

Orpalm

Synthesis



2024 - No 17 (1)

Margeride (2)

Photo de couverture : bourdon sur parnassie (photo : Fiona Cornet)



ORPALM Synthesis

Revue bisannuelle
de Paléocécologie
n°17 - Année 2024

Editeurs en chef
Jean-Frédéric TERRAL^{1,2}
Serge MULLER^{1,2}

Editeurs associés
Colline BONNET²
Fiona CORNET¹
Vincent MONTADE^{1,3}

¹ISEM, ²UM, ³CNRS

Auteurs

Emma CUENOT, Mathilde
DUCLOISET, Clémence FEAT,
Selhma FROUL, Emma LAYADI,
Claire MALLET, Tanguy MILLOT,
Loïs PETITJEAN, Cyril RAMECOURT,
Théodore SHETH, Jade TOMMASINI,
Killian VERLINGUE

Travail éditorial
Serge MULLER

Publication
1^{er} trimestre 2024
Université de Montpellier

ORPAM 2023-2024

Margeride 2 : le saule des Lapons et le bouleau nain, deux espèces relictées emblématiques des tourbières de Lajo

Du 29 au 31 août 2023, l'école de terrain ORPAM et la toute nouvelle promotion 2023-2024 du Master CEPAGE (1^{ère} année) se sont rendues sur le complexe tourbeux de Lajo (Lozère) pour travailler sur la flore, la végétation et les séquences sédimentaires des tourbières de *Ronc de la Gleize* et *Saule des Lapons*.

Les biogéographes distinguent les relictées taxonomiques des relictées biogéographiques – préférer les termes "relictée" ou "relictuel/relictuelle" à celui de "relique", ce dernier devant être réservé aux vestiges sacrés et aux objets ou personnages culturels. Les relictées taxonomiques sont des survivants (parfois les seuls) d'un groupe taxonomique autrefois diversifié, tandis que les relictées biogéographiques sont les descendants de taxons (ou de populations) autrefois très répandus, mais qui ont désormais une distribution géographique restreinte. Les deux catégories coïncident parfois, comme par exemple dans le cas de "fossiles vivants" comme le ginkgo (*Gymnosperme Ginkgophyte*), bien qu'il ait été très largement diffusé par les humains de par le monde, les *Ceratodontomorpha* (dipneustes ou poissons pulmonés) ou la très célèbre limule (arthropode marin). Ces organismes ou ces groupes

taxonomiques ressemblent étroitement à leurs ancêtres, mais ne sont pas strictement identiques (voir par exemple [Grandcolas et al., 2014](#)).

Les changements climatiques et autres changements environnementaux à grande échelle peuvent avoir un impact fondamental sur la distribution des espèces et modifier la composition des communautés et des écosystèmes. Les espèces réagissent par des fluctuations de leur aire de répartition ou si elles sont incapables de s'acclimater et/ou de s'adapter, par des extinctions locales ou régionales. L'origine et la répartition des espèces ou des populations relictées actuelles sont généralement liées à des changements environnementaux survenus dans le passé. Les périodes glaciaires et interglaciaires du Quaternaire nous permettent de comprendre comment les espèces et les populations relictées apparaissent et ont parfois servi de creuset pour la recolonisation de zones beaucoup plus vastes (exemple de la recolonisation postglaciaire des espèces/communautés végétales tempérées d'Europe). Par exemple, de nombreuses espèces thermophiles ont survécu à la dernière période glaciaire dans des zones refuges réduites sur les péninsules méridionales de

l'Europe (exemple de l'olivier : [Figueiral & Terral, 2002](#)). À l'inverse, de nombreuses espèces adaptées au froid présentaient durant la dernière glaciation une distribution très étendue, qui s'est réduite pendant le réchauffement postglaciaire aux actuelles régions boréo-arctiques. C'est évidemment le cas du Saule des Lapons (*Salix lapponum*, Salicaceae) et du bouleau nain (*Betula nana*, Betulaceae), deux espèces patrimoniales majeures et relictuelles glaciaires présentes sur le complexe tourbeux de Lajo. Bien que ces espèces soient aujourd'hui, dans le sud de l'Europe, limitées à de très petites zones géographiques, elles pourraient avoir le potentiel de recoloniser de plus grandes surfaces si le climat se refroidissait à nouveau – ce qui n'est évidemment pas la tendance actuelle (changement global actuel), d'où leur statut d'espèce menacée et protégée. Pour en savoir plus sur les espèces relictuelles, je ne saurais trop vous conseiller de feuilleter, ou mieux, de lire l'ouvrage *Relict Species*, de Jan Christian Habel et Thorsten Assmann (cf. ci-dessous).

« *De l'écologie et de la pédagogie avec de l'humain dedans !* ». Au niveau des connaissances, des compétences et du savoir-faire d'étudiants de 1^{ère} année de Master, 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 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.

L'équipe ORPAM tient à adresser ses plus vifs remerciements à la commune de Lajo (Lozère), en particulier à Alain Soulier (maire), Pierre Lazier et Christian Valy pour tout l'intérêt porté à notre projet. Merci mille fois à Anne Rémond (Conservatoire d'Espaces Naturels – Occitanie – Antenne de Lozère) qui nous a accompagnés, fait découvrir les sites et pour toutes les informations et documents partagés. Merci à Daniel Martin pour son accueil à l'Auberge *Le Bon Accueil*, dont la réputation, comme celle du CNRS, dépasse les frontières (de la Lozère). Un grand merci au département Biologie-Ecologie (Faculté des Sciences, Université de Montpellier) et à son personnel hightech pour son appui technique et logistique et à l'Institut des Sciences de l'Évolution-Montpellier (ISEM, UMR 5554), soutien de l'innovation pédagogique, qui nous permet de développer depuis des années, grâce à la mise à disposition de véhicules et de plateaux techniques, cet apprentissage par la recherche et pour la recherche.

L'équipe pédagogique était constituée de Colline Bonnet, Fiona Cornet, deux anciennes étudiantes ORPAMIennes émérites, Vincent Montade, Serge Muller, Jean-Frédéric Terral (école de terrain, encadrement et évaluation) et de Laurent Bremond et Vincent Girard (évaluation).

Jean-Frédéric Terral, éditeur en chef d'*ORPALM Synthesis*

Figueiral I. & Terral J.-F. (2002). Late Quaternary refugia of Mediterranean taxa in the Portuguese Estremadura: charcoal bases palaeovegetation and climatic reconstruction. *Quaternary Sciences Reviews*, 21 : 549-558.

Grandcolas P., Nattier R. & Trewick S. (2014). Relict species: a relict concept? *Trends in Ecology & Evolution*, 29 (12) : 655-663.

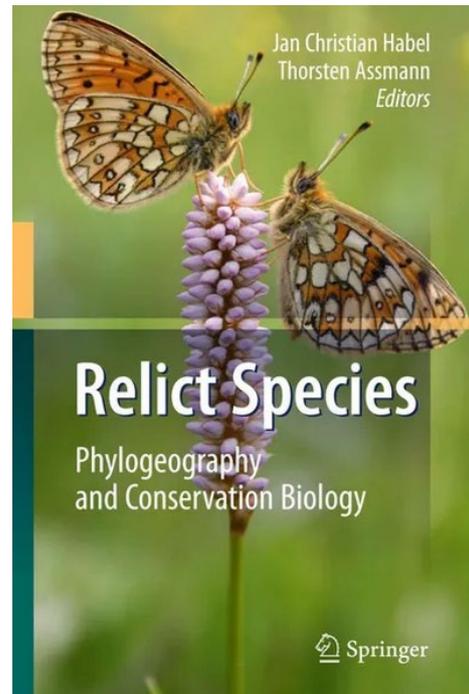
Habel J.C. & Assmann T. (2010). *Relict species. Phylogeography and Conservation Biology*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.



*Les ouvriers ORPAMIENS 2023, déjà fatigués avant même d'avoir commencé à bosser.
En arrière-plan, les contremaîtres, de conférences pour certains,
attendent que le bouleau, même nain, reprenne.*



Les stars du stage : le saule des Lapons (au centre, en vert clair), entouré de bouleaux nains sur la tourbière à Saule des Lapons (Lajo, Lozère, 1388 m) (photo : J.-F. Terral)



Couverture de l'ouvrage Relict Species (édition 2014)

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 3^e et 4^e 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 2023-2024

Margeride (2) : tourbières de Lajo

Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. : <i>Les tourbières de Lajo, Margeride (Lozère)</i>	9
Layadi E., Sheth T. & Verlingue K. : <i>Caractérisation de la tourbe et des macrofossiles de deux tourbières du complexe de Lajo (Margeride, Lozère)</i>	29
Cuenot E., Loïs P. & Jade T. : <i>Reconstitution paléoenvironnementale des tourbières de Lajo (Margeride, Lozère), sur la base de l'étude des palynomorphes non polliniques</i>	43
Féat C., Millot T. & Ramecourt C. : <i>Dynamiques paléoenvironnementales en Margeride (Lozère, France) depuis 6000 ans via l'étude pollinique des tourbières de Lajo</i>	57
Ducloiset M., Froul S. & Mallet C. : <i>Distinction pollinique des bouleaux français sur la base de caractères morphométriques (tourbières de Lajo, Lozère, France)</i>	71



Petit collier argenté (Bolonia selene, Nymphalidae Heliconiinae) sur cirse des marais (Cirsium palustre, Asteraceae). Ce papillon, qui pond sur les violettes, affectionne les tourbières et prairies humides (photo : S.D. Muller).

LES TOURBIÈRES DE LAJO, MARGERIDE (LOZÈRE)

Serge D. Muller ¹, Colline Bonnet, Fiona Cornet, Vincent Montade & Jean-Frédéric Terral

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ serge.muller@umontpellier.fr

Citation : Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. (2024). Les tourbières de Lajo, Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 9-28.

Résumé : Les tourbières de Ronc de la Gleize et à Saule des Lapons abritent respectivement 59 et 27 espèces végétales, avec 8 espèces de sphaignes et 6 espèces nordiques rares en France, certaines bénéficiant d'une protection nationale : *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*, *Salix lapponum* et *Betula nana*, relict glaciaire emblématique en Margeride. La tourbière de Ronc de la Gleize-haut héberge des communautés végétales hétérogènes, que les relevés phytosociologiques permettent de rattacher aux bas-marais acides et aux tourbières de transition. Les datations radiocarbone basales révèlent une initiation récente de l'entourbement (env. 6000 ans pour Saule des Lapons et 2200 ans pour Ronc de la Gleize).

Mots clés : Massif central, végétation tourbigène, initiation des tourbières, relictés glaciaires, *Betula nana*, *Salix lapponum*

Abstract: *The Lajo peatlands, Margeride (Lozère)*. The Ronc de la Gleize-haut peatland and the Saule des Lapons peatland are home to 59 and 27 plant species respectively, with 8 species of *Sphagnum* moss and 6 Nordic species rare in France, some benefiting from national protection: *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia*, *Salix lapponum* and *Betula nana*, emblematic glacial relict in Margeride. The Ronc de la Gleize peatland hosts heterogeneous plant communities, which phytosociological surveys allow to relate to topogenous peatlands and transitional fens. Basal radiocarbon dating reveals a recent initiation of the peat accumulation (ca. 6000 years for Saule des Lapons and 2200 years for Ronc de la Gleize).

Keywords: Massif central, peat-forming vegetation, peatland initiation, glacial relicts, *Betula nana*, *Salix lapponum*

Le complexe des tourbières de Lajo est situé sur les crêtes de la Margeride, en Lozère. Cet ensemble de petites tourbières plus ou moins boisées est surtout connu pour sa population de bouleau nain (*Betula nana*), une espèce boréo-arctique en limite méridionale de répartition (Lacoste et al., 2021), qui y fut découverte en 1915 par Coste & Soulié (1919). Deux des tourbières du complexe (Table 1) ont fait l'objet d'une étude paléoécologique pluridisciplinaire dans le cadre d'ORPAM 2023, afin de dater leur initiation et de tenter d'apporter quelques

éclairages sur leur histoire postglaciaire, avec un focus sur le bouleau nain. Cette histoire s'inscrit dans un contexte historique régional, brossé par Reille et al. (1985) et Reille (1987), avec une attention plus particulière portée à l'histoire du pin sylvestre (Reille & Pons, 1982) et du pin à crochets (Reille, 1989, 1990-1991).

Cet article introductif présente les données phytosociologiques, topographiques et pachymétriques (profondeurs de tourbe) acquises lors des sessions de terrain (visite préliminaire du site par les enseignants le 6 juillet 2023, et stage de terrain avec les

étudiants du 29 au 31 août 2023), ainsi que les datations radiocarbone effectuées à plusieurs profondeurs. La présentation du cadre chronologique, botanique et écologique des sites servira de base pour les travaux des étudiants, qui porteront sur l'analyse des palynomorphes non polliniques, la palynologie, la morphométrie du pollen de *Betula* et la sédimentologie/analyse des macrorestes.

Table 1. Tourbières étudiées

Nom	Ronc de la Gleize	Saule des Lapons
Code	LAJO-RG	LAJO-SL
Lat. N	44°50'30''	44°50'51''
Long. E	03°26'05''	03°26'12''
Alt. (m)	1316	1388

MATERIEL ET METHODES

1- Inventaires et relevés de végétation

Les inventaires réalisés par le CEN Occitanie depuis 1987 ont été complétés avec des relevés de végétation réalisés le 6 juillet et le 30 août 2023 selon la méthode phytosociologique de [Braun-Blanquet \(1932\)](#).

Les indices de recouvrement utilisés sont :

+ : quelques individus

1 : 0-5 %

2 : 5-25 %

3 : 25-50 %

4 : 50-75 %

5 : 75-100 %

Des analyses multivariées ont été réalisées à partir des relevés phytosociologiques effectués de 1998 à 2023 sur la tourbière du Ronc de la Gleize (RG), à l'aide du logiciel Past 3.20 ([Hammer et al., 2001](#)) : une classification hiérarchique ascendante (CHA, distance de Chord), dans le but d'évaluer la similarité de la végétation entre les sites ; ainsi qu'une analyse factorielle des correspondances (AFC), afin d'identifier les principaux facteurs responsables de la répartition de la végétation.

2- Identification des Bryophytes

Des échantillons de sphaignes ont été prélevés à différents endroits du site pour permettre leur identification au laboratoire. Cette dernière a été réalisée à l'aide des flores de [Daniels & Eddy \(1985\)](#) et de [Frey et al. \(2006\)](#), ainsi que d'une clé des sphaignes de France inédite, initiée dans le cadre des mémoires ORPAL de S. Caubet, S. Chollet et C. Lemarchand (2006-2007 ; non publié) et [Kotarba et al. \(2009\)](#).

3- Topographie et pachymétrie

Des mesures topographiques et pachymétriques ont été réalisées par les étudiants orpamiens tous les 10 m le long de transects espacés de 20 m. La topographie a été mesurée à l'aide d'un niveau à bulle permettant d'évaluer la différence d'altitude entre deux points successifs. La pachymétrie a été mesurée à l'aide d'une tige métallique enfoncée jusqu'à l'arène granitique sous-jacente. La modélisation 3D a été réalisée à l'aide du logiciel Surfer (Golden Software, LLC).

4- Travail de terrain et de laboratoire

Les carottages ont été réalisés le 6 juillet 2023 avec un carottier russe, dont la chambre de prélèvement mesure 1 m de long et 5 cm de diamètre ([Jowsey, 1966](#)). Les carottes constituant chacune des séquences prélevées ont été faites dans deux trous distants de 10 cm. Elles ont été décrites sur le terrain avant d'être emballées dans de la cellophane noire et une chaussette plastique de protection, et ont été conservées au froid jusqu'à l'échantillonnage. L'échantillonnage (méthode détaillée dans les articles concernés) et la description des carottes ont été réalisés le 11 septembre 2023.

5- Datation radiocarbone

Les âges étalonnés (cal. BP, i.e. années calendaires *before present*) ont été calculés à l'aide du logiciel Calib 8.1.0 ([Stuiver & Reimer, 1993](#)), en utilisant le référentiel IntCal20 ([Reimer et al., 2020](#)).

RESULTATS

1- Inventaire des Bryophytes

Les collectes de sphaignes faites en juillet-août 2023 par S.D. Muller ont permis de retrouver 5 espèces observées sur le complexe tourbeux de Lajo en 1928 et 1987 : *Sphagnum angustifolium*, *S. capillifolium*, *S. teres*, ainsi que *S. auriculatum* (non distinguée en 1928 de *S. subsecundum* ; Sarrassat, 1931) et *S. divinum* (non distinguée en 1987 de *S. magellanicum*). Ces collectes ont également permis d'en identifier 3 nouvelles : *S. fallax*, *S. palustre* et *S. subnitens* (Table 2). Avec la présence possible de *S. compactum*, signalée par Sarrassat (1931) mais non revue en 2023, le complexe en comprendrait donc 9 espèces.

2- Végétation des tourbières

Les inventaires et relevés réalisés depuis 1991 sur les deux tourbières étudiées permettent de dresser une liste assez complète de leur flore respective (Tables 3 et 4). Le fait que les relevés précédents soient limités au suivi de placettes empêche toutefois d'avoir une vision diachronique de l'évolution des sites depuis 30 ans.

Classification Hiérarchique Ascendante (CHA)

La CHA (Fig. 1), réalisée à partir des relevés phytosociologiques de la tourbière du Ronc de la Gleize (Table 3), sur un total de 54 taxons et 8 sites, permet de distinguer deux groupements végétaux : un groupe d'habitats humides, constitué du ruisseau à *Parnassia palustris* (RUISS), de la platière à *Menyanthes trifoliata* (PLAT6) et du tremblant (TREM) ; et un groupe d'habitats plus secs, composé de la moliniaie à *Betula nana* (MOL-B), des jonçaises à *Pinus* et du carottage (respectivement JON-P et JON-C), du bosquet de pins (pinède à *Betula nana*, notée PIN-B) et de la butte à *Carex echinata* (BUTT). Le groupe d'habitats humides peut être subdivisé entre le ruisseau et la platière d'une part, et le tremblant d'autre part.

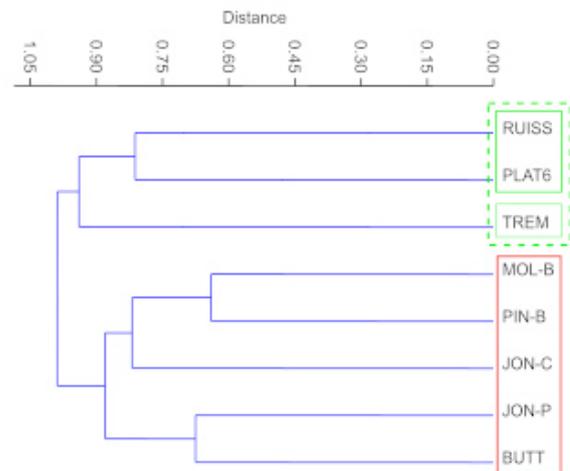


Figure 1. Classification hiérarchique ascendante réalisée sur 54 taxons et 8 sites de la tourbière du Ronc de la Gleize. Indice de similarité employé : distance de Chord.

Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)

L'AFC comprend 12 axes (nombre de milieux étudiés - 1), dont seuls les trois premiers sont significatifs (valeur propre supérieure à $1/12 * 1,5 = 12,5\%$). La Figure 2 présente le plan 1/2 de cette analyse. L'ensemble des taxons utilisés est présenté dans les relevés phytosociologiques (Table 3).

L'AFC confirme les subdivisions observées sur la CHA, mais révèle en outre un effet Guttman (forme en fer à cheval), qui traduit la prééminence d'un facteur écologique, correspondant ici au gradient hydrologique. L'axe 1 oppose donc un pôle humide caractérisé par *Cardamine pratensis*, *Galium palustre*, *Glyceria fluitans*, *Montia fontana* et *Myosotis scorpioides*, et un pôle plus sec caractérisé par *Betula nana*, *Genista anglica*, *Molinia caerulea*, *Pinus sylvestris*, *Vaccinium microcarpum*, *V. myrtillus* et *V. vitis-idaea*. L'axe 2 représente quant à lui un stade intermédiaire, correspondant au tremblant et caractérisé par *Carex limosa*, *Eriophorum angustifolium*, *Juncus bulbosus*, *Luzula congesta*, *Lychnis flos-cuculi*, *Sedum villosum*, ainsi que dans une moindre mesure, par *Micranthes stellaris*.

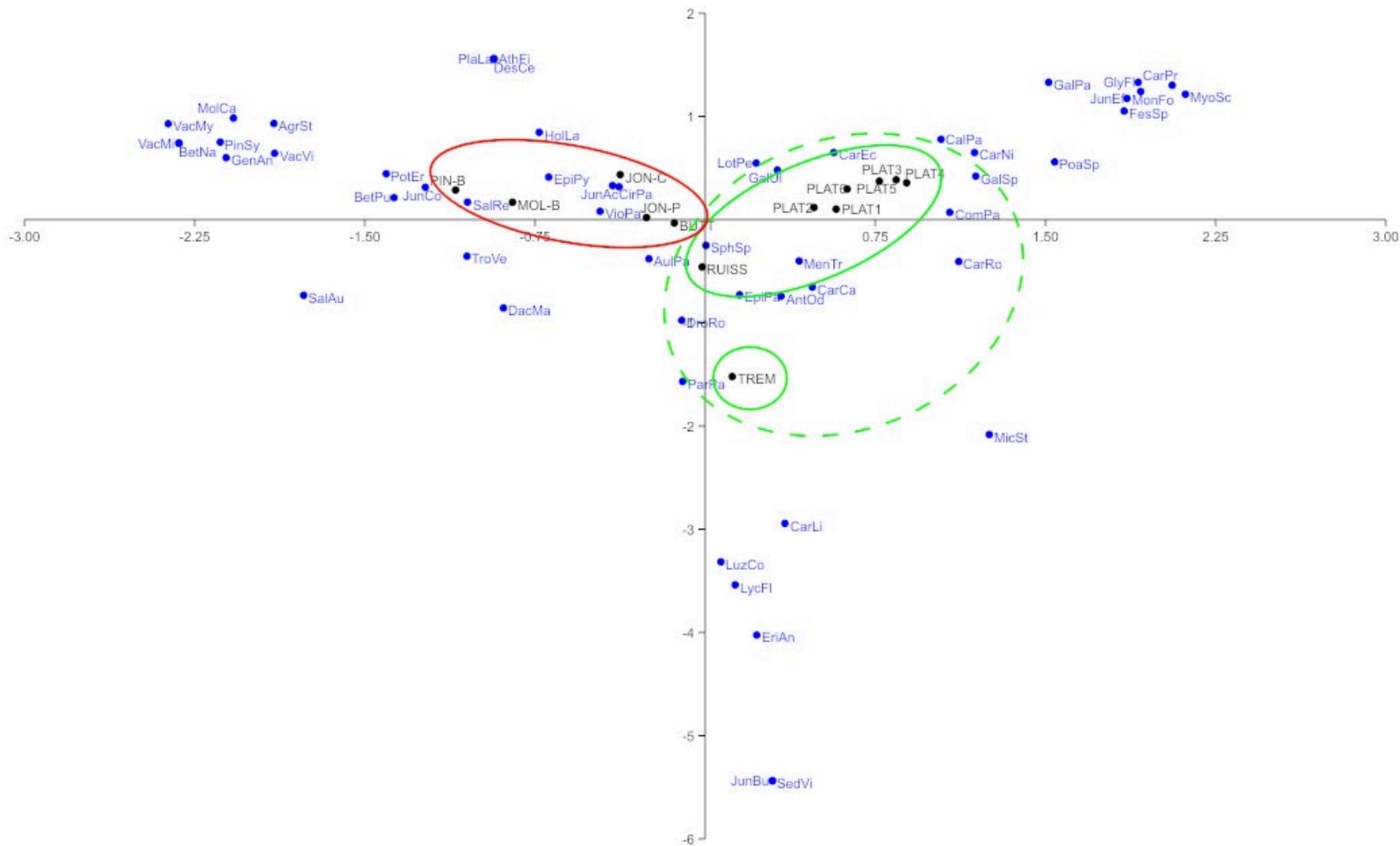


Figure 2. Analyse factorielle des correspondances réalisée sur 54 taxons et 13 sites (les sites notés PLAT1 à PLAT6 correspondent à la même placette suivie de 1998 à 2021). Les valeurs propres (pourcentages d'inertie) des axes 1 et 2 sont respectivement 25,1 et 17,4%.

