,016 | 0,014 | -0,016 | -0,054 | **0,331** | 0,184 | 0,015 | **0,384** | -0,034 | 0,131 | 0,089 | -0,210 | -0,151 | -0,188 | 0,101 | -0,108 | 0,176 |
| S3A2 | -0,061 | -0,078 | -0,012 | 0,211 | -0,024 | 0,178 | 0,148 | 0,166 | 0,160 | -0,081 | -0,064 | -0,110 | -0,114 | 0,143 | 0,157 | **0,457** | 0,193 | -0,021 | -0,067 | -0,038 | -0,071 | -0,171 | 0,065 | -0,092 | -0,281 | 0,268 |
| S3A3 | -0,115 | 0,113 | 0,023 | -0,112 | **-0,432** | -0,099 | -0,013 | -0,042 | -0,115 | -0,050 | 0,020 | 0,003 | -0,194 | 0,177 | 0,123 | -0,008 | 0,271 | 0,037 | 0,245 | 0,200 | **-0,328** | -0,213 | 0,097 | **-0,348** | **-0,329** | 0,099 |
| S3A4 | -0,046 | 0,231 | 0,207 | 0,114 | **-0,331** | 0,087 | 0,277 | 0,198 | 0,019 | 0,067 | 0,159 | 0,111 | -0,270 | -0,020 | 0,118 | 0,149 | 0,138 | 0,028 | 0,174 | 0,150 | -0,143 | **-0,371** | 0,113 | -0,273 | -0,163 | **0,367** |
| S3A5 | **0,411** | **0,423** | **0,520** | 0,002 | -0,142 | 0,298 | **0,351** | **0,330** | **-0,326** | **0,429** | **0,504** | **0,466** | **-0,418** | **0,432** | 0,244 | 0,092 | 0,086 | **0,462** | **0,445** | **0,487** | -0,186 | 0,143 | 0,195 | 0,131 | -0,273 | 0,259 |
| S3A6 | 0,273 | **0,377** | **0,409** | -0,193 | -0,283 | **0,405** | **0,514** | **0,490** | -0,280 | 0,148 | 0,250 | 0,198 | -0,258 | 0,307 | 0,247 | 0,091 | **0,361** | 0,148 | 0,295 | 0,283 | **-0,345** | -0,060 | -0,086 | 0,056 | **-0,327** | 0,248 |
| S3A7 | -0,006 | 0,077 | 0,166 | 0,149 | -0,191 | 0,133 | 0,148 | 0,139 | 0,010 | 0,010 | 0,080 | 0,026 | -0,172 | 0,069 | 0,119 | 0,215 | 0,159 | 0,039 | 0,066 | 0,080 | -0,121 | **-0,363** | -0,060 | 0,007 | -0,185 | **0,356** |
| S3A8 | -0,014 | 0,197 | 0,128 | -0,204 | -0,229 | 0,060 | 0,156 | 0,144 | -0,117 | -0,075 | -0,032 | -0,075 | -0,075 | **0,377** | **0,349** | 0,042 | **0,522** | 0,004 | 0,211 | 0,167 | -0,259 | -0,139 | -0,159 | -0,209 | **-0,352** | 0,208 |
| S3A9 | -0,043 | 0,056 | 0,063 | -0,009 | -0,042 | 0,136 | 0,254 | 0,240 | -0,171 | 0,004 | 0,078 | 0,063 | -0,107 | 0,011 | 0,197 | 0,308 | -0,138 | -0,204 | -0,165 | -0,187 | 0,022 | -0,177 | 0,090 | 0,006 | -0,156 | 0,095 |
| S3A10 | -0,054 | 0,000 | 0,091 | **0,330** | -0,139 | 0,070 | 0,094 | 0,074 | 0,077 | 0,156 | 0,209 | 0,170 | -0,217 | -0,078 | 0,040 | 0,276 | -0,046 | 0,078 | 0,112 | 0,099 | -0,066 | -0,163 | **0,344** | -0,151 | -0,106 | 0,233 |
| S3(moy) | 0,018 | 0,241 | 0,265 | 0,062 | -0,324 | 0,154 | 0,292 | 0,241 | -0,088 | 0,100 | 0,188 | 0,142 | -0,324 | 0,168 | 0,209 | 0,221 | 0,287 | 0,083 | 0,202 | 0,193 | -0,158 | -0,293 | 0,047 | -0,171 | -0,311 | **0,379** |

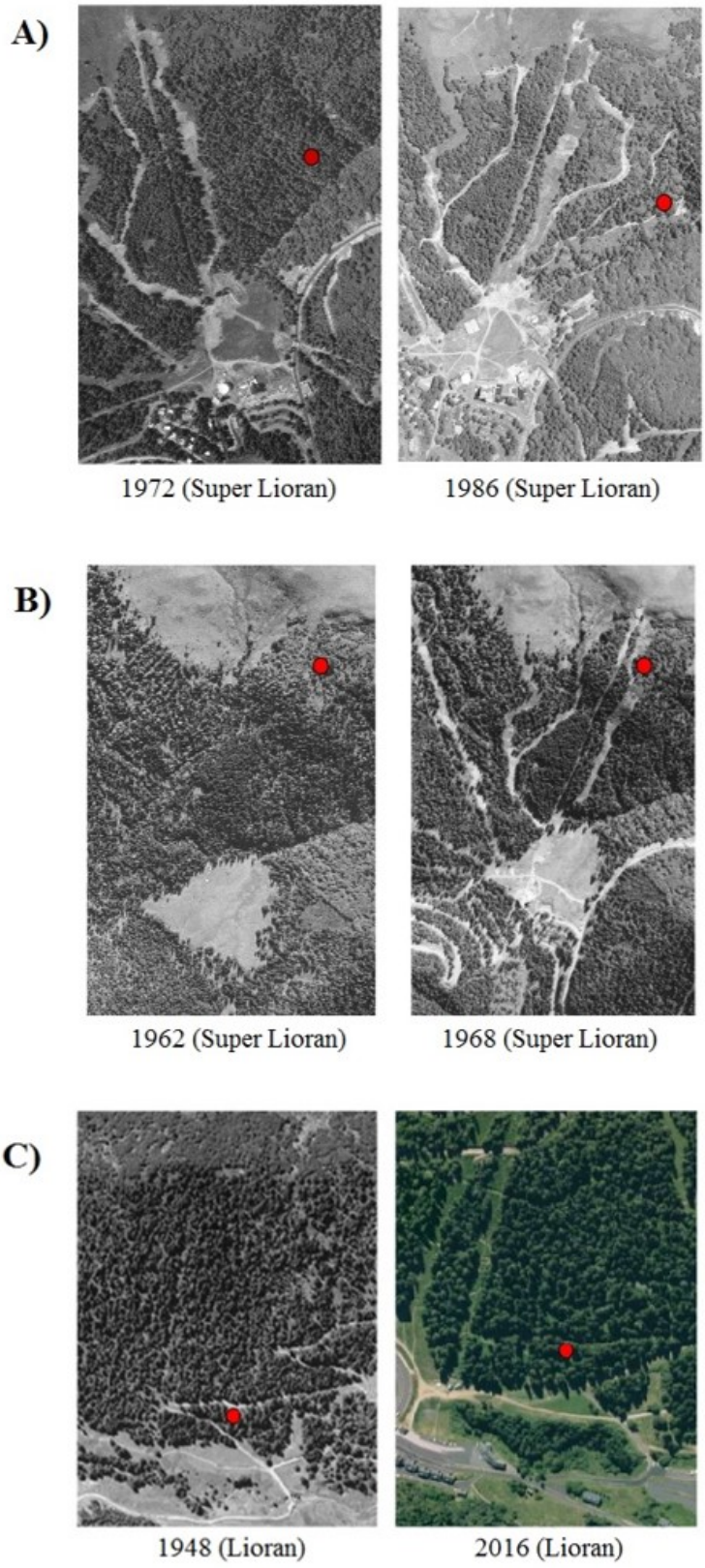
ANNEXE 4. Comparaison de photos aériennes pour les trois placettes :

A) entre 1972 et 1986 pour la placette 1 ;

B) entre 1962 et 1968 pour la placette 2 ;

C) entre 1948 et 2016 pour la placette 3.

Les points rouges marquent l'emplacement de chaque placette.
(source : https://www.geoportail.gouv.fr)



# RECONSTITUTION DU CLIMAT DE MURAT (CANTAL) AU MIO-PLIOCENE GRACE A L'ANALYSE DE SA MACROFLORE FOSSILE

Fanny Gaveriaux [1], Fanny Lachery [2]

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

[1] fanny.gaveriaux@etu-umontpellier.fr, [2] fanny.lachery@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Anne-Laure Decombeix, Vincent Girard

*Citation :* Gaveriaux F. & Lachery F. (2016). Reconstitution du climat de Murat au Mio-Pliocène grâce à l'analyse de sa macroflore fossile. *Orpalm Synthesis*, 10(2) : 25-35.

---

**Résumé** : Les carrières de diatomite de Murat (Cantal, France), datées du Mio-Pliocène, renferment une flore fossile riche et bien conservée. Cette étude fait suite à celle de Roiron (1991) et se concentre sur des espèces dicotylédones. À partir de feuilles fossiles et en se basant sur trois méthodes, à savoir la LMA (*Leaf Margin Analysis*), CLAMP (*Climate Leaf Analysis Multivariate Program*) et l'Analyse de Coexistence, une reconstitution du climat de Murat est proposée. Les estimations obtenues suggèrent un climat tempéré avec une pluviométrie modérée. Ces résultats sont toutefois à nuancer, principalement en raison de la proximité d'un lac d'eau douce.
.

**Mots clés :** Tertiaire, Néogène, Massif Central, morphologie foliaire, diatomite

**Abstract:** *Mio-Pliocene climate reconstruction at Murat (Cantal) based on the analysis of its fossil flora*. Diatomite quarries in Murat (Cantal, France) contain a rich and well-preserved fossil flora. This study follows the previous work of Roiron (1991) and focuses on dicotyledonous species. Climate reconstruction was based on three analyses: LMA (Leaf Margin Analysis), CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program) and Coexistence Analysis. The obtained estimations suggest a temperate climate with moderate precipitations. However, the proximity of a lake during the Mio-Pliocene might distort our pluviometry results.

**Keywords**: Tertiary, Neogene, Massif Central, leaf morphology, diatomite

Le gisement de diatomite de Murat (Cantal) à 1000 m d'altitude, contient une macroflore fossile riche et très bien conservée. Son âge a pu être estimé à 5,3 millions d'années (Ma) grâce à des insertions basaltiques datées par la méthode Potassium-Argon (K-Ar) (Roiron, 1991). Découvert par M. Boule et J. Pages-Allary en 1893, ce gisement a fait l'objet de plusieurs publications (Rey, 1963 ; Fournier, 1965 ; Roiron 1991). A la base, une brèche hétérogène témoigne d'un passé volcanique ancien lié au volcanisme du Cantal. Elle est recouverte par environ 25 m de diatomite, eux-mêmes recouverts de dépôts alluviaux et de moraines (Legrand, 2003). Cette stratification permet de reconstituer les différentes étapes de la mise en place du gisement. Suite aux épisodes volcaniques qui ont marqué le paysage du Cantal entre -12 et -

4 Ma (Nehlig, 2003), un lac d'eau douce se serait formé dans un cratère de type Maar. Les diatomées présentes dans l'eau meurent et leurs frustules sédimentent en créant, par compaction, des couches de diatomite au fond du lac. Le lac est peu à peu comblé par l'apport de matière organique ou minérale. Au cours des périodes froides du Pléistocène des glaciers s'installent (Legrand, 2003) et, en se déplaçant, transportent des sédiments qui finissent de combler la dépression en protégeant la diatomite et le matériel biologique qu'elle renferme. Ce lac aurait mis environ 50 000 ans pour être totalement comblé (Fournier, 1965). Roiron (1991) identifie et décrit les espèces retrouvées dans le gisement et rapproche l'assemblage fossile de Murat de flores actuelles similaires notamment des flores du nord-est de la Chine. Parmi les végétaux retrouvés et identifiés, peu sont caractéristiques d'environnements chauds (Roiron, 1991) : ce sont majoritairement des taxons mésophiles, caractéristiques de climat froid ou de ripisylves. Cet assemblage serait donc plutôt typique d'un climat tempéré à frais, ce qui pourrait révéler un refroidissement climatique.

Le gisement de Murat a fourni, lors d'une mission de terrain en Septembre 2016, 400 nouveaux spécimens, notamment des feuilles d'angiospermes et des graines. La découverte de ce matériel permet de réaliser une nouvelle reconstitution du climat qui régnait à Murat il y a 5,3 Ma. Cette dernière a été réalisée grâce à des approches physionomiques qui estiment les différents paramètres climatiques passés, auxquelles s'ajoute l'Analyse de Coexistence déjà utilisée par Roiron (1991). La morphologie des feuilles est en effet sensible au climat (température et pluviométrie), ce qui en fait un outil fiable pour estimer le climat (Royer, 2003). Cette étude permet en outre de voir à quel point l'utilisation d'une flore fossile offre des résultats fiables et cohérents avec les données climatologiques et géographiques disponibles.

## MATERIEL ET METHODES

### 1- Collecte et préparation des fossiles

Les échantillons ont été collectés dans des piles de déchets de deux carrières (Fig. 1). Replacer les fossiles dans leur contexte stratigraphique et chronologique, est donc impossible.

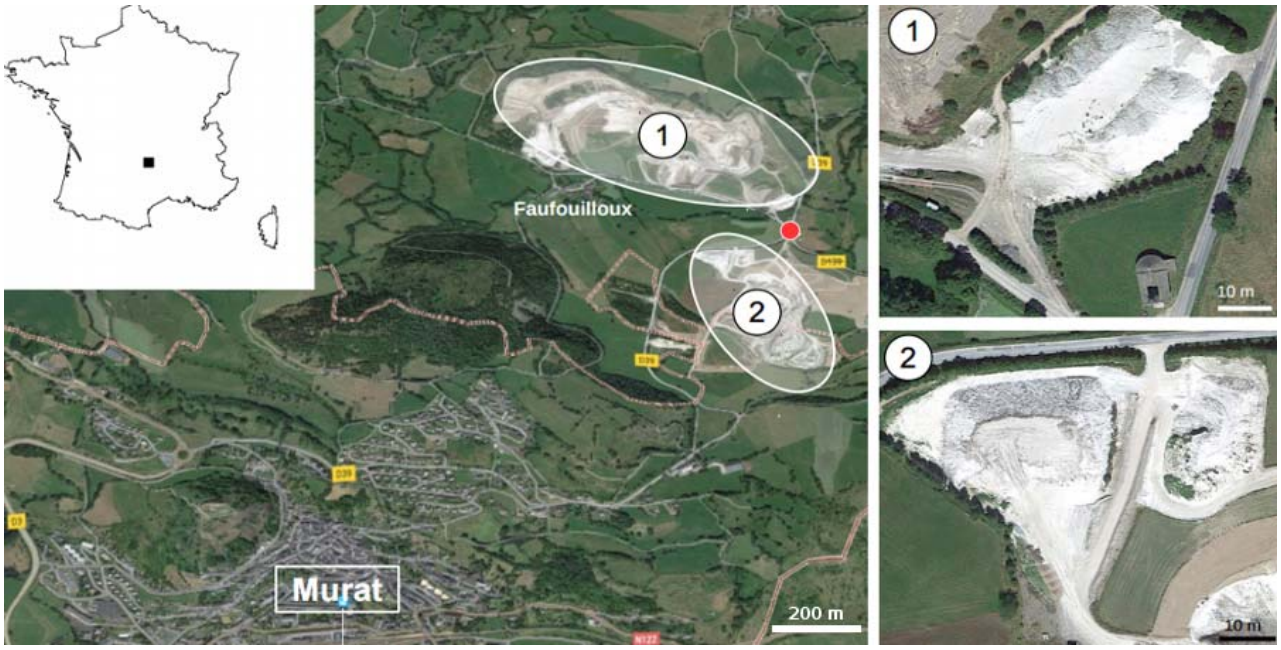



*Figure 1. Carte des environs de Murat (Hérault). (1) Carrière exploitée par World Minerals France ; (2) Carrière exploitée par CECA ; le point rouge représente Ste Reine.*

Un prélèvement aléatoire a permis d'échantillonner l'ensemble de la flore présente sur les 50 000 ans représentés par le dépôt de diatomite. Les fossiles sont des fragments de feuilles et des empreintes foliaires (Annexe 1). Nous avons également utilisé les échantillons collectés sur le même site par Roiron entre 1982 et 1987 et conservés dans les collections de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM). Le matériel étant fragile, il fut nécessaire de le protéger. Les échantillons qui présentaient encore de la matière organique en bon état ont été recouverts de gomme-laque (Howie, 1984).

*Leaf Margin Analysis (LMA)*

La LMA est une analyse univariée basée sur la marge du limbe. De nombreuses études ont montré qu'il existe une forte corrélation négative entre le pourcentage d'espèces avec des dents et la température annuelle moyenne (MAT) (Sinnott & Bailey, 1915 ; Baker-Brosh et al., 1997 ; Royer, 2005, 2009, 2012). Cette relation a notamment été vérifiée dans plusieurs biomes, à la seule condition d'ajuster l'équation liant le pourcentage de feuilles à marges lisses à la MAT. Dans cette étude, 3 équations ont été utilisées pour estimer la MAT. Leur choix a été motivé par les affinités asiatique, européenne et nord-américaine des espèces retrouvées (Roiron, 1991). Elles correspondent à des équations linéaires à partir desquelles il est simple de vérifier le coefficient de corrélation entre MAT et pourcentage de feuilles à marge lisse. Les équations retenues sont :

- MAT= -1,141 + (0,306P) pour l'Asie du Sud-Est (Wolfe, 1979)
- MAT= 2,240 + (0,286P) pour l'Amérique du Nord (Wilf, 1997)
- MAT= 0,512 + (0,3014P) pour l'Europe (Traiser et al., 2005)

*CLAMP (Climate Leaf Analysis Multivariate Program)*

La morphologie des feuilles est un compromis résultant de l'influence de divers facteurs environnementaux. Il est intéressant d'étudier plusieurs caractéristiques morphologiques de la feuille pour mieux appréhender les différents paramètres qui peuvent les influencer (Royer, 2012). Une analyse canonique des corrélations (ACC) a été réalisée avec le programme CLAMP (Wolfe, 1993). Cette analyse met en relation des paramètres climatiques avec les caractéristiques morphologiques des feuilles sur lesquels ils ont une influence. Pour connaître ces liens, il est nécessaire de s'appuyer sur les caractéristiques de flores actuelles. L'assemblage fossile étudié est positionné par rapport aux flores actuelles dans un système vectoriel et permet d'estimer les données climatiques (Kovach & Spicer, 1996). Plusieurs jeux de données comprenant des flores actuelles de diverses régions sont utilisables pour calibrer une analyse CLAMP. Le choix de cette base de données est primordial, car pour un climat similaire, la morphologie des feuilles n'est pas exactement la même dans des régions différentes (Uhl et al., 2003). Plusieurs sets de calibrations ont donc été utilisés pour déterminer au mieux le climat passé :

- PhysGlobal : 378 sites répartis sur tous les continents (Antarctique exclu). Ce set est utilisé pour avoir une estimation globale du climat et permet de choisir parmi les deux sets suivants. Ce set de calibration est utilisé pour mieux cerner le climat et définir quels sets de calibration plus spécifiques utilisé. Ces résultats ne seront pas analysés dans la partie discussion.
- Physg3brcAZ : 144 sites de régions tempérées de l'hémisphère Nord (régions alpines exclues). On utilise ce set si on estime *a priori* les températures hivernales supérieures à 0°C.
- Physg3arcAZ : 173 sites de régions tempérées de l'hémisphère Nord (régions alpines incluses). On utilise ce set si on estime *a priori* les températures hivernales inférieures à 0°C.

Le choix des bases de données utilisées a également été influencé par Roiron (1991). Pour mener une analyse viable avec CLAMP, il est recommandé d'utiliser au moins 20 taxons (Royer, 2012). L'analyse a été menée sur les groupes 1 et 2 bien qu'ils ne

remplissent pas tout à fait les critères cités.

*Analyse de Coexistence*

L'Analyse de Coexistence consiste à rapprocher les espèces contenues dans l'assemblage fossile de leurs équivalents actuels (Mosbrugger & Utescher, 1997; Thompson et al, 2012; Annexe 2). Cette approche est basée sur l'hypothèse que les espèces fossiles vivaient dans des conditions environnementales et climatiques similaires à celles des espèces actuelles affines. Grâce à ce parallèle, il est possible de déterminer les gammes de tolérance des différents taxons fossiles à certains paramètres climatiques. En considérant la flore fossile dans son ensemble, il est possible de déterminer un intervalle pour chaque paramètre climatique dans lequel la plupart des espèces auraient pu coexister. L'efficacité de cette méthode est reconnue pour des sites datés du Quaternaire ou du Néogène tout au plus (Uhl, 2003, 2007; Utescher, 2014). Elle repose en grande partie sur une bonne identification des espèces fossiles (Uhl, 2003). Les espèces actuelles les plus proches des taxons fossiles sont données par Roiron (1991) et leur nomenclature a été actualisée (Annexe 2). L'abondance des spécimens n'est pas utilisée ici : les conditions de développement des espèces fortement représentées comptent autant que celles des espèces rares.

## RÉSULTATS

### 1- Leaf margin analysis (LMA)

La température annuelle moyenne (MAT) est comprise entre 11,34 et 14,16°C pour le groupe 1 et entre 5,24 et 8,40°C pour le groupe 2 (Table 1). Pour chacune des équations, on observe une différence d'environ 6°C entre les MAT des deux groupes, le groupe 1 présentant des MAT plus élevées.

### 2- CLAMP

Le groupe 1 (Table 2), analysé avec la calibration PhysGlobal donne une température annuelle moyenne (MAT) proche de 7,5°C et une température minimale moyenne (CMMT) d'environ -3°C. Les résultats des deux autres sets sont proches l'un de l'autre, mais différents de ceux obtenus avec le set PhysGlobal. Ces différences sont surtout sensibles pour la pluviométrie (Three_WET et Three_DRY), mais elle reste toujours supérieure à 100 mm, même en période sèche. Le groupe 2 (Table 2), analysé avec la calibration PhysGlobal, donne une MAT proche de 5,2°C et une CMMT d'environ -7°C. Les différences les plus importantes concernent les pluviométries supérieures à 200 mm en période sèche. Le groupe 1 donne des estimations de la MAT et de la pluviométrie supérieures à celles du groupe 2.

*Table 1. Estimation de la MAT par la LMA (Leaf Margin Analysis) pour les groupes 1 (taxons représentés par plus de 20 feuilles) et 2 (taxons représentés par moins de 20 feuilles)*

| Équations | MAT (°C) Groupe 1 (P = 41,7%) | MAT (°C) Groupe 2 (P = 21,7%) |
|---|---|---|
| Wolfe (1979) | 11,34 | 5,24 |
| Wilf (1997) | 14,16 | 8,40 |
| Traiser et al. (2005) | 13,08 | 7,05 |

### 3- Coexistence

Les résultats obtenus (Fig. 2) indiquent que l'humidité nécessaire au bon développement de la communauté végétale étudiée se situe entre le niveau X (sec) et h (assez humide) pour le groupe 1 et entre le niveau X et hh (humide) pour le groupe 2. L'amplitude des conditions d'humidité est plus restreinte pour les taxons du groupe 1. Les résultats de la reconstitution des températures ne sont pas présentés, car trop imprécis. Les informations trouvées ne donnent pas de gamme de températures favorables, mais des indices climatiques comme "mésophile" ou "climat tempéré". On peut cependant dire que sur les 23 espèces, 18 sont mésophiles (78 %), une dizaine d'espèces peut supporter des températures très basses (de l'ordre de -20°C) et quelques une, assez rares, sont thermophiles.

*Table 2. Résultats de l'analyse CLAMP du groupe 1 (haut) et 2 (bas). MAT (température annuelle moyenne) ; WMMT (trois mois les plus chauds) ; CMMT (trois mois les plus froid) ; Three_WET (trois mois les plus pluvieux) ; Three_Dry (trois mois les plus secs).*

| Set de calibration | MAT (°C) | WMMT (°C) | CMMT (°C) | Three_WET (mm) | Three_DRY (mm) |
|---|---|---|---|---|---|
| **Groupe 1** | | | | | |
| PhysGlobal | 7.52 | 19.02 | -2.96 | 548.9 | 112.2 |
| Physg3arcAZ | 9.99 | 19.08 | 1.65 | 323.0 | 256.6 |
| Physg3brcAZ | 10.07 | 20.43 | 0.46 | 337.4 | 256.5 |
| **Groupe 2** | | | | | |
| PhysGlobal | 5.18 | 17.98 | -6.95 | 544.2 | 102.8 |
| Physg3arcAZ | 8.19 | 18.21 | -1.10 | 287.1 | 252.8 |
| Physg3brcAZ | 8.61 | 19.48 | -1.71 | 294.5 | 241.9 |

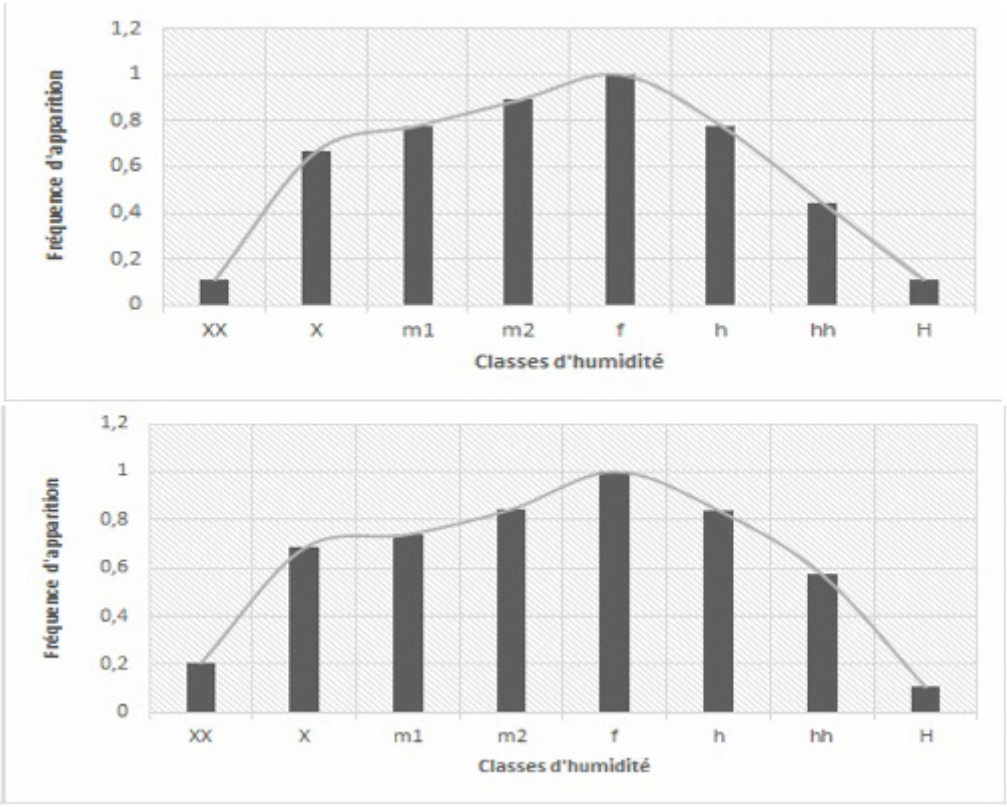



*Figure 2. Estimation de l'humidité nécessaire au maintien des espèces du groupe 1 (en haut) et du groupe 2 (en bas). Les classes d'humidité sont de gauche à droite: très sec (XX), sec (X), assez sec (m1), assez frais (m2), frais (f), assez humide (h), humide (hh) et toujours inondé (H).*

## DISCUSSION

### 1- Reconstitution des températures annuelles moyennes (MAT)

Quelle que soit l'analyse (LMA ou CLAMP), la MAT est plus élevée pour le groupe 1 que pour le groupe 2. Ceci peut être expliqué par la forte représentation des feuilles à marge dentée dans le groupe 2. De telles feuilles témoignent de températures froides. Comme elles sont peu abondantes, elles ont été classées dans le groupe 2, ce qui explique les estimations basses de la MAT de ce groupe. Cette faible abondance peut être le résultat de

phénomènes climatiques, biologiques ou du hasard.

Les résultats fournis par CLAMP et par la LMA pour la MAT diffèrent. CLAMP indique une MAT plus basse. Cela est sans doute dû au fait que CLAMP prend en compte d'autres facteurs pour calculer la MAT, comme la morphologie des dents. Cette dernière est sensible à la température, une même espèce pouvant même selon le climat présenter des dents avec une morphologie différente (Royer, 2012).

Les températures prédites par CLAMP avec le modèle PhysGlobal indiquent pour les deux groupes des hivers aux températures négatives, ce qui oriente vers l'utilisation du set Physg3arcAZ pour les climats aux hivers rigoureux. Les résultats des deux derniers sets sont très proches, et on peut imaginer un climat intermédiaire aux hivers froids mais sans températures extrêmes.

Les MAT calculées avec les différentes méthodes suggèrent un climat avec des températures moyennes à froides. Les températures obtenues avec la méthode CLAMP pour les températures minimales moyennes (CMMT) sont basses à tendance négative, tandis que les températures maximales moyennes (WMMT) sont à peu près toutes égales à 20°C. Ces variations de températures laissent entrevoir une saisonnalité marquée, suggérant un climat tempéré avec des hivers relativement froids avec des températures qui peuvent être négatives et des étés doux. L'Analyse de Coexistence met en évidence la présence d'une grande quantité de taxons mésophiles (*Juglans regia*, *Quercus petraea*) qui se développent dans des gammes de températures moyennes, mais également des taxons supportant des températures très basses (*Carya tomentosa*, *Zelkova serrata*). Les taxons thermophiles restent peu abondants. Cela vient appuyer l'hypothèse d'une MAT moyenne à froide et des hivers froids. Ces résultats, bien qu'en accord avec les observations de Roiron (1991), sont à nuancer, car d'après Peppe et al. (2011), les arbres caducifoliés auraient plus tendance à présenter des feuilles dentées que les arbres sempervirents. La présence d'arbres caducifoliés à feuilles dentées dans le gisement peut donc biaiser la reconstitution de la température, en l'abaissant artificiellement. De plus, à proximité d'un point d'eau douce, les arbres ont tendance à avoir des feuilles à marge dentée (Royer, 2012). Il est important de prendre en compte ce facteur, appelé *freshwater-margin effect* (Peppe et al., 2011), car il engendre une sous-estimation de la température pouvant atteindre 4°C (Royer, 2012). *Juglans regia* est une espèce qui supporte mal les gelées et se développe sous le climat aux hivers doux caractéristique de sa région d'origine, qui va des Balkans à l'Asie mineure (Loacker et al., 2007). L'abondance de ses feuilles suggère donc elle aussi que les températures hivernales n'étaient pas aussi basses que ce qu'indiquent les analyses morphologiques. Enfin, la présence de taxons comme *Grewia,* qui se développe dans des climats tempérés-chauds (Roiron, 1991), conforte cette hypothèse.

## 2- Reconstitution de la pluviométrie

Les estimations de pluviométrie obtenues avec la méthode CLAMP semblent indiquer la présence d'une saison humide et d'une saison sèche (Table 2). Le climat semble humide, même pendant les trois mois les plus secs, et la pluviométrie est aux alentours de 250 mm. Royer (2012) précise que la morphologie de la feuille dépend en réalité plus de l'humidité du sol que de la pluviométrie. Or, une pluviométrie élevée n'engendre pas forcément une humidité importante du sol (Royer, 2012). La flore étudiée se développait près d'un lac d'eau douce (Roiron, 1991) : le sol était donc humide et il est possible que la pluviométrie ait été surestimée. Les résultats de l'Analyse de Coexistence ne sont pas facilement exploitables pour la pluviométrie. Seules des informations sur l'humidité du sol associé aux plantes ont été trouvées. *Carya tomentosa*, *Juglans regia*, ou *Populus tremula* pourraient indiquer une pluviométrie relativement élevée, mais il est difficile, en raison de la proximité du lac, de savoir si la présence de ces espèces reflète réellement la pluviométrie.

La qualité du sol ou d'autres paramètres tels que la géographie de l'endroit n'étant pas connus, il est difficile de tirer des conclusions sur la pluviométrie (Royer, 2012).

## CONCLUSION

Les analyses menées sur les échantillons fossiles étudiés, couplées aux résultats de Roiron (1991), suggèrent que le climat mio-pliocène de Murat était tempéré à froid. La présence de *Carya tomentosa* et *Zelkova integerrimum* aff. *Z. serrata* indique des températures hivernales généralement négatives mais sans extrêmes. La saisonnalité est marquée par une amplitude d'une vingtaine de degrés entre les périodes estivales et hivernales. Il est plus complexe de statuer sur la pluviométrie, qui semble cependant avoir été modérée à assez importante. Il faut toutefois nuancer ces résultats en prenant en compte la proximité d'un lac d'eau douce. Les trois analyses réalisées apparaissent complémentaires et permettent de reconstituer de façon fiable des conditions paléoclimatiques à partir de données morphologiques ou de conditions de développement.

Les diatomées identifiées sur le site étudié appartiennent à quatre familles différentes et sont regroupées par strates (Seriessol & Cage, 1991). L'analyse des frustules composant le substrat permettrait de retrouver la chronologie des dépôts. Cela permettrait de replacer les fossiles étudiés dans une chronologie. Une comparaison avec une analyse palynologique pourrait également renseigner sur le peuplement réel. La caractérisation des traits morphologiques reposant sur une perception subjective (Ellis et al., 2009), il est difficile de s'assurer de sa rigueur. Une caractérisation numérique aurait pu permettre de diminuer ce risque d'erreurs (Bylesjö et al., 2008). Ces pistes pourraient permettre d'initier une suite à notre étude, dans le but d'améliorer la reconstruction climatique.

## RÉFÉRENCES


Baker-Brosh K.F. & Peet R.K. (1997). The ecological significance of lobed and toothed leaves in temperate forest trees. *Ecology,* 78 : 1250-1255.

Bylesjö M., Segura V., Soolanayakanahally R.Y., Rae A.M., Trygg J., Gustafsson P. , Jansson S. & Street N.R. (2008). LAMINA: a tool for rapid quantification of leaf size and shape parameters. *BioMed Central Plant Biology*, 8 : 82.

Ellis B., Daly D.C., Hickey L.J., Mitchell J.D., Johnson K.R., Wilf P. & Wing S.L. (2009). *Manual of Leaf Architecture*. Cornell University Press, Ithaca, NY.

Howie F.M.P. (1984). Materials used for conserving fossil specimens since 1930: a review. *Studies in Conservation*, 29 : 92-97.

Kovach W.L. & Spicer R.A. (1996). Canonical correspondence analysis of leaf physiognomy: a contribution to the development of a new palaeoclimatological tool. *Paleoclimates,* 2 : 125-138.

Legrand P. (2003). Inventaire de la macroflore du Miocène supérieur de la diatomite de Murat (Cantal, Massif central, France). *Annales de la Société Géologique du Nord*, *série 2*, 10 : 25-55.

Loacker K., Kofler W., Pagitz K. & Oberhuber W. (2005). Spread of walnut (*Juglans regia* L.) in an Alpine valley is correlated with climate warming. *Flora - Morphology Distribution Functional Ecology of Plants*, 202 : 71-78.

Mosbrugger V. & Utescher T. (1997). The Coexistence Approach - a method for quantitative reconstructions of Tertiary terrestrial palaeoclimate data using plant fossils. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 134 : 61-86.

Nehlig P., Bovin P., De Goër A., Mergoil J., Prouteau G., Sustrac G. & Thiéblemont D. (2003). Les volcans du Massif Central. *Géologues*, 130-131 : 66-91.