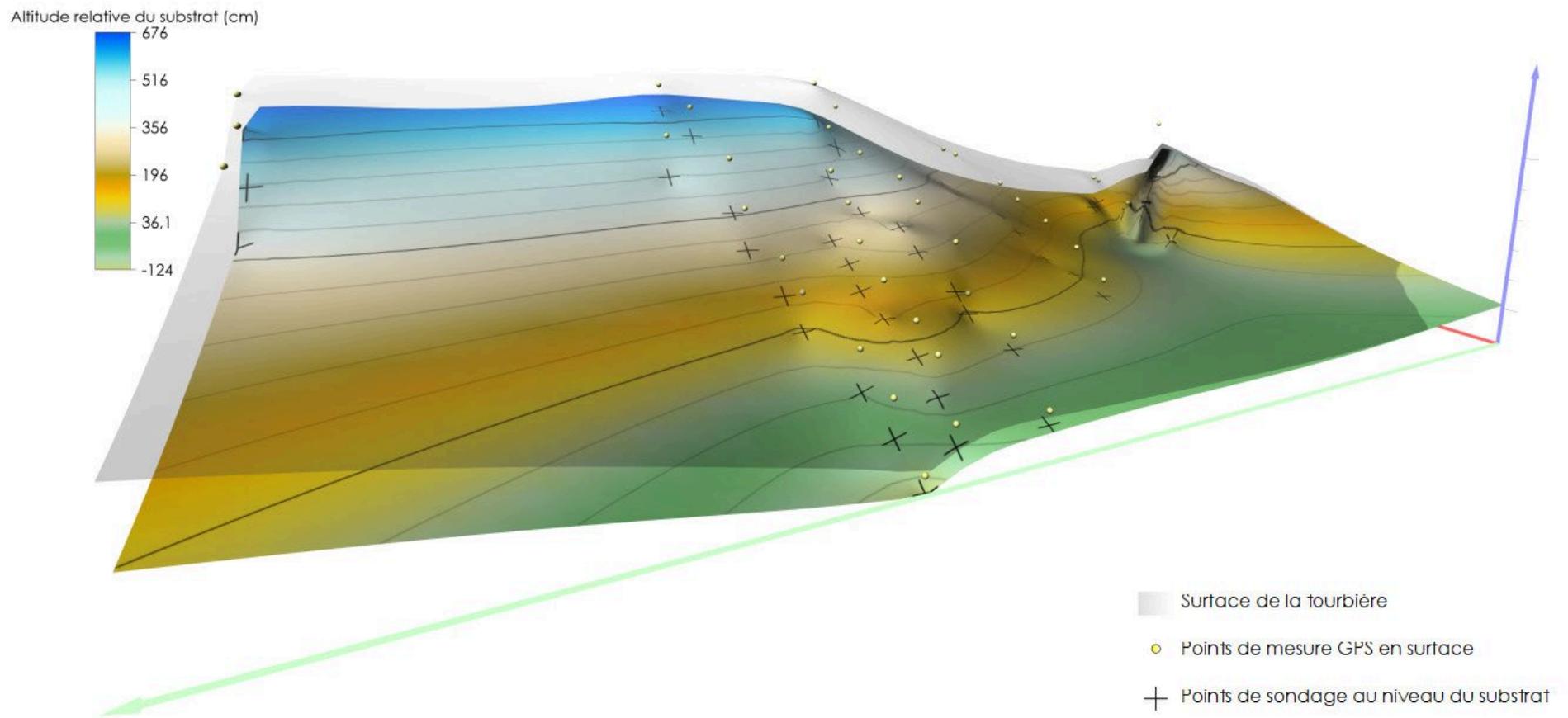


Figure 3. Modèle 3D préliminaire de la topographie de surface et basale de la tourbière du Ronc de la Gleize. L'altitude relative du substrat a été calculée à partir d'un référentiel choisi arbitrairement comme profondeur « 0 » lors de la prise des mesures sur le terrain (il s'agit ici de la première mesure effectuée).

3- Topographie et pachymétrie

Les relevés réalisés ont permis de reconstituer la topographie du substratum (arène granitique) de la tourbière du Ronc de la Gleize (RG) et la profondeur de la tourbe le long de 6 transects perpendiculaires à la pente (Fig. 3). Ces mesures ont confirmé que la profondeur la plus importante (225 cm) était bien localisée dans la jonçaille où a été réalisé le carottage.

4- Datations radiocarbone

4 échantillons de tourbe et un morceau de

bois ont été envoyés pour datation au laboratoire radiocarbone de Poznan (Pologne) (Table 6). Les modèles âge-profondeur sont présentés Figure 4.

5- Bois fossile

Un morceau de bois, prélevé lors de la description de la carotte sur le terrain, a été identifié comme appartenant à *Fagus sylvatica* (Table 5). La datation réalisée atteste la présence locale du hêtre à 2290-2000 cal. BP.

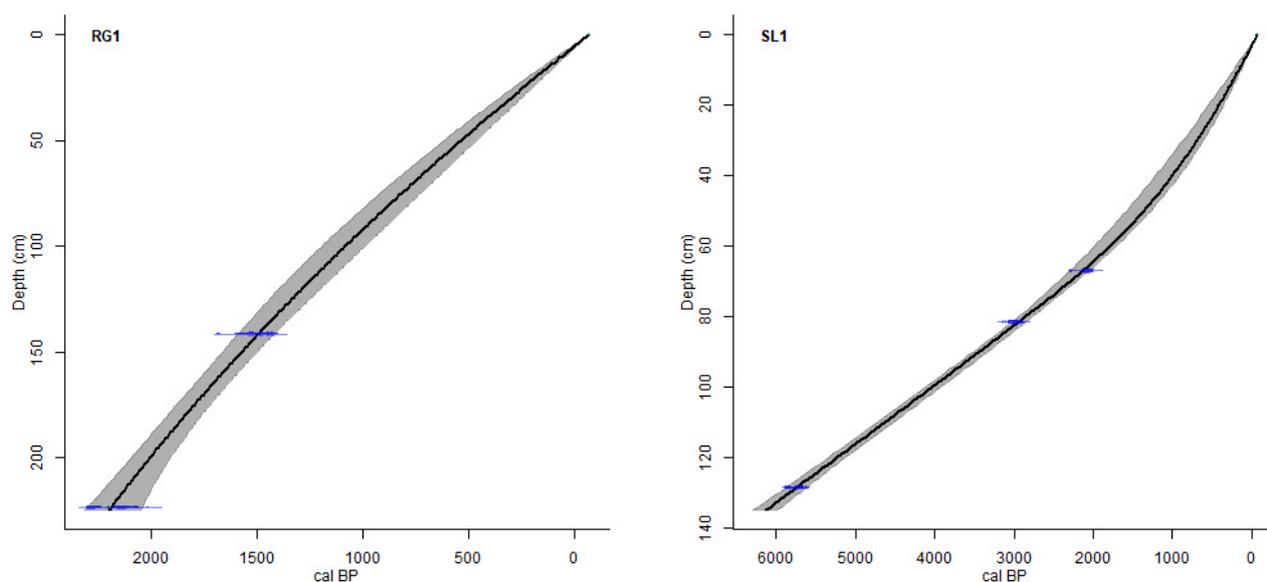


Figure 4. Modèles âge-profondeur des carottes RG1 (Ronc de la Gleize) et SL1 (Saule des Lapons)

Table 2. Inventaire des Bryophytes du complexe de Lajo : 1928 (Sarrasat, 1931), 1987 (Boudier), 2023 (Muller). RGH : Ronc de la Gleize (tourbière haute) ; SL : Saule des Lapons.

Espèce	Synonyme	Famille	Complexe de Lajo	RGH (2023)	SL (2023)
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwaegr.		Aulacomniaceae	1987, 2003	2	1
<i>Calliergon stramineum</i> (Dicks. Ex Brid.) Kindb.		Amblystegiaceae	1987		
<i>Calliergonella cuspidata</i> (Hedw.) Loeske		Amblystegiaceae	1987		
<i>Calypogeia azurea</i> Stotler & Crotz		Calypogeiaceae	1987		
<i>Calypogeia neesiana</i> (C.Massal. & Carestia) Müll.Frib.		Calypogeiaceae	1987		
<i>Cephalozia bicuspidata</i> (L.) Dumort		Cephaloziaceae	1987		
<i>Cephalozia connivens</i> (Dicks.) Lindb.		Cephaloziaceae	1987		
<i>Ceratodon purpureus</i> (Hedw.) Brid.		Dicranaceae	1987		
<i>Chiloscyphus pallescens</i> (Ehrh. ex Hoffm.) Dumort.		Jungermanniaceae	1987		
<i>Climacium dendroides</i> (Hedw.) F.Weber & D.Mohr		Climaciaceae	1987		
<i>Drepanocladus exannulatus</i> (Schimp.) Warnst.		Amblystegiaceae	1987		
<i>Drepanocladus exannulatus</i> var. <i>brachydicton</i> Ren.		Amblystegiaceae	1987		
<i>Gymnocolea inflata</i> (Huds.) Dumort.		Anastrophyllaceae	1987		
<i>Lophocolea bidentata</i> (L.) Dumort.		Geocalycaceae	1987		
<i>Lophocolea heterophylla</i> (Schrad.) Dumort.		Geocalycaceae	1987		
<i>Pellia epiphylla</i> (L.) Corda		Pelliaceae	1987		
<i>Philonotis fontana</i> (Hedw.) Brid.		Bartramiaceae	1987		
<i>Pogonatum aloides</i> (Hedw.) P.Beauv.		Polytrichaceae	1987		
<i>Pohlia nutans</i> (Hedw.) Lindb.		Bryaceae	1987		
<i>Polytrichum commune</i> Hedw.		Polytrichaceae	1987		
<i>Polytrichum piliferum</i> Hedw.		Polytrichaceae	1987		
<i>Polytrichum strictum</i> Menzies ex Brid.		Polytrichaceae	1987		
<i>Racomitrium heterostichum</i> (Hedw.) Brid.		Grimmiaceae	1987		
<i>Rhizomnium pseudopunctatum</i> (Bruch & Schimp.) T.J.Kop.		Mniaceae	1987		
<i>Scapania irrigua</i> (Nees) Nees		Scapaniaceae	1987		
<i>Scapania undulata</i> (L.) Dumort.		Scapaniaceae	1987		
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jens.		Sphagnaceae	1987, 2003	2	
<i>Sphagnum auriculatum</i> Schimp.	<i>S. subsecundum</i> Nees p.p.	Sphagnaceae	1928?, 2003		1
<i>Sphagnum capillifolium</i> (Ehrh.) Hedw.	<i>S. acutifolium</i> Ehrh. ex Schrad.	Sphagnaceae	1928, 1987, 2003		1

<i>Sphagnum compactum</i> DC.		Sphagnaceae	1928		
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg & Hassel	<i>S. magellanicum</i> auct.	Sphagnaceae	1987, 2003	1	
<i>Sphagnum fallax</i> (Klinggr.) Klinggr.		Sphagnaceae	2003	1-2	
<i>Sphagnum palustre</i> L.		Sphagnaceae	2003	2	
<i>Sphagnum subnitens</i> Russ. & Warnst.		Sphagnaceae	2003		1
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Angstr.		Sphagnaceae	1987, 2003	1	
<i>Tomentypnum nitens</i> (Hedw.) Loeske	<i>Camptothecium nitens</i> (Hedw.) Schimp.	Brachytheciaceae	1928		

Table 3. Inventaires et relevés de végétation de la tourbière du Ronc de la Gleize-Haut (Lajo, Margeride, Lozère) : Tort, Lacoste & Duguépéroux (plan de gestion 1996-2001) ; Lacoste & Duguépéroux (26.06.1998) ; Rémond & Couvoisier (06.08.2003) ; Remond, Tillier & Michon (29.06.2009) ; Remond (27.07.2012) ; Berthet-Grelier & Pignal (12.07.2013 ; Berthet-Grelier & Pignal, 2015) ; Muller (05.07.2014) ; Remond & Chazalmartin (02.08.2016) ; Lacoste (17.08.2021) ; Muller (06.07.2023) ; Etudiants ORPAM 2023 (30.08.2023). L'inventaire de 1996-2001 et le relevé de 2023 ont été faits sur l'ensemble du site, et les inventaires de 2013 et 2014 ont été réalisés autour du ponton.

Espèce	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2013	2014	2016	2021	2023	23-1	23-2	23-3	23-4	23-5	23-6	23-7
Eau libre (%)		0	10	0	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Recouvrement végétation (%)		100	90	95	95	100	100	85	85	100	100	100	100	100	100	100	100
Sol nu (%)		0	0	5	5	0	0	0	15	0	0	0	0	0	0	0	0
Richesse spécifique (plantes vasculaires)	56	22	19	22	21	10	36	23	20	59	22	17	19	18	23	20	26
Surface relevé (m²)	Tourb	4	4	4	4	Pont	Pont	4	4	Tourb	16	16	32	32	4	4	4
Code CHA et AFC		PLAT1	PLAT2	PLAT3	PLAT4			PLAT5	PLAT6		JON-P	BUTT	TREM	MOL-B	PIN-B	JON-C	RUISS
Bryophytes																	
<i>Aulacomnium palustre</i> (Hedw.) Schwägr.		1	+		1		x	1	2	1-2	1-2		2	2	3		3
<i>Sphagnum angustifolium</i> (Warnst.) C.E.O. Jens.										2	2	5	5				
<i>Sphagnum divinum</i> Flatberg & Hassel										1					2	4	
<i>Sphagnum fallax</i> (H.Klinggr.)										1-2					2		
<i>Sphagnum palustre</i> L.										2	2				1		1
<i>Sphagnum</i> sp.		4	5	2	2			1	1								
<i>Sphagnum teres</i> (Schimp.) Ångstr.										1				4	2	4	5
Bryophytes indéterminés			1	1				1	1						1		
Polypodiophytes																	
<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.							x			1-2							+
Spermatophytes																	
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	x		+	+			x			2	+				1		
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	x	+	1	2	1		x	1	+	2	3	3	3	1			1-2
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Detjer subsp. <i>flexuosa</i>	x																
<i>Betula nana</i> L.	x					x	x			1				2	1		
<i>Betula pendula</i> Roth.	x										1-2	+	+		1		
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	x									1							
<i>Bistorta officinalis</i> Delarbre	x					x											
<i>Callitriche</i> sp.	x																

Espèce	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2013	2014	2016	2021	2023	23-1	23-2	23-3	23-4	23-5	23-6	23-7
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull	x									1							
<i>Caltha palustris</i> L.	x	3	2	2	2		x	1	+	2	1-2	1				1-2	
<i>Cardamine pratensis</i> L.						+		+		+							
<i>Carex canescens</i> L. subsp. <i>canescens</i>	x	1	+	1	1		x			1			1		1		2
<i>Carex diandra</i> Schrank										1							
<i>Carex echinata</i> Murray	x	+		1	2		x	2	1	1-2	3	2-3		1			
<i>Carex leporina</i> L. var. <i>leporina</i>										1							
<i>Carex limosa</i> L.	x	+		+			x	+		1			1				1
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	x	1	1	3	2		x	1	2	2-3		1			+	1	2
<i>Carex pilulifera</i> L. subsp. <i>pilulifera</i>	x																
<i>Carex rostrata</i> Stokes	x	1	2	1	1		x	2	1	1-2	1		2				1
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.	x	+	1	+	1		x	1	1	2	2-3	2		2	2	2	3
<i>Comarum palustre</i> L.	x	2	2	+	1		x	1	3	2							4
<i>Cytisus oromediterraneus</i> Rivas Mart. et al.	x																
<i>Crepis paludosa</i> (L.) Moench										1							
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	x	+				x	x			2	1	1	1	1	1	+	1
<i>Dactylorhiza majalis</i> (Rchb.) P.F.Hunt & Summerth.						x											
<i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) P.Beauv.										1						1	
<i>Drosera rotundifolia</i> L.	x		+				x			1		1					1-2
<i>Epikeros pyrenaicus</i> (L.) Raf.	x	1	1	+	+			+	+	1	1	1-2		1-2	2	3	2
<i>Epilobium obscurum</i> Schreb.							x										
<i>Epilobium palustre</i> L.	x	+	1	+			x	1	1	1-2	1	1	2	1		1	1
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. subsp. <i>angustifolium</i>	x	+					x			1			2				1
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	x																
<i>Festuca nigrescens</i> Lam.	x	1	1	1	2												
<i>Festuca</i> sp.								2	+								
<i>Galium palustre</i> L.	x			3	1		x	1	1	1					+	1	
<i>Galium</i> sp.			1														
<i>Galium uliginosum</i> L.	x	+	1						1	2						1-2	1
<i>Genista anglica</i> L.										1				1			
<i>Glyceria fluitans</i> (L.) R.Br.	x							+									
<i>Holcus lanatus</i> L. subsp. <i>lanatus</i>							x			2						3-4	1
<i>Holcus mollis</i> L. subsp. <i>mollis</i>										1							
<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh. ex Hoffm.	x		2	1	1			3	2	4-5	4	3	2	5	4	5	1-2

Espèce	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2013	2014	2016	2021	2023	23-1	23-2	23-3	23-4	23-5	23-6	23-7
<i>Juncus bulbosus</i> L.													2				
<i>Juncus conglomeratus</i> L.	x						x			2					2	2	2
<i>Juncus effusus</i> L.	x	+	1	2	2			2	3								
<i>Juncus squarrosus</i> L.	x									1							
<i>Juniperus communis</i> L.	x					x	x			1							
<i>Lemna minor</i> L.										1							
<i>Lotus corniculatus</i> L.	x					x											
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	x	1	1	2	2		x	1	2	1-2	2		1	1	2	3-4	1
<i>Luzula campestris</i> (L.) DC. subsp. <i>campestris</i>	x																
<i>Luzula congesta</i> (Thuill.) Lej.							x			2	1		3				1-2
<i>Luzula multiflora</i> (Erhr.) Lej.	x							+									
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L. subsp. <i>flos-cuculi</i>							x			1			1				1
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.	x	2	2	3	2		x	2	3	2	1	3	4	2-3	2		5
<i>Micranthes stellaris</i> (L.) Galassi <i>et al.</i>	x				1		x			1	1				1		
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench	x						x			4		5	5	3		5	5
<i>Montia fontana</i> L.	x			1	2			2	2	1							
<i>Myosotis scorpioides</i> L.		+		+	1			+									
<i>Myosotis secunda</i> A.Murray							x			1							
<i>Myriophyllum spicatum</i> L.	x																
<i>Nardus stricta</i> L.	x									1							
<i>Parnassia palustris</i> L.	x									1-2	+			3	+		
<i>Pedicularis sylvatica</i> L.										+							
<i>Pinus sylvestris</i> L. x <i>uncinata</i> DC.	x						x			3	2				5	2	
<i>Plantago lanceolata</i> L.																+	
<i>Poa</i> sp.		1			+			+	+								
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Rauschel	x	+	+	+		x	x		+	2	1	1-2		2	3	1	1
<i>Ranunculus acris</i> L. subsp. <i>acris</i>										1							
<i>Ranunculus flammula</i> L.										1							
<i>Ranunculus</i> gr. <i>nemorosus</i> DC.						x											
<i>Salix atrocinerea</i> Brot.										1							
<i>Salix aurita</i> L.	x					x	x			1		1-2	2	2-3		1-2	2
<i>Salix repens</i> L. subsp. <i>repens</i>						x	x			1	1-2		1		1-2		1
<i>Sanguisorba officinalis</i> L.	x																
<i>Sedum villosum</i> L.							x			1			1-2				

Espèce	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2013	2014	2016	2021	2023	23-1	23-2	23-3	23-4	23-5	23-6	23-7
<i>Trifolium repens</i> L.	x																
<i>Trifolium</i> sp.	x																
<i>Trocdaris verticillatum</i> (L.) Raf.				+			x			1-2		1		1	1		2
<i>Vaccinium microcarpum</i> (Turcz. ex Rupr.) Schmalh.	x						x			1				2	1		
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.	x	+								1	+				1-2		
<i>Vaccinium oxycoccos</i> L.	x																
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.	x									1	1				1-2		
<i>Veronica scutellata</i> L.										1							
<i>Viola palustris</i> L.	x				+		x	1	1	2	1	3-4	+	2	1	2	3-4

Table 4. Inventaires et relevés de végétation de la tourbière à Saule des Lapons (Lajo, Margeride, Lozère), réalisés par Tort, Lacoste, & Duguépéroux (plan de gestion 1996-2001) ; Lacoste & Duguépéroux (19.07.1998) ; Rémond & Couvoisier (06.08.2003) ; Remond & Tillier (29.06.2009) ; Remond (27.07.2012) ; Remond & Chazalmartin (02.08.2016) ; Remond (31.07.2019) ; Lacoste (17.08.2021) ; Muller (06.07.2023). Le relevé phytosociologique de 2023 a été réalisé sur l'ensemble de la tourbière.