Peppe D.J., Royer D.L., Cariglino B., Olivier S.Y. & al (2011). Sensitivity of leaf size and shape to climate: global patterns and paleoclimatic applications. *New Phytologist*, 190 : 724-739.

Roiron P. (1991). La macroflore d'âge Miocène supérieur des diatomites de Murat (Cantal, France) : Implications paléoclimatiques. *Paleontographica*, Abt. B., 223 : 169-203.

Royer 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(7) : 1141-1151.

Royer D.L. (2012). Climate reconstruction from leaf size and shape: new developments and challenges. *The Paleontological Society Papers*, 18 : 195-212.

Royer D.L., Peppe D.J., Wheeler E.A. & Niinemets Ü. (2012). Roles of climate and functional traits in controlling toothed vs. untoothed leaf margins. *American Journal of Botany*, 99(5) : 915-922.

Seriessol K. & Cage F. (1991). Diatomées néogènes du Massif Central français : quelques faits biostratigraphiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 232 : 957-964.

Sinnott E.W. & Bailey I.W. (1915). Foliar evidence as to the ancestry and early climatic environment of the angiosperms. *American Journal of Botany*, 2 : 1-22.

Thompson R.S., Anderson K.H., Pelltier R.T., Strickland L.E., Bartlein P.J. & Shafer S.L. (2012). Quantitative estimation of climatic parameters from vegetation data in North America by the mutual climatic range technique. *Quaternary Science Reviews*, 51 : 18-39.

Traiser C., Klotz S., Uhl D. & Mosbrugger V. (2005). Environmental signals from leaves – a physiognomic analysis of European vegetation. *New Phytologist*, 166 : 465-484.

Uhl D., Mosbrugger V., Bruch A. & Utescher T. (2003). Reconstructing palaeotemperatures using leaf floras - case studies for a comparison of leaf margin analysis and the coexistence approach. *Review of Paleobotany & Palynology*, 126 : 49-64.

Uhl D., Traiser C., Griesser U. & Denk T. (2007). Fossil leaves as palaeoclimate proxies in the Palaeogene of Spitsbergen (Svalbard). *Acta Palaeobotanica*, 47(1) : 89-107.

Utescher, T. (2014). The coexistence approach - Theoretical background and pratical considerations of using plant fossils for climate quantification. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 410 : 58-73.

Van Couvering, A., Berggren, W., Drake, R. & Aguirre, E. (1976). The terminal Miocene event. *Marine Micropaleontology*, 1 : 263-286.

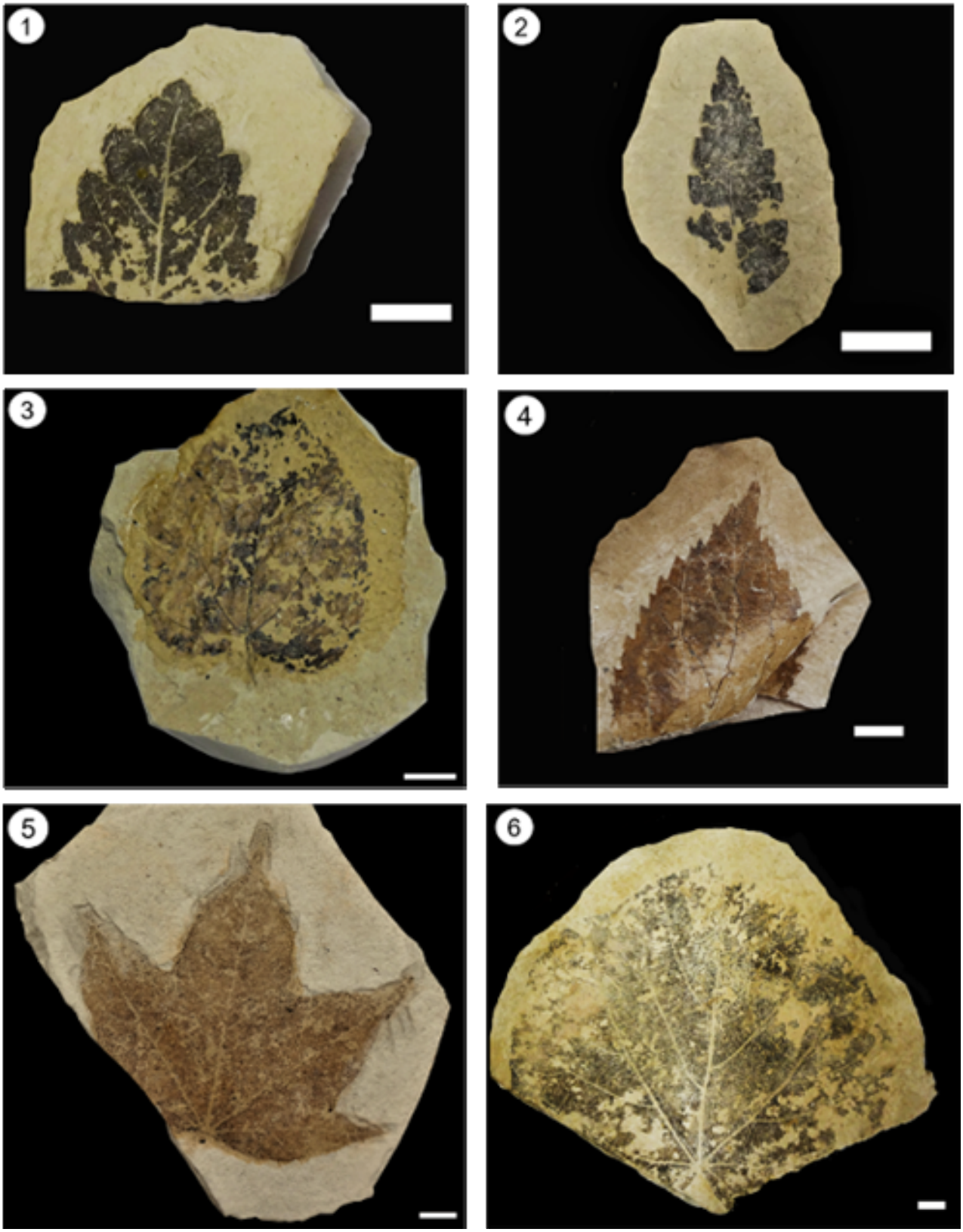
Wiemann M.C., Manchester, S., Dilcher, D., Hinojosa, L.F. & Wheeler, E. (1998). Estimation of temperature and precipitation from morphological characters of dicotyledonous leaves. *American Journal of Botany*, 85(12) : 1796-1802.

Wilf P. (1997). When are leaves good thermometers? A new case for Leaf Margin Analysis. *Paleobiology*, 23(3) : 373-390.

Wolfe J. (1979). Temperature Parameters of Humid to Mesic Forests of Eastern Asia and Relation to Forests of Other Regions of the Northern Hemisphere and Australasia. *Geological Survey Professional Paper*, United States Government Printing office, Washington.

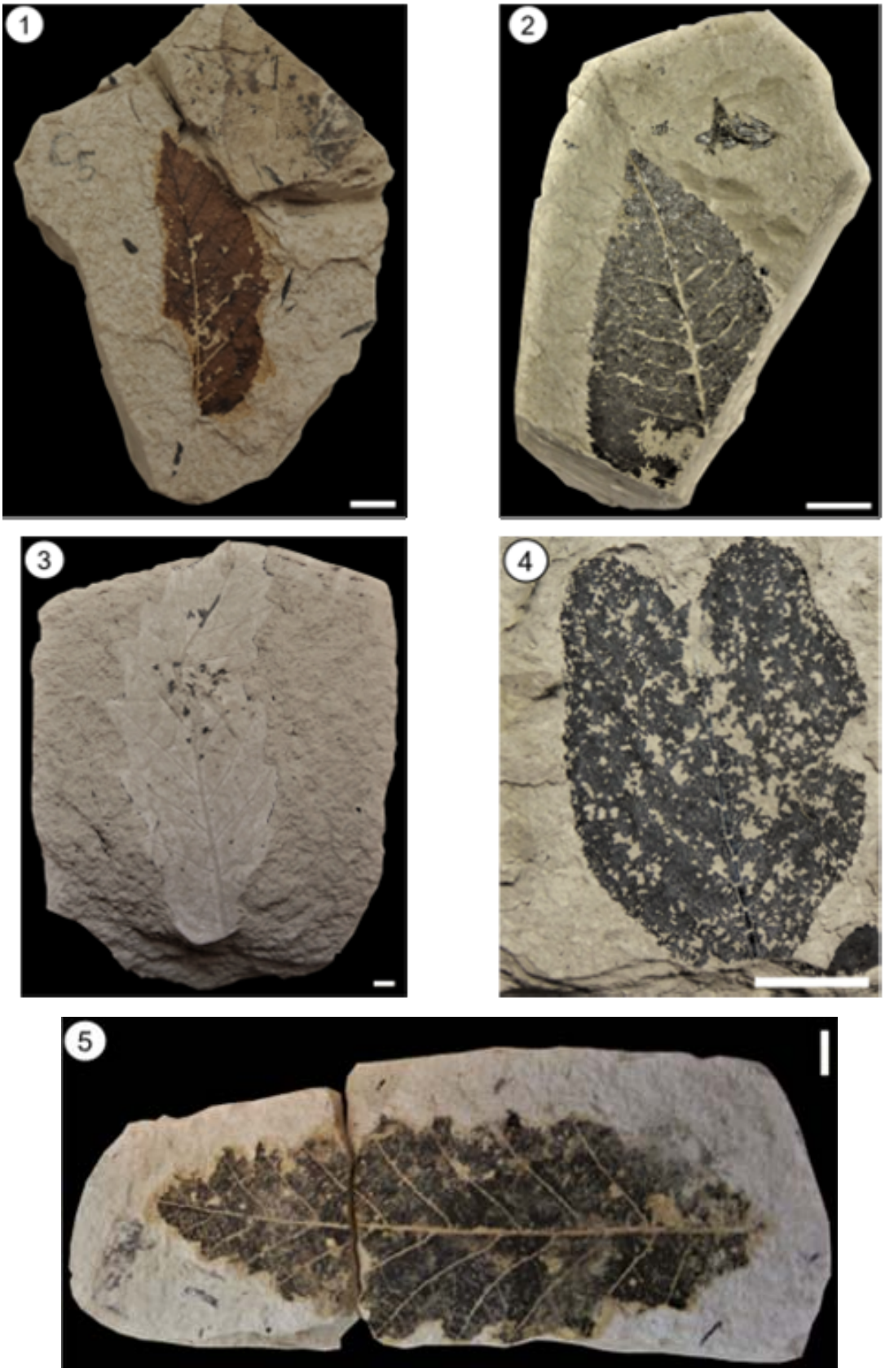
Wolfe J. (1993). A method of obtaining climatic parameters from leaf assemblages. *U.S. Geological Survey Bulletin*, 2040 : 73.

ANNEXE 1. Photos de quelques espèces retrouvées dans le gisement de Murat
Planche 1 : 1. *Zelkova ungerri* aff. *Z. crenata* ; 2. *Zelkova ungerri* aff. *acuminata* ; 3. *Tilia tomentosa* ; 4. *Celtis australis* ; 5. *Acer integerrimum* ; 6. *Dombeyopsis lobata.*



ANNEXE 1. Suite

Planche 2 : 1. *Carpinus suborientalis* ; 2. *Carya minor* ; 3. *Quercus hispanica* ; 4. *Alnus ducalis* ; 5. *Quercus macranthera*



ANNEXE 2. Répartition des espèces actuelles affines des taxons fossiles de Murat (Cantal). Groupe : 1, taxons représentés par plus de 20 feuilles ; 2, taxons représentés par moins de 20 feuilles.

| **Taxons fossiles** | **Taxons actuels affines** | **Répartition** | **Groupe** |
|---|---|---|---|
| *Acer campestre* L. | *Acer campestre* L. | Europe | 2 |
| *Acer integerrimum* (Viv.) Mass. | *Acer cappadocium* Gled. | Asie mineure, Himalaya | 1 |
| | *Acer pictum* Thunb. | Asie | |
| *Acer opulifolium* Chaix | *Acer opalus* Mill. | Europe méridionale, Afrique du Nord | 2 |
| *Acer platanoides* L. | *Acer platanoides* L. | Europe | 2 |
| *Acer sanctae-crucis* Stur | *Acer palmatum* Thunb. | Corée, Japon | 2 |
| *Acer tricuspidatum* Bronn | *Acer rubrum* L. | Amérique du Nord | 2 |
| *Alnus glutinosa* (L.) Gaertn. | *Acer glutinosa* (L.) Gaertn. | Europe, Afrique du Nord | 2 |
| *Alnus ducalis* (C.T.Gaudin) E.Knobloch | - | - | 1 |
| *Betula* sp. | *Betula utilis* D.Don | Himalaya | 1 |
| *Carpinus suborientalis* Sap. | *Carpinus orientalis* Mill. | Péninsules italienne et hellénique, Asie mineure | 1 |
| *Carya minor* Sap. & Mar. | *Carya tomentosa* Sarg. | Amérique du Nord | 1 |
| *Celtis australis* L. | *Celtis australis* L. | Europe méridionale, Asie mineure | 2 |
| *Crataegus* cf. *douglasii* Lindl. | *Crataegus saligna* Greene | Amérique du Nord | 2 |
| *Dombeyopsis lobata* Ung. | *Grewia tiliifolia* Vahl | Afrique de l'Est, Asie du S-E | 1 |
| *Juglans regia* L. | *Juglans regia* L. | Asie mineure et péninsule hellénique | 1 |
| *Populus tremula* L. | *Populus tremula* L. | Eurasie | 2 |
| *Quercus hispanica* Rérolle | *Quercus petraea* (Matt.) Liebl. | Europe | 1 |
| | *Quercus canariensis* Willd. | Afrique du Nord | |
| *Quercus* cf. *macranthera* Fisch. & C.A.Mey. | *Quercus macranthera* Fisch. et C.A.Mey. | Asie mineure | 1 |
| *Tilia tomentosa* Moench | *Tilia tomentosa* Moench | Europe du S-E, Asie du S-O | 2 |
| *Ulmus campestris* L. | *Ulmus glabra* Huds. | Europe | 2 |
| *Ulmus* cf. *fulva* Michx. | *Ulmus rubra* Muhl. | Amérique du Nord | 2 |
| *Zelkova ungerri* Kov. aff. *Z. acuminata* Planch. | *Zelkova serrata* (Thunb.) Makino | Corée, Japon | 1 |
| *Zelkova ungerri* Kov. aff. *Z. crenata* Planch. | *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K.Koch | Asie mineure | 1 |

# DYNAMIQUES PALEOENVIRONNEMENTALES HOLOCENES DE LA TOURBIERE DE LAPSOU (CANTAL, FRANCE)

Mareva Dubois [1], Clara Plancher [2]

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

[1] mareva.dubois@etu.umontpellier.fr, [2] clara.plancher@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Serge Muller

*Citation :* Dubois M. & Plancher C. (2017). Dynamiques paléoenvironnementales holocènes de la tourbière de Lapsou (Cantal, France). *Orpalm Synthesis*, 10(2) : 37-48.

---

**Résumé** : L'étude palynologique a été réalisée dans le but de reconstituer les dynamiques paléoenvironnementales de la tourbière de Lapsou. Les résultats permettent de distinguer trois phases. De 9 770 à 6 450 cal. BP. (Préboréal - Atlantique), le paysage était caractérisé par des forêts mixtes caducifoliées. De 6 450 à 5 333 cal. BP. (Atlantique), une végétation montagnarde s'est développée, avec des sapinières. A partir de 5 333 cal. BP. (Subboréal - Subatlantique), il y eut apparition des hêtres puis une ouverture du milieu causée par la déforestation favorisa les landes à bruyères.

**Mots clés :** Quaternaire récent, Massif Central, pollen, palynologie, anthropisation

**Abstract:** *Holocene palaeoenvironmental dynamics of the Lapsou peatland (Cantal, France)*. The palynological study of the Lapsou peatland was undertaken with the aim of reconstructing the paleoenvironmental dynamics. The obtained results allow distinguishing three phases. From 9,770 to 6,450 cal. BP. (Preboreal - Atlantic), the landscape was characterized by mixed deciduous forests. From 6,450 to 5,333 cal. BP. (Atlantic), there was the establishment of mountain vegetation with firs. Since 5,333 cal. BP. (Subboreal - Subatlantic), beech appeared and an opening, caused by deforestation, favoured heathlands.

**Keywords**: Recent Quaternary, Massif Central, pollen, palynology, anthropization

Les Monts du Cantal présentent de nombreuses tourbières (Miras et al., 2004). Les tourbières sont des habitats humides où la biomasse végétale produite chaque année s'accumule sous forme de tourbe plus qu'elle ne se décompose. Ces puits de carbone sont d'un grand intérêt d'un point de vue paléoécologique par leur capacité d'enregistrer l'histoire des organismes, de la végétation passée et du climat (Payette et al., 2001). Plusieurs outils sont utilisés pour reconstruire les paléoenvironnements à partir de prélèvements de tourbe.

Par exemple, les rhizopodes sont des indicateurs fiables car ils sont abondants, sensibles aux facteurs environnementaux et ont un fort potentiel de fossilisation. Ils sont une composante majeure de la microfaune des tourbières, et leurs tests sont généralement conservés dans la tourbe (Swindles & Roe, 2007). Dans cette étude, c'est la palynologie qui est utilisée. L'analyse pollinique repose sur trois particularités propres aux spores et aux pollens : la spécificité de la membrane pollinique, la grande résistance de cette paroi à la corrosion et l'abondance de leur production qui permet de représenter fidèlement la végétation (Reille, 1987). La

palynologie permet d'étudier les dynamiques végétales et climatiques depuis le Protérozoïque (Playford, 1990). Le Massif Central est l'une des régions les plus étudiées d'Europe Occidentale d'un point de vue palynologique (Reille & De Beaulieu, 1981 ; Reille, 1987 ; Pons et al., 1989 ; Miras et al., 2004). Cependant, aucune étude n'a encore été réalisée sur la tourbière de Lapsou.