Espèce	Synonyme	Famille	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2016	2019	2021	2023
Eau libre (%)				0	0	0	0	0	0	0	0
Profondeur d'eau (cm)				0	0	0	0	0	0	0	0
Recouvrement végétation (%)				100	100	100	100	100	100	100	100
Sol nu (%)				0	0	0	0	0	0	0	0
Richesse spécifique (plantes vasculaires)			17	8	9	9	9	10	9	10	27
Surface relevé (m ²)			Tourb	4	4	4	4	4	4	4	Tourb

Lycopodiophytes et Polypodiophytes

<i>Athyrium filix-femina</i> (L.) Roth.		Woodsiaceae									1-2
<i>Struthiopteris spicant</i> (L.) Weiss var. <i>spicant</i>	<i>Blechnum spicant</i>	Blechnaceae									1

Spermatophytes

<i>Agrostis canina</i> L. subsp. <i>canina</i>		Poaceae	x								
<i>Agrostis capillaris</i> L.		Poaceae		+	+						
<i>Agrostis</i> sp.		Poaceae						2			
<i>Agrostis stolonifera</i> L.		Poaceae							2	2	
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer subsp. <i>flexuosa</i>	<i>Deschampsia flexuosa</i>	Poaceae			+	2	1	2	2	1	2
<i>Betula nana</i> L.		Betulaceae	x	2	2	3	3	2	2	2	3-4
<i>Betula pubescens</i> Ehrh.	<i>B. alba</i>	Betulaceae	x								1
<i>Caltha palustris</i> L.		Ranunculaceae	x								
<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hull		Ericaceae	x	1	1	2	2				4
<i>Carex nigra</i> (L.) Reichard	<i>C. goodenowii</i>	Cyperaceae	x								1
<i>Carex rostrata</i> Stokes		Cyperaceae									1-2
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó		Orchidaceae	x								
<i>Epilobium palustre</i> L.		Onagraceae									1
<i>Eriophorum angustifolium</i> Honck. subsp. <i>angustifolium</i>		Cyperaceae	x								
<i>Eriophorum vaginatum</i> L.		Cyperaceae	x								1
<i>Festuca rubra</i> L.		Poaceae						+			

Espèce	Synonyme	Famille	1996-2001	1998	2003	2009	2012	2016	2019	2021	2023
<i>Galium saxatile</i> L.		Rubiaceae				+		1	+	+	+
<i>Galium uliginosum</i> L.		Rubiaceae									2
<i>Holcus mollis</i> L. subsp. <i>mollis</i>		Poaceae									1
<i>Juncus conglomeratus</i> L.		Juncaceae									1
<i>Juncus squarrosus</i> L.		Juncaceae									1
<i>Juniperus communis</i> L.		Cupressaceae	x								
<i>Molinia caerulea</i> (L.) Moench		Poaceae	x	2	2	2	2	2	2-3	3	1-2
<i>Nardus stricta</i> L.		Poaceae	x					+		1	
<i>Picea abies</i> (L.) H.Karst. subsp. <i>abies</i>		Pinaceae									+
<i>Pinus sylvestris</i> L. x <i>uncinata</i> DC.		Pinaceae	x								2
<i>Potentilla erecta</i> (L.) Räuschel	<i>P. tormentilla</i>	Rosaceae	x	+	2	1	+	1	1	+	1
<i>Salix aurita</i> L.		Salicaceae	x								1
<i>Salix lapponum</i> L.		Salicaceae	x								2
<i>Salix repens</i> L. subsp. <i>repens</i>		Salicaceae	x	1	2	2	2	3	2	2	2
<i>Sorbus aucuparia</i> L. subsp. <i>aucuparia</i>		Rosaceae									+
<i>Vaccinium microcarpum</i> (Rupr.) Schmalh.		Ericaceae									+
<i>Vaccinium myrtillus</i> L.		Ericaceae		4	4	4	3	3	3	2-3	4
<i>Vaccinium vitis-idaea</i> L.		Ericaceae		2	2	1	1	1	1	+	2
<i>Viola palustris</i> L.		Violaceae									1

Table 5. Inventaire réalisé le 12.07.2013 par Berthet-Grelier & Pignal (2015) dans une tourbière non localisée du complexe de Lajo

Espèce	Synonyme	Famille	2013
Spermatophytes			
<i>Caltha palustris</i> L.		Ranunculaceae	x
<i>Cardamine pratensis</i> L.		Brassicaceae	x
<i>Carex canescens</i> L. subsp. <i>canescens</i>	<i>C. curta</i>	Cyperaceae	x
<i>Cirsium palustre</i> (L.) Scop.		Asteraceae	x
<i>Comarum palustre</i> L.	<i>Potentilla palustris</i>	Rosaceae	x
<i>Drosera rotundifolia</i> L.		Droseraceae	x
<i>Epilobium palustre</i> L.		Onagraceae	x
<i>Larix decidua</i> Miller		Pinaceae	x
<i>Lotus pedunculatus</i> Cav.	<i>L. uliginosus</i>	Fabaceae	x
<i>Lychnis flos-cuculi</i> L. subsp. <i>flos-cuculi</i>	<i>Silene flos-cuculi</i>	Caryophyllaceae	x
<i>Menyanthes trifoliata</i> L.		Menyanthaceae	x
<i>Picea abies</i> (L.) Karsten		Pinaceae	x
<i>Selinum carvifolia</i> (L.) L.		Apiaceae	x
<i>Stellaria holostea</i> L.		Caryophyllaceae	x

Table 6. Datations radiocarbone des tourbières de Lajo : Ronc de la Gleize-haut (LAJO-RG) et Saule des Lapons (LAJO-SL)

Profil	Code Labo	Matériel	Prof. (cm)	Age BP	Age cal. BP
LAJO-RG1	Poz-169077	Tourbe	141-142	1630 ± 30	1570-1410
	Poz-169079	Tourbe	223-224	2165 ± 30	2310-2010
LAJO-SL1	Poz-169085	Bois de <i>Fagus</i>	66-68	2115 ± 30	2290-2000
	Poz-169080	Tourbe	81-82	2870 ± 30	3140-2880
	Poz-169081	Tourbe	128-129	5005 ± 35	5890-5600

DISCUSSION

1- Une flore relictuelle

Bien que de superficie réduite et localisées dans un environnement dégradé (pineraies secondaires et plantations de conifères), les tourbières de Lajo abritent plusieurs espèces nordiques, rares en France, comme *Betula nana*, *Carex diandra*, *C. limosa*, *Drosera rotundifolia*, *Salix lapponum* et *Vaccinium microcarpum* (Tables 2-5). L'espèce la plus emblématique du site est sans nul doute le bouleau nain (*Betula nana*), qui lui confère un intérêt biogéographique majeur. Cet arbuste turficole est en effet essentiellement distribué aujourd'hui dans les régions subarctiques et boréales de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie. Il possède toutefois des populations isolées dans toute l'Europe centrale et atteint sa limite méridionale en France, dans le Doubs, où il est très rare (Tison & de Foucault, 2014), et en Margeride, où 20 populations sont connues (Lacoste et al., 2021).

Le bouleau nain est un chaméphyte d'environ 1 m de hauteur, caractérisé par de petites feuilles rondes et dentées, et par des chatons sessiles à écailles trifides, qui permettent de le distinguer aisément des espèces arborescentes dans le registre macrofossile (van Dinter & Birks, 1996). Les restes macrofossiles identifiés tout au long de la carotte de Chanaille III ont en particulier permis de confirmer son statut de relict glaciaire en Margeride (Reille et al., 1985 ; Vasari & Vasari, 1985). Ils montrent en effet que l'espèce s'est maintenue localement depuis le Tardiglaciaire récent (12 000 cal. BP), période marquant à la fois la fin de la glaciation würmienne et la fin du Pléistocène.

Les données palynologiques permettent quant à elles de reconstituer la dynamique de végétation dans le Massif central durant la fin de la glaciation et la période postglaciaire. Le Tardiglaciaire est mal connu en Margeride (Reille et al., 1985 ; Reille, 1987), mais il est bien enregistré dans d'autres régions proches (de Beaulieu et al., 1994). La végétation steppique à base d'armoises, d'éphédres et

d'Amaranthaceae qui dominait les paysages du maximum glaciaire (vers 22 000 cal. BP), est progressivement remplacée au cours du Tardiglaciaire (entre 18 000 et 12 000 cal. BP) par des formations ligneuses à genévriers (*Juniperus*) et bouleaux (*Betula*). Les pins, qui jouent un rôle majeur à la fin du Tardiglaciaire dans les Alpes (par exemple, de Beaulieu, 1977 ; David, 1993 ; Muller et al., 2012), n'en jouent pratiquement aucun dans le Massif central et en particulier en Margeride, où ils ne se développent que récemment, après la révolution industrielle et les reboisements des zones montagneuses (Reille & Pons, 1982).

Les données polliniques n'ont pas été utilisées en Europe pour discriminer les différentes espèces de bouleaux (par exemple, David & Barbero, 1995). Il est pourtant possible de les distinguer, au moins en partie, par leur taille (Birks, 1968 ; Ives, 1977 ; Prentice, 1981 ; Blackmore et al., 2003). De telles analyses morphométriques sont d'ailleurs couramment mises en œuvre en Amérique du Nord (par exemple, Richard, 1970, 1977, 1993).

2- Les sphaignes

La tourbière du Ronc de la Gleize-Haut est la plus riche en sphaignes (5 espèces). Elle abrite notamment plusieurs colonies de *Sphagnum divinum*, une espèce de couleur généralement rouge, récemment individualisée de *S. magellanicum*, qui est aujourd'hui considérée restreinte à l'hémisphère sud (Hassel et al., 2018). *S. divinum*, qui arbore localement une morphologie relativement variable (très dense et de couleur brun-rouge ou au contraire plus lâche et de couleur verte, mais avec dans ce dernier cas des tiges clairement rouges), se développe dans des habitats relativement secs, par exemple au pied des pins, tandis que *S. palustre* occupe des zones plus humides, en particulier autour du platelage. La sphaigne la plus abondante du site semble être *S. teres*, qui se développe dans tous les habitats, et notamment sous forme de platières ou de petites buttes dans les formations à *Juncus acutiflorus*. Cette espèce se reconnaît aisément sur le terrain grâce à ses feuilles

hérissées sur le sec et à son gros bourgeon terminal. Les zones les plus humides et les dépressions abritent *S. angustifolium* et *S. fallax*, deux espèces morphologiquement très proches, qui se différencient par la taille des feuilles caulinaires et la présence-absence de fibrilles à leur apex (microscope nécessaire).

La tourbière à Saule des Lapons est plus petite et plus sèche : elle comprend moins d'espèces de sphaignes (3), mais aucune en commun avec la Tourbière du Ronc de la Gleize. Ce sont des sphaignes de butte de la section *Acutifolia* (*Sphagnum capillifolium* et *S. subnitens*) et une espèce de la section *Subsecunda* (*S. auriculatum*), qui se trouve dans les ornières traversant le site.

Les cortèges de sphaignes révèlent le caractère essentiellement minérotrophe de la Tourbière du Ronc de Gleize, et plutôt ombrotrophe de la Tourbière à Saule des Lapons.

3- La végétation vasculaire

Les relevés réalisés permettent d'évaluer la richesse spécifique des deux tourbières prospectées : la tourbière du Ronc de la Gleize-haut abrite 59 espèces (dont 27 non revues) et la tourbière à Saule des Lapons en abrite 27 (dont 10 non revues).

15 espèces, qui n'avaient pas été relevées dans les tourbières de Lajo, y ont été identifiées par S.D. Muller en 2014 et par A. Remond, S.D. Muller et J.-F. Terral en 2023 : *Carex diandra*, *C. leporina*, *Crepis paludosa*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium obscurum*, *Genista anglica*, *Holcus mollis*, *Lemna minor*, *Pedicularis sylvatica*, *Ranunculus acris*, *R. flammula*, *Salix atrocinerea*, *Sedum villosum*, *Struthiopteris spicant* et *Veronica scutellata*. *Myosotis secunda*, identifié par S.D. Muller en 2014, a vraisemblablement été confondu précédemment avec *M. scorpioides*, dont il diffère par son calice divisé à plus de 40% (Tison & De Foucault, 2014). Il en est de même pour *Vaccinium oxycoccos*, noté en 1996-2001, qui a été confondu avec *V. microcarpum*. Les critères observés sur le terrain (feuilles <

6 mm ; pédicelles glabres) correspondent bien à cette espèce, même si Tison & De Foucault (2014) mentionnent la morphologie intermédiaire des populations du Massif central, qui proviennent vraisemblablement d'une ancienne hybridation entre les deux espèces.

Quatre espèces, toutes protégées au plan national, présentent un fort intérêt patrimonial : *Betula nana*, *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia* et *Salix lapponum*. Beaucoup d'autres ne sont pas protégées, mais sont déterminantes ZNIEFF en Languedoc-Roussillon : par exemple, *Carex diandra*, *Comarum palustre*, *Crepis paludosa*, *Menyanthes trifoliata*, *Sedum villosum*, *Vaccinium microcarpum*.

La tourbière est actuellement coupée en deux par une cloture : la partie sommitale est ainsi mise en défens, tandis que la partie inférieure est pâturée. Cette situation est problématique, car la partie pâturée comprend des habitats humides riches, absents de la zone protégée : un tremblant à *Carex limosa*, *Drosera rotundifolia* et *Eriophorum angustifolium*, et une zone de ruissellement à *Carex diandra* et *C. pallescens*. Ces espèces paraissent impactées par le pâturage et l'enrichissement du substrat provoqué par la présence des bovins, qui favorise le développement des joncs.

4- Les habitats

La végétation de la tourbière de Ronc de la Gleize est dominée par des faciès de jonçaias à *Juncus acutiflorus* et *J. conglomeratus*, localement mêlés de molinies, de pins, de bouleau nain et de buttes de sphaignes. Toutefois, malgré l'apparente hétérogénéité physionomique de cet ensemble, les analyses multivariées (Figs. 1 et 2) révèlent un fond floristique commun qui permet de les rattacher aux bas-marais acides (code Corine 54.4), et plus particulièrement aux tourbières basses à *Carex nigra*, *C. canescens* et *C. echinata* (code Corine 54.42), qui abritent également *Agrostis canina*, *Cardamine pratensis*, *Eriophorum angustifolium*, *Juncus acutiflorus*, *Ranunculus flammula* et *Viola palustris*.

Les communautés de bas-marais acide de la tourbière de Ronc de la Gleize sont parsemées de différents micro-habitats, dont le plus abondant et le seul visible sur les relevés phytosociologiques réalisés (Figs. 1 et 2 ; Table 3) correspond à la communauté de tourbière de transition (code Corine 54.5). Cette communauté, qui se développe dans les zones les plus humides, est caractérisée par *Carex limosa*, ici associé à *Carex rostrata*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* et *Parnassia palustris*. Parmi les autres microhabitats présents sur la tourbière de manière plus anecdotique, on peut citer les buttes de sphaignes colorées (code Corine 51.111), avec *Sphagnum capillifolium*, *S. divinum* et *Vaccinium microcarpum*, les buttes à buissons de *Vaccinium* (code Corine 51.1134), avec *Vaccinium vitis-idaea*, *V. myrtillus*, localement associés à *Betula nana*, et la communauté de source (code Corine 54.1), avec *Caltha palustris*, *Cardamine pratensis* et *Montia fontana*.

La tourbière à Saule des Lapons correspond à une tourbière haute (code Corine 51.1), avec essentiellement des buttes à buissons de *Vaccinium* (code Corine 51.1134), mais les inventaires de 1996-2001 (Table 4), qui mentionnent *Caltha palustris*, *Dactylorhiza maculata* et *Eriophorum angustifolium*, suggèrent la présence récente de faciès plus humides.

La classification des habitats CORINE biotopes considère les tourbières de transition et les bas-marais acides comme deux stades d'évolution de la tourbière : les premières à *Carex limosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre* et *Menyanthes trifoliata* représenteraient le stade pionnier, tandis que les seconds, à *Carex nigra*, *Juncus acutiflorus* et *Molinia caerulea*, représenteraient un stade plus mature et plus sec, en cours d'évolution vers une tourbière ombrotrophe bombée.

5- Age des tourbières

Les datations radiocarbone obtenues pour les niveaux basaux (Table 6) révèlent des âges relativement récents pour les deux tourbières étudiées. Bien que plus profonde, la tourbière de Ronc de la Gleize apparaît plus récente

(env. 2200 ans), au moins au lieu de carottage, par rapport à la tourbière à Saule des Lapons (env. 6000 ans). Cela se traduit par des taux d'accumulation beaucoup plus importants à RG (0,8-1,3 mm/an) qu'à SL (0,2-0,4 mm/an). Le carottage RG1 ayant été réalisé dans la partie basse de la tourbière de Ronc de la Gleize, il est possible que la partie haute soit plus ancienne, et que l'entourbement se soit progressivement étendu vers l'aval à partir d'un point humide, peut-être situé au niveau d'une source.

Ces âges positionnent l'initiation de l'entourbement dans les zones de carottage à la fin de l'Atlantique (Néolithique final) pour Saule des Lapons, et au début du Subboréal (fin de l'Age du Fer) pour Ronc de la Gleize. Au vu de ces âges récents correspondant à des périodes d'activité humaine, une origine au moins en partie anthropique de ces deux milieux est possible.

CONCLUSION

L'étude phytosociologique des deux tourbières de Lajo étudiées (Ronc de la Gleize et Saule des Lapons), ainsi que les datations radiocarbone réalisées, apportent un certain nombre d'informations concernant la végétation et les habitats actuels, et renseignent sur les dates de l'entourbement et sur la dynamique passée de l'accumulation de la tourbe. Les deux tourbières sont très différentes sur ces différents aspects : Saule des Lapons est plus ancienne, plus sèche et est caractérisée par un taux d'accumulation plus faible et une végétation moins diversifiée (bien qu'abritant des populations importantes de deux espèces très rares : *Betula nana* et *Salix lapponum*).

Ce travail préliminaire soulève de nombreuses questions, dont certaines seront abordées dans le cadre de la session ORPAM 2023. D'autres pourront éventuellement faire l'objet d'études ultérieures. Ces questions concernent, entre autres, l'enregistrement pollinique de la végétation actuelle, les dynamiques locales de végétation, l'origine des formations végétales actuelles, l'origine du pin qui boise actuellement les tourbières, l'histoire locale du bouleau nain et du saule des lapons,

l'histoire du pin dans le Massif central, le contexte régional de la formation des deux tourbières, la dynamique migratoire du hêtre et du sapin, l'histoire de la végétation mésophile environnante et l'influence passée des activités anthropiques autour et sur ces zones humides.

REMERCIEMENTS

Nous remercions Anne Remond (CEN Lozère) pour l'aide apportée sur le terrain et la documentation, la municipalité de Lajo pour l'autorisation de travail sur les tourbières, le département enseignement Biologie-Ecologie et l'équipe du bât. 35 pour le prêt du matériel, ainsi qu'Isabel Figueiral (INRAP) pour l'identification du bois de *Fagus*.

REFERENCES

- Berthet-Grelier B. & Pignal M.-C. (2015). Compte-rendu de la session botanique dans le Cantal et l'Aubrac, du 9 au 12 juillet 2013. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, 84 (3-4) : 108-120.
- Birks H.J.B. (1968). The identification of *Betula nana* pollen. *New Phytologist*, 67 : 309-314.
- Blackmore S, Steinmann J.A.J., Hoen P.P. & Punt W. (2003). The Northwest European Pollen Flora, 65 : Betulaceae and Corylaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 123 : 71-98.
- Braun-Blanquet J. (1932). *Plant sociology, the study of plant community*. McGraw Hill Book, New York, 432 p.
- Cartier A., Creusot P. & Delandhuy A. (2021). Étude palynologique de la dynamique végétale holocène de la tourbière du Peschio (Mont Lozère). *Orpalm Synthesis*, 14 (1) : 37-54.
- Coste H.J. & Soulié J. (1919). Plantes nouvelles, rares ou critiques (suite). *Bulletin de la Société Botanique de France*, 66 (7) : 14-27.
- Daniels R.E. & Eddy A. (1985). *Handbook of European Sphagna*. Institute of Terrestrial Ecology, Abbots Ripton, Huntingdon.
- David, F. (1993). Extension tardiglaciaire des pins dans les Alpes du Nord. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II, Sciences de la Terre*, 317 : 123-129.
- David F. & Barbero M. (1995). De l'histoire du genre *Betula* dans les Alpes Françaises du Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89 : 455-467.
- de Beaulieu J.-L. (1977). *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène des Alpes méridionales françaises*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille III, 358 p.
- de Beaulieu J.-L., Andrieu V., Ponel P., Reille M. & Lowe J.J. (1994). The Weichselian Late-glacial in southwestern Europe (Iberian Peninsula, Pyrenees, Massif Central, Northern Apennines). *Journal of Quaternary Science*, 9 (2) : 101-107.
- Frey W., Frahm J.-P., Fischer E. & Lobin W. (2006). *The liverworts, mosses and ferns of Europe*. T.L. Blockeel (ed.), Harley, Colchester.
- Hassel K., Kyrkjeeide M.O., Yousefi N., Prestø T., Stenøien H.K., Shaw J.A. & Flatberg K.I. (2018). *Sphagnum divinum* (sp. nov.) and *S. medium* Limpr. and their relationship to *S. magellanicum* Brid. *Journal of Bryology*, 40 (3) : 197-222.
- Ives J.W. (1977). Pollen separation of three North American birches. *Arctic and Alpine Research*, 9 : 73-80.
- Jowsey, P.C. (1966). An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65 : 245-248.
- Kotarba A., Moresco E. & Roux L. (2009). Inventaire et cartographie des sphaignes du Caroux. *Orpal-Synthesis*, 2 : 7-14.
- Lacoste C., Lebreton S., Rolland M. & Bossaert M. (2021). *Le Bouleau nain en Lozère (48) - État initial de la population*. Rapport CEN Occitanie, 27 p.
- Muller S.D., Miramont C., Bruneton H., Carré M., Sottocornola M., Court-Picon M., de Beaulieu J.-L., Nakagawa T. & Schevin P. (2012). A palaeoecological perspective for the conservation and restoration of wetland plant communities in the central French Alps, with particular emphasis on alder carr

- vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 171 : 124-139.
- Prelli R. & Boudrie M. (2021). *Les Fougères et plantes alliées d'Europe*. Editions Biotope, Mèze, 528 p.
- Prentice I.C. (1981). Quantitative birch (*Betula* L.) pollen separation by analysis of size frequency data. *New Phytologist*, 89 : 145-157.
- Reille M. (1987). L'histoire de la végétation de Margeride (Massif Central, France) depuis quelques siècles révélée par l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. *Revue du Gévaudan*, 1987-2 : 17-25.
- Reille M. & Pons A. (1982). L'histoire récente de *Pinus silvestris* L. en Margeride (Massif Central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III, Sciences de la Vie*, 294 : 471-474.
- Reille M., de Beaulieu J.-L. & Pons A. (1985). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation du Cézallier, de la Planèze de St-Flour et de la Margeride (Massif-Central, France). *Pollen et Spores*, 27 (2) : 209-270.
- Reille M. (1987). L'histoire de la végétation de Margeride (Massif Central, France) depuis quelques siècles révélée par l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. *Revue du Gévaudan*, 1987-2 : 17-25.
- Reille M. (1989). L'origine du Pin à crochets dans le Massif Central français. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 136 (1) : 61-70.
- Reille M. (1990-1991). L'origine du Pin à crochets dans le Massif Central français. *Revue de Sciences Naturelles d'Auvergne*, 56 : 71-78.
- Reimer P.J., Austin W.E.N., Bard E., Bayliss A., Blackwell P.G., Bronk Ramsey C., Butzin M., Cheng H., Edwards R.L., Friedrich M., Grootes P.M., Guilderson T.P., Hajdas I., Heaton T.J., Hogg A.G., Hughen K.A., Kromer B., Manning S.W., Muscheler R., Palmer J.G., Pearson C., van der Plicht J., Reimer R.W., Richards D.A., Scott E.M., Southon J.R., Turney C.S.M., Wacker L., Adolphi F., Büntgen U., Capano M., Fahrni S.M., Fogtmann-Schulz A., Friedrich R., Köhler P., Kudsk S., Miyake F., Olsen J., Reinig F., Sakamoto M., Sookdeo A. & Talamo S. (2020). The IntCal20 Northern Hemisphere radiocarbon age calibration curve (0-55 cal kBP). *Radiocarbon*, 62: 725.
- Richard P. (1970). Atlas pollinique des arbres et de quelques arbustes indigènes du Québec. *Le Naturaliste Canadien*, 97 : 1-34, 97-161, 241-306.
- Richard P. (1977). *Histoire post-wisconsinienne de la végétation du Québec méridional par l'analyse pollinique*. Service de la Recherche Direction générale des Forêts, Ministère des terres et forêts du Québec, 478 p.
- Richard P.J.H. (1993). Origine et dynamique postglaciaire de la forêt mixte au Québec. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 79 : 31-68.
- Sarrassat C. (1931). Mousses récoltées pendant la session de la Société botanique de France en Auvergne et Margeride (juillet 1928). *Bulletin de la Société Botanique de France*, 78 (4) : 508-510.
- Stuiver M. & Reimer P.J. (1993). Extended ¹⁴C database and revised CALIB radiocarbon calibration program. *Radiocarbon*, 35 : 215-230.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (2014). *Flora Gallica*. Biotope, Mèze et Société Botanique de France, Paris.
- van Dinter M. & Birks H.H. (1996). Distinguishing fossil *Betula nana* and *B. pubescens* using their wingless fruits: implications for the late-glacial vegetational history of western Norway. *Vegetation History and Archaeobotany*, 5 : 229-240.
- Vasari A. & Vasari Y. (1985). Relic occurrence of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia mediterranea*, 11 (1) : 65-68.

CARACTERISATION DE LA TOURBE ET DES MACROFOSSILES DE DEUX TOURBIERES DU COMPLEXE DE LAJO (MARGERIDE, LOZERE)

Layadi Emma ¹, Sheth Theodore ², Verlingue Killian ³

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ emmalayadi@icloud.com, ² sheththeodore.uni@gmail.com, ³ killian.verlingue@gmail.com

Encadrement : Serge Muller

Citation : Layadi E., Sheth T. & Verlingue K. (2024). Caractérisation de la tourbe et des macrofossiles de deux tourbières du complexe de Lajo (Margeride, Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 29-41.