Les objectifs du présent travail sont (1) d'inventorier et cartographier la végétation de ce site, (2) d'évaluer l'enregistrement pollinique de la végétation actuelle et (3) de proposer une première reconstitution à faible résolution de l'histoire de la végétation locale et régionale.

## MATERIEL ET METHODES

### 1- Région et site d'étude

Situés au centre ouest du Massif Central, les Monts du Cantal constituent un massif montagneux formé des vestiges du plus grand stratovolcan visible d'Europe et culminent à 1855 m (Nehlig et al., 2003). Les formes actuelles du paysage du Cantal ont été modelées par l'érosion de l'édifice volcanique par les anciens glaciers (Durand, 1947). Par sa structure, sa composition et son altitude, le massif cantalien a exercé une influence forte sur la végétation de la région (Charbonnel, 1913). Le Massif Central présente de très nombreux milieux ouverts constitués de landes à callunes et genêts, de cultures et de pâturages (Pons et al., 1989). Ces milieux, souvent imbriqués, sont parsemés de zones humides. La forêt occupe une superficie importante, avec principalement des hêtraies et des sapinières (Pons et al., 1989). Le climat est caractérisé par des vents violents, des températures moyennes basses, avec de nombreux jours de gel et une saison de végétation brève (Pons et al., 1989). Couvrant une superficie d'environ 240 ha, les tourbières du plateau de Chastel-sur-Murat sont situées à une altitude de 1 200 m. Nous avons étudié l'une d'entre elles, la tourbière de Lapsou, qui occupe une dépression allongée en bordure du plateau.

### 2- Travail de terrain

*Relevés phytosociologiques*

La végétation locale a été caractérisée grâce à des relevés phytosociologiques (Table 1 ; Braun-Blanquet, 1932). Plusieurs zones, représentées par des milieux homogènes, ont été délimitées dans la tourbière (Fig. 1).

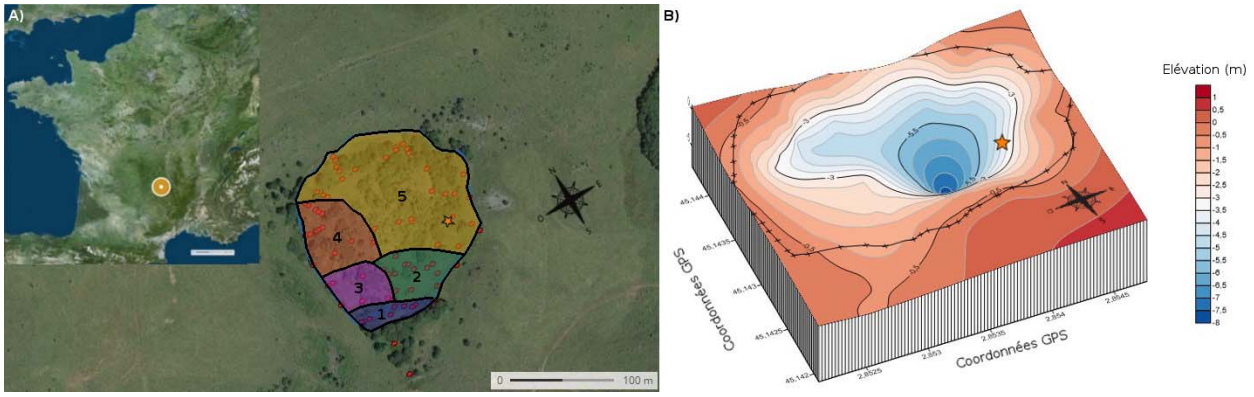



*Figure 1. A) Délimitation de la végétation de la tourbière de Lapsou (Cantal), adapté de Docquier et Terreaux De Félice (2017). Légende: 1 - mare; 2 - platière à Carex diandra; 3 - platière à sphaignes; 4 - platière à Carex canescens; 5 - zone à buttes à Carex nigra. Les points marqués rouges sont les points GPS relevés par Docquier et Terreaux de Félice (2017) pour B) la détermination de la topographie du milieu. L'étoile orange correspond au prélèvement de la carotte LAP2. Le tracé bleu correspond au contour délimité pour la caractérisation de la topographie du site par Docquier et Terreaux De Félice (2017).*

*Table 1. Relevé de la végétation actuelle. Les indices d'abondance/recouvrement respectent la nomenclature de Braun-Blanquet (1932) : +, quelques individus ; 1, 0-5 % ; 2, 5-25 % ; 3, 25-50 % ; 4, 50-75 % ; 5, 75-100 %*

| Espèces | Zone 1 | Zone 2 | Zone 3 | Zone 4 | Zone 5 |
|---|---|---|---|---|---|
| *Agrostis stolonifera* | | 1 | + | 5 | 3-4 |
| *Angelica sylvestris* | | | | 1 | |
| *Athyrium filix-femina* | | | 1 | | + |
| *Aulacomnium palustre* | 1 | 1 | | 1-2 | 2 |
| *Betula pubescens* | | 1 | 1-2 | 1-2 | 2 |
| Cf. *Calliergonella cuspidata* | 2 | | 3 | | |
| *Calluna vulgaris* | | | | | 2 |
| *Carex canescens* | | 3 | | 5 | |
| *Carex diandra* | | 5 | | | |
| *Carex echinata* | | | | | 1 |
| *Carex nigra* | | | | + | 5 |
| *Carex vesicaria* | 3-4 | | | | 1 |
| *Cirsium palustre* | | 2 | 1 | 1 | 2 |
| *Comarum palustre* | 3 | 5 | 1 | 4 | 3 |
| *Dactylorhiza* sp. | | 1 | | 1 | 1 |
| *Drosera rotundifolia* | | | | | 1-2 |
| *Epilobium palustre* | 1 | 2 | 1 | | 2 |
| *Equisetum fluviatile* | 2 | 4 | 5 | 3 | 3 |
| *Eriophorum angustifolium* | | | | | 1-2 |
| *Eriophorum vaginatum* | | | | 1 | 2 |
| *Galium palustre* | 1 | 2 | 2 | 1 | 1 |
| *Galium uliginosum* | | | 1 | 1 | 2 |
| *Holcus lanatus* | | 1 | | | 1 |
| *Juncus acutiflorus* | 3 | | | | |
| *Juncus effusus* | | 1 | | | |
| *Juncus inflexus* | | | | | + |
| *Lotus pedunculatus* | | | | | 1 |
| *Menyanthes trifoliata* | 2 | 2-3 | | | |
| *Molinia caerulea* | | | | 1 | 3-4 |
| *Parnassia palustris* | | | | | 1 |
| *Pinus sylvestris* | | | | | + |
| *Polytrichum* sp. | | | | | 2 |
| *Potamogeton polygonifolius* | 5 | | | | |
| *Potentilla erecta* | | | | | 1 |
| *Salix aurita* | | 2 | 4 | 3 | 3-4 |
| *Salix pentandra* | | 1 | 1 | 1 | 2 |
| *Salix repens* | | 1 | | | 1 |
| *Sphagnum capillifolium* | | | | | 1-2 |
| *Sphagnum contortum* | 1 | | | | |
| *Sphagnum magellanicum* | | | | | 1 |
| *Sphagnum palustre* | | | | 2 | 2 |
| *Sphagnum russowii* | | 1 | | | 2 |
| *Sphagnum subnitens* | | | | | 2-3 |
| *Sphagnum subsecundum* | | | | 2 | |
| *Succisa pratensis* | | | | | 1 |
| *Typha latifolia* | 1 | | | | |
| *Veronica scutellata* | | 1 | | | |
| *Viola palustris* | | | | 1 | 1 |

L'identification des espèces a été réalisée à l'aide de *Flora Gallica* (Tison & de Foucault, 2014) et de la *Flore de la France méditerranéenne continentale* (Tison et al., 2014). Les espèces de sphaignes ont été identifiées à la loupe binoculaire, à l'aide de Daniels & Eddy (1985).

*Prélèvements sédimentaires*

La carotte LAP2 a été prélevée le 8 septembre 2016 par C. Docquier, H. Terreaux De Félice et L. Brémond, à l'aide d'un carottier russe (Jowsey, 1966) sur la bordure est de la tourbière de Lapsou (45°08'35,2"N ; 2°51'15,1"E) (Fig. 1). Ce carottier manuel est bien adapté aux dépôts tourbeux et évite la contamination de la carotte par frottements (Jowsey, 1966). Le matériel utilisé pour le prélèvement n'a permis qu'un prélèvement de 4 m de sédiments.

### 4- Analyses numériques

Le logiciel Polpal 10.12 (Nalepka & Walanus, 2003) a été utilisé pour l'obtention d'un diagramme pollinique à partir des sommes polliniques (hors spores) (Fig. 2). Une classification hiérarchique ascendante (CHA) basée sur la distance de Chord a été réalisée avec le logiciel PAST 3.01 (Hammer et al., 2001) dans le but de zoner le diagramme pollinique (Fig. 3-A). La chronologie de l'étude est basée sur 3 dates radiocarbone (Table 2) et sur des corrélations palyno-stratigraphiques avec le diagramme de Cheylade (Reille & De Beaulieu, 1981 ; Annexe 1). Le modèle âge-profondeur obtenu a permis de calculer les taux d'accumulation sédimentaire (TAS, cm/an) (Fig. 3-A). Afin de tester un éventuel "effet observateur", nous avons réalisé un test non paramétrique de Wilcoxon-Mann Whitney (RStudio) sur la richesse spécifique, pondérée par la somme pollinique.

## RESULTATS

### 1- Inventaire et cartographie de la végétation

La tourbière présente une forme quasi circulaire et est située dans une cuvette (Fig. 1). Le couvert arboré de la tourbière est épars et plusieurs zones ouvertes peuvent être distinguées. L'endroit où a été prélevée la carotte ne correspond pas au point le plus profond de la tourbière (Fig. 1-B). Les données phytosociologiques ont permis d'identifier 5 zones (Fig. 1-A) représentées chacune par une végétation homogène (Table 1). Les zones sont numérotées selon un gradient décroissant d'humidité. La zone 1 présente une mare d'eau libre dominée par *Potamogeton polygonifolius* ; la zone 2, dominée par *Carex diandra*, *Comarum palustre* et *Equisetum fluviatile*, est une platière humide avec de nombreux taxons hygrophiles ; la zone 3 (caractérisée par *Equisetum fluviatile* et *Salix aurita*) est une platière arborée à sphaignes ; la zone 4 (*Agrostis stolonifera*, *Carex canescens*, *Comarum palustre* et *Salix aurita*) est une platière arborée à laîches ; enfin, la zone 5, dominée par *Carex nigra* est une zone à buttes.

### 2- Données polliniques

*Classification hiérarchique ascendante (CHA)*

La CHA permet de regrouper les profondeurs étudiées en trois zones (Fig. 2) : la zone 1, qui comprend les zones 1A (392-252 cm) et 1B (252-140 cm), la zone 2 (140-84 cm) et la zone 3 (84-3 cm). Les distances entre les zones 2 et 3 ne sont pas très importantes, ce qui indique une relative similitude entre elles. La zone 1A regroupe les 3 profondeurs les plus similaires.

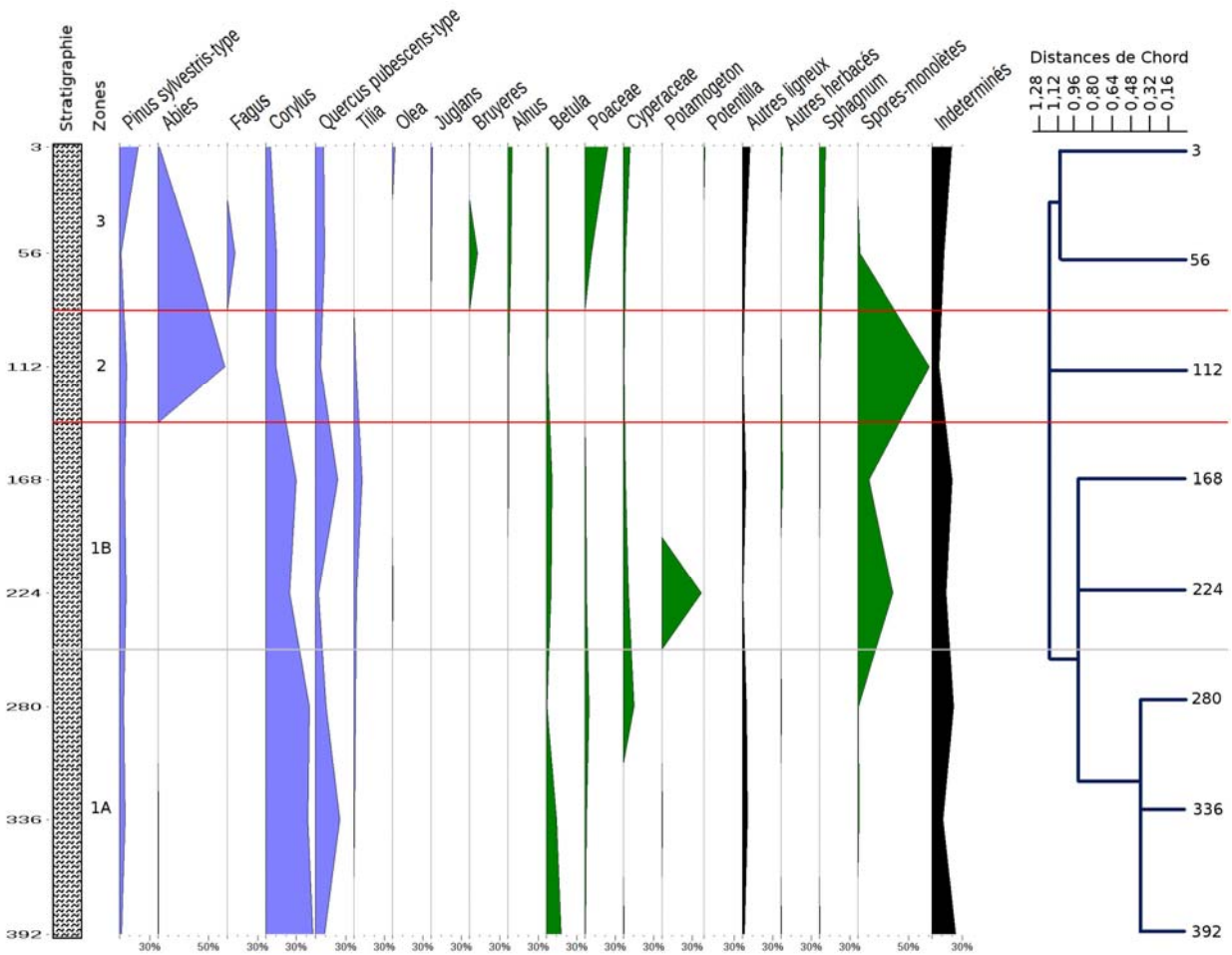



*Figure 2 : Diagramme pollinique de la tourbière de Lapsou (Cantal, France). Les trois principales zones issues de la CHA sont délimitées par les lignes rouges épaisses, la sous-zonation par la ligne grise. Les données polliniques sont en pourcentage de la somme pollinique. Types polliniques bleus : Taxons régionaux; Verts : Locaux; Noirs: Régionaux + Locaux. Bruyères:* Calluna*,* Erica-*type. Autres ligneux:* Fraxinus*,* Quercus ilex-coccifera*,* Ulmus*,* Salix*. Autres herbacés:* Asteraceae*,* Mentha-*type,* Plantago*.*

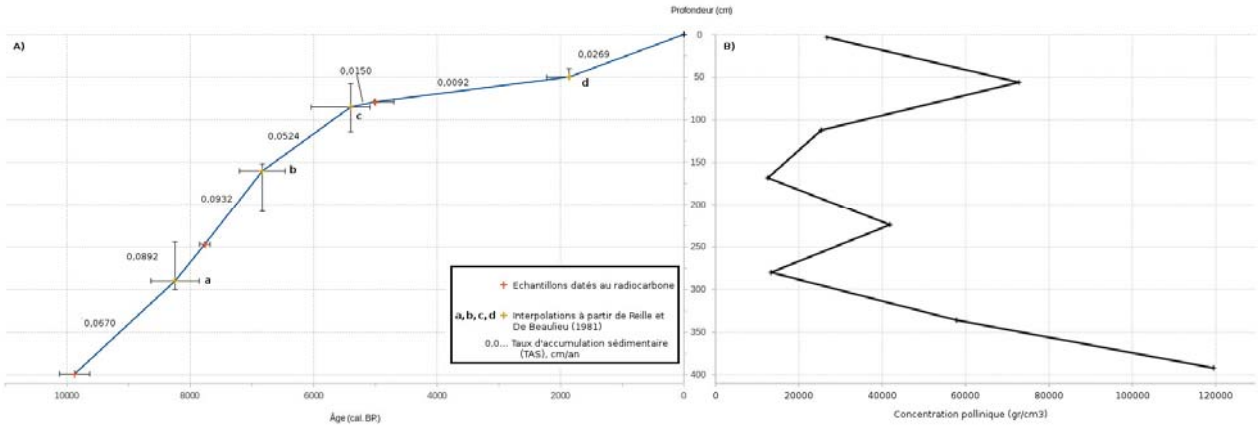



*Figure 3. A) Modèle d'âge proposé pour la carotte prélevée à la tourbière de Lapsou. Les barres horizontales représentent l'intervalle 2δ de l'âge et les barres verticales les intervalles de profondeur correspondant. a : Optimum de* Corylus *; b : Début d'*Abies *et chute de* Corylus*; c : Début de* Fagus*; d : Début du pic récent de Poaceae, selon les dates de Reille & De Beaulieu (1981). B) Evolution de la concentration pollinique en fonction de la profondeur. La concentration pollinique a été calculée selon la formule : CP = (Somme pollinique * Nombre total de lignes * Volume du culot) / (Nombre de lignes comptées * Volume de la goutte * Volume du sédiment).*

*Table 2. Datations radiocarbone de la carotte LAP2 et âges étalonnés. L'âge cal. BP correspond à l'âge de l'intervalle 2δ utilisé dans le modèle âge-profondeur (Fig. 3-A).*

| Prof. (cm) | Code Labo | Age BP | Intervalle 2δ | Age cal. BP |
|---|---|---|---|---|
| 79-80 | Poz-85833 | 4495 ± 35 | 5300-4980 | 4980 |
| 247-248 | Poz-85834 | 6940 ± 35 | 7850-7680 | 7765 |
| 399-400 | Poz-85834 | 8790 ± 40 | 10120-9630 | 9630 |

*Diagramme pollinique*

La zone 1 (396-140 cm) (Fig. 2) est caractérisée par la dominance et la diminution de *Corylus*. *Quercus pubescens*-type présente deux pics d'abondance, un dans chaque sous-groupe. *Pinus* est représenté de manière stable et son abondance est faible. *Abies* est très peu représenté. Chacune des deux sous-zones présente des spécificités. *Betula* est typique de la zone 1A, puis diminue. Cette diminution, à la profondeur 280 cm, est contemporaine d'une hausse des Poaceae et des Cyperaceae dont l'abondance est moindre. Dans la zone 1B, la diminution de *Corylus* et *Quercus pubescens*-type s'effectue de manière synchrone à un pic d'abondance de *Potamogeton* (39%) et de spores monolètes (34%). D'autres taxons de moindre importance apparaissent, tels qu'*Olea*, *Alnus* (<5%) et *Sphagnum* (<10%).

La zone 2 (140-84 cm) est essentiellement caractérisée par la dominance d'*Abies* et des spores monolètes dans le spectre pollinique, synchrone à la diminution de tous les autres types polliniques enregistrés.

La zone 3 (84-3 cm) est caractérisée par la diminution drastique d'*Abies* et des spores monolètes, suivies par l'apparition et la disparition de *Fagus* et *Calluna*, puis par l'augmentation de Pinus et des Poaceae. On note l'apparition de *Juglans*, des bruyères (*Calluna* et *Erica*-type) et de *Potentilla*, qui n'avaient jamais été enregistrés auparavant (<5%).

Le pourcentage de pollens indéterminés oscille entre 7 et 20%. Sur l'ensemble de la carotte, la végétation hydrophytique locale typique de la tourbière est peu représentée.

*Modèle âge-profondeur, concentration pollinique (CP) et différence entre observateurs*

Les dates obtenues par datation au radiocarbone (Table 2) et par interpolation avec le modèle âge-profondeur de Reille & De Beaulieu (1981) sont cohérentes entre elles (Fig. 3-A). Les résultats permettent de dater les zones obtenues par CHA : zone 1A (392-252 cm) de 9 770 à 7 820 cal. BP, zone 1B (252-140 cm) de 7 820 à 6 450 cal. BP, zone 2 (140-84 cm) de 6 450 à 5 330 cal. BP, et zone 3 (84 à 3 cm) de 5 330 à 110 cal. BP. Le TAS n'est pas constant dans le temps, avec un ralentissement notable à partir de 5235 ± 477 ans cal. BP.

Les variations de la concentration pollinique (CP) (Fig. 3-B) illustrent une diminution irrégulière de la quantité de grains de pollen piégés au cours du temps, alors que la sédimentologie révèle un dépôt homogène (tourbe brune) (Fig. 2). Pour deux profondeurs (280 et 168 cm), les CP sont faibles (env. 12000 gr./cm3). Pour ces mêmes profondeurs, les pourcentages de grains de pollen indéterminés sont également élevés. Le test de Wilcoxon-Mann Whitney effectué sur les richesses spécifiques pondérées par les sommes polliniques n'est pas significatif (W= 15 ; *p-value*= 0,083).

## DISCUSSION

### 1- Enregistrement pollinique de la végétation actuelle

*Conservation du pollen*

La sous-représentation de la végétation hydrophytique locale (Cyperaceae, *Potamogeton*, *Sphagnum* ; Fig. 2) pourrait être due à des épisodes d'assèchement du site

d'étude (Tang et al., 2011). L'étude des influx polliniques (grains/cm²/an) serait un complément intéressant permettant de renforcer cette hypothèse, puisque leurs variations peuvent être corrélées à des changements climatiques (Tang et al., 2011). Il est cependant étonnant d'enregistrer de fortes proportions de spores monolètes en même temps qu'une absence d'autres taxons hydrophytiques (Fig. 2). Etudier les macrorestes permettrait peut-être une reconstitution plus fine de la végétation hydrophytique locale.

Les taux d'accumulation sédimentaires (TAS) ne sont pas constants (Fig. 3-A). Ceci peut provenir de variations des conditions environnementales plus ou moins propices à l'apport et à l'accumulation des sédiments dans la zone d'étude. Des variations de TAS sont généralement responsables de variations de concentration pollinique (CP) puisque les pollens déposés sur la zone sont dilués dans une quantité plus ou moins importante de sédiments. Or, les variations des CP ne suivent pas les variations de TAS (Fig. 3-A). Ceci peut être lié à des influx polliniques variables dans le temps et pourrait alors suggérer des changements climatiques (Tang et al., 2011). Les faibles CP (Fig. 3-A), associées à des pourcentages élevés de grains indéterminables (Fig. 2) pour deux échantillons (280 cm et 168 cm), peuvent suggérer une dégradation plus importante dans ces échantillons que dans les autres. Les valeurs peuvent donc être biaisées en faveur des grains les plus résistants (Fellag, 1998) puisqu'ils ne se préservent pas tous de la même façon dans les sédiments (Reille, 1978). Ces considérations laissent donc penser à une modification du site d'étude au cours du temps, pouvant être liée à des changements du climat et perturbant l'enregistrement pollinique local. Toutefois, des erreurs de manipulations lors de l'extraction du pollen ne sont pas à écarter.

*Relation actuelle pollen-végétation*

L'apport pollinique a différentes origines : le pollen d'origine locale provenant de la végétation de la tourbière et le pollen d'origine régionale qui provient d'une végétation distante de quelques kilomètres par rapport à la tourbière (Jacobson & Bradshaw, 1981). La comparaison entre le relevé phytosociologique (Table 1) et le spectre pollinique de surface (Fig. 2) montre, d'une part, que certains taxons absents de la végétation de la tourbière sont enregistrés dans la tourbe de surface : *Abies*, *Alnus*, *Corylus*, *Juglans*, *Quercus pubescens*-type et *Olea*. La présence de ces taxons dans l'assemblage pollinique de surface peut traduire un apport extra-local ou régional, par l'intermédiaire soit du vent soit de l'eau. D'autre part, bien que les pollens de *Pinus* et de *Betula* soient enregistrés dans le spectre de surface et que ces arbres sont présents actuellement sur la tourbière, une origine régionale est possible par anémogamie. La très grande quantité de pollen produite par un individu de *Pinus* et la très faible proportion de pollen retrouvé dans le spectre de surface montre en effet un apport extra-local. Le pollen de bouleau peut être transporté par le vent sur plus de 2000 km (Hjelmroos, 1991) mais, dans le cas de Lapsou, la proportion importante de ce pollens indique davantage une origine locale.

La végétation locale (Table 1) est représentée dans le spectre pollinique de surface (Fig. 2) par plusieurs taxons (*Betula*, *Calluna*, Cyperaceae, Poaceae, *Potamogeton*, *Potentilla*). Mais de nombreuses familles présentes dans la tourbière n'ont pas été trouvées dans les comptages de surface : Apiaceae, Caprifoliaceae, Celastraceae, Droseraceae, Fabaceae, Juncaceae, Menyanthaceae, Onagraceae, Orchidaceae, Plantaginaceae, Rubiaceae, Typhaceae, Violaceae. L'absence de certains taxons locaux, par exemple Juncaceae, peut être expliqué par la fragilité de leur pollen. Certaines espèces sont entomogames, donc moins susceptibles de voir leurs grains de pollen sédimenter dans une tourbière. Il se peut aussi que certains de ces taxons n'aient pas été reconnus par les auteurs et placés dans la catégorie "indéterminés".

Les prélèvements ont été effectués à 3-4 cm de profondeur qui correspond à un âge de plus de 110 cal. BP (Fig. 3-A). Il n'est pas exclu

que la composition végétale de la zone d'étude ait subi des modifications depuis. Le diagramme pollinique semble donc être une représentation partielle de la végétation actuelle pour 3 raisons: (1) le comptage des grains est dirigé sur certains taxons (anémogamie, pollen résistant), (2) la richesse spécifique reconnue par les auteurs est limitée, et (3) il y a un décalage temporel entre la végétation actuelle et le prélèvement de surface.

## 2- Reconstitution de l'histoire de la végétation régionale

*Les forêts caducifoliées du Préboréal jusqu'au milieu de l'Atlantique (10 300-6350 cal. BP)*

Les forêts caducifoliées sont représentées dans la zone 1, qui s'étend de 9 770 à 7 821 cal. BP (Figs. 2 et 3), couvrant une grande partie du Préboréal, le Boréal et le tout début de l'Atlantique. Le paysage environnant était alors caractérisé par une mosaïque complexe de végétation : des noisetiers, installés en maîtres (Reille & De Beaulieu, 1987 ; Pons et al., 1989), des bouleaux, chênes, ormes et quelques îlots de pins (Reille & De Beaulieu, 1981, 1988), formant un paysage forestier mixte. Durant le Préboréal, la rareté des pins est l'une des caractéristiques de la végétation du Massif Central (Reille, 1987). Le faible enregistrement de ce taxon pollinique durant cette période proviendrait de populations éloignées du site d'étude. La diminution de l'enregistrement de bouleaux durant le Boréal est classique partout dans le Massif Central et ailleurs en Europe (Reille, 1987 ; Pons et al., 1989). Ceci pourrait être lié à leur rôle pionnier dans la mise en place des écosystèmes forestiers, et explique leur disparition lors des stades de succession plus avancés (Bégeot, 1998).

La zone 1B qui s'étend de 7 821 à 6450 cal. BP (Figs. 2 et 3) correspond approximativement à la première moitié de l'Atlantique (8 000-6 350 cal. BP). La végétation régionale devait être alors composée de chênaies diversifiées à tilleuls, avec toujours une large présence de noisetiers malgré leur diminution (Fig. 2 ; Reille & De Beaulieu, 1981 ; Reille, 1987). Il semble que durant cette période, le climat soit globalement plus chaud et plus sec avec un taux relativement élevé de Poaceae (Reille, 1987) et entraîne un assèchement des tourbières dans la région (Lemée, 1956 ; Pons et al., 1989). Or, c'est à cette période que le pic d'abondance de *Potamogeton* est enregistré dans la tourbière de Lapsou, caractérisant un milieu aquatique, ainsi qu'une hausse de l'abondance des spores monolètes. Bien qu'il existe de nombreuses fougères de milieux relativement secs, la quantité de spores enregistrées à Lapsou suggère le développement local d'une espèce hydrophytique. La topographie de la zone d'étude (Fig. 1) pourrait avoir permis une rétention d'eau dans la dépression de Lapsou, en dépit du climat sec de cette période.

*L'installation de la végétation montagnarde pendant la deuxième moitié de l'Atlantique (6 350-4 700 cal. BP)*

Entre 6 450 à 5 333 cal. BP (Zone 2 ; Figs. 2 et 3), on assiste à la mise en place de la végétation montagnarde avec l'apparition, puis l'expansion des sapins (Fig. 2). Contrairement à la succession classique du Massif Central (Reille & De Beaulieu, 1981) son expansion apparaît clairement antérieure à celle du hêtre (Fig. 2). L'étude de Reille & De Beaulieu (1981), réalisée dans l'étang de Cheylade localisé à quelques km de la tourbière de Lapsou, montrait la même exception. L'hypothèse avancée par ces auteurs était la proximité d'un refuge glaciaire würmien de sapins situé à l'ouest du Massif Central (Reille & De Beaulieu, 1981 ; Pons et al., 1989), qui aurait facilité son installation dans la zone étudiée. Les données phylogéographiques recueillies sur l'aire européenne du sapin montrent qu'il existait bien une zone refuge dans les Pyrénées, mais que les populations du Massif Central sans exception proviennent de refuges situés dans le nord de l'Adriatique (Muller et al., 2007 ; Liepelt et al., 2009).

*L'impact de l'anthropisation sur les paysages à partir du Subboréal (4 700 cal. BP à aujourd'hui)*

Le Subboréal (zone 3 ; Figs. 2 et 3) est marqué par l'apparition de la hêtraie caractérisée par la diminution synchrone des noisetiers et des tilleuls (Reille, 1987). Le début de la chute de l'enregistrement des hêtres et l'apparition des Graminées marquent le début du Subatlantique (Reille, 1987). La diminution des hêtres et des sapins serait liée à la déforestation, en particulier pour les sapins particulièrement sensibles à la coupe car ne rejetant pas de souche (Reille, 1987 ; Pons et al., 1989), ou aux activités agricoles du Néolithique avec des cultures sur brûlis mises en évidence par la présence de Poaceae (Reille, 1987). L'ouverture du milieu causé par l'intensification des déboisements favorise les landes à callunes ainsi que les apports lointains comme *Olea* (Reille, 1987). La première apparition de *Juglans* traduit son introduction et à sa diffusion par les Romains (Reille, 1987).

Au milieu du Subatlantique, on voit une forte progression des pins, taxons pionniers, qui pourrait être expliquée par la déprise agro-pastorale post-gallo-romaine (Pons et al., 1989). Cette augmentation est synchrone à une régression de Calluna, qui pourrait indiquer que Pinus envahit les landes (Reille, 1987). La surface de la carotte est caractérisée par l'augmentation des taxons typiques de la tourbière, tels que les sphaignes, les Cyperaceae et les saules (Fig. 2). C'est à la fin du Subatlantique qu'on voit un optimum agricole, qui se traduit par la présence accrue de Poaceae.

## 3- Limites de l'étude

La surreprésentation de certains taxons dans les spectres polliniques peut être attribuée à une grande production de pollen (Lemée, 1955 ; Muller et al., 2008), au mode de dispersion (Olivera et al., 2009 ; Matthias et al., 2015) et au type de paysage dans lequel se trouve la tourbière au moment de l'enregistrement (Lemée, 1955). Dans le cadre d'une étude paléoenvironnementale, il semble important de considérer les capacités d'enregistrement pollinique propre à chaque paysage, ce qui n'a pas été considéré ici. C'est aussi par la méthode utilisée ici (pourcentages) que la surreprésentation de certains taxons entraîne la sous-représentation des autres. L'étude des influx polliniques serait intéressante en complément de ce travail, car ces derniers sont indépendants du nombre de grains comptés, et traduisent d'éventuelles modifications dans la composition des communautés végétales (Hicks & Hyvärinen, 1999). D'autre part, même si le test de Wilcoxon-Mann Whitney n'est pas significatif, certaines erreurs ont pu être commises en raison de l'inexpérience des observateurs. Enfin, pour reconstituer les dynamiques paléoenvironnementales depuis la formation de la tourbière en ayant une représentation plus précise de la végétation, il serait intéressant d'étudier une carotte atteignant le fond de la tourbière et de prélever plus d'échantillons le long de la carotte.

## CONCLUSION

L'enregistrement de la végétation hydrophytique est très faible et ne permet pas de reconstituer les dynamiques de la végétation locale. En revanche, les données polliniques rendent beaucoup mieux compte des changements de la végétation régionale. Cette étude, s'étendant de 9 770 à 110 cal. BP, constitue un travail préliminaire à une étude plus approfondie qui rendrait mieux compte des changements de la végétation. Elle montre que la tourbière de Lapsou est propice à l'analyse pollinique. Les résultats obtenus permettent de reconstituer trois phases, dominée successivement par la chênaie (9 770 à 6 440 cal. BP), par la sapinière (6 440 à 5 333 cal. BP), puis par des écosystèmes favorisés par les perturbations anthropiques (hêtraie et landes à callunes). Cette étude palynologique a permis de reconstituer l'évolution de la tourbière étudiée, ainsi que celle de son environnement proche et permet de comprendre que la végétation est liée aux changements climatiques, mais également aux activités anthropiques. L'utilisation d'autres techniques permettant la reconstitution de la végétation pourrait également venir compléter

cette étude. Par exemple, l'analyse de macrorestes végétaux permet d'avoir une identification taxonomique plus précise et aide à la caractérisation de la végétation locale (Birks & Birks, 2000), ce qui serait très intéressant pour ce site d'étude où l'enregistrement pollinique reflète surtout la végétation régionale.

## REFERENCES


Bégeot C. (1998). Le comportement pollinique du Noisetier (*Corylus avellana*), son rôle comme indicateur d'impacts anthropiques? L'exemple d'un transect dans le sud du Jura. *Acta Botanica Gallica*, 145 (4) : 271-279.

Berglund B.E. & Ralska-Jasiewiczowa M. (1986). Pollen analysis and pollen diagrams. In: B.E. Berglund (éd.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. Chichester, UK, pp. 84-455.

Birks H. H., & Birks H. J. B. (2000). Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. *Journal of biogeography*, 27 (1) : 31-35.

Braun-Blanquet J. (1932). *Plant sociology, the study of plant community*. McGraw Hill Book, New York, 432 p.

Charbonnel J.-B. (1913). Essai d'une monographie géobotanique des monts du Cantal. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 60 : CXXXI-CCXXVII.

Daniels R.E. & Eddy A. (1985). *Handbook of European Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton, Huntingdon.

Docquier C. & Terreaux De Félice H. (2017). Reconstitution des variations hydrologiques d'une tourbière : environnement de dépôt et conservation des rhizopodes dans le Cantal (France). *Orpalm Synthesis*, 9 (2) : 49-61.

Durand A. (1947). La vie rurale dans les massifs volcaniques des Dores, du Cézallier, du Cantal et de l'Aubrac. *Les Études Rhodaniennes*, 22 (1) : 177-180.

Fellag H. (1998). Apport de l'analyse pollinique à la connaissance du paléoenvironnement du Paléolithique supérieur de l'abri Pataud (Dordogne, France). *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, 95 (2) : 171-182.

Hammer Ø., Harper D.A.T. & Ryan P.D. (2001). PAST : Paleontological Statistics Software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4 : 1-9.