Résumé : Deux carottes sédimentaires ont été prélevées sur les tourbières de Saule des Lapons (SL) et de Ronc de la Gleize (RG) afin de reconstruire leurs histoires paléoenvironnementales. SL s'est formée il y a 6000 cal. BP et s'est asséchée au cours du temps. RG s'est formée il y a 2200 cal. BP, a été colonisée par des herbacées et a évolué vers une tourbière à sphaignes. La faible abondance de macrorestes de *Betula nana* dans les analyses macrofossiles suggère que les conditions humides à RG ont pu entraver la multiplication végétative de cette espèce, tandis que l'assèchement récent de SL aurait favorisé son développement.

Mots clés : Sédiments, matière organique, carpologie, chronologie, Massif central.

Abstract: *Characterisation of peat and macrofossils of two peatlands of the Lajo complex (Margeride, Lozère)*. Two sediment cores were taken from the Saule des Lapons (SL) and Ronc de la Gleize (RG) peatlands in order to reconstruct their palaeoenvironmental history. SL was formed 6,000 cal. BP ago and has dried out over time. RG formed 2200 cal. BP, has been colonised by herbaceous plants and has evolved into a Sphagnum peatland. The low abundance of *Betula nana* macroremains in the macrofossil samples suggests that the wet conditions at RG hindered vegetative propagation of this species, while the recent drying of SL favoured its development

Keywords: Sediments, organic matter, carpology, chronology, Massif central.

Les tourbières sont des milieux humides caractérisés par l'accumulation de matière organique partiellement dégradée, la tourbe. La turfigénèse, c'est-à-dire la formation de tourbe, est permise par la présence d'eau, les faibles températures et l'absence d'oxygène. La flore qui se développe sur les tourbières et qui génère la litière à l'origine de la tourbe est dite turfigène (Cubizolle et al., 2004).

L'accumulation de la tourbe fait des tourbières des archives paléoécologiques permettant de reconstituer les dynamiques environnementales et climatiques passées (Barber, 1993). Ces milieux se trouvent principalement en zones boréales et arctiques, qui présentent les conditions climatiques et topographiques idéales pour leur développement. En Europe méridionale et dans le Massif central, elles se sont formées pour la plupart depuis la fin de la dernière

glaciation, il y a plus de 12000 ans (Fridolín, 1950), mais certaines, d'origine anthropique, se sont formées au cours de l'Holocène (Cubizolle, 2009).

La quantité de matière organique et minérale présente dans la tourbe et le taux de décomposition renseignent sur le régime hydrologique local des tourbières (Blackford & Chambers, 1993). Il existe deux grands types de tourbières qui se distinguent par leurs apports hydriques et minéraux (Duvigneaud, 1949) : les tourbières ombrotrophes (ou bogs), pauvres en minéraux et alimentées principalement par les précipitations (Aerts et al., 1992 ; Julve, 1994) et les tourbières minérotrophes (ou fens), alimentées par des eaux de ruissellement (Julve, 1994 ; Payette & Rochefort, 2001 ; Cubizolle, 2019).

L'enregistrement pollinique dans les tourbières renseigne sur les dynamiques végétales environnantes et permet de reconstituer les différentes étapes des successions écologiques postglaciaires (Banas & Gos, 2004). Le complexe des tourbières de Lajo est situé dans l'étage montagnard, naturellement dominé par la hêtraie-sapinière, qui représente le climax mésophile régional. Ce complexe est connu pour abriter des populations de bouleau nain (*Betula nana*), un arbuste rare en France et essentiellement distribué dans les régions boréales et subarctiques (Vasari & Vasari, 1985).

Dans le but d'étudier l'histoire paléoenvironnementale de deux tourbières du complexe de Lajo, deux carottes sédimentaires ont été prélevées : une à Saule des Lapons, et une à Ronc de la Gleize. L'analyse de la composition de la tourbe (matière organique/minérale, matrice et macrorestes), comparée à l'analyse du pollen (Feat et al., 2024) et des NPPs (Cuenot et al., 2024) a pour but de reconstituer : (1) les paléoenvironnements locaux des tourbières Saule des Lapons et Ronc de la Gleize, et (2) l'histoire locale de *Betula nana*.

MATERIEL ET METHODES

1- Zone et sites de l'étude

Le massif de la Margeride (Massif central) s'est formé il y a environ 320 millions d'années. Il est caractérisé par un climat semi-continental à tendance montagnarde (Bornand & Menier, 1989). Le massif, granitique au sud et métamorphique au nord, présente des traces d'érosions glaciaires quaternaires. En altitude, les zones sont dominées par des hêtraies-sapinières, ainsi que par des plantations de résineux (mélèze d'Europe, épicéa commun, sapin de Douglas). 11% de la superficie de la région abrite des zones humides (marais, bas-marais et tourbières), inscrites dans le réseau Natura2000. Ces tourbières abritent des espèces comme le bouleau nain et le saule des lapons (*Salix lapponum*), témoignant du climat hivernal rude (Besqueut, 1953). Plus bas, les paysages sont marqués par des pâturages, des prairies et des alignements de frêne.

L'étude a été réalisée sur les tourbières de Lajo en Margeride. Les tourbières étudiées sont localisées dans l'étage montagnard supérieur : *Saule des Lapons* (44°50'51"N ; 03°26'12"E ; 1388 m) et *Ronc de la Gleize* (44°50'30"N ; 03°26'05"E ; 1316 m) (Muller et al., 2024).

2- Du terrain au laboratoire

Deux carottes sédimentaires (SL-1 : 135 cm ; RG-1 : 235 cm) ont été prélevées à l'aide d'un carottier russe de 100 cm de longueur en ciblant les zones les plus profondes de chacune des 2 tourbières. La carotte SL-1 se compose de 2 segments (0-100 et 35-135 cm) et RG-1 de 3 segments (0-100, 90-190 et 125-225 cm). L'ensemble des carottes a été mis sous cellophane et stocké au réfrigérateur.

Au laboratoire, des échantillons de 1 cm³ prélevés tous les 11 cm sur les deux carottes ont été soumis à des mesures de perte au feu (PAF), une méthode qui permet d'obtenir la quantité de matière organique et minérale (Heiri et al., 2001). Plusieurs pesées ont été réalisées :

-P0 (masse d'un creuset),

- P150 (masse de l'échantillon après séchage),
- P550 (masse de l'échantillon après calcination à 550°C).

Ces données ont permis de calculer le pourcentage de matière organique (MO) en fonction de la profondeur de la carotte.

Afin de caractériser et de quantifier les constituants de la tourbe, des échantillons de moins de 1 cm³ ont été prélevés tous les 8 cm de profondeur sur les deux carottes (SL-1 et RG-1). La composition de la tourbe a été observée sous loupe binoculaire, puis les éléments ont été quantifiés selon une échelle logarithmique (1, 10, 100, 1000, 10000). Les éléments non identifiables ont été nommés d'après Troels-Smith (1995).

Des prélèvements d'environ 8 cm³ réalisés tous les 8 cm sur les deux carottes (18 échantillons sur SL-1 et 28 échantillons sur RG-1) ont été tamisés à plusieurs échelles sur colonne de tamis (1.25 mm, 800, 400 et 200 µm). Cette manipulation permet d'analyser de plus grandes quantités de tourbe afin d'en extraire des macrorestes (graines, fruits, débris de feuille...) et d'identifier les taxons présents.

RESULTATS

1-Composition et profil de tourbe

Stratigraphie

Saule des Lapons (SL-1) : la carotte SL-1 (Fig. 1) présente des zones peu distinctes. La base, entre 135 et 115 cm (5900 et 4800 cal. BP), est sableuse et argileuse. Sur le tronçon intermédiaire entre 115 et 60 cm (4800 et 1700 cal. BP) la tourbe est de composition majoritairement herbacée. Dans la partie supérieure, entre 60 et 10 cm (1700 et 140 cal. BP), la tourbe est ligneuse et herbacée. Puis, entre 10 et 0 cm (135 et 0 cal. BP), la tourbe est très fibreuse et dominée par des restes ligneux.

Ronc de la Gleize (RG-1) : le profil de RG-1 (Fig. 1) présente 3 zones distinctes. La partie inférieure, entre 225 et 205 cm (2000 et 1900 cal. BP), est sableuse. La partie intermédiaire, de 205 à 100 cm (1900 à

1000 cal. BP), est dominée par des restes herbacés. La tourbe entre 100 et 0 cm (1000 et 0 cal. BP) est enfin dominée par les restes de sphaignes.

Perte au feu

Saule des Lapons (SL-1) : la base du profil, entre 135 et 100 cm (5900 et 3900 cal. BP) est caractérisée par de la matière minérale (<25% de matière organique, MO). Sur le reste de la carotte (0-100 cm), les proportions de MO sont comprises entre 75 et 98%. Il y a présence de matière minérale entre 40 et 10 cm (1000 et 250 cal. BP).

Ronc de la Gleize (RG-1) : à l'exception de la base du profil, caractérisée par la présence de sable (<50% de MO), la tourbe présente des proportions de matière organique comprises entre 75 et 98%. De la matière minérale est présente entre 120 et 50 cm de profondeur (1100 à 450 cal. BP).

2-Characterisation du matériel tourbeux

Description de la matrice

Saule des Lapons (SL-1) : du sable est présent en quantité importante (<80%) à la base de la carotte (Fig. 2). De la matière organique décomposée (*Limus detritosus*, Ld) est présente tout le long de la carotte en quantité importante, mais de façon hétérogène. Entre 94 et 30 cm de profondeur (3660-700 cal. BP), la matrice se compose en bonne partie (<40%) de racines, radicelles et rhizomes. La matrice à 65 cm (2030 cal. BP) comprend beaucoup de charbons de bois (~70%). Au sommet de la carotte, la tourbe est composée de débris ligneux, notamment en surface. Une très faible proportion de sphaignes (*Sphagnum*) est notée à 16 cm (310 cal. BP).

Ronc de la Gleize (RG-1) : du sable est présent en très faible quantité uniquement dans les deux échantillons basaux (Fig. 2). Le matériel tourbeux se compose essentiellement de bois et d'écorce qui sont régulièrement présents de la base (2200 cal. BP) jusqu'à 93 cm (1000 cal. BP), et faiblement présent sur la partie supérieure de la carotte. Des restes de feuilles, rhizomes, racines et

radicelles sont présents en forts pourcentages sur la partie supérieure de la carotte. Du charbon est présent entre 172 et 176 cm (1800 et 1200 cal. BP), ainsi que des débris ligneux (*Detritus granosus*, Dg). La matière organique décomposée (Ld) est présente de manière importante tout au long de la carotte.

Les sphaignes (*Sphagnum*) sont observées au dessus de 112 cm (1200 cal. BP) et de façon abondante jusqu'au sommet de la carotte. Entre 80 et 56 cm (870-600 cal. BP), d'autres espèces de bryophytes ont été relevées.

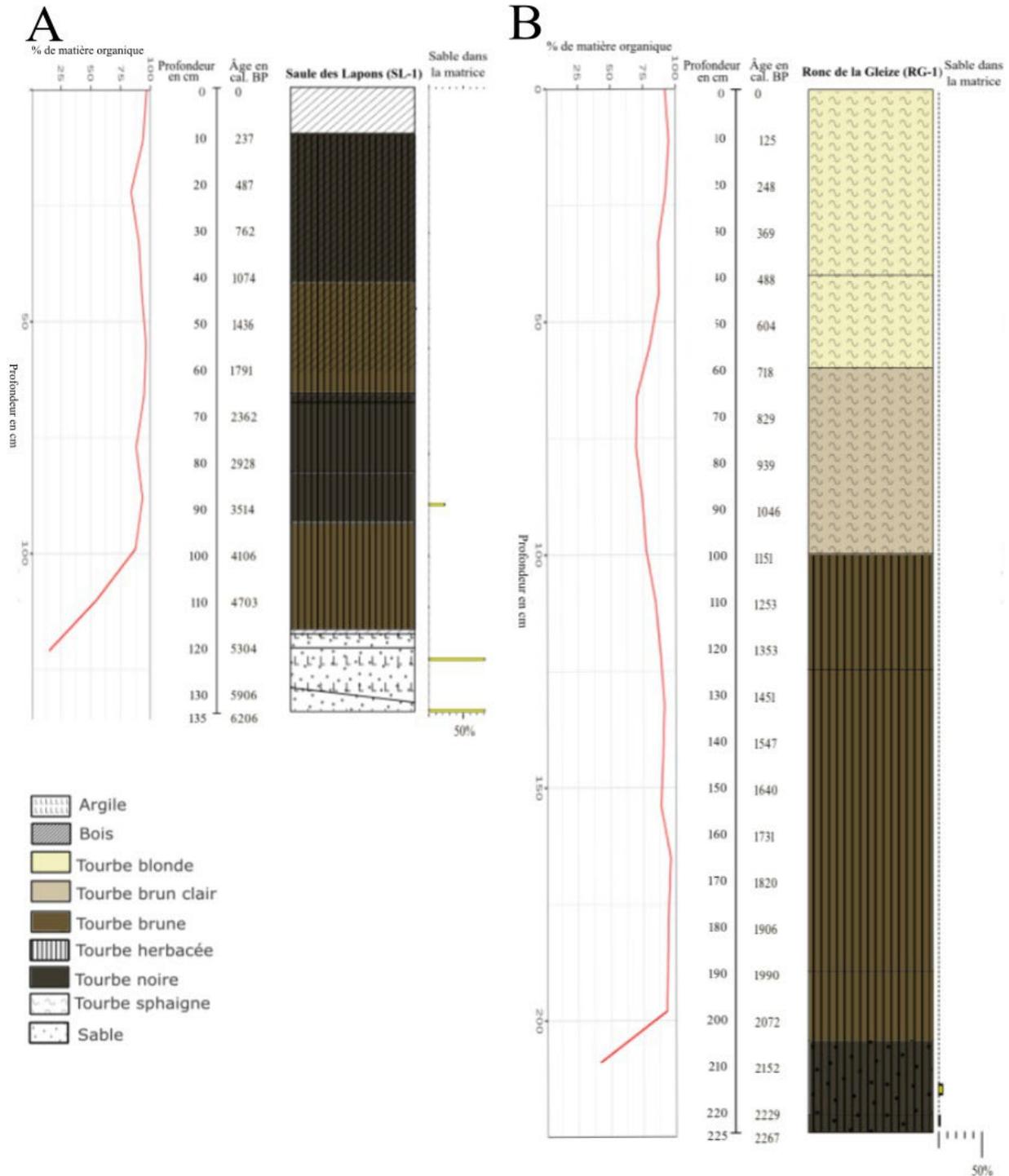


Figure 1. Logs stratigraphiques et teneurs en pourcentage de matière organique (mesures de perte au feu) et de sable (analyse macrofossile) des carottes SL-1 (A) et RG-1 (B)

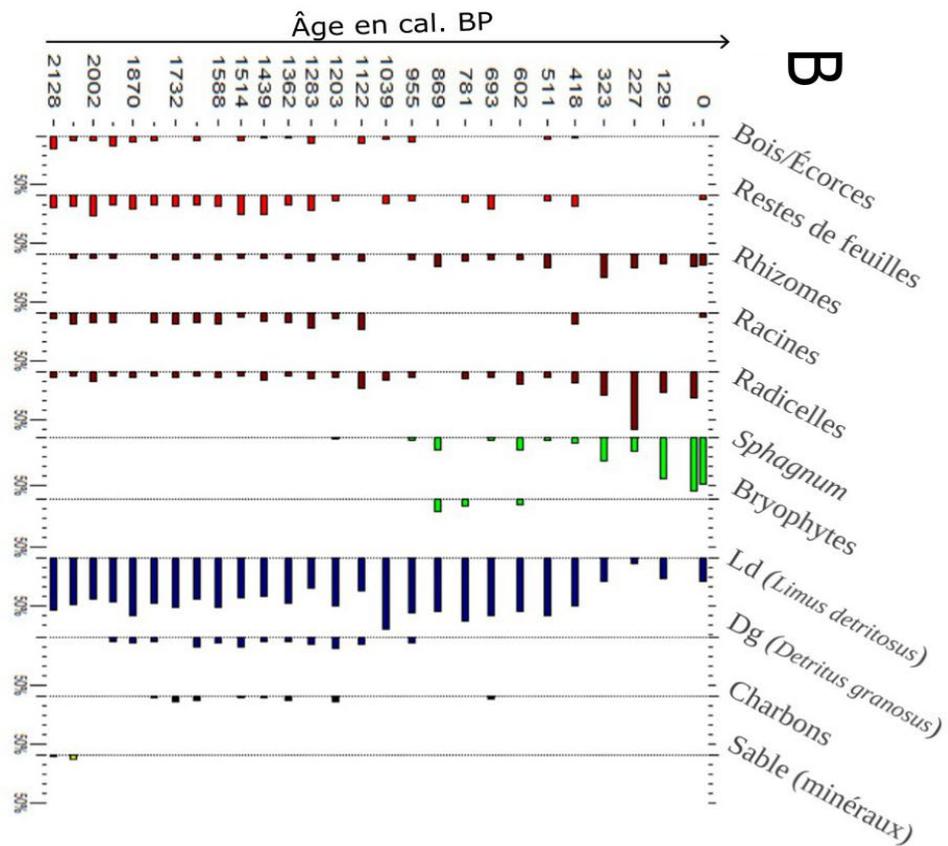
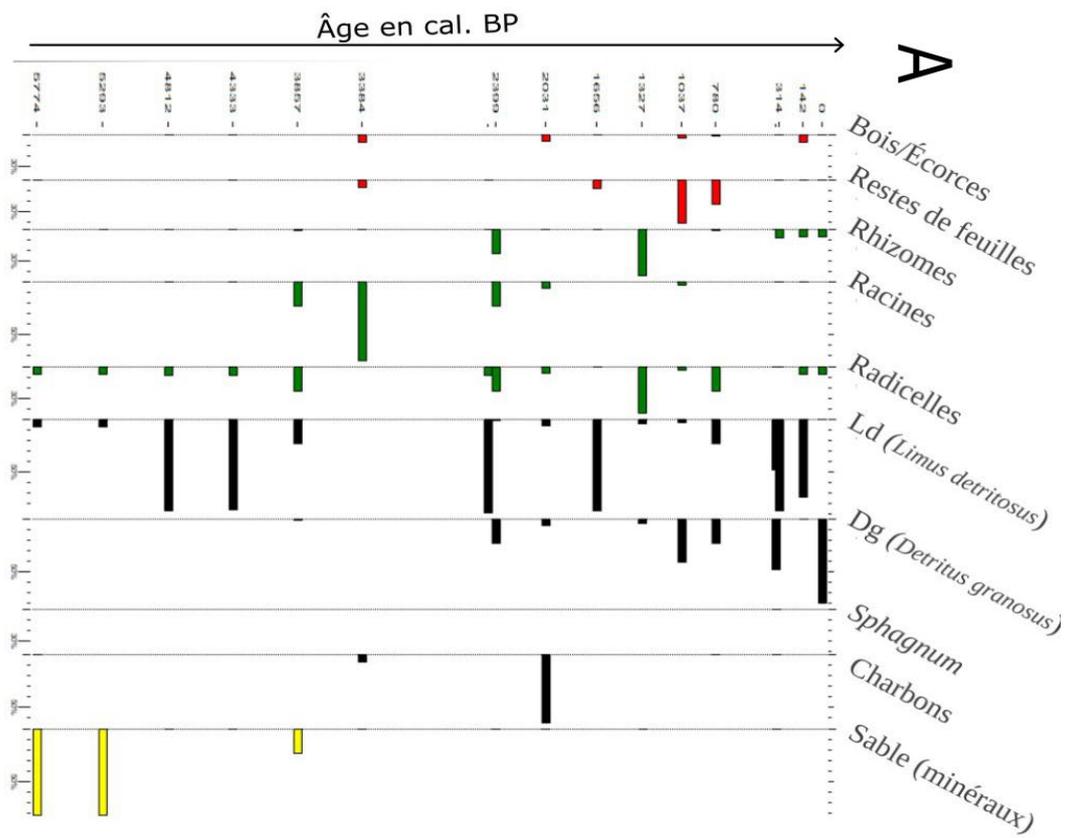


Figure 2. Diagramme en pourcentage des différents éléments (matrice) constituant le matériel des carottes SL-1 (A) et RG-1 (B)

Identification de macrorestes

Saule des Lapons (SL-1) : 13 taxons végétaux ont été identifiés dans la carotte (Fig. 3). Le genre *Juncus* (jonc) est présent depuis 4330 cal. BP (105 cm) jusqu'à l'actuel. *Potentilla erecta* (potentille dressée) est présente de 90 cm (3400 cal. BP) jusqu'à l'actuel, et une bonne concentration de graines est retrouvée à 73 cm (2400 cal. BP). *Montia fontana* (montie des fontaines) est retrouvée à trois profondeurs distinctes (129, 89 et 33 cm). *Ajuga* (bugle), *Carex* (laïche) et *Molinia* (molinie) ne sont présents que de 2030 cal. BP à l'actuel. *Carex* est présent en concentrations importantes, et *Ajuga* et *Molinia* sont plus rares. Sur les mêmes portions, des restes d'arthropodes sont retrouvés en plus grande concentration. Entre 13 et 0 cm (de 200 à 0 cal. BP), des graines de callune et d'autres Ericaceae sont relevées.

Ronc de la Gleize (RG-1) : 8 taxons végétaux ont été retrouvés dans la carotte (Fig. 4), dont *Juncus*, qui est présent sur l'intégralité de la carotte en grandes concentrations. Des graines de *Montia fontana* ont été relevées en concentrations importantes (~50 graines/cm³) depuis la base de la carotte jusqu'à l'actuel. *Carex*, retrouvé sous forme d'akènes avec leurs utricules caractéristiques, est moins abondant, mais présent de la base jusqu'à 32 cm (320 cal. BP). *Stellaria* (stellaire) est présente en plus faibles concentrations que *Montia fontana*, à la base de l'échantillon (2070-1940 cal. BP) et entre 96 et 48 cm (1040 à 510 cal. BP).

La présence d'akènes de bouleau nain dans la tourbière à Saule des Lapons a été relevée à partir de 105 cm de profondeur (4330 cal. BP) jusqu'à l'actuel. Ces restes sont présents en faible abondance dans la tourbière SL à 73 cm (2400 cal. BP), 57 cm (1660 cal. BP), 33 cm (780 cal. BP) et en surface (0 cal. BP). A

Ronc de la Gleize, ils sont présents de 128 cm au sommet, notamment aux profondeurs 128 cm (1360 cal. BP) et 112 cm (1200 cal. BP) et toujours avec une faible abondance.

DISCUSSION

1- Caractérisation des tourbières et reconstruction paléoenvironnementale

Saule des lapons

L'analyse de SL-1 a révélé la présence de matière minérale et de sable à la base de la carotte (Fig. 1), ainsi qu'une faible quantité de macrorestes (Figs. 1 et 3), suggérant un fort apport détritique. Cet apport provient de ruissellements antérieurs à la formation de la tourbière, autour de 6000 cal. BP (Bottollier-Curtet & Muller, 2009).

Les fortes concentrations de matière décomposée (*Limus detritosus*), associées aux faibles quantités de graines de *Juncus*, rhizomes, racines et radicules retrouvés entre 6000 et 3400 cal. BP indiquent un fort taux de décomposition. Peu de changements significatifs sont observés entre 5800 et 3400 cal. BP, peut-être en raison du faible échantillonnage à la base de la carotte. Toutefois, l'analyse des NPPs suggère que peu de changements se sont produits à Saule des Lapons durant cette période (Cuenot et al., 2024).

Les enregistrements de matière minérale (Fig. 1) et de graines de *Montia fontana* (Fig. 3) autour de 3400 puis de 1000 cal. BP suggèrent la présence d'eau libre à ces périodes (Tardío et al., 2011). Les copépodes retrouvés dans l'analyse des NPPs aux mêmes périodes appuient cette interprétation (Cuenot et al., 2024).

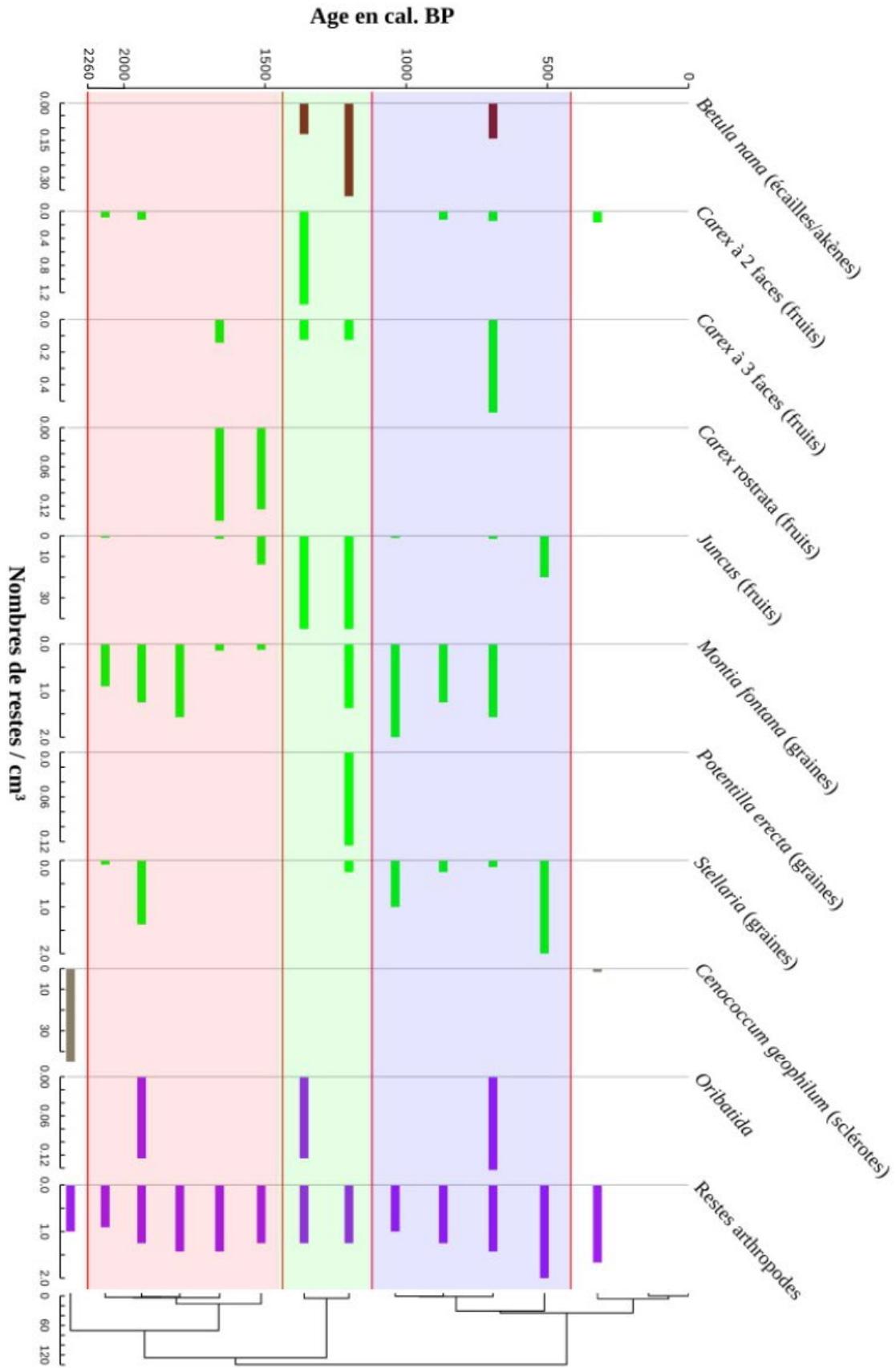


Figure 3. Diagramme en concentrations des macrorestes de la carotte SL-1

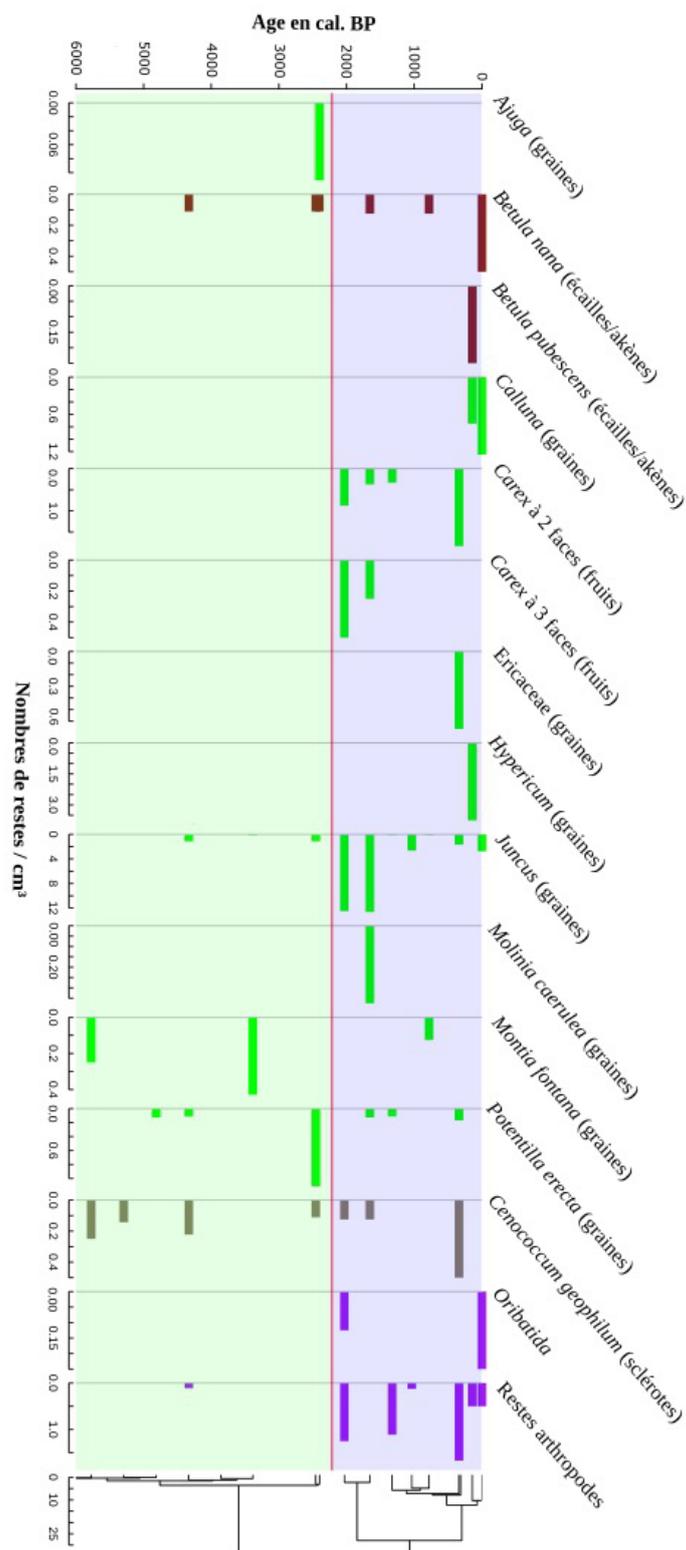


Figure 4. Diagramme en concentrations des macrorestes de la carotte RG-1

Les macrorestes de *Carex*, *Juncus* et *Molinia caerulea* retrouvés à partir de 2000 cal. BP traduisent la formation du couvert végétal actuel des habitats de type jonçaie et cariçaie (Muller et al., 2024). La présence conjointe de *Juncus* et *Molinia caerulea* en quantités importantes pourrait indiquer la présence de méga-herbivorie sur la tourbière (Cubizolle, 2019), comme le suggèrent également les spores de Sordariales et le pollen de *Plantago*, retrouvés respectivement dans l'analyse des NPPs et l'analyse pollinique (Cuenot et al., 2024 ; Feat et al., 2024).

L'apparition de macrorestes de *Calluna* vers 200 cal. BP, confirmée par le pollen retrouvé dans l'analyse pollinique (Feat et al., 2024) témoigne de la formation de l'habitat "butte à chaméphytes" présent aujourd'hui sur la tourbière (Muller et al., 2024). Cet habitat est typique des zones les plus sèches des tourbières (Cubizolle, 2019), ce qui traduit un assèchement récent de Saule des Lapons. L'absence de sphaignes tout au long de la carotte suggère également un état de sécheresse avancé (Hauguel, 2008). Cet assèchement est aussi observé dans l'analyse des NPPs avec la disparition des copépodes dans l'échantillon le plus récent (Cuenot et al., 2024). Tous ces résultats montrent une physionomie passée très différente de l'actuelle, avec le passage d'un milieu très humide à un milieu plus sec. De par sa forme bombée (Muller et al., 2024), la zone bombée de SL serait aujourd'hui une petite tourbière ombrotrophe, essentiellement alimentée par les précipitations (Cubizolle, 2019). La callune, retrouvée en grande quantité et associée à la présence de joncs (Fig. 3), pourrait indiquer que le pâturage s'est poursuivi après 200 cal. BP (Muller et al., 2024). Il n'est pas impossible que l'assèchement de la tourbière SL soit liée à une activité de pâturage possiblement présente depuis sa formation (Cuenot et al., 2024).

Ronc de la Gleize

La présence de matière minérale et de sables, associée à la faible quantité de macrorestes à la base de RG-1 (Fig. 1) suggèrent ici aussi un

détritisme antérieur à la formation de la tourbière, autour de 2200 cal. BP (Bottollier-Curtet & Muller, 2009). La tourbe herbacée (Fig. 1), ainsi que l'enregistrement de *Montia fontana* tout au long de la carotte (Fig. 4), évoquent la formation d'une tourbière minérotrophe alimentée par des ruissellements, eux-même favorisés par la topographie en pente de la tourbière (Cubizolle, 2019 ; Muller et al., 2024). *Montia fontana* étant une espèce se développant dans l'eau, son abondance traduit une forte humidité (Tardío et al., 2011). Les restes d'herbacées graminoides vivaces, appartenant aux Cyperaceae (*Carex*, *Eriophorum*), Juncaceae (*Juncus*, *Luzula*) et Poaceae (*Molinia*), retrouvés dans les macrorestes (Fig. 4) suggèrent que RG a été un milieu assimilable à un fen (Payette & Rochefort, 2001 ; Cubizolle, 2019).

Entre 1200 et 600 cal BP, la présence de matière minérale (Fig. 1), associée à de fortes abondances de graines de *Montia fontana*, indiquent du détritisme, et donc un probable changement dans l'hydrologie locale. Cette hypothèse est soutenue par l'augmentation des marqueurs d'humidité dans les NPPs (Copépodes, HdV-729, *Neorhabdocoele*) à partir de 1000 cal. BP (Cuenot et al., 2024). L'absence de sable pourrait être expliquée par la présence d'autres particules minérales telles que l'argile, dont la détection est entravée par leur évacuation durant le tamisage (Fan et al., 2023). L'absence de sable pourrait aussi être due à la présence d'eau stagnante en surface ou à un débit très faible ne permettant pas l'apport de grosses particules (Payette & Rochefort, 2001).

Cette augmentation de l'humidité à RG se produit simultanément à un changement hydrologique à Saule des Lapons (Fig. 1). Le déterminisme de ces changements pourrait être naturel et lié à un changement climatique régional (Cubizolle, 2009 ; Hobeichi et al., 2022). Le déterminisme pourrait également être anthropique, puisque les deux tourbières sont relativement proches. Des activités humaines telles que des coupes forestières auraient pu affecter l'ensemble du complexe de Lajo (Cubizolle, 2019). Par ailleurs, Feat et

al. (2024) ont émis l'hypothèse qu'un déboisement a eu lieu à cette période sur le complexe de Lajo, de même que Dufournet et al. (2023), qui ont supposé un déboisement entre 2300 et 1300 cal. BP à proximité de la tourbière de Bourge (Paulhac-en-Margeride), localisée à une quinzaine de kilomètres de Lajo.

Autour de 1000 cal. BP, la composition de la tourbe change (Fig. 1) et des quantités notables de sphaignes et de bryophytes sont observées (Fig. 2). La forte abondance de sphaignes suggère l'apparition d'une couverture bryophytique (Laine et al., 2021 ; Payette & Rochefort, 2001). Cette modification du couvert végétal a pu entraîner un changement de composition de la tourbe (Cubizolle, 2019). Ce changement de composition pourrait aussi être expliqué par une modification de l'intensité de la décomposition. Les sphaignes étant très décomposables, leur abondance à partir de 1000 cal. BP (Fig. 2) pourrait être due à une réduction de la décomposition liée à l'augmentation de l'humidité et de l'acidité, qui réduit l'activité des décomposeurs (Cubizolle, 2019).

La présence de graines de *Juncus* (Fig. 4) confirme que la tourbière du Ronc de la Gleize a toujours été dominée par un faciès de jonçaie. Le développement des joncs étant favorisé dans les sols enrichis en nutriments par la présence de méga-herbivores (Muller et al., 2024), ce faciès pourrait être un témoin du pâturage présent depuis l'origine de la tourbière. Le pollen de *Plantago* retrouvé dans les analyses polliniques dès la base de la carotte, ainsi que les spores de champignons coprophiles retrouvés dans les NPPs de 2300 à 300 cal. BP témoignent également d'un pâturage ancien (Cuenot et al., 2024 ; Feat et al., 2024).

2- Ancienneté du bouleau nain

Le bouleau nain pousse principalement dans les régions boréales et subarctiques (Vasari & Vasari, 1985). Cette espèce est acclimatée aux espaces ouverts et humides, ce qui explique son développement dans les tourbières (Jadwiszczak & Jadwiszczak, 2014 ; Kremer,

2023). Le bouleau nain est enregistré depuis le Tardiglaciaire en Margeride (Vasari & Vasari, 1985), où il se trouve en limite méridionale de son aire de répartition. Les akènes et les écailles fossiles de *Betula nana*, facilement transportables par le vent sur quelques mètres (Birks & Birks, 1980), témoignent de la présence de cet arbuste depuis au moins 4500 cal. BP sur Saule des Lapons et 1400 cal. BP sur Ronc de la Gleize (Figs. 3 et 4). Toutefois, l'identification de pollen de *Betula nana* confirme sa présence à Lajo depuis 6000 cal. BP (Ducloiset et al., 2024).

Saule des lapons

La faible occurrence de macrorestes de *Betula nana* observée tout au long de la carotte SL-1 (Fig. 3) suggère l'existence passée d'une population faible et dispersée de cette espèce à Saule des Lapons. Cette hypothèse est soutenue par les faibles concentrations de pollen de *Betula* retrouvées dans l'analyse pollinique (Feat et al., 2024). Saule des Lapons est une tourbière anciennement très humide (entre 5000 et 200 cal. BP), un milieu défavorable pour le développement du bouleau nain, qui est sensible à l'engorgement en eau (Ejankowski, 2008). Ce contexte écologique pourrait expliquer les faibles enregistrements passés de *Betula nana* sur le site. L'espèce y est par contre abondante aujourd'hui (Muller et al., 2024). L'expansion récente du bouleau nain pourrait être liée à l'assèchement de Saule des Lapons, daté vers 200 cal. BP, ce qui confirmerait le lien entre les conditions de sécheresse et l'abondance de l'espèce. Toutefois, très peu de macrorestes et de pollen de *Betula nana* ont été retrouvés entre 200 et 0 cal. BP (Fig. 3 ; Feat et al., 2024). Cette faible concentration de restes subfossiles peut s'expliquer par le fait que *Betula nana* se multiplie surtout par voie végétative (Ejankowski, 2008). Il est possible qu'ici l'assèchement de la tourbière ait créé des conditions favorables facilitant l'expansion de *Betula nana*. Cette hypothèse est en accord avec Ejankowski (2008), qui indique que le niveau de la nappe phréatique semble être le principal facteur déterminant l'abondance et la dynamique des populations

de bouleau nain. D'autre part, l'expansion locale du bouleau nain pourrait avoir contribué à l'assèchement progressif de la tourbière. La présence de tels arbustes produit une litière de bois peu décomposable, qui peut rendre le substrat drainant et rehausser la surface par rapport à la nappe phréatique et aux ruissellements (Saint Arnaud, 2007).

Ronc de la Gleize

Ronc de la Gleize est une tourbière très humide, ce qui suggère que les conditions locales sont plutôt défavorables au bouleau nain. La faible concentration de macrorestes fossiles de *Betula nana* traduit la présence passée d'individus dispersés et peu abondants, au moins à proximité du carottage. Aucun macroreste n'a été retrouvé en surface (Fig. 4), ce qui correspond bien à l'absence locale actuelle du bouleau nain, le plus proche individu se trouvant à plus de 10 m. Des perforations scalariformes ont cependant été trouvées entre 2200 et 1900 cal. BP et entre 700 et 300 cal. BP (Cuenot et al., 2024), ce qui suggère que du bouleau nain se développait à ces périodes au niveau de la zone de carottage.

Une faible population peut expliquer la faible abondance de macrorestes à RG. Cette hypothèse est soutenue par les faibles quantités de pollen de *Betula* (Feat et al., 2024), ainsi que les relevés de végétation actuels qui montrent que le bouleau nain est encore aujourd'hui peu abondant sur la tourbière (Muller et al., 2024). Des macrorestes de *Betula nana* ont été identifiés à RG aux alentours de 1200 cal. BP (Fig. 4), à une période où la présence de bryophytes et de matière minérale suggère que la tourbière était recouverte d'eau (Fig. 1). Ces conditions étant peu favorables au développement local du bouleau nain (Ejankowski, 2008), il est possible que les macrorestes observés aient été transportés par le ruissellement depuis la bordure amont de la tourbière. Cette hypothèse est appuyée par l'absence de perforations scalariformes entre 1900 et 700 cal. BP, qui suggère l'absence de litière locale de *Betula nana* entre ces dates (Cuenot et al., 2024).

CONCLUSION

La perte au feu et l'étude des macrorestes associés à l'analyse du pollen (Feat et al., 2024) et des NPPs (Cuenot et al., 2024) ont permis de préciser certains aspects de l'histoire paléoenvironnementale des tourbières de Saule des Lapons et Ronc de la Gleize, appartenant au complexe tourbeux de Lajo. Les deux tourbières se sont formées à partir de ruissellements, respectivement vers 6000 et 2000 cal. BP. SL est une tourbière ombrotrophe, anciennement humide, qui s'est récemment asséchée (vers 200 cal. BP). La tourbière RG est quant à elle toujours très humide. Par le passé, elle a été dominée par une végétation herbacée jusqu'à 1200 cal. BP, puis par des sphaignes. Ce changement de végétation a eu lieu autour de 1200 cal. BP, simultanément à un apport hydrique important, enregistré sur les deux tourbières. Il est probable que cet apport soit d'origine anthropique, conséquence des déboisements qui ont eu lieu autour de 1200 cal. BP. Il est aussi possible qu'il soit d'origine naturelle : pour vérifier cette éventualité, il faudrait approfondir l'étude paléoclimatologique de la région. Un échantillonnage plus important des carottes SL-1 et RG-1 aurait été intéressant pour approfondir l'histoire paléoenvironnementale locale, en particulier pour la tourbière SL, plus ancienne mais au taux d'accumulation plus faible. *Betula nana* serait présent dans la région depuis 6000 cal. BP (Feat et al., 2024). Quant à nos analyses, elles suggèrent la présence du bouleau nain à SL depuis 4300 cal. BP et à RG depuis 1400 cal. BP en faibles abondances. Le bouleau nain est abondamment présent à SL depuis 200 cal. BP, possiblement en raison de l'assèchement très récent de la tourbière. Cet assèchement a pu permettre une forte multiplication végétative de *Betula nana*, sensible à l'engorgement en eau. À l'inverse, la forte humidité de RG a probablement maintenu le bouleau nain en populations faibles et dispersées sur la tourbière.

REFERENCES

- Aerts R., Wallen B., & Malmer N. (1992). Growth-Limiting Nutrients in Sphagnum-Dominated Bogs Subject to Low and High Atmospheric Nitrogen Supply. *Journal of Ecology*, 80 : 131-140.
- Banas K. & Gos K. (2004). Effect of peat-bog reclamation on the physico-chemical characteristics of the ground water in peat. *Polish Journal of Ecology*, 52 : 69-74.
- Barber K.E. (1993). Peatlands as scientific archives of past biodiversity. *Biodiversity and Conservation*, 2 (5) : 474-489.
- Besqueut L. (1953). La Margeride. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 100 (10) : 21-25.
- Birks H.J.B. & Birks H.H. (1980). *Quaternary Palaeoecology*. Edward Arnold, London.
- Blackford J.J. & Chambers F.M. (1993). Determining the degree of peat decomposition in peat-based palaeoclimatic studies. *International Peat Journal*, 5 : 7-24.
- Bottollier-Curtet M. & Muller S.D. (2009). Dynamique et contexte passés du développement d'une tourbière méditerranéenne (Massif de l'Aigoual, France). *Comptes Rendus Biologies*, 332 : 69-82.
- Bornand M. & Menier D. (1989). Approche pédologique du milieu prairial en Margeride. *Agronomie*, 9 (1) : 13-26.
- Buse J., Schröder B. & Assmann T. (2007). Modelling habitat and spatial distribution of an endangered longhorn beetle - A case study for saproxylic insect conservation. *Biological conservation*, 137 (3) : 0-381.
- Cubizolle H., Georges V., Latour C., Argant J. & Serieyssol K. (2004). La turfigenèse à la fin du Subboréal et au Subatlantique dans les tourbières basses du Massif Central oriental granitique (France): une manifestation de l'action humaine ? *Quaternaire*, 15 (4) : 343-359.
- Cubizolle H. (2009). *Paléoenvironnements*. Armand Colin, Paris, 271 p.
- Cubizolle H. (2019). *Les tourbières et la tourbe : géographie, hydro-écologie, usages et gestion conservatoire*. Lavoisier-Tec & Doc, Paris, 419 p.
- Cuenot E., Lois P. & Jade T. (2024). Reconstitution paléoenvironnementale des tourbières de Lajo (Margeride, Lozère), sur la base de l'étude des palynomorphes non polliniques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 43-55.
- Ducloiset M., Froul S. & Mallet C. (2024). Distinction pollinique des trois bouleaux français sur la base de caractères morphométriques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 71-85.
- Dufournet L., Guignet A. & Voisin M. (2023). Anthropisation en Margeride : étude sur 7500 ans par l'analyse pollinique de la tourbière de Bourge (Paulhac-en-Margeride). *Orpalm Synthesis*, 16 : 33-46.
- Duvigneaud P. (1949). Classification phytosociologique des tourbières de l'Europe. *Bulletin de La Société Royale de Botanique de Belgique*, 81 : 58-129.
- Ejankowski W. (2008). Effect of waterlogging on regeneration in the dwarf birch (*Betula nana*). *Biologia*, 63 : 670-676.
- Fan N., Zhong Q., Nie R. & Liu X. (2023). Interaction of various-sized particles in river flow. *Scientific reports*, 13 : 10503.
- Feat C., Millot T., Ramecourt C. (2024). Dynamiques paléo-environnementales en Margeride (Lozère, France) depuis 6000 ans via l'étude pollinique des tourbières de Lajo. *Orpalm Synthesis*, 17.
- Fridolín F. (1950). *Contribution à l'étude paléontologique, stratigraphique et physico-chimique des Tourbières du Jura français*. Mémoires du Service de la Carte géologique d'Alsace et de Lorraine, Université de Strasbourg, 92 p.
- Hauguel J-C. (2008). Les communautés à sphaignes de la tourbière de Cessières-Montbavin (Aisne, France). *Bulletin de la société Botanique du Centre-Ouest*, 39 : 535- 562.
- Heiri O., Lotter A.F., Lemcke G. (2001). Loss on ignition as a method for estimating organic and carbonate content in sediment: reproducibility and comparability of results. *Journal of Paleolimnology*, 25 : 101-110.