Hicks S. & Hyvärinen H. (1999). Pollen influx values measured in different sedimentary environments and their palaeoecological implications. *Grana*, 38 (4) : 228-242.

Hjelmroos M. (1991). Evidence of long-distance transport of betula pollen. Grana, 30 (1) : 215-228.

Jacobson G.L & Bradshaw R.H.W. (1981). The selection of Sites for Paleovegetational Studies. *Quaternary Research*, 16 : 80-96.

Jowsey P.C. (1966). An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65 : 245-248.

Lemée G. (1955). L'évolution de la Forêt française au cours du Quaternaire d'après les analyses polliniques. *Revue Forestière Française*, 6 : 442-460.

Lemée G. (1956). Sur l'évolution de la végétation dans le Massif du Cantal au tardiglaciaire et au postglaciaire. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 103, 83-94.

Liepelt S., Cheddadi R., De Beaulieu J.-L., Fady B., Gömöry D., Hussendörfer E., Konnert M., Litt T., Longauer R., Terhürne-Berson R. & Ziegenhagen B., 2009. Postglacial range expansion and its genetic imprints in Abies alba (Mill.) — A synthesis from palaeobotanic and genetic data. *Review of Paleobotany and Palynology*, 153 : 139-149.

Matthias I., Sebastian M., Semmler S. & Giesecke T. (2015). Pollen diversity captures landscape structure and diversity. *Journal of Ecology*, 103 : 880-890.

Miras Y., Vergne V., Guenet P. & Surmely F. (2004). Le Massif Central : premières traces d'anthropisation révélées par l'analyse pollinique des zones humides corrélées aux données archéologiques. In : H. Richard (éd.), *Néolithisation précoce : premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques*. Besançon, pp. 89-105.

Muller S.D., Nakagawa T., De Beaulieu J.-L., Court-Picon M., Carcaillet C., Miramont C., Roiron P., Boutterin C., Ali A.A. & Bruneton H., 2007. Postglacial migration of silver fir (*Abies alba* Mill.) in the south-western Alps. *Journal of Biogeography*, 34 : 876-899.

Muller S.D., Bruneton H., Soulie-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.

Nalepka D. & Walanus A. (2003). Data processing in pollen analysis. *Acta Palaeobotanica*, 43 : 125-134.

Nehlig P., Boivin P., de Goër A., Mergoil J., Prouteau G., Sustrac G. & Thiéblemont D. (2003). Les volcans du Massif central. *Revue Géologues, numéro spécial Massif central* : 1-41.

Olivera M.M., Duivenvoorden J.F. & Hooghiemstra H. (2009). Pollen rain and pollen representation across a forest-páramo ecotone in northern Ecuador. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 157 : 285-300.

Payette S. & Rochefort L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les Presses de l'Université Laval, Laval, 644 p.

Playford G. (1990). *Proterozoic and Paleozoic palynology of Antarctica: a review. In Antarctic Paleobiology*. Springer, New York, pp. 51-70.

Pons A., Reille M. et De Beaulieu J.-L. (1989). La végétation du Massif Central depuis la fin du dernier glaciaire. *Revue de la Société Naturelle d'Auvergne*, 55 : 87-95.

Reille M. (1978). A propos de la disparition du pollen dans certains sédiments minéraux. *Annales des Mines de Belgique*, 6 : 115-20.

Reille M. (1987). L'histoire de la végétation de Margeride (massif central, France) depuis quelque cent siècles révélée par la l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. *Revue du Gevaudan*, 2 : 17-25.

Reille M. (1992-1998). *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Laboratoire de botanique historique et palynologie, Marseille, 521 p.

Reille M., & de Beaulieu J. L. (1981). Analyse Pollinique de L'étang de Cheylade Massif Central, France: Histoire Tardiglaciaire Et Holocène de la Végétation de la Planèze de Saint-Flour. *Comptes rendus des Séances de l'Académie des Sciences*, 292 : 243-246.

Reille M., & De Beaulieu J. L. (1988). History of the Würm and Holocene vegetation in western velay (Massif Central, France): A comparison of pollen analysis from three corings at Lac du Bouchet. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 54 (3-4) : 233-248.

Reimer P. J., Bard, E., Bayliss A., Beck, J.W., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Buck C.E., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Haflidason H., Hajdas I., Hatté C., Heaton T.J., Hoffmann D.L., Hogg A.G., Hughen K.A., Kaiser K.F., Kromer B., Manning S.W., Niu M., Reimer R.W., Richards D.A., Scott, E.M., Southon J.R., Staff R.A., Turney C.S.M. & van der Plicht J. (2013). IntCal13 and Marine13 radiocarbon age calibration curves 0-50,000 years cal BP. *Radiocarbon*, 55 (4) : 1869-1887.

Swindles G.T. & Roe H.M. (2007). Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: Implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252 (3-4) : 486-496.

Tang Z., Ding Z., White P. D., Dong X., Ji J., Jiang H., Luo P. & Wang X. (2011). Late Cenozoic central Asian drying inferred from a palynological record from the northern Tian Shan. Earth and *Planetary Science Letters*, 302 (3) : 439-447.

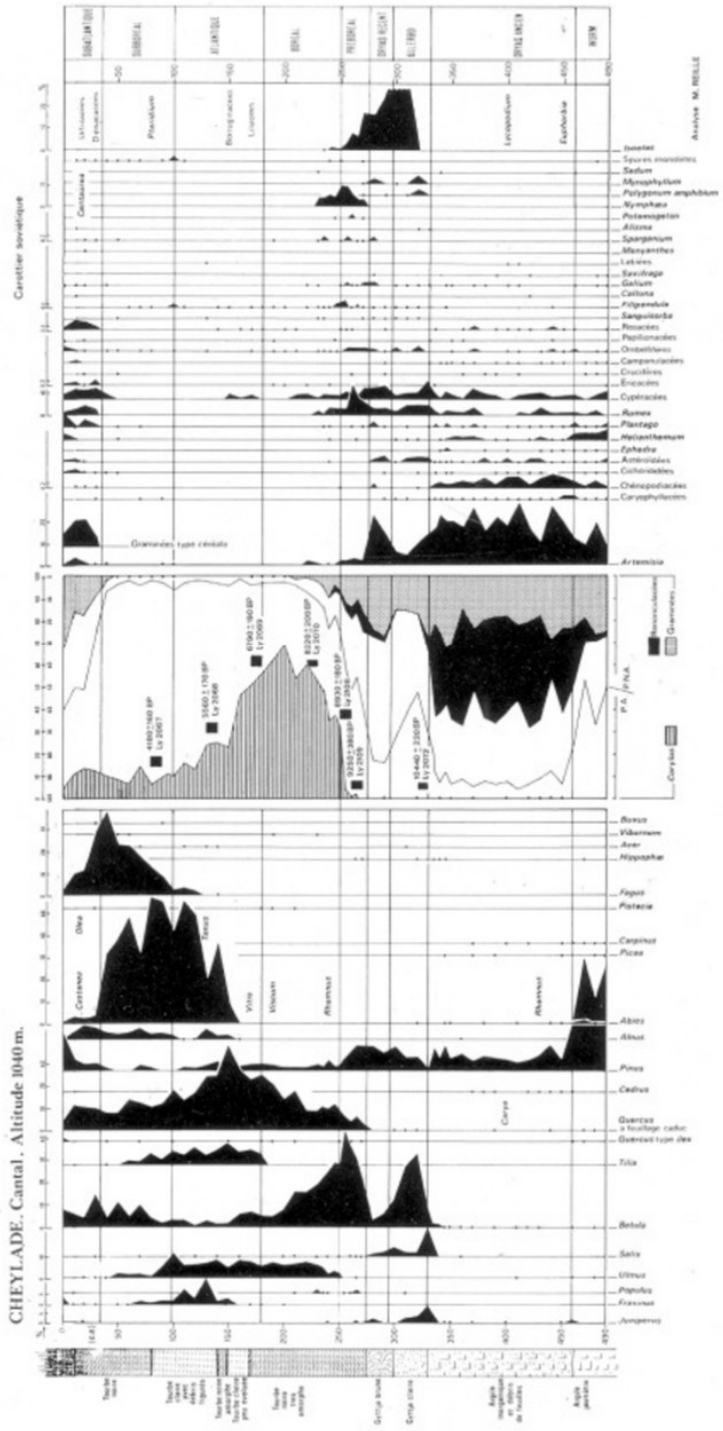
Tison J. M. & De Foucault B. (2014). *Flora Gallica: Flore de France*. Edition Biotope, Mèze, 1196 p.

Tison J. M., Jauzein P., Michaud H., & Michaud H. (2014). *Flore de la France méditerranéenne continentale*. Naturalia publications, Turriers, 2 080 p.

ANNEXE 1. Diagramme pollinique de l'étang de Cheylade (Reille & De Beaulieu, 1981) utilisé pour les corrélations palynostratigraphiques du modèle âge-profondeur (Fig. 3-A).

Annexe 1

C. R. Acad. Sc. Paris, t. 292 (12 janvier 1981) Série III — 24



# RECONSTRUCTION DES VARIATIONS HYDROLOGIQUES D'UNE TOURBIERE DU CANTAL (FRANCE) : ENVIRONNEMENT DE DEPOT ET CONSERVATION DES RHIZOPODES

Christol Docquier [1], Hugues Terreaux de Félice [2]

*Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)*
*Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France*

[1] christol.docquier@etu.umontpellier.fr,[2] hugues.terreaux-de-felice@etu.umontpellier.fr

Encadrement : Laurent Brémond

*Citation :* Docquier C. & Terreaux de Félice H. (2017). Reconstruction des variations hydrologiques d'une tourbière du Cantal (France) : environnement de dépôt et conservation des rhizopodes. *Orpalm Synthesis*, 10(2) : 49-61.

---

**Résumé** : Les rhizopodes (protozoaires) sont d'excellents marqueurs hydrologiques, qui permettent de reconstituer l'hydrologie locale passée. Leur conservation peut cependant être altérée par différents facteurs. L'étude de rhizopodes dans une carotte de sédiments tourbeux remontant sur plusieurs milliers d'années a montré que seul les spécimens actuels des premiers centimètres été conservés. Afin d'expliquer ce résultat surprenant, des analyses de la composition carbonée de la tourbière et de la sédimentologique ont été conduites. Les variations du niveau lacustre en fonction des conditions climatiques semblent être les principales causes de l'altération des tests.

**Mots clés :** sphaignes, conditions climatiques, thécamoebiens, humidité, dégradation

**Abstract:** *Reconstruction of hydrological changes of a peatland of Cantal (France): deposition environment and conservation of rhizopods*. Rhizopods (protozoa) are excellent hydrological markers, which make it possible to reconstitute the past local hydrology. Their preservation can be altered by various factors. The study of rhizopods, in a peat sediments core wich dating from several thousand years, showed that only the currents specimens in the first centimeters was kept. In order to explain this unusual result, tests had led on the composition of the bog and on the sedimentlogy. Variations of the water-table as a function of climatic conditions are the main causes of the alteration of the tests.

**Keywords**: peat mosses, climate conditions, thecamoebians, moisture, degradation

Les tourbières résultent du processus d'entourbement, se produisant à une échelle spatiale réduite. L'entourbement peut être réalisé par comblement d'un plan d'eau libre. Il débute par un développement centripète de plantes riveraines ancrées au substrat (Payette & Rochefort, 2001). La matière organique et autres débris s'accumulent et se dégradent peu en raison des conditions anaérobies du système (Payette & Rochefort, 2001). Les tourbières sont des milieux où le rapport taux d'accumulation/taux de décomposition est très grand car la saturation permanente en eau prive les micro-organismes de l'oxygène nécessaire à leur métabolisme.

Constituées de matière organique, peu ou pas décomposée, elles sont favorables au

développement des sphaignes (Sphagnum, Sphagnaceae) (Boudreau & Rochefort, 1999) et des rhizopodes ou thécamoebiens (Dragesco, 1980). Ces derniers sont des amibes produisant un test à forte variabilité morphologique, résistant relativement bien à la décomposition. L'identification des rhizopodes est basée sur la morphologie des tests (Booth & Sullivan, 2007).

Une étude faite dans la vallée de Galeizon, relativement proche de notre lieu d'étude, permis d'identifier des rhizopodes présentant des exigences écologiques plus ou moins strictes, parmi lesquels plusieurs espèces cosmopolites (Minana et al., 2012).

Dans les tourbières, leur distribution est principalement contrôlée par les conditions hydrologiques locales, qui sont à la fois influencées par les variations climatiques, mais également par le processus de *terrestrialisation* du milieu. Comme l'a montré Lamarre (2011), les rhizopodes sont des outils intéressants pour reconstruire ces dynamiques paléohydrologqiues. Les variations climatiques, susceptibles d'entraîner l'assèchement et donc l'oxygénation du substrat, peuvent altérer la conservation des tests (Lousier & Parkinson, 1981). La conservation de la matière organique est elle aussi dépendante de l'humidité : elle se minéralise d'autant plus vite que le niveau de la nappe d'eau est bas (Lousier & Parkinson, 1981).

Cette étude porte sur une tourbière à sphaignes se trouvant dans le Cantal près de la ville de Murat. L'analyse des sédiments et des assemblages de rhizopodes a été réalisée dans le but de reconstituer la nature des dépôts et les conditions hydrologiques passées.

## MATERIEL ET METHODES

### 1- Description du site

Le Cantal est un département de la région Auvergne-Rhône-Alpes. Il est constitué en grande partie de massifs montagneux dominés par le Plomb du Cantal, vestige du plus grand volcan d'Europe. La dernière période glaciaire, qui s'est terminée il y a 18 000 ans, a façonné les flancs des montagnes nous permettant aujourd'hui d'observer de larges vallées, propices à la formation de petits lacs alimentés par la forte pluviométrie. La tourbière étudiée (tourbière de Lapsou) s'est formée dans une dépression (Fig. 1) sur un plateau aux alentours de 1200 m d'altitude. Elle est localisée dans la région la moins pluvieuse du Cantal avec 550 mm/an (630 mm/an pour Montpellier (meteofrance.fr) contre 1400 mm/an pour Aurillac, par exemple. Le Cantal subit parfois des étés très secs, suffisamment pour que des restrictions d'eau soient mises en place. On y trouve un climat continental tempéré avec une forte amplitude thermique durant l'année, et des pluies souvent importantes et de courte durée.

### 2- Carottage

La tourbière de Lapsou, à environ 6 km au nord, nord-ouest de Murat (Fig. 1). Des sondages avec une tige en métal de 4 m ont permis d'établir la topographie du fond de la tourbière (Fig. 1). Un carottage de 400 cm a été réalisé, dans un seul trou, à l'aide d'un carottier russe dont la chambre de collecte de sédiments mesure 56 cm de long sur 5 cm de large. Le carottage a été fait par tranche de 56 cm. Les prélèvements étant réalisés dans un seul et même trou, les 6 cm supérieurs de chaque carotte n'ont pas été conservés afin d'éliminer les séquences communes avec le prélèvement précédent. Un second carottage, réalisé le 23 novembre 2016 par L.Brémond et C. Favier, a permis d'atteindre la profondeur de 8 m au centre de la dépression.

### 3- Extraction des Rhizopodes

Huit échantillons de tourbe ont été prélevés tous les 56 cm sur l'ensemble de la carotte, afin d'obtenir une résolution basse mais homogène. La mesure de la concentration étant basée sur la méthode volumétrique, nous n'avons pas ajouté de tablettes de *Lycopodium clavatum*. 2 gouttes de safranine et 1 ml de glycérine ont été ajoutés au culot. Une goutte de solution et 3 gouttes de glycérine ont été déposées entre lame et lamelle pour une observation au microscope

optique (objectif x 40). Le comptage est réalisé jusqu'à un seuil de 150 individus par profondeur et par observation, permettant d'avoir une bonne représentation du milieu tout en gardant une précision statistique acceptable (Payne & Mitchell, 2008). L'identification a été basée sur la clé d'identification de Charman et al. (2000).