- Hobeichi S., Abramowitz G., Ukkola A.M., De Kauwe M., Pitman A., Evans J.P. & Beck H. (2022). Reconciling historical changes in the hydrological cycle over land. *Climate and Atmospheric Science*, 5 : 17.
- Jadwiszczak K. & Jadwiszczak P. (2014). Brzoza karłowata *Betula nana* w Polsce. *Chrońmy Przyrodę Ojczystą*, 70 : 146-151.
- Julve P. (1994). Les tourbières de France : répartition, caractères biogéographiques, fonctionnement écologique et dynamique, valeur patrimoniale. *Bulletin de l'Association de géographes français*, 71 : 287-293.
- Kremer B.P. (2023). *Arbres et arbustes*. Ulmer, Paris, 382 p.
- Laine A.M., Korrensalo A., Kokkonen N.A.K. & Tuittila E-S. (2021). Impact of long-term water level drawdown on functional plant trait composition of northern peatlands. *Functional Ecology*, 35 : 2342-2357.
- Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. (2024). Les tourbières de Lajo, Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 9-28.
- Payette S. & Rochefort L. (2001). *Écologie des tourbières du Québec-Labrador*. Les presses de l'Université de Laval, Québec, 621p.
- Saint-Arnaud C. (2007). *Dynamique de la végétation d'un fen pauvre face à une simulation de réchauffement climatique : réponses potentielles des tourbières boréales à sphaignes*. Mémoire de maîtrise en biologie végétale, Université de Laval, 210p.
- Tardío J., Molina M., Aceituno-Mata L., Pardo-de-Santayana M., Morales R., Fernández-Ruiz V., Morales P., García P., Cámara M. & Sánchez-Mata M.C. (2011). *Montia fontana* L. (Portulacaceae), an interesting wild vegetable traditionally consumed in the Iberian Peninsula. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58 (7) : 1105-1118.
- Troels-Smith J. (1955). *Karakterisering af lose jordater (Characterisation of Unconsolidated Sediments)*. C.A. Reitzel, København, 73 p.
- Vasari A. & Vasari Y. (1985). Relic occurrence of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia mediterranea*, 11 (1) : 65-68.

RECONSTITUTION PALEOENVIRONNEMENTALE DES TOURBIERES DE LAJO (MARGERIDE, LOZERE), SUR LA BASE DE L'ETUDE DES PALYNOMORPHES NON POLLINIQUES

Cuenot Emma ¹, Petitjean Loïs ², Tommasini Jade ³

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

¹ emmacuenot.ec@gmail.com, ² loisppj@gmail.com, ³ jade.tommasini@orange.fr

Encadrement : Vincent Montade et Fiona Cornet.

Citation : Cuenot E., Loïs P. & Jade T. (2024). Reconstitution paléoenvironnementale des tourbières de Lajo (Margeride, Lozère), sur la base de l'étude des palynomorphes non polliniques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 43-55.

Résumé : Les palynomorphes non polliniques retrouvés dans les tourbières Ronc de la Gleize (RG) et Saule des Lapons (SL) ont été étudiés afin de reconstituer les dynamiques paléoenvironnementales et l'influence des activités anthropiques. La comparaison des résultats obtenus avec les données palynologiques et sédimentologiques révèle des tendances opposées entre les deux tourbières : un assèchement à SL et une humidification à RG. La présence de perforations scalariformes suggère que le bouleau nain serait présent sur les tourbières depuis leur formation, mais que son abondance aurait diminué à RG. Enfin, l'enregistrement des champignons coprophiles atteste l'influence de mégaherbivores (pâturage) dans les deux tourbières depuis leur origine.

Mots clés : Microfossiles, agropastoralisme, bouleau nain, végétation, champignons coprophiles.

Abstract: *Palaeoenvironmental reconstruction of Lajo peatlands (Margeride, Lozère), based on the study of non-pollen palynomorphs.* The non-pollen palynomorphs found at Ronc de la Gleize (RG) and Saule des Lapons (SL) peatlands were studied to reconstruct paleoenvironmental dynamics and assess the influence of anthropogenic activities. The comparison of the results obtained with palynological and sedimentological data reveals opposite trends between both peatlands: drying in SL and humidification in RG. Examination of scalariform perforations suggests the presence of dwarf birch on the peatlands since their formation, although its abundance has decreased in RG. Lastly, the record of coprophilous fungi attests the local influence of megaherbivores (grazing) in both peatlands since their onset.

Keywords: Microfossils, agropastoralism, dwarf birch, vegetation, coprophilous fungi.

La présence humaine dans le Massif central remonte au tout début du Pléistocène, il y a plus de deux millions d'années (Raynal et al., 1984). Cependant, ce n'est qu'avec l'expansion de la culture néolithique (~ 8000 cal. BP) que les humains commencent à modifier les milieux naturels (Miras, 2004).

Cette transformation des milieux s'étend dans le massif et entraîne des changements de végétation, qui affectent parfois même les tourbières. Ces dernières sont des écosystèmes humides formés par l'accumulation de matière organique partiellement décomposée (Page et al., 2016 ; Küttim et al., 2018). L'eau stagnante engorge

le substrat et en provoque l'anoxie, entraînant la réduction de l'activité des décomposeurs, et par voie de conséquence, l'accumulation de tourbe. Cette accumulation de matière organique fait des tourbières des archives environnementales précieuses. Elles conservent de nombreux restes microscopiques comme les grains de pollen ou les microcharbons, qui permettent de reconstituer les environnements passés. Bien que les grains de pollen soient les palynomorphes les plus étudiés, il existe de nombreux palynomorphes non polliniques (NPPs, *non-pollen palynomorphs*). Il s'agit de fossiles organiques microscopiques pouvant provenir d'organismes divers, tels que des champignons, des algues planctoniques, des végétaux ou des animaux (Cugny, 2011). Ils renseignent localement sur l'impact des activités anthropiques (Gauthier & Jouffroy-Bapicot, 2021), la présence de certains herbivores (Van Asperen et al., 2021), de certains végétaux (Wellman & Ball, 2021) ou encore le fonctionnement de la tourbière (Shumilovskikh et al., 2021). L'étude des NPPs en contexte terrestre a été initiée dans les années 70 grâce aux travaux de Van Geel (1978). Depuis, ils sont utilisés dans la reconstruction des paléoenvironnements en complément d'autres méthodes, comme la palynologie.

Les études antérieures menées dans l'est du Massif central révèlent qu'une partie des tourbières de la région s'est formée durant l'Holocène, suite à la fonte des glaciers qui recouvraient le Massif central durant la dernière glaciation (Cubizolle & al., 2012). La déglaciation a entraîné une augmentation de l'humidité et de la température, favorable à la formation des tourbières. Ces dernières ont ainsi souvent enregistré les bouleversements environnementaux du Tardiglaciaire, ainsi que les débuts de l'agriculture et du pastoralisme. Plus tardivement, l'anthropisation de la région, et en particulier les modifications des réseaux hydrographiques, a parfois généré la formation de nouvelles tourbières (Cubizolle & al., 2012). Bien que de nombreuses tourbières aient été étudiées, d'autres possèdent une origine et une histoire encore inconnues. C'est le cas des tourbières de Lajo,

qui se distinguent par la présence de deux espèces végétales en limite méridionale de répartition : le bouleau nain (*Betula nana*) et le saule des lapons (*Salix lapponum*). Le bouleau nain est essentiellement présent dans les régions subarctiques et boréales de l'Amérique du Nord et de l'Eurasie, mais comporte des populations isolées en Europe centrale (Tison & Foucault, 2014). Son intérêt biogéographique dans les tourbières de Lajo réside dans son statut de relictive glaciaire : les données macrofossiles confirment sa présence en Margeride depuis la fin du Tardiglaciaire (12 000 cal. BP ; Vasari & Vasari, 1985), période marquant la transition entre la glaciation würmienne et la fin du Pléistocène.

Dans ce contexte, l'objectif de cette étude est de répondre aux questions suivantes : (1) Quels sont les changements majeurs (végétation, humidité, fonctionnement) qui ont affecté les tourbières de Ronc de la Gleize et à Saule des Lapons ? (2) Ces changements correspondent-ils à ceux observés dans les études palynologiques (Féat et al., 2024) et sédimentologiques (Layadi et al., 2024) ? (3) Quelle est l'histoire locale du bouleau nain (*Betula nana*) ? et (4) Quelle est l'influence passée des activités anthropiques sur ces deux tourbières ?

MATERIEL ET METHODES

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

Le complexe des tourbières de Lajo est situé sur les hauteurs du massif de la Margeride, en Lozère. Il est soumis à un climat montagnard, caractérisé par des hivers longs et des étés chauds et orageux (Celle & Hugonnot, 2009). La température annuelle moyenne est de 7,6°C (12/2023, <https://fr.climate-data.org/>). La Margeride est principalement granitique, empêchant l'existence de nappes phréatiques (Besqueut, 1953). Dans ce contexte, les tourbières sont principalement alimentées en eau par les précipitations atmosphériques qui s'élèvent en moyenne à 872 mm/an (12/2023, <https://fr.climate-data.org/>).

La commune de Lajo, où a été réalisé ce

travail, abrite des tourbières classées Natura2000. Les principales activités humaines qui y sont exercées sont le tourisme et le pâturage. La végétation entourant les tourbières est dominée par des boisements de chêne sessile (*Quercus petraea*), d'épicéa commun (*Picea abies*), de hêtre (*Fagus sylvatica*), de mélèze (*Larix decidua*) et de pin sylvestre (*Pinus sylvestris*). La présence simultanée de certains de ces arbres, comme le chêne sessile et le hêtre, témoigne de la transition entre l'étage collinéen et l'étage montagnard. Les tourbières étudiées sont Ronc de la Gleize (RG ; 44°50'30"N ; 03°26'05"E ; 1316 m) et Saule des Lapons (SL ; 44°50'51"N ; 03°26'12"E ; 1388 m). La tourbière RG est dominée par les joncs (*Juncus acutiflorus* et *J. conglomeratus*), associés à *Carex* spp., *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* et *Molinia caerulea*. La tourbière SL, plus sèche, est couverte d'un tapis arbustif d'airelles (*Vaccinium microcarpum*, *V. myrtillus* et *V. vitis-idaea*), de bouleau nain (*Betula nana*), de callune (*Calluna vulgaris*) et de saule des Lapons (*Salix lapponum*). Bien que les deux tourbières abritent des sphaignes, les différences de composition spécifique indiquent que RG est plus minérotrophe que SL, qui est plus ombrotrophe (Muller et al., 2024). Cependant, bien que différentes, les tourbières abritent toutes deux des espèces nordiques rares, telles que le bouleau nain (*Betula nana*).

2- Travail de terrain : transects et carottages

Des relevés topographiques et pachymétriques ont été réalisés fin août 2023 sur la tourbière de Ronc de la Gleize afin d'estimer la profondeur de tourbe (Muller et al., 2024). Ceci a confirmé que les carottages effectués les 6 juillet et 26 août 2023 sont situés dans la partie la plus profonde de la tourbière. La carotte (RG1), d'une longueur de 225 cm, a été prélevée à l'aide d'un carottier russe possédant une chambre de prélèvement d'1 m de long et 5 cm de diamètre (Jowsey, 1966). La carotte a été emballée dans du film plastique noir et

transportée dans un demi-tube de PVC. Elle a ensuite été placée au réfrigérateur afin d'éviter toute dégradation des restes organiques fossiles. Une carotte de 135 cm avait été prélevée sur la tourbière à Saule des Lapons (SL1) le 6 juillet 2023 selon le même protocole (Muller et al., 2024).

3- Traitements des échantillons en laboratoire

Réalisation du modèle d'âge

Deux modèles d'âge ont été réalisés à partir de datations radiocarbone réalisées sur des échantillons prélevés sur chacune des deux carottes (Muller et al., 2024). La tourbière Ronc de la Gleize est âgée d'environ 2200 ans, et Saule des Lapons, plus ancienne, date d'environ 6000 ans (Muller et al., 2024).

Extraction des palynomorphes non-polliniques (NPPs)

4 échantillons ont été prélevés sur SL1 tous les 44 cm et 8 sur RG1 tous les 37 cm. Pour chaque échantillon, un volume de 1 cm³ a été mesuré par déplacement d'eau. Tous les échantillons ont été filtrés pour éliminer les macrorestes végétaux. Ils ont ensuite subi des traitements chimiques afin de concentrer les palynomorphes (Berglund & Ralska-Jasiewiczowa, 1986) : défloculation de la matière organique (séparation des éléments de la tourbe) avec de l'hydroxyde de potassium (KOH, 10%) à chaud ; élimination de la silice contenue dans les argiles avec l'acide fluorhydrique (FH, 70%) ; élimination des fluosilicates et acidification avec l'acide chlorhydrique (HCl, 20%) à chaud ; enfin, élimination de la cellulose par acétolyse (mélange d'anhydride acétique C₄H₆O₃, 97% et d'acide sulfurique H₂SO₄, 96%). Pour chaque échantillon, 25 µL de culot ont été montés entre lame et lamelle dans de la glycérine. Les lamelles ont été fixées avec de l'histolaque.

Comptage des NPPs

Les comptages des NPPs ont été réalisés sur microscope optique à l'objectif x400. Certaines identifications ont été réalisées à l'objectif x600 pour plus de précisions. Les

NPPs ont été identifiés à l'aide de Cugny (2011) et Marret et al. (2021). Chaque membre du groupe a compté au moins 1 ligne/lame. Lorsque le nombre de NPPs

comptés était inférieur à 20 individus/ligne, 1 ligne supplémentaire était comptée par l'observateur. Les concentrations et les influx ont été calculés selon les formules suivantes :

Concentration (en individu.cm⁻³) en NPPs :

$$\text{Concentration} = \frac{\text{Nb de NPPs comptés} \times \text{Nb de lignes totales (44)} \times \text{Volume culot}}{\text{Nb de lignes comptées} \times \text{Volume goutte (0,025)} \times \text{Volume total}}$$

Taux de sédimentation (en cm.an⁻¹), calculé à partir du modèle d'âge effectué sur les carottes (Muller et al., 2024) :

$$\text{Taux Sédimentation} = \frac{\text{profondeur } n+1 - \text{profondeur } n}{\text{âge } n+1 - \text{âge } n}$$

Influx (en individus.an⁻¹.cm⁻²) de NPPs :

$$\text{Influx} = \text{Concentration} \times \text{Taux sédimentation}$$

4- Traitement des données et analyses statistiques

Les diagrammes d'influx des NPPs ont été construits avec le logiciel RStudio (version 4.3.0) et le package « riojaPlot ». Pour réaliser ces diagrammes, seuls les groupes taxonomiques abondants et indicateurs de la végétation, des conditions d'humidité et de l'anthropisation ont été conservés pour répondre aux questions de l'étude.

RESULTATS

1- Carotte SL1 (Saule des Lapons)

82 types de NPPs ont été identifiés, incluant 67 types fongiques, 4 restes hyalins, 3 restes d'animaux, 3 restes végétaux, 1 rhizopode et 4 types indéterminés. L'influx total de NPPs augmente de la base (461 individus.an⁻¹.cm⁻²) vers la surface (7118 individus.an⁻¹.cm⁻²) (Fig. 1). Au vu du peu d'échantillons disponibles, il a été choisi de définir seulement 3 biozones (Fig. 2).

Zone SL1-1 (136-68 cm ; 6100-2200 cal. BP). La zone 1 est dominée par les restes de

champignons : *Byssothecium circinan*, *Clasterosporium caricinum*, *Coniochaeta*, ainsi que *Endophragmiella* et *Sordaria*. Elle présente aussi quelques restes d'animaux, notamment des spermatophores de Copépodes.

Zone SL1-2 (68-27 cm ; 2200-600 cal. BP). Dans la zone 2, les champignons sont représentés par *Byssothecium circinans*, *Clasterosporium caricinum*, *Coniochaeta*, *Endophragmiella*, *Sordaria*, ainsi que *Trichocladium opacum*, très abondant, et HdV-18. Les restes d'animaux sont toujours représentés par des spermatophores de Copépodes, et les restes végétaux par des perforations scalariformes d'*Alnus-Betula* et des radicelles de *Carex*.

Zone SL1-3 (27-0 cm ; 600-(-71) cal. BP). La zone 3 est également dominée par des champignons, avec *Brachysporium obovatum*, *Clasterosporium caricinum* et *Sordaria*. Les rhizopodes sont représentés par *Assulina muscorum*, uniquement présent dans cette zone.

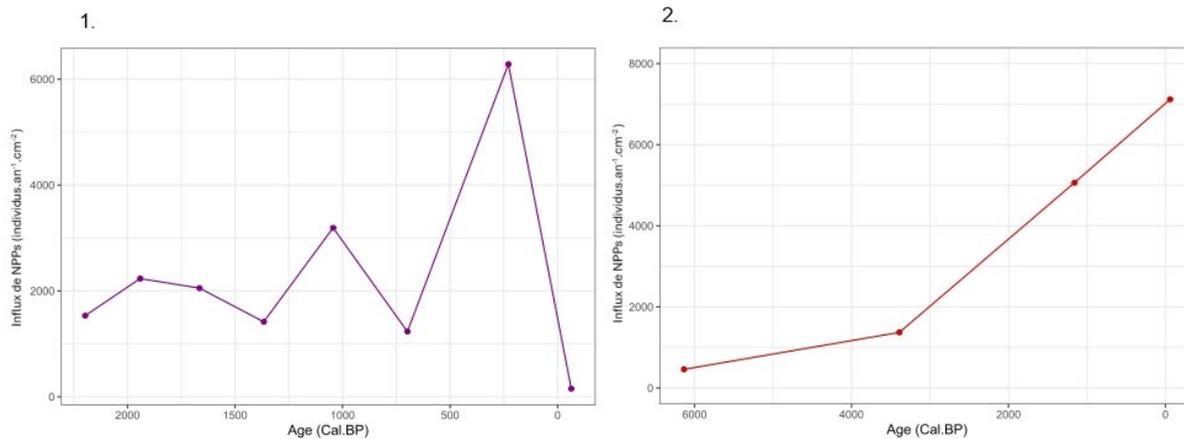


Figure 1. Influx totaux de palynomorphes non-polliniques (NPPs) dans les carotte RG1 (1) et SL1 (2).

2- Carotte RG1 (Ronc de la Gleize)

88 types de NPPs ont été identifiés, incluant 66 types fongiques, 5 restes hyalins, 4 restes animaux, 4 rhizopodes, 4 algues, 2 restes végétaux, et 3 types indéterminés. L'influx total de NPPs varie beaucoup entre les échantillons (Fig. 1), avec un maximum de 6282 individus.an⁻¹.cm⁻² à 32-33 cm et un minimum de 152 individus.an⁻¹.cm⁻² en surface. Bien que « riojaPlot » propose 4 biozones, seules 3 ont été considérées significatives et ont été retenues (Fig. 3).

Zone RG1-1 (226-112 cm ; 2200 à 1200 cal. BP). La zone 1 présente des champignons parmi lesquels *Cercophora*, *Clasterosporium caricinum*, *Endophragmiella*, *Sordaria*, *Sporormiella*, *Trichocladium opacum*, ainsi que les types HdV-18, HdV-729, TM-4010, TM-4103 et TM-504. Elle comporte également des restes végétaux (radicelles de *Carex* et des perforations scalariformes d'*Alnus-Betula*) et des restes animaux, représentés par *Neorhabdocoele* et des spermatozoaires de Copépodes. L'algue *Pediastrum* est également présente en faible quantité.

Zone RG1-2 (112-44 cm ; 1200 à 500 cal. BP). La zone 2 est caractérisée par la présence des taxons fongiques *Cercophora*, *Clasterosporium caricinum*, *Endophragmiella* et *Sordaria*, ainsi que *Sporormiella*, HdV-729, HdV-18, TM-4010 et TM-316. Les restes d'animaux sont toujours représentés par les spermatozoaires de Copépodes et par *Neorhabdocoele* dont l'influx augmente. On retrouve l'algue *Pediastrum*.

Zone RG1-3 (44-0 cm ; 500(-70) cal. BP). La zone 3 est caractérisée par la présence des champignons *Clasterosporium caricinum*, *TM-4103*, *TM-4104*, *HdV-18* et *HdV-729* dont la quantité augmente. Elle comporte toujours des restes d'animaux (spermatozoaires de Copépodes et *Neorhabdocoele*). Parmi les algues, on note l'augmentation d'abondance de *Pediastrum*, ainsi que l'apparition des Zygnemataceae.

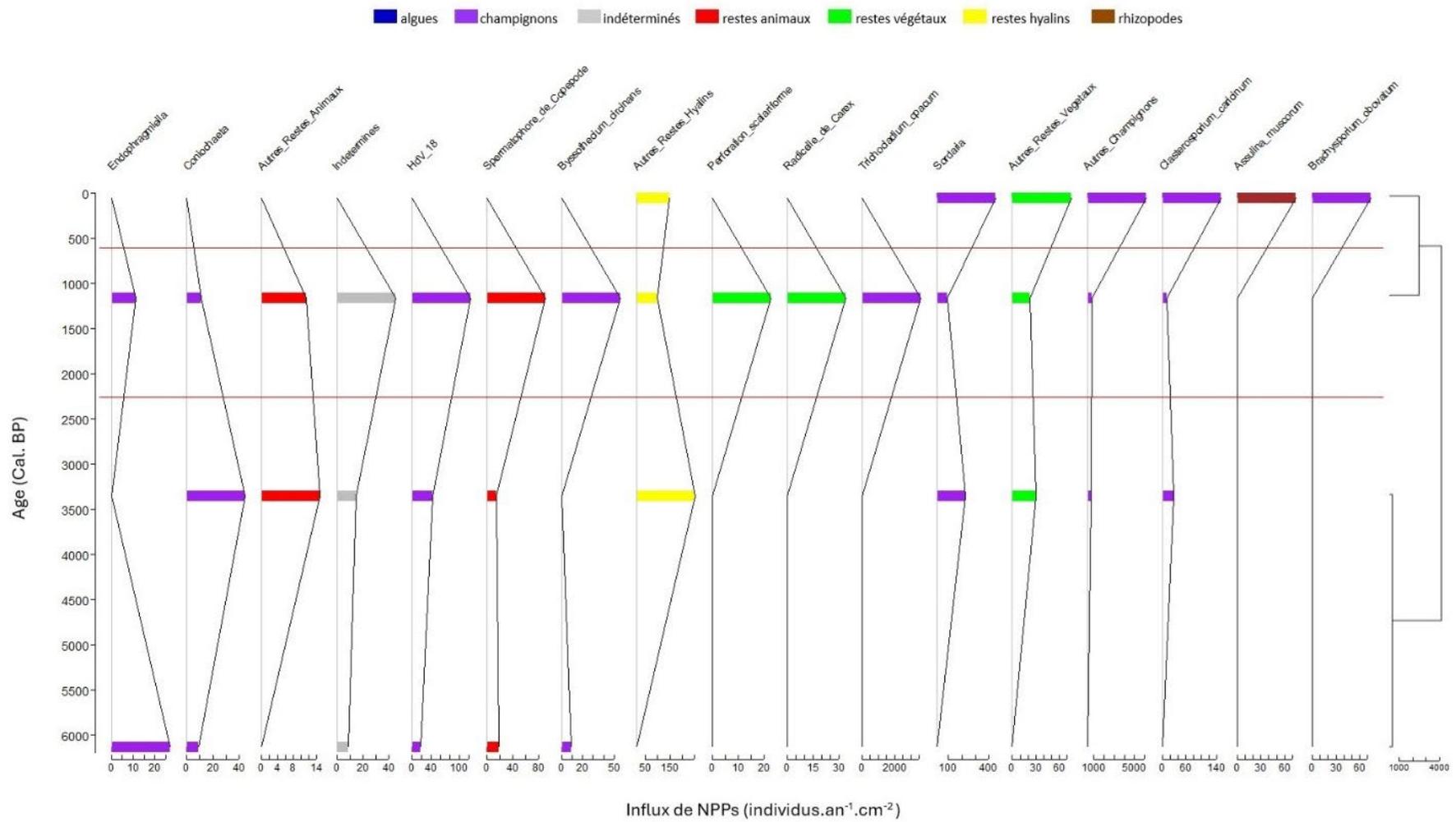


Figure 2. Diagramme en influx des palynomorphes non-polliniques (NPPs) de SL1 (Saule des Lapons), classés par groupe fonctionnel.

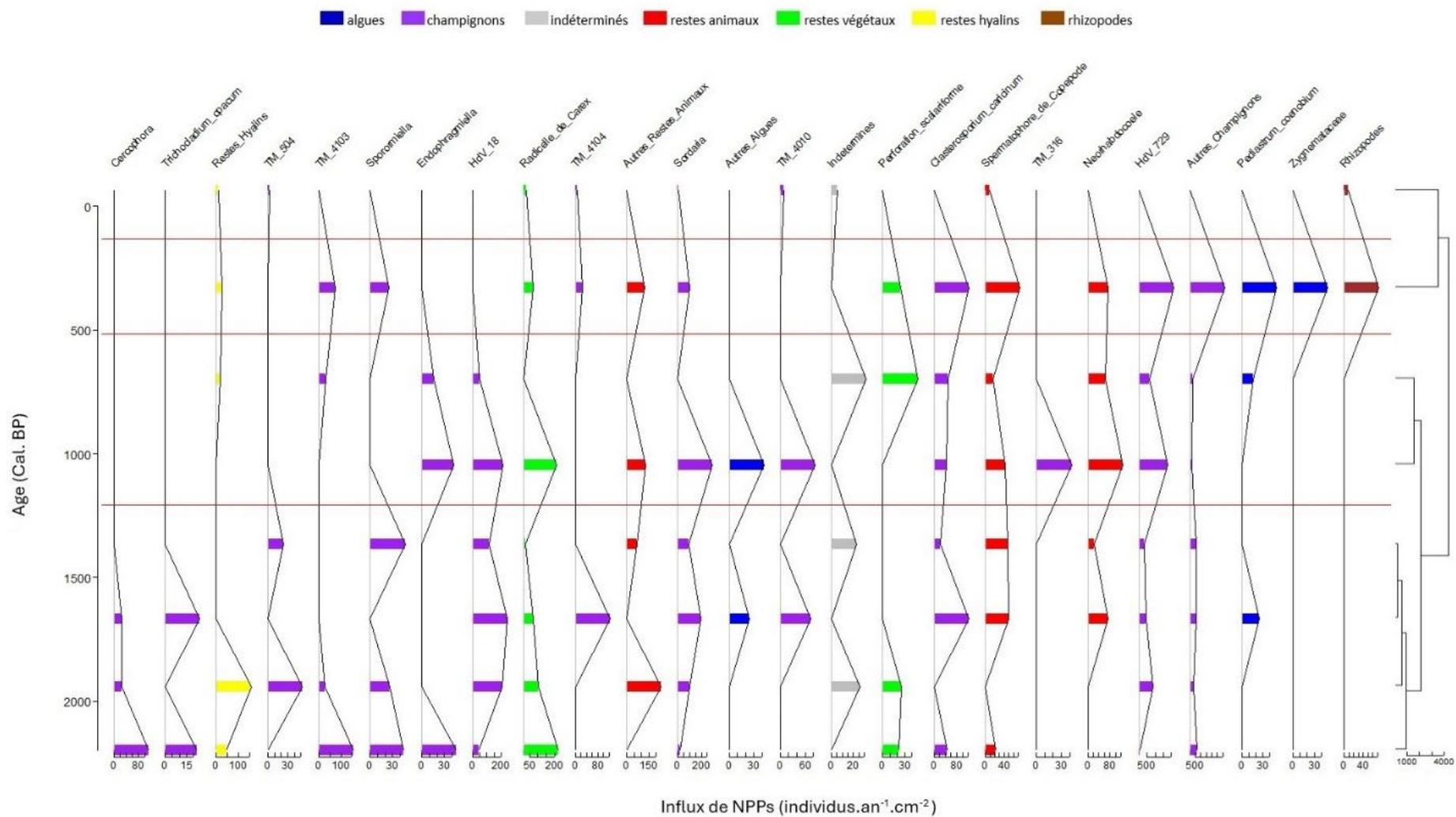


Figure 3. Diagramme en influx des palynomorphes non-polliniques (NPPs) de RG1 (Ronc de la Gleize), classés par groupe fonctionnel.

DISCUSSION

1- Tourbière à Saule des Lapons

La présence de NPPs associés à la hêtraie (*Brachysporium obovatum*, *Coniochaeta* et *Endophragmiella*) tout au long de la carotte SL1 (Fig. 2) atteste que l'environnement de la tourbière à Saule des Lapons a toujours été forestier (Cugny, 2010). Ces résultats sont cohérents avec l'analyse pollinique qui confirme la présence d'une hêtraie depuis 6000 ans (Féat et al., 2024). On observe en outre, vers 1200 cal. BP, un influx particulièrement élevé de *Trichocladium opacum*, qui apparaît uniquement à cette période (Fig. 2). Ce NPP serait aussi associé aux hêtraies (Cugny, 2010) et pourrait indiquer une fermeture du milieu environnant.

HdV-18 (Fig. 2) atteste la présence d'*Eriophorum vaginatum* tout au long de la carotte (Cugny, 2011). L'enregistrement de *Clasterosporium caricinum* à partir de 3300 cal. BP (Fig. 2), puis de *Carex*, indiquent la présence locale de laïches depuis au moins 3 millénaires (Pals & al., 1980 ; Van Geel & Aptroot, 2006). Les *Carex* et *Eriophorum vaginatum* étant toujours présents à l'heure actuelle sur la tourbière (Muller et al., 2024), nous pouvons supposer que la dynamique de la tourbière et sa composition floristique ont peu changé au cours du temps. Les occurrences de *Byssothecium circinans* (Fig. 2) à 6100 et 1200 cal. BP suggèrent que le tapis herbacé comprenait également *Molinia caerulea* (Van Geel, 1978). Les copépodes (Fig. 2), qui indiquent la présence d'eau stagnante (Van Geel, 1978), sont observés à 3400 cal. BP, puis autour de 1200 cal. BP, ce qui pourrait indiquer des conditions un peu plus humides à ces périodes. Les graines de *Montia fontana* retrouvées à 3400 et 1200 cal. BP dans l'analyse des macrorestes indiquent également la présence d'eau aux mêmes périodes (Layadi et al., 2024). Ces marqueurs disparaissent ensuite à la surface de la carotte, suggérant un assèchement récent (sans doute au 20^e siècle). Cela correspond aux observations actuelles faites sur le terrain, qui

montrent que la tourbière à Saule des Lapons est assez sèche, notamment en comparaison avec *Ronc de la Gleize*.

Les spores de champignons coprophiles de l'ordre des Sordariales traduisent l'embouement du milieu (Cugny, 2011). La présence du genre *Sordaria* (Fig. 2) dès 6000 cal. BP indique donc que la tourbière à Saule des Lapons a été soumise à de la mégaherbivorie depuis sa formation (Krug et al., 2004). En parallèle, l'analyse pollinique menée par Féat & al. (2024) révèle la présence de pollen de *Plantago*, un indicateur de pâturage, sur la totalité de la séquence. L'embouement constaté sur la tourbière pourrait ainsi être la marque d'un pâturage ancien, remontant au moins à 6000 cal. BP.

L'augmentation de l'influx de NPPs sur la carotte (Fig. 1) peut être expliquée par les changements de composition du substrat. L'analyse sédimentologique réalisée par Layadi et al. (2024) montre que la quantité de matière minérale est beaucoup plus importante à la base de la carotte qu'au sommet. Cette matière minérale correspond à du sable, ce qui révèle la présence passée d'un cours d'eau antérieur à l'initiation de la tourbière (Layadi et al., 2024).

2- Tourbière de Ronc de la Gleize

Les champignons TM-4103 (Ellis, 1971), TM-4104 (Ellis & Ellis, 1985) et TM-316 (Cugny, 2011) indiquent la présence locale de *Juniperus* depuis 2100 cal. BP (Fig. 3). L'enregistrement d'*Endophragmiella* et de *Trichocladium opacum* (Fig. 3) à la base de la carotte suggère la présence d'une hêtraie à proximité de la zone de carottage vers 2200 cal. BP (Cugny, 2011). Ces marqueurs ne sont plus observés après 2000 cal. BP. Seul *Endophragmiella* réapparaît entre 1000 et 700 cal. BP (Fig. 3). D'après l'analyse pollinique (Féat et al., 2024), la hêtraie se trouve à proximité de la tourbière durant tout l'enregistrement. En couplant ces différents résultats, nous pouvons émettre l'hypothèse que la hêtraie a toujours entouré la tourbière, mais qu'elle était plus proche de la zone de carottage de 2200 à 2000 cal. BP et de 1000 à 700 cal. BP, indiquant une possible fermeture

du milieu environnant sur ces périodes.

De nombreuses radicales indiquent la présence de *Carex* sur la tourbière de 2200 cal. BP à nos jours (Fig. 3). D'autres marqueurs témoignent également de leur présence locale, comme *Clasteroporium caricinum* (de 2200 à 300 cal. BP), HdV-18 (indique la présence d'*Eriophorum vaginatum* vers 2200 cal. BP) et TM-504 (à 1900, 1400 et -60 cal. BP ; Pals et al., 1980 ; van Geel et al., 1983 ; van Geel et Aptroot, 2006 ; Cugny, 2011). L'analyse macrofossile appuie nos résultats en montrant que différents types de *Carex* étaient présents jusqu'à 1200 cal. BP (Layadi et al., 2024). Les relevés botaniques actuels montrent également que la tourbière abrite toujours plusieurs espèces de *Carex* (Muller et al., 2024). Il semble donc que la tourbière ait toujours été recouverte de Cypéracées. Le champignon HdV-729, ainsi que les Copépodes et *Neorhabdocoele*, sont présents sur tout l'enregistrement, mais leur abondance augmente à partir de 1000 cal. BP (Fig. 3). Ces NPPs sont des marqueurs d'humidité importante (Cugny, 2011). D'autres marqueurs témoignent de l'humidité de la tourbière, comme les algues *Pediastrum*, dont l'influx augmente à 300 cal. BP, et les Zygnemataceae, qui apparaissent à la même période (Fig. 3). Tous ces marqueurs suggèrent que la tourbière de Ronc de la Gleize devient plus humide à partir de 1000 cal. BP.

De multiples indicateurs d'emoussement (Cugny, 2011) couvrent la période de 2200 à 300 cal. BP : notamment, les champignons *Cercophora* (Van Geel et al., 2003), *Sordaria* (Krug et al., 2004), *Sporormiella* et le type TM-4010 (Fig. 3). Ces marqueurs indiquent clairement que la tourbière a été soumise à de la mégaherbivorie depuis l'Antiquité. Ces résultats, couplés avec la présence de pollen de *Plantago* et de Poacées dès la base de la carotte (Féat et al., 2024), laissent penser que la mégaherbivorie observée est d'origine anthropique, liée à du pâturage. L'absence de ces marqueurs en surface contraste avec le reste de la carotte. Cette absence peut être expliquée par la localisation de la zone de carottage, qui se situe dans la partie

actuellement non pâturée. L'abandon du pâturage dans cette zone pourrait être une conséquence de l'exode rural débuté en 1850, bien que nous ne disposions pas d'échantillons datant de cette période précisément pour le confirmer (Moriceau & Madeline, 2012). Le classement du site en zone Natura2000, le 25 mars 2011, a aussi pu jouer un rôle dans la réduction du pâturage.

Les influx totaux de NPPs varient fortement au cours du temps (Fig. 1). L'analyse sédimentologique suggère qu'un flux d'eau est présent aux alentours de 700 cal. BP (Layadi et al., 2024). Les faibles abondances de NPPs contemporaines pourraient être expliquées, là encore, par un lessivage. Le faible taux de NPPs observé en surface est quant à lui probablement lié au faible taux d'accumulation lié à l'absence de compaction.

3- Comparaison des tendances observées entre les deux tourbières

La comparaison des deux tourbières révèle qu'aux alentours de 1000 cal. BP, elles enregistrent à la fois une augmentation de l'humidité (Fig. 4) et du détritisme (Layadi et al., 2024). Ces résultats traduisent vraisemblablement une phase de déforestation à l'échelle du relief, qui aurait entraîné une augmentation du ruissellement et l'accroissement des apports minéraux dans les tourbières. Par la suite, la tourbière à Saule des Lapons semble s'être asséchée, tandis que Ronc de la Gleize semble s'être au contraire humidifiée. L'influence du climat devant se traduire par des dynamiques homogènes sur un territoire aussi réduit, ces tendances opposées confirment clairement l'impact des activités anthropiques. Les pratiques agropastorales, et les défrichements et incendies qui y sont liés, ont pu modifier l'hydrologie du sol, entraînant des changements locaux d'humidité (Cubizolle & al., 2012). Cette interprétation est appuyée par les marqueurs polliniques de pâturage (Fig. 4), qui indiquent une anthropisation ancienne, probablement antérieure à l'initiation de l'entourbement.

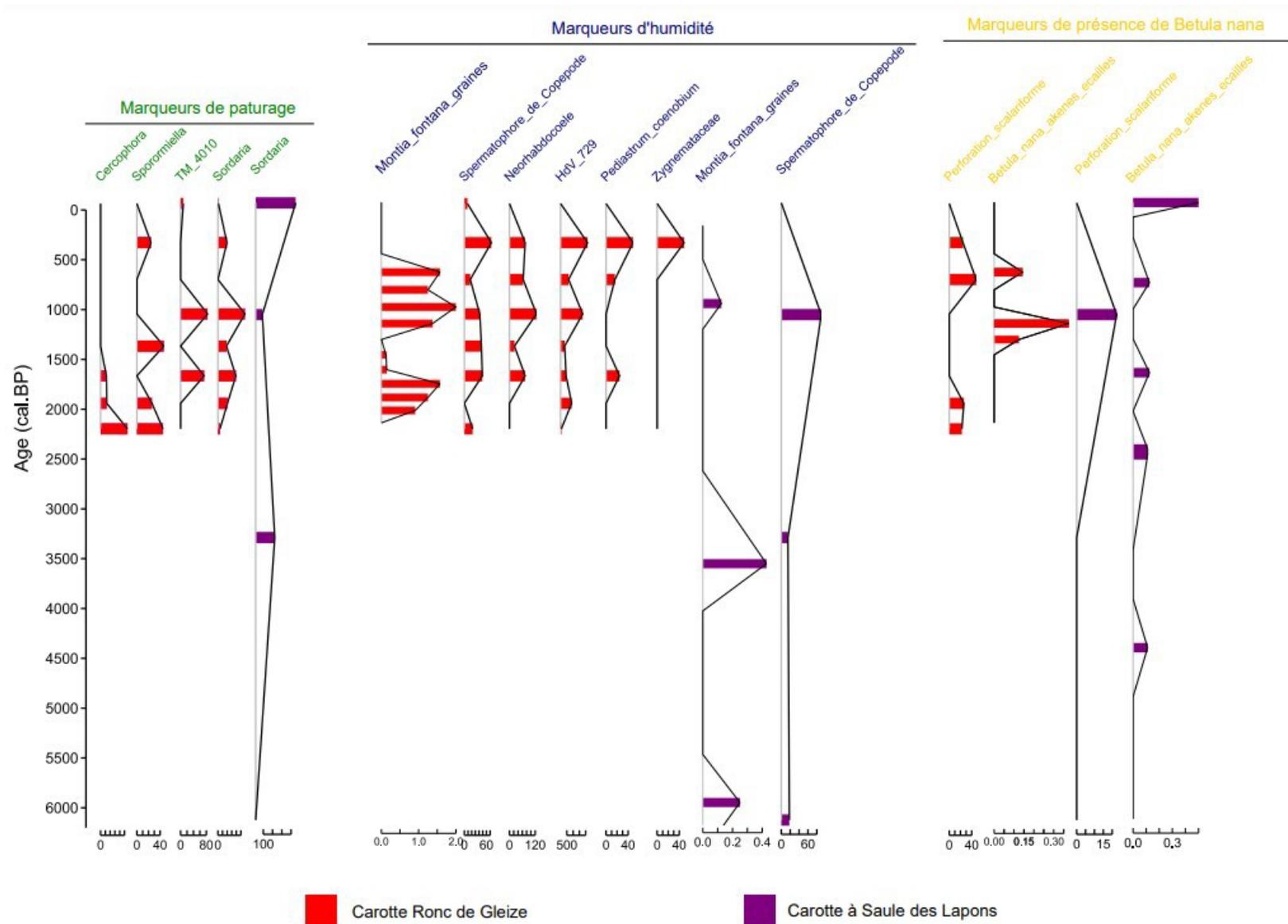


Figure 4. Diagramme synthétique des influx des palynomorphes non-polliniques (NPPs) et des concentrations de macrorestes de *Montia fontana* et de *Betula nana* (Layadi et al., 2024) de RG1 et SL1.

Dans ce contexte, il n'est pas impossible que la formation des tourbières ait une origine au moins en partie anthropique, comme cela a été observé dans plusieurs tourbières du Massif central (Cubizolle & al., 2012).

4- Présence du bouleau nain sur les deux tourbières

Dans les carottes prélevées sur les tourbières à Saule des Lapons et de Ronc de la Gleize, plusieurs perforations scalariformes d'*Alnus-Betula* ont été retrouvées. A l'heure actuelle, *Alnus* n'est pas présent localement et n'a été trouvé qu'en faibles quantités dans le pollen fossile (Féat et al., 2024). Parmi les trois espèces de *Betula* présentes en France, seules *Betula nana* et *B. pubescens* se développent communément en tourbière. Ces deux espèces sont donc les plus probables comme source des perforations scalariformes observées. Les observations actuelles réalisées sur le terrain montrent la présence majoritaire de *Betula nana* (Muller et al., 2024). De plus, les données issues de la morphométrie et des macrorestes semblent suggérer que le bouleau nain a toujours été plus abondant que le bouleau pubescent (Ducloiset et al., 2024 ; Layadi et al., 2024). Il est donc probable que cette espèce ait plus contribué à produire les perforations scalariformes, même si on ne peut exclure qu'elles proviennent au moins en partie de *Betula pubescens*.

Sur la tourbière à Saule des Lapons, les perforations scalariformes sont présentes uniquement vers 1200 cal. BP (Fig. 2). Cette information ne correspond pas aux résultats de l'analyse des macrorestes, qui attestent la présence de *Betula nana* à 4300, 2400, 780 et 0 cal. BP (Layadi et al., 2024). Cela diffère également de l'analyse pollinique qui atteste la présence de *Betula* depuis 6000 cal. BP (Féat et al., 2024). Ces résultats pourraient signifier que la couverture de *Betula nana* n'a pas été constante sur la tourbière au cours du temps. En effet, les macrorestes retrouvés sont des akènes et des écailles moins bien transportés par le vent que les grains de pollen. Ces indicateurs ne traduisent toutefois pas forcément la présence locale du bouleau nain sur la zone de carottage, mais une

présence plus générale sur la tourbière et aux alentours. Les perforations scalariformes, quant à elles, indiquent la présence *in situ* de *Betula* sur la zone de carottage, vers 1200 cal. BP. Toutefois, aucune perforation scalariforme n'a été retrouvée en surface, alors que la couverture de *Betula nana* est importante sur la tourbière de nos jours (Muller al., 2024). Cette absence pourrait s'expliquer par un problème de conservation, en raison de l'assèchement récent de la tourbière.

Sur la tourbière de Ronc de la Gleize, un plus grand nombre de perforations scalariformes a été retrouvé (Fig. 3). La présence de ces dernières suggère que *Betula nana* était présent à proximité de la zone de carottage, de 2200 à 1900 cal. BP, puis de 700 à 300 cal. BP. L'analyse pollinique corrobore l'analyse des NPPs, puisque du pollen a été trouvé depuis 2200 cal. BP (Féat et al., 2024). En parallèle, l'analyse des macrorestes suggère que le bouleau nain était présent de 1360 à 1200 cal. BP, puis à 690 cal. BP (Layadi et al., 2024). Ces résultats sont complémentaires et suggèrent que la couverture de *Betula nana* n'a pas été homogène au cours du temps sur les deux tourbières étudiées.

CONCLUSION

L'étude paléoenvironnementale des tourbières de Lajo, à travers l'analyse des NPPs, offre des perspectives intéressantes sur les changements environnementaux. Les résultats obtenus sur les deux tourbières montrent des similitudes. Leur végétation locale comprend des *Carex* et est impactée par le pâturage depuis leur formation. Elles sont en outre toutes deux environnées par une hêtraie depuis le début de leur formation, avec des phases ponctuelles de fermeture du milieu, vers 1200 cal. BP pour Saule des Lapons, et vers 2200-1700 puis 700-100 cal. BP pour Ronc de la Gleize. Par contre, la tourbière à Saule des Lapons se distingue par un assèchement récent, au 20^e siècle, tandis que Ronc de la Gleize semble au contraire être plus humide depuis 1000 cal. BP. Enfin, il semble que la couverture de *Betula nana* n'ait pas été homogène au cours du temps sur les

deux tourbières. Toutefois, ce résultat est à interpréter avec précaution et pourrait être dû à un problème de conservation des perforations scalariformes, ou à un manque de précision dans l'échantillonnage. Un échantillonnage plus précis des carottes pourrait pallier ce problème. Il aurait également été intéressant de réaliser une courbe aire-espèce pour s'assurer de la représentativité des comptages réalisés.