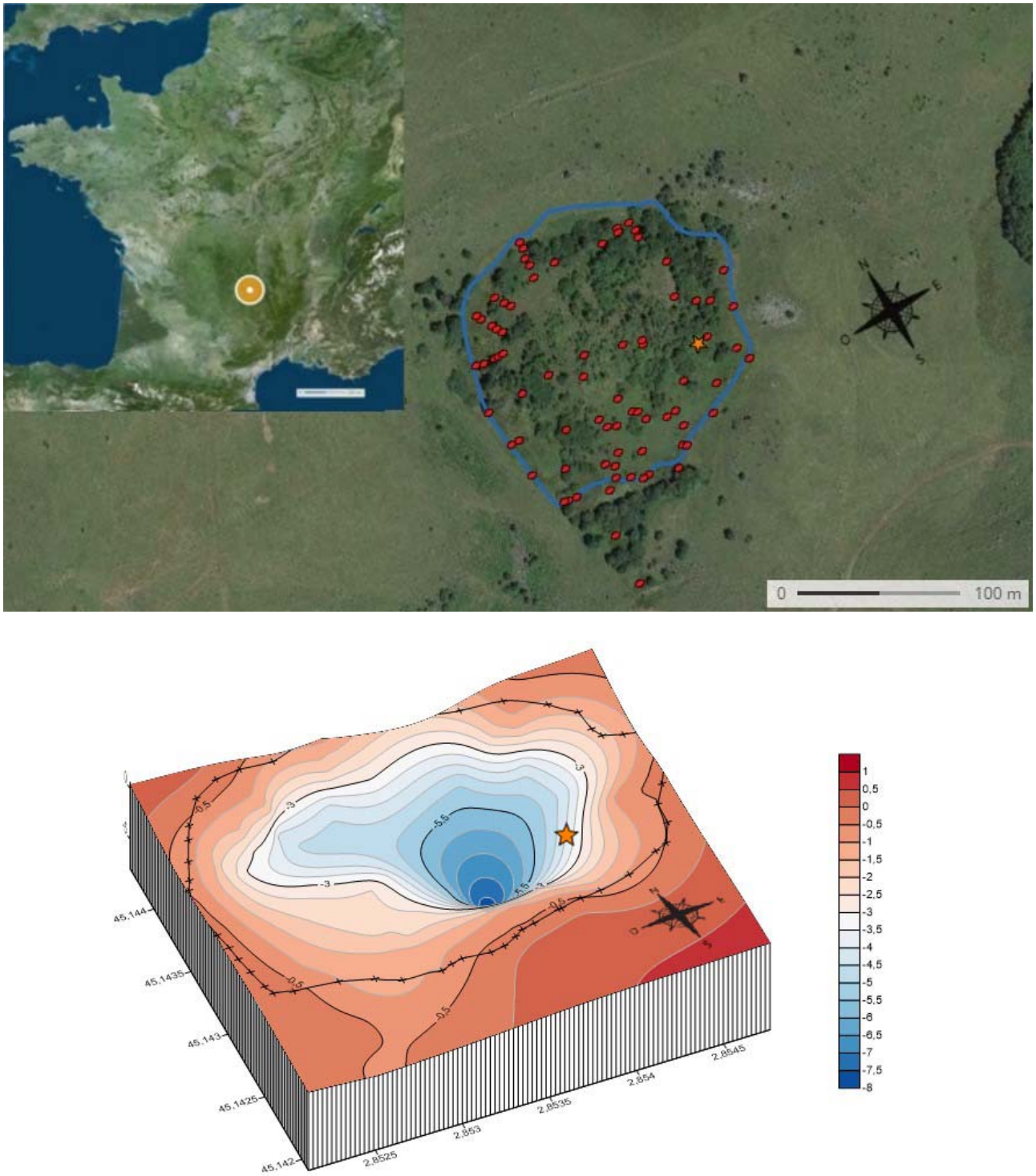



*Figure 1. Tourbière de Lapsou. En haut, localisation de la tourbière indiquant les points sondés (rouge) et le carottage (étoile orange) ; en bas, topographie de la tourbière et position du carottage (étoile orange). Profondeur en mètres.*

## 4- Sédimentologie

Un volume de 1 $cm^3$ a été prélevé tous les 10 cm soit 40 échantillons, pour être dilué avec de l'eau distillée dans une boîte de Pétri et observé à la loupe binoculaire. L'observation à la loupe binoculaire a permis de différencier les débris ligneux (Dl), la matière herbacée (Th), la matière bryophytique (Tb) et la matière décomposée non identifiable (Ld). La quantification de ces éléments a été réalisée en suivant une échelle d'abondance allant de 0 à 4. Notons que lors d'une observation en très faible quantité d'éléments, leur abondance est notifiée par un "+", rapportée à une valeur de 0,1 dans le diagramme. Enfin, les échantillons des profondeurs 75, 250 et 400 cm ont été datés par le Laboratoire Radiocarbone de Poznan (Pologne) grâce à une méthode mesurant la désintégration des noyaux d'atomes de carbone radioactif.

## 5- Perte au feu

40 échantillons de tourbe ont été prélevés et traités selon le protocole établi par Heiri et al. (2001). Le but de la perte au feu est de connaître la masse de matière organique en brûlant à 550°C, la masse de carbonates en brûlant à 950°C et la masse des autres minéraux par défaut. L'ensemble des prélèvements a été pesé au début de l'expérience, après le séchage à 105°C, et après les calcinations à 550 et à 950°C.

## 6- Identification des sphaignes :

Le prélèvement des restes de bryophytes a été fait à deux profondeurs : 5-10 cm et 275-280 cm. Les sphaignes ont été identifiées sous la loupe binoculaire à partir de feuilles entières ou de débris de feuilles prélevées dans un échantillon de tourbe, puis placées entre lame et lamelle. La détermination a été faite à l'aide de la flore de Daniels & Eddy (1990).

# RESULTATS

## 1- Chronologie de l'étude

Dubois & Plancher (2017) ont réalisé une corrélation palynostratigraphique de leur diagramme pollinique avec celui de Reille & De Beaulieu (1981). Elles ont ainsi pu utiliser les dates mesurées par Reille & De Beaulieu (1981) pour les ajouter à celles réalisées sur la tourbière de Lapsou. Pour pallier le manque de données entre les échantillonnages (échantillons prélevés tous les 56 cm), Dubois & Plancher (2017) ont augmenté la taille des barres d'erreurs.

La Figure 2 montre que la courbe âge-profondeur n'est pas linéaire et qu'elle peut être subdivisée en 3 sous-parties. Les 75 cm supérieurs contiennent la moitié de l'âge de la tourbière, soit les 5 derniers millénaires, les 200 cm suivants représentent 3000 ans, alors que les 125 cm inférieurs n'en représentent que 2000.

## 2- Topographie de la tourbière de Lapsou

La modélisation en 3D de la topographie de la tourbière (Fig. 1) montre un seul point à 8 m, ce qui ne reflète pas la réalité. On suppose que la tourbière a plus ou moins la forme d'un bol avec une zone à 8 m de profondeur, et non pas juste un point.

## 3- Étude des rhizopodes

Les rhizopodes n'ont été observés qu'à la profondeur 5-6 cm (Table 1). Les identifications réalisées recoupent 12 familles et 14 espèces différentes identifiées grâce à la clé de Charman et al. (2000). Deux espèces de sphaignes sont également identifiées, une uniquement dans le registre fossile (*Sphagnum teres*) et une toujours présente actuellement sur le site (*S. palustre*).

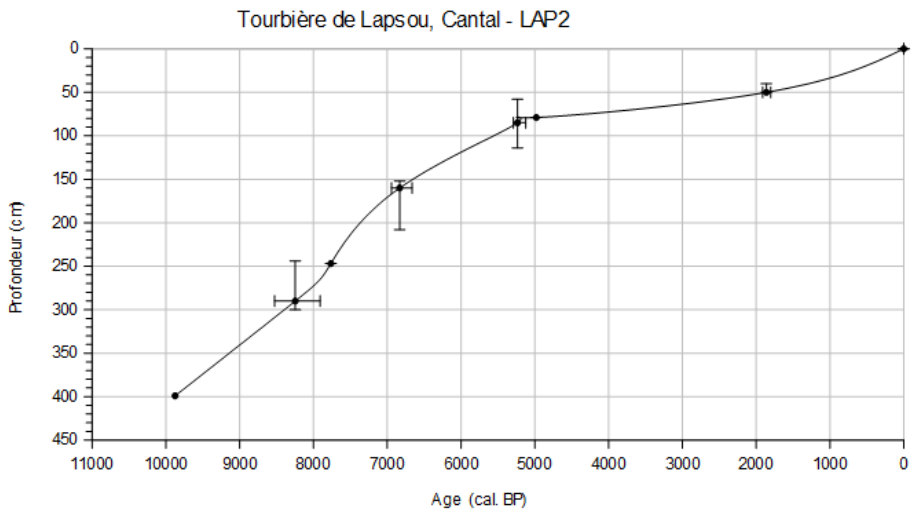



*Figure 2. Modèle d'âge-profondeur, intégrant les corrélations palynostratigraphiques avec l'étude de Reille & De Beaulieu (1981).*

| Taxon | Abondance pour 75 µL |
|---|---|
| *Arcella artocera* | 1 |
| *Assulina minor* | 10 |
| *Campascus minutus* | 5 |
| *Centropyxis ecornis* | 21 |
| *Centropyxis platystoma* | 36 |
| *Cyclopyxis arcelloides* | 80 |
| *Euglypha* sp. (1) | 20 |
| *Euglypha* sp. (2) | 1 |
| *Nebela collaris* | 4 |
| *Nebela militaire* | 5 |
| *Nebela tinta* | 12 |
| *Nebela tubulosa* | 12 |
| *Phryganella acropodia* | 10 |
| *Quadrulella symetrica* | 52 |
| *Sphenoderia lenta* | 3 |
| *Tracheleuglypha* sp. | 112 |

*Table 1. Abondance des rhizopodes pour le niveau 5-6 cm*

## 4-Étude des sédiments et des macrorestes

La Figure 3 montre que la matière organique augmente entre 400 et 300 cm, passant de 50 à 90 %, puis est comprise entre 80 et 90 % dans le reste de la carotte. La portion de carbonates est comprise entre 2 et 3 % entre 400 et 300 cm, puis est inférieure à 1 % de 300 à 0 cm. Les autres éléments minéraux augmentent de 400 à 300 cm passant de 45 à 5 %, puis oscillent entre 5 et 20 % de 300 à 0 cm. Les courbes Ld, Th, Tb et Dl représentent la composition de la matière organique.

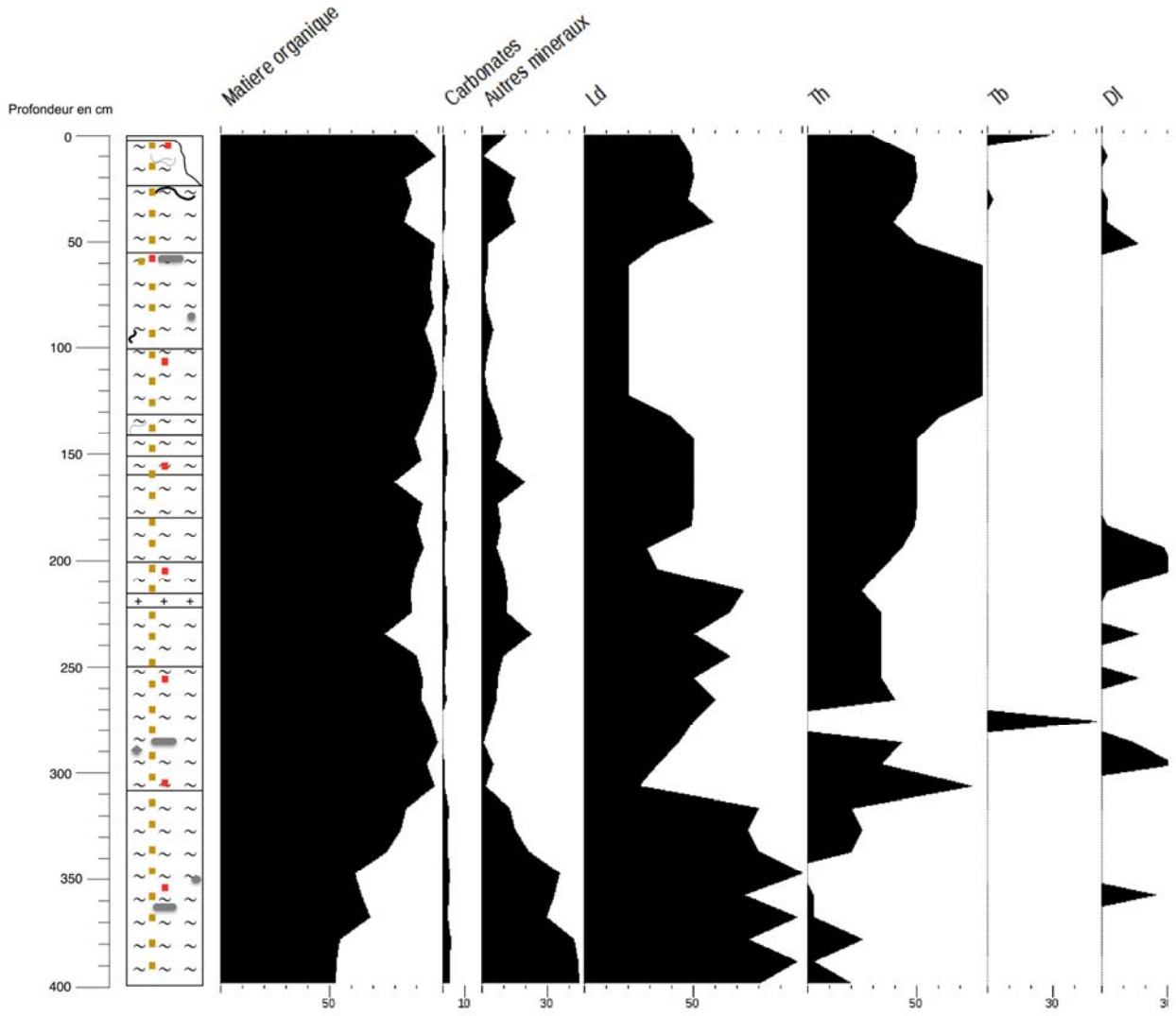



*Figure 3. Résultats de la perte au feu et détail de la composition de la matière organique. Dl : débris ligneux, Th : débris herbacés, Tb : débris bryophytique, Ld : débris non-identifiable < 2mm. Courbes en pourcentages.*

La Figure 4 présente la présence/absence d'éléments en fonction de la profondeur. Par exemple, le champignon *Cenoccocum graniforme* est retrouvé entre 135 et 285 cm, quasiment sans interruption. On retrouve des charbons à de nombreuses profondeurs, ainsi que des éléments de bois.

La Figure 5 illustre la présence de bois à de nombreuses profondeurs, suggérant un important couvert boisé.

## DISCUSSION

### 1-Origine et développement de la tourbière

La tourbière de Lapsou est aujourd'hui une tourbière à sphaignes. Sa surface est relativement plane et est recouverte à 50% d'arbres et d'arbustes. Sa formation dans une dépression du sol en fait une tourbière topogène. Elle semblerait aussi être au moins en partie ombrotrophe, car une partie de sa surface est occupée par des buttes de sphaignes (*S. rubellum, S. capillifolium*), dont l'apport d'eau serait principalement issu des précipitations. La présence de graines de *Potamogeton* à la base du carottage indique

que la tourbière était au moins partiellement submergée il y a 10 000 ans. Cette interprétation concorde avec l'observation d'une carotte de 8 m extraite par L. Brémond et C. Favier au centre de la tourbière. Cette seconde séquence a révélé une très forte abondance de diatomées et d'argile dans le premier mètre basal, qui témoigne d'un milieu de dépôt lacustre (Lortie, 1983).

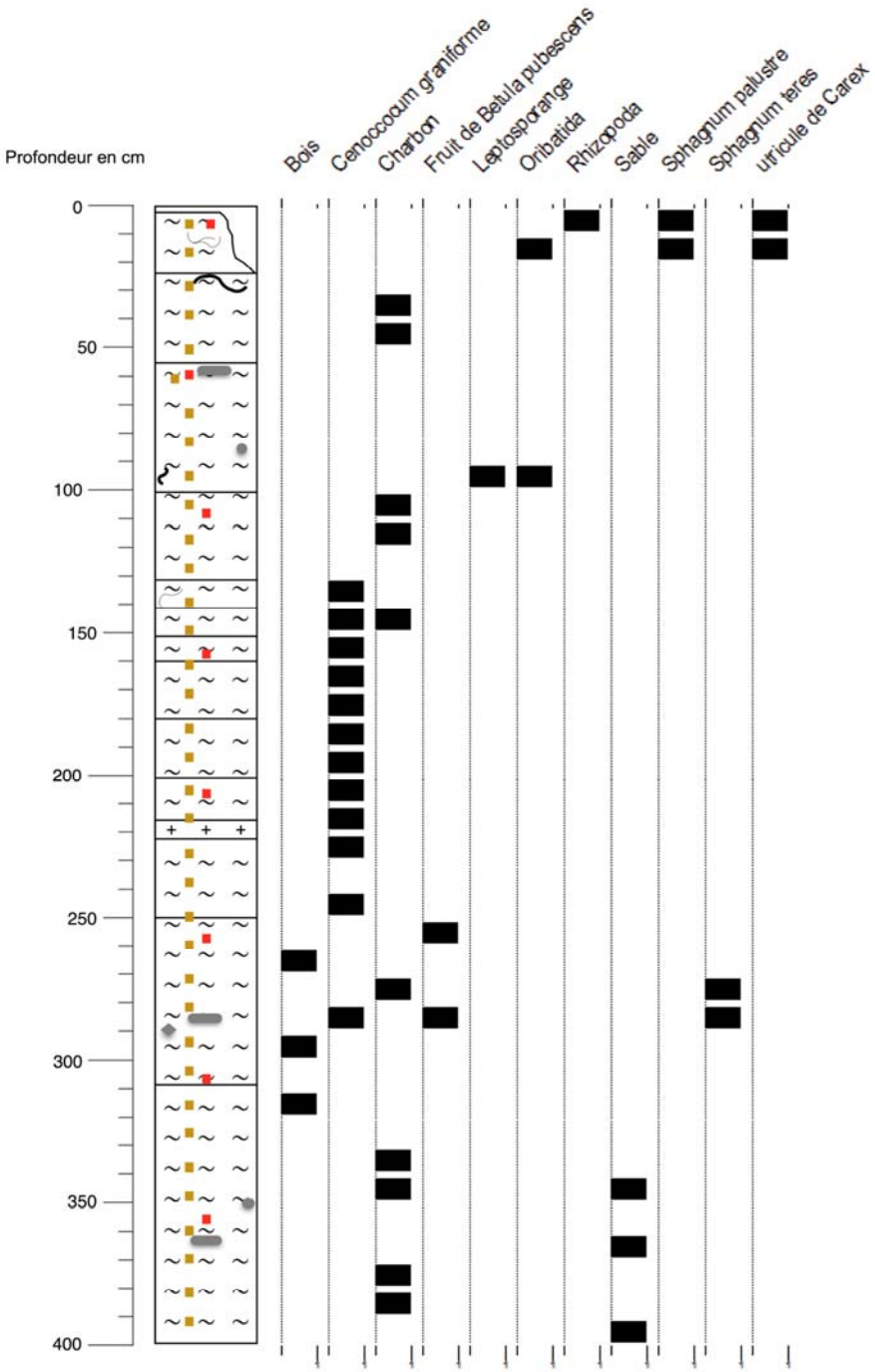



*Figure 4. Présence ou absence d'élément remarquable identifié lors de l'analyse sédimentologique en fonction de la profondeur.*

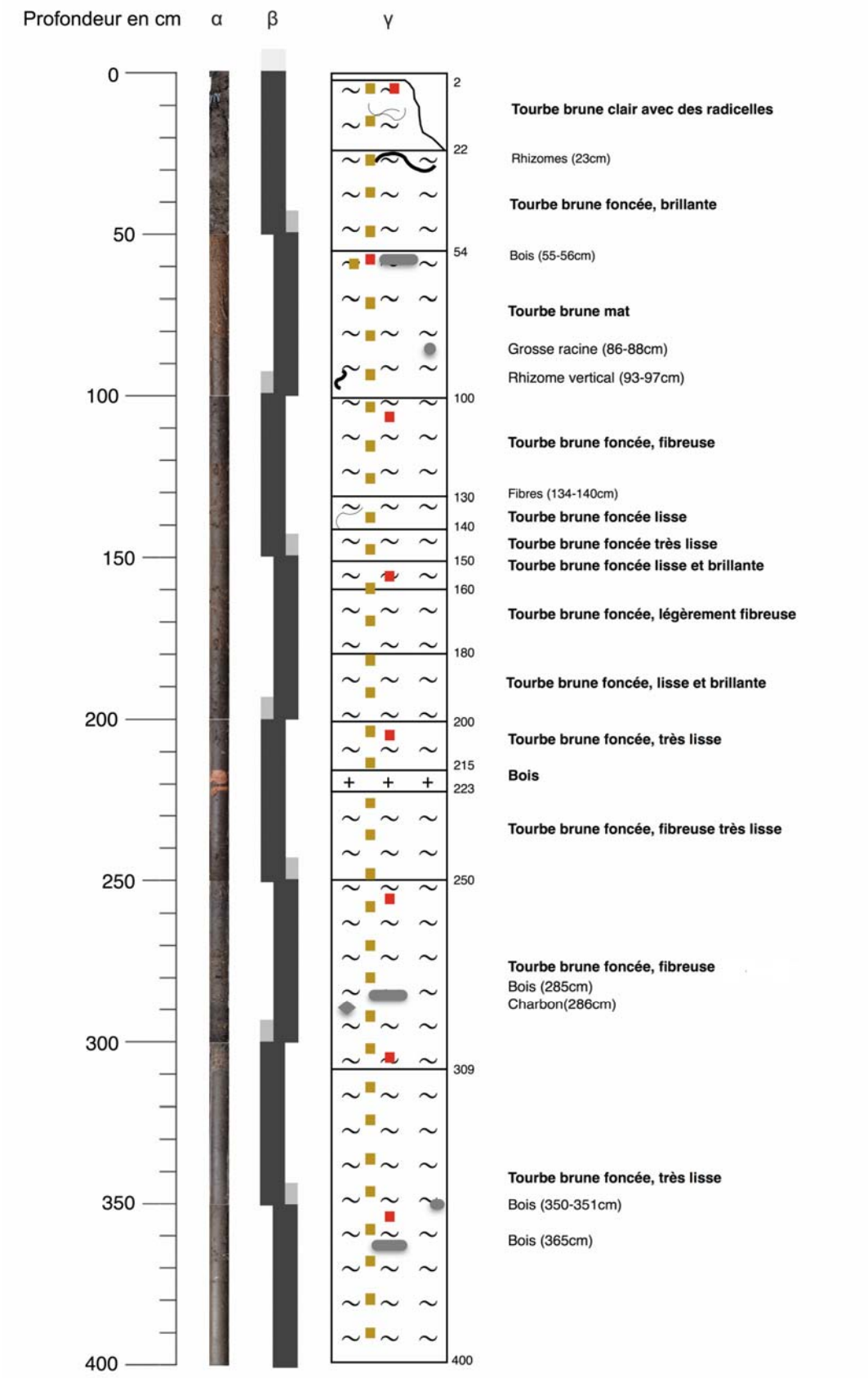



*Figure 5. Stratigraphie et échantillonnage de la carotte, chaque carré gris clair correspond à un échantillon retiré. Position des échantillons prélevés pour l'observation des rhizopodes : carré rouge. Position des échantillons prélevés pour la perte au feu et la sédimentologie : carré marron.*

La tourbière semble s'être formée par entourbement et comblement progressif d'un lac bordé d'arbustes et d'herbacées hydrophytiques (potamots, bryophytes). L'abaissement du niveau lacustre lors d'épisodes secs a pu permettre à la végétation de coloniser le milieu du bassin (Payette & Rochefort, 2001).

Durant la première moitié de l'existence de la tourbière (jusqu'à environ 5000 cal. BP), la tourbe accumulée représente 81% de la hauteur de tourbe actuelle (Fig. 1). Cette accumulation rapide peut être due à un important couvert boisé témoignant d'un niveau lacustre bas (Payette & Rochefort, 2001). C'est notamment à cette période que l'on retrouve beaucoup de débris ligneux (Fig. 4).

## 2-Conservation des rhizopodes

Les tests de rhizopodes se conservent dans des conditions optimales plusieurs siècles voire plusieurs dizaines de siècles (Grospietsch, 1976). Dans cette étude, les rhizopodes n'ont été observés qu'en surface (5-6 cm) et correspondent à un assemblage actuel. Ces amibes sont très généralement trouvées en association avec des sphaignes (Mitchell et al., 2001 ; Booth et al., 2004). Pourtant aucun rhizopode n'a été retrouvé à 275 cm, où des sphaignes ont été observées. Pour expliquer l'absence de rhizopodes, il y a deux possibilités : soit il n'y a pas eu de rhizopodes, soit leurs tests n'ont pas été conservés. La présence de rhizopodes a été attestée dans une large gamme de milieux humides (tourbières, lacs, flaques ; Warner & Charman, 1994) ce qui rend peu probable la première hypothèse.

Il semble que l'effet de la température (variations causées par les conditions climatiques) est négligeable sur la décomposition des tests, même si l'augmentation de la température favorise l'activité biologique (Lousier & Parkinson, 1981). En revanche, l'influence de l'humidité du sol sur l'activité biologique de la communauté bactérienne peut avoir un effet significatif sur l'altération des tests (Lousier & Parkinson, 1981). La composition des tests peut également être plus ou moins sensible à la détérioration (Lousier & Parkinson, 1981). Les tests composés de plaques se décomposent beaucoup plus rapidement que les tests composés de particules maintenues par du ciment organique.

Patterson & Kumar (2002) montrent par exemple que les tests produits par le genre *Euglypha* subissent une importante détérioration lorsque le pH est bas. Cela est dû en partie à leurs tests formés de plaques chevauchantes.

De plus, Swindles & Roe (2007) ont montré que les conditions de préservation des tests dans les tourbières sont un équilibre entre la chimie, l'hydrologie, l'abondance des communautés bactériennes, le type de végétation, les activités anthropiques et le temps.

Mais il est important de remarquer que lors de l'expérience menée par Lousier & Parkinson (1981), un fort taux de décomposition est observé alors que Coûteaux (1976) n'en observe pas. Les deux expériences diffèrent par le fait que Lousier & Parkinson (1981) ont stérilisé leurs échantillons en les chauffant à 80°C, alors que Coûteaux (1976) utilise des rayons X. Il apparaîtrait alors que l'exposition des échantillons à des hautes températures créerait des faiblesses qui accentueraient la décomposition naturelle. On pourrait émettre l'hypothèse que l'absence de rhizopodes dans la carotte serait liée à une exposition à de fortes températures, par exemple lors d'incendies. Cependant, cette hypothèse n'est pas supportée par l'abondance des charbons dans la carotte (Fig. 3).

Dans un autre registre, Ponge et al. (1986) ont décrit une augmentation d'activité mycorhizienne très importante de *Cenoccocum graniforme* lorsque l'humidité diminue. Nous retrouvons parallèlement une présence quasi-continue de *C. graniforme* de 285 à 135 cm (8000 à 6200 cal. BP, environ). Elle témoigne d'un épisode plus sec favorable à une aération plus importante du sol, probablement causé par un abaissement du niveau de la nappe phréatique pendant presque 2000 ans, temps durant lequel

l'activité bactérienne du sol a pu augmenter (milieu aérobie). Cette activité aurait accéléré la décomposition des tests et en particulier ceux assemblés par du ciment organique. Ponge et al. (1986) montrent aussi que l'augmentation d'activité mycorhizienne est corrélée avec la diminution de l'intensité lumineuse, ce qui est cohérent avec l'abondance de pollens de grands ligneux (notamment *Corylus* et *Quercus*) retrouvés à ces mêmes profondeurs (Dubois & Plancher, 2017).

### 3- Dynamique écologique

Les sédiments argileux et la présence de diatomées entre 7 et 6 m sur la carotte n°2, ainsi que la présence de graines de *Potamogeton* à la base de la carotte n°1 suggèrent que la tourbière s'est formée par comblement d'un lac.

Il est possible que les conditions hydrologiques de la tourbière pendant les premiers millénaires n'aient pas été homogènes, avec un centre plus humide et une périphérie plus sèche avec la présence de grands ligneux. Ceci est appuyé par la présence d'importants éléments de bois dans la partie inférieure de la carotte (Fig. 4) mais aussi par la topographie (Fig. 1b). En effet, il serait possible que l'eau se soit écoulée de la périphérie vers le centre, jusqu'à ce que la tourbière présente une surface plane. Par la suite, le milieu s'est homogénéisé avec une présence relativement importante de grands ligneux (Dubois & Plancher, 2017). L'absence des rhizopodes dans les sédiments suggère l'occurrence régulière de périodes sèches, peut-être sur un rythme annuel.

Le milieu de dépôt aurait connu 3 phases : une première lacustre avec une ripisylve, une seconde de tourbière avec un environnement plus sec et boisé, puis une dernière plus humide avec une ouverture des milieux semblable à l'actuel.

## CONCLUSION

Cette étude montre que la conservation des tests de rhizopodes n'est pas systématique dans les milieux tourbeux. Les conditions hydrologiques de la tourbière ont connu d'importants changements, particulièrement il y a 5000 ans, en passant d'un milieu plutôt sec à un milieu plus humide. Les variations de la nappe d'eau en fonction des conditions climatiques sont les principales causes de l'altération des tests. En effet, plus les milieux deviennent secs et plus ils sont oxygénés, ce qui a pour effet de relancer le métabolisme des microorganismes du sol agissant directement sur la dégradation des tests. De plus, la densité de grands ligneux est directement corrélée avec le taux d'humidité (Ponge et al., 1986). Pour compléter cette étude, il serait intéressant d'augmenter le nombre de carottages afin de vérifier la distribution de rhizopodes, ainsi que de réaliser une analyse complète du carottage de la zone la plus profonde de la tourbière afin de confirmer l'écologie et le fonctionnement temporel de la tourbière dans son ensemble.

## RÉFÉRENCES


Booth R.K. (2002). Testate amoebae as paleoindicators of surface-moisture changes on Michigan peatlands: modern ecology and hydrological calibration. *Journal of Paleolimnology*, 28(3) : 329-348.

Booth R.K., Jackson S.T. & Gray, C.E. (2004). Paleoecology and high-resolution paleohydrology of a kettle peatland in upper Michigan. *Quaternary Research*, 61(1) : 1-13.

Booth R.K. & Sullivan M. (2007). *Key of testate amoebae inhabiting Sphagnum-dominated peatlands with an emphasis on taxa preserved in Holocene sediments*. Lehigh University, Bethlehem.

Boudreau S. & Rochefort L. (1999). Établissement de sphaignes introduites sous diverses communautés végétales recolonisant les tourbières après l'exploitation. *Ecologie*, 30 (1) : 53-62.

Charman D.J., Hendon D. & Woodland W.A. (2000). *The identification of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in peats*. Quaternary Research Association, London, 147 p.

Coûteaux M.-M. (1976). *Dynamisme de l'équilibre des thécamoebiens dans*

*quelques sols climaciques*. Mémoires du Musée d'Histoire Naturelle (France), N.S. sér. A., Zoologie, 183 p.

Daniels R.E. & Eddy, A. (1990). *Handbook of European sphagna*. HMSO, 263 p.

Dragesco J. (1980). Les protozoaires. *In* : J.R. Durand & C. Lévèque, *Flore et faune aquatiques de l'Afrique sahélo-soudanienne*. ORSTOM, Paris, pp. 153-192.

Dubois M. & Plancher C. (2017). Reconstitution des dynamiques paléoenvironnementales de la tourbière de Lapsou (Cantal, France). *Orpalm Synthesis*, 10 (2): 37-48.

Grospietsch T. (1976). Rhizopod-Analytical investigations in two bogs situated in the young morainic region of Upper Bavaria of the Starnberger Sea (Weidfilz and SchOgenfilz). *Telma*, 6 : 25-34.

Heiri O., Lotter A.F. & Lemcke G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediments: reproducibility and comparability of results. *Journal of paleolimnology*, 25(1) : 101-110.

Hendon D. & Charman D.J. (1997). The preparation of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda samples from peat. *The Holocene*, 7(2) : 199-205.

Lammare A. (2011). *Développement d'une fonction de transfert au moyen des thécamoebiens et reconstitution des conditions paléoenvironnementales holocènes d'une tourbière à palses, Kuujjuarapik, Québec nordique*. Maîtrise, Université du Québec à Montréal, 116 p.

Lortie G. (1983). Les diatomées fossiles de deux tourbières ombrotrophes du Bas-Saint-Laurent, Québec. *Géographie physique et Quaternaire*, 37(2) : 159-177.

Lousier J.D. & Parkinson D. (1981). The disappearance of the empty tests of litter- and soil testate amoebae (Testacea, Rhizopoda, Protozoa). *Archiv für Protistenkunde*, 124(3) : 312-336.

Minana E., Mistral A. & Valla T. (2012). Assemblage en thecamoebiens des zones humides de la vallée du galeizon. *ORPAL Synthesis*, 5 : 49-62.

Mitchell E.A., Van Der Knaap W.O., Van Leeuwe J.F., Buttler A., Warner B.G. & Gobat J.M. (2001). The palaeoecological history of the Praz-Rodet bog (Swiss Jura) based on pollen, plant macrofossils and testate amoebae (Protozoa). *The Holocene*, 11(1) : 65-80.

Patterson R.T. & Kumar A. (2002). A review of current testate rhizopod (thecamoebian) research in Canada. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 180(1) : 225-251.

Payette S. & Rochefort L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Presses de l'Université Laval, Saint-Nicola, 622 p.

Payne R.J. & Mitchell E.A.D (2008). How many is enough? Determining optimal count totals for ecological and palaeoécological studies of testate amoebae. *Journal of Paleolimnology*, 42(4) : 483-495.

Ponge J.F., Vannier G., Arpin P. & David J.F. (1986). Caractérisation des humus et des litières par la faune du sol. *Intérêt sylvicole*, 38(6) : 509-516.

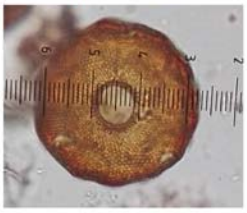
Reille M., & de Beaulieu J. L. (1981). Analyse pollinique de l'étang de Cheylade (Massif Central, France) : histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation de la planèze de Saint-Flour. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III, Sciences de la Vie*, 292 : 243-246.

Swindles G. T., & Roe H. M. (2007). Examining the dissolution characteristics of testate amoebae (Protozoa: Rhizopoda) in low pH conditions: implications for peatland palaeoclimate studies. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 252(3) : 486-496.

Warner B.G. & Charman D.J. (1994). Holocene changes on a peatland in north western Ontario interpreted from testate amoebae (Protozoa) analysis. *Boreas*, 23(3) : 270-279.

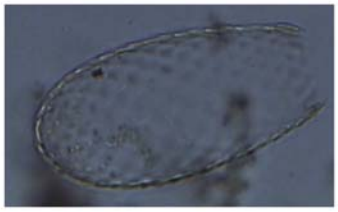
ANNEXE 1. Rhizopodes observés à la profondeur 5-6 cm de la carotte LAP2.

*ARCELLA*



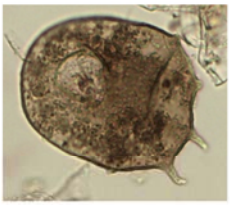
*Arcella gibbosa*

*ASSULINA*

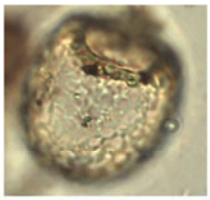


*Assulina minor*

*CENTROPYXIS*

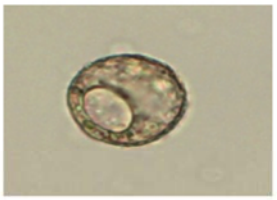


*Centropyxis ecornis*



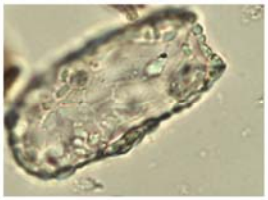
*Centropyxis plastymona*

*CYCLOPYXIS*

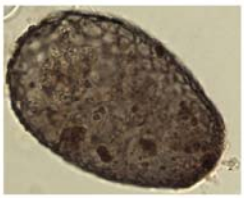


*Cyclopyxis arcelloides*

*EUGLYPHIA*

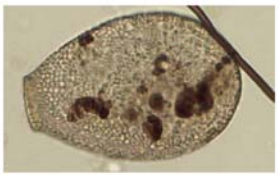


*Euglyphia sp.* (1)



*Euglyphia sp.* (2)

*NEBELA*



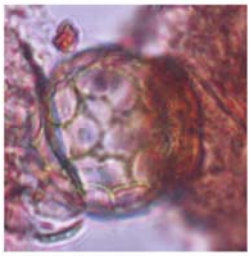
*Nebela collaris*

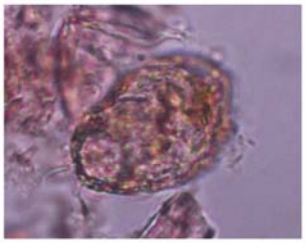
*Nebela militaris*

*Nebela tincta*

*Nebela tubulosa*

ANNEXE 1. Suite.

| *PHRYGANELLA* | *QUADRULLELA* | *SPHENODERIA* |
|---|---|---|
| | |  |
| *Phryganella acropodia* | *Quadrullela symetrica* | *Sphenoderia lenta* |

| *TRACHELEUGLYPHA* | ZIVKOVICIA |
|---|---|
| |  |
| *Tracheleuglypha sp.* | *Zivkovivia compressa* |