REFERENCES

- Baty M., Boudet R. & Deppe C. (2023). Reconstruction paléoenvironnementale de la tourbière de Bourge (Paulhac-en-Margeride, Lozère) : fonctionnement et dynamiques internes sur 7500 ans, via les palynomorphes non polliniques. *Orpalm Synthesis*, 16 : 47-61.
- Berglund B.E. & Ralska-Jasiewiczowa M. (1986). Pollen analysis and pollen diagrams. In : B.E. Berglund (éd.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 455-484.
- Besqueut L. (1953). La Margeride. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 100 : 21-25.
- Celle J. & Hugonnot V. (2011). Compte rendu de la mini-session bryologique SBCO en Margeride, 3, 4 et 5 juillet 2009. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest, Nouvelle Série*, 42 : 617-624.
- Cubizolle H., Fassion, F., Argant J., Latour-Argant C., Galet P. & Oberlin C. (2012). Mire initiation, climatic change and agricultural expansion over the course of the Late-Holocene in the Massif Central mountain range (France): Causal links and implications for mire conservation. *Quaternary International*, 251 : 77-96.
- Cugny C. (2011). *Apports des microfossiles non-polliniques à l'histoire du pastoralisme sur le versant nord Pyrénéen : entre référentiels actuels et reconstitution du passé*. Thèse de doctorat, Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 280 p.
- Ducloiset M., Froul S. & Mallet C. (2024). Distinction pollinique des trois bouleaux français sur la base de caractères morphométriques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 71-85.
- Ellis M.B. (1971). *Dematiaceous Hyphomycetes*. Commonwealth Mycological Institute, Londres, 608 p.
- Ellis M.B. & Ellis J.P. (1985). *Microfungi on land plants. An identification handbook*. Croom Helm Ltd., Sydney, 818 p.
- Féat C., Millot T. & Ramecourt C. (2024). Dynamiques paléoenvironnementales en Margeride (Lozère, France) depuis 6000 ans via l'étude pollinique des tourbières de Lajo. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 57-69.
- Gauthier E. & Jouffroy-Bapicot I. (2021). Detecting human impacts: non-pollen palynomorphs as proxies for human impact on the environment. In: F. Marret, J. O'Keefe, P. Osterloff, M. Pound, L. Shumilovskikh (éds.), *Applications of Non-Pollen Palynomorphs: from Palaeoenvironmental Reconstructions to Biostratigraphy*. Geological Society of London, London, pp. 233-244.
- Jowsey P.C. (1966). An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65 : 245-248.
- Küttim M., Küttim L. & Raimo P. (2008). L'état actuel et la restauration écologique des tourbières en Estonie. *Dynamiques environnementales*, 42 : 146-163.
- Layadi E., Sheth T. & Verlingue K. (2024). Caractérisation de la tourbe et des macrofossiles de deux tourbières du complexe de Lajo (Margeride, Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 29-41.
- Madeline P. & Moriceau J.-M. (2012). *Les paysans : récits, témoignages et archives de la France agricole (1870-1970)*. Les Arènes, Paris, 112 p.
- Miras Y. (2004). *L'analyse pollinique du plateau de Millevaches (Massif central, France) et de sites périphériques limousins et auvergnats : approche des paléoenvironnements, des systèmes agropastoraux et évolution des territoires ruraux*. Thèse de doctorat, Université de Franche-Comté.
- Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. (2024). Les tourbières de

- Lajo, Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 9-28.
- Page S.E., & Baird A.J. (2016). Peatlands and Global Change: Response and Resilience. *Annual Review of Environment and Resources*, 41 (1) : 35-57.
- Pals J., Van Geel B. & Delfos A. (1980). Paleocological studies in the Klokkeweel bog near hoogkarspel (prov. of Noord-Holland). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 30 : 371-418.
- Raynal J.-P. & Daugas J.-P. (1984). Volcanisme et occupation humaine préhistorique dans le Massif central français : quelques observations. *Revue Archéologique du Centre de la France*, 23 : 7-20.
- Shumilovskikh L., O'Keefe J.M.K. & Marret F. (2021). An overview of the taxonomic groups of non-pollen palynomorphs. In: F. Marret, J. O'Keefe, P. Osterloff, M. Pound, L. Shumilovskikh (éds.), *Applications of Non-Pollen Palynomorphs: from Palaeoenvironmental Reconstructions to Biostratigraphy*. Geological Society of London, London, pp. 13-61.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (2014). *Flora Gallica*. Biotope, Mèze et Société Botanique de France, Paris, 1196 p.
- Van Asperen E.N., Perrotti A. & Baker A. (2021). Coprophilous fungal spores: non-pollen palynomorphs for the study of past megaherbivores. In: F. Marret, J. O'Keefe, P. Osterloff, M. Pound, & L. Shumilovskikh (éds.), *Applications of Non-Pollen Palynomorphs: from Palaeoenvironmental Reconstructions to Biostratigraphy*. Geological Society of London, London, pp. 245-247.
- Van Geel B. (1978). A palaeoecological study of Holocene peat bog sections in Germany and The Netherlands, based on the analysis of pollen, spores and macro- and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 25 (1) : 1-120.
- Van Geel B., Buurman J., Brinkkemper O., Schelvis J., Aptroot A., Van Reenen G. & Hakbijl T. (2003). Environmental reconstruction of a Roman Period settlement site in Uitgeest (The Netherlands), with special reference to coprophilous fungi. *Journal of Archaeological Science*, 30 : 873-883.
- Van Geel B., Bos J. & Pals J. (1983). Archaeological and palaeoecological aspects of a medieval house terp in a reclaimed raised bog area in north Holland. *Journal of Archaeological Science*, 33 : 419-444.
- Van Geel B., Aptroot A. & Mauquoy D. (2006). Sub-fossil evidence for fungal hyperparasitism (*Ithmospora spinosa* on *Meliola ellisii*, on *Calluna vulgaris*) in a Holocene intermediate ombrotrophic bog in northern-England. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 141 : 121-126.
- Vasari A. & Vasari Y. (1985). Relic occurrence of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia mediterranea*, 11 (1) : 65-68.
- Wellman C.H. & Ball A.C. (2021). Early land plant phytodebris. In: F. Marret, J. O'Keefe, P. Osterloff, M. Pound, L. Shumilovskikh (éds.), *Applications of Non-Pollen Palynomorphs: from Palaeoenvironmental Reconstructions to Biostratigraphy*. Geological Society of London, London, pp. 309-320.
- Yeloff D., Charman D., Van Geel B. & Mauquoy D. (2007). Reconstruction of hydrology, vegetation and past climate change in bogs using fungal microfossils. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 146 : 102-145.

DYNAMIQUES PALEOENVIRONNEMENTALES EN MARGERIDE (LOZERE, FRANCE) DEPUIS 6000 ANS VIA L'ETUDE POLLINIQUE DES TOURBIERES DE LAJO

Clémence Féat ¹, Tanguy Millot ², Cyril Ramecourt ³

Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ featclemence@gmail.com, ² tanguy.millot78@gmail.com, ³ cyril.ramecourt@outlook.fr

Encadrement : Colline Bonnet et Serge Muller.

Citation : Féat C., Millot T. & Ramecourt C. (2024). Dynamiques paléoenvironnementales en Margeride (Lozère, France) depuis 6000 ans via l'étude pollinique des tourbières de Lajo. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 57-69.

Résumé : Des analyses polliniques ont été réalisées sur les tourbières à Saule des Lapons et de Ronc de la Gleize (Margeride, France) afin de reconstituer l'histoire de leur végétation locale. A Saule des Lapons, le couvert végétal est stable depuis 6000 ans, tandis que sur la tourbière de Ronc de la Gleize, la hêtraie-sapinière protohistorique décline aux époques gallo-romaine et médiévale. Le couvert végétal environnant laisse place à l'époque industrielle à une végétation dominée par *Pinus*. L'étude couplée de ces deux tourbières permet de les replacer dans les changements majeurs connus localement et régionalement depuis 6000 ans.

Mots clés : Palynologie, reconstitution, *Betula nana*, Massif central, zone humide.

Abstract: *Palaeoenvironmental dynamics in Margeride (Lozère, France) for 6,000 years via the pollen study of Lajo peatlands.* Pollen analyses were conducted on the Saule des Lapons and Ronc de la Gleize peatlands (Margeride, France) to reconstruct their local vegetation dynamics. At Saule des Lapons, the vegetation cover has been stable for 6,000 years, while at Ronc de la Gleize, the protohistoric beech-fir forest declined during the Gallo-Roman and medieval periods. The previous surrounding vegetation cover gave way to pine-dominated vegetation in the industrial era. The coupled study of these two peatlands enables them to be placed in the context of the major changes known locally and regionally for 6,000 years.

Keywords: Palynology, reconstitution, *Betula nana*, Massif central, wetland.

Les tourbières sont des milieux dont les caractéristiques permettent l'étude des changements paléoenvironnementaux. Un apport hydrique plus ou moins important au cours du temps permet de créer des conditions anoxiques (Muller, 2002). La matière végétale s'y accumule alors sans se décomposer, ce qui permet sa conservation durant plusieurs siècles à plusieurs milliers d'années (Reille et al., 1996). Cette matière organique est principalement constituée de restes végétaux

comme le pollen, dont les caractéristiques morphologiques permettent l'identification de taxons polliniques. Il est donc possible d'analyser la composition pollinique d'échantillons de tourbes pour en déduire l'histoire locale des changements de végétation.

Les taxons présents dans le registre fossile renseignent sur les facteurs influençant les dynamiques végétales. Ces facteurs peuvent être d'ordre climatique ou anthropique,

comme l'activité pastorale qui est susceptible d'impacter les zones humides et leur flore (Muller et al., 2024).

L'histoire postglaciaire de la végétation dans le sud de la France est aujourd'hui bien documentée grâce aux travaux pionniers réalisés dans les tourbières du Massif central (Reille et al., 1985 ; Reille, 1987 ; de Beaulieu et al., 1994). Ces études palynologiques ont permis d'identifier des grandes étapes de l'histoire de la végétation durant l'Holocène (Annexe 1) : (1) au Préboréal et au Boréal (de 12 000 à 8 900 cal. BP), les steppes glaciaires sont remplacées par des boisements de bouleaux et de noisetier (les pins, pourtant présents localement, ne jouent qu'un rôle secondaire) ; (2) durant l'Atlantique (de 8 900 à 5 400 cal. BP), ces formations pionnières laissent place à des chênaies caducifoliées ; (3) au Subboréal (de 5 400 à 2 800 cal. BP), ces forêts subissent les déboisements néolithiques, qui favorisent l'extension des milieux ouverts (prairies) et l'apparition des hêtraies-sapinières dans l'étage montagnard ; (4) enfin, au Subatlantique (2 800 cal. BP à aujourd'hui), l'agropastoralisme qui s'accroît entraîne des déboisements généralisés (Muller, 2005 ; Berger et al., 2019). La chronologie et les dynamiques végétales diffèrent selon les régions (Vasari & Vasari, 1985 ; Pons et al., 1988 ; Reille, 1989 ; Plancher, 2017). Par exemple, les dynamiques postglaciaire du hêtre et du sapin montrent que les hêtraies-sapinières qui ont dominé le Massif central sont essentiellement constituées par le hêtre, le sapin restant généralement subordonné (Pons et al., 1988). Plancher (2017) montre toutefois que ce n'est pas une règle absolue, et que le sapin a été dominant dans certaines régions du Massif central.

Le travail présenté ici a été réalisé dans le massif de la Margeride (Lozère, France), un plateau montagneux granitique culminant à environ 1300 m d'altitude. Une partie des tourbières de Margeride ont été explorées précédemment dans des études paléoenvironnementales (Reille et al., 1985 ; Reille, 1987-1988 ; Servera Vives et al.,

2014 ; Plancher, 2017). Ces travaux de palynologie permettent de replacer les tourbières de Lajo (Ronc de la Gleize, RG ; Saule des Lapons, SL) dans le contexte régional des dynamiques végétales passées. L'étude des dynamiques de végétation locales de ces deux tourbières porte notamment l'histoire du pin sylvestre et du pin à crochets (Reille & Pons, 1982 ; Reille, 1989, 1991). Le genre *Pinus* ne joue presque aucun rôle dans le Massif central, et d'autant plus en Margeride, contrairement aux Alpes ou aux Pyrénées où son rôle est majeur (de Beaulieu, 1977 ; David, 1993 ; Muller et al., 2012). Il ne se développe dans la région qu'après la révolution industrielle, à la suite des reboisements initiés par les humains (Reille & Pons, 1982). Le pin sylvestre n'est pas la seule espèce d'intérêt étudiée sur les tourbières de Lajo. En effet, le complexe est connu pour sa population de bouleau nain (*Betula nana*). Cette espèce est une relique boréo-arctique (Vasari & Vasari, 1985 ; David & Barbero, 1995). Très rare dans le Sud de la France, elle y atteint sa limite méridionale de répartition (Tison & de Foucault, 2014). En Margeride, l'espèce s'est maintenue de manière locale depuis le Tardiglaciaire (Vasari & Vasari, 1985) et 20 populations y sont connues (Lacoste et al., 2021).

La présente étude a pour objectifs de reconstituer l'histoire locale de la végétation en se focalisant principalement sur : (1) *Betula nana*, pour évaluer son abondance passée sur les sites étudiés ; (2) *Pinus*, pour vérifier son absence locale avant la révolution industrielle ; (3) *Abies* et *Fagus*, pour replacer les populations de Lajo dans le contexte de leur migration postglaciaire.

MATERIEL ET METHODES

1- Zone d'étude

Le complexe des tourbières de Lajo se situe dans les Monts de la Margeride (Lozère) à environ 1250 m d'altitude et abrite cinq tourbières (Lacoste et al., 2021) dont la tourbière de Ronc de la Gleize (RG ; 44°50'30"N, 03°26'05"E) et la tourbière à Saule des Lapons (SL ; 44°50'51"N,

03°26'12"E) (Fig.1). Le climat est montagnard, avec des étés frais et humides, et des hivers longs et froids (Besqueut, 1953 ; Montard et al., 1983 ; Bornand & Menier, 1989). La pluviométrie annuelle est de 1 000 à 1 500 mm, minimale en été et maximale en automne. La tourbière du RG est considérée

comme un bas-marais acide, abritant des populations minérotrophes (Muller et al., 2024). SL, quant à elle, est une tourbière haute très sèche. Ces deux tourbières sont entourées de forêts de *Fagus sylvatica*, de bois de *Pinus sylvestris* et de plantations de résineux exotiques.

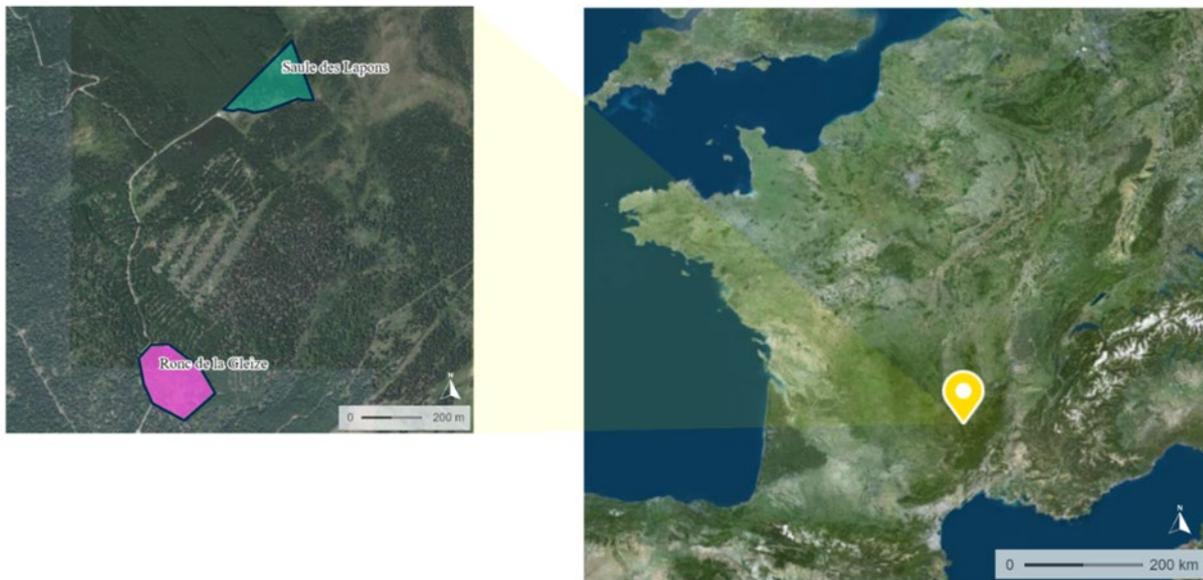


Figure 1. Localisation des tourbières à Saule des Lapons (44°50'51"N, 03°26'12"E) et de Ronc de la Gleize (44°50'30"N, 03°26'05"E), Lajo, Margeride (48) (source : Géoportail).

2- Méthodes de terrain

Carottage

Des relevés pachymétriques ont été réalisés sur les deux tourbières pour en déterminer les zones les plus profondes (Muller et al., 2024). Des carottages ont été effectués le 6 juillet 2023 sur les tourbières du Ronc de la Gleize (RG1) et à Saule des Lapons (SL1), avec un carottier russe possédant une chambre de 1 m de long pour 5 cm de diamètre (Jowsey, 1966). RG1 mesure 225 cm et SL1, 136 cm (Muller et al., 2024).

Relevés phytosociologiques

Des relevés phytosociologiques ont été réalisés sur les tourbières (Muller et al., 2024) afin d'obtenir la liste des taxons présents actuellement et leur abondance selon la méthode de Braun-Blanquet (1932).

3- Méthodes de laboratoire

Prélèvement des échantillons et traitements chimiques

Des prélèvements de 1 cm³ ont été réalisés sur les carottes SL1 (4 échantillons espacés de 44 cm) et RG1 (8 échantillons espacés de 32 cm). Afin d'éliminer les macrorestes, les échantillons ont été filtrés et rincés. Ils ont été traités selon le protocole de Berglund & Ralska-Jasiewiczowa (1986) : élimination des carbonates (HCl 20 %), de la matière organique (KOH 10 %) et de la silice (FH 70 %). Les échantillons sont laissés ainsi pendant une semaine. Puis, élimination des fluosilicates et acidification (HCl 20 %), déshydratation (CH₃COOH), élimination de la cellulose par acétolyse à chaud (C₄H₆O₃ 97 % ; H₂SO₄ 96 %). Le matériel obtenu a été dilué dans de la glycérine. Une goutte de 25 µl a été placée sous une lamelle de 22x22 mm fixée par une fine couche

d'histolaque. Une lame par échantillon a été analysée. Le nombre de grains de pollen à analyser doit être supérieur à 300 par lame. Les comptages étant réalisés par trois personnes différentes, chaque personne s'est focalisée sur différentes zones de la lamelle (gauche, milieu et droite) afin d'éviter les biais de comptage.

L'identification des taxons polliniques a été réalisée à l'aide d'un microscope optique (grossissement x40) grâce à l'atlas de Reille (1998) et à la collection de référence de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM). En raison de la faible expérience des observateurs, les taxons à identifier ont été restreints par l'encadrant pour limiter les erreurs.

Calcul des concentrations

$$C_p = \frac{V_c L_t P_c}{L_r V_l V_e}$$

Avec C_p la concentration pollinique par cm^3 ; V_c le volume du culot (cm^3) ; L_t le nombre de lignes total d'une lamelle ; P_c le nombre de grains de pollen comptés sur une lame ; L_c le nombre de lignes comptées ; V_l le volume de la goutte (25 μl) et V_e le volume de l'échantillon (ml).

4- Traitement numérique

Les diagrammes polliniques ont été réalisés à l'aide du logiciel RStudio avec le package "rioja". La zonation a été faite en fonction de la distance euclidienne, avec le programme CONISS (Grimm, 1987).

RESULTATS

1- Relevés phytosociologiques

Les relevés phytosociologiques réalisés sur SL révèlent une végétation au caractère ombrotrophe (Muller et al., 2024). La végétation permet de caractériser cette tourbière de tourbière haute (*Caltha palustris*, *Dactylorhiza maculata*, *Eriophorum angustifolium* et *Vaccinium* spp.). Les relevés phytosociologiques de RG révèlent deux

groupements végétaux : un groupe d'habitat humide et un groupe d'habitats plus secs (Muller et al., 2024). Les communautés végétales observées sont rattachées à des végétations de bas-marais acide (*Carex nigra*, *Juncus acutiflorus* et *Molinia caerulea*) et de tourbières de transition (*Carex limosa*, *C. rostrata*, *Comarum palustre*, *Menyanthes trifoliata* et *Parnassia palustris*).

2- Datations et modèle d'âge

Cinq échantillons ont été datés au radiocarbone au laboratoire de Poznań (Pologne) (Muller et al., 2024) : 3 datations ont été réalisées sur SL1 et 2 sur RG1. Les datations obtenues indiquent un entourbement initié au Néolithique final pour SL et à la fin de l'Âge du Fer pour RG.

3- Données palynologiques

Saule des Lapons

Quatre échantillons séparés d'environ 1500 ans ont été analysés. Le diagramme pollinique de la tourbière de SL1 est divisé en 3 zones (Fig.2) :

La zone 1 (6140-4750 cal. BP) correspond à un seul échantillon. Dans cet échantillon il y a autant de pollen arboréen que de pollen non arboréen (PA/PNA) (48 % / 52 %). La zone est marquée par la présence de *Fagus* (8 %) et *Pinus* (9 %). Elle est aussi dominée par les Cyperaceae (10 %) et les Poaceae (6 %).

La zone 2 (4750-610 cal. BP) correspond à deux échantillons. Le ratio PA/PNA est stable (varie entre 45 et 55 %). La zone est dominée par *Abies* (4 %), *Fagus* (15 %) et *Quercus* (10 %) qui atteignent leur maximum à 3354 cal. BP.

La zone 3 (610-0 cal. BP) correspond à un seul échantillon. Les PA dominent largement (94 %) avec *Pinus* (49 %). La zone est également caractérisée par un pic de *Calluna* (16 %). *Alnus*, *Fagus*, Cyperaceae et Poaceae et ont des pourcentages proches de 0 %.

Ronc de la Gleize

Huit échantillons distants d'environ 350 ans ont été analysés. Trois zones ont été

déterminées sur le diagramme pollinique de RG (Fig.3) :

La zone 1 (2200-1800 cal. BP) correspond à deux échantillons. Elle est dominée par les grains de pollen arboréens : *Abies* (8 %), *Fagus* (16 %) et *Quercus* (10 %). *Pinus* est présent en faibles proportions (2 %). Le pourcentage de Cyperaceae (8 %) est important et celui des Poaceae augmente (13 %).

La zone 2 (1800-380 cal. BP) correspond à quatre échantillons. Le rapport PA/PNA est stable (autour de 50 %). *Abies* et *Fagus* déclinent jusqu'à 1000 cal. BP, où *Abies* disparaît. *Abies* réapparaît progressivement à partir de 700 cal. BP. *Betula* (4 %) diminue jusqu'à 1650 cal. BP, en opposition aux Cyperaceae (13 %), *Plantago* (4 %) et *Salix* (3 %), puis augmente et se stabilise vers 1000 cal. BP.

La zone 3 (380-0 cal. BP) correspond à un seul échantillon, où PA est dominant (82 %). *Pinus* (57 %) représente le taxon dominant. *Abies* (4 %) augmente légèrement tandis que *Fagus* (6 %) et *Quercus* (3 %) déclinent. *Calluna* et les Cyperaceae sont absents. Les pourcentages de *Alnus* (1 %), *Betula* (8 %) et Poaceae (7 %) restent stables.

Concentration pollinique

La CP renseigne sur les taux d'accumulation dans la tourbière. La variation de la CP est hétérogène sur les deux tourbières analysées. À SL, la CP varie entre 25 570 et 51 480 grains/cm³. Sur RG1, elle fluctue entre 2408 et 46 200 grains/cm³.

La baisse de la CP au sommet des deux carottes peut être attribuée à la compaction moins importante de la tourbe et au pas de temps réduit des échantillons 0 - 1 cm. Ainsi, moins de matière a eu le temps de s'accumuler. La CP est également plus faible à la base, ce qui peut être dû à la nature du sédiment davantage sableux (Layadi et al.,

2024).

DISCUSSION

1- Histoire de la végétation

Au Subboréal, la hêtraie-sapinière, accompagnée par *Quercus pubescens*-type, domine la végétation et semble bien installée dès 6000 cal. BP (Figs. 2 et 3 ; Annexe 1). Cette tendance est observée dans d'autres tourbières de Lozère, comme sur celles du Cézallier et du Mont Lozère (Reille, 1988).

Le déclin de *Betula* aux alentours de 1600 cal. BP, en opposition à l'augmentation de *Plantago*, des Cyperaceae et des Amaranthaceae peut suggérer une phase de pâturage plus intense et un léger déboisement local de la tourbière à l'époque gallo-romaine, les arbres dominant toujours le couvert végétal (Fig. 3). La forêt régresse à partir de l'Antiquité et au cours du Moyen Âge, période durant laquelle *Abies* disparaît de RG (vers 1000 cal. BP). Ce taxon est le premier à disparaître en raison de l'augmentation de l'activité agro-pastorale qui engendre une ouverture des milieux, et de son utilité en tant que matériau de construction (Reille, 1987 ; Muller, 2005 ; Servera Vives et al., 2014). Cette tendance s'observe sur d'autres tourbières (Fouon de la Bique, Reille, 1987 ; Countrasts, Servera Vives et al., 2014).

Au Moyen Âge (vers 1000 cal. BP), *Abies* et *Fagus* se développent à nouveau. Le développement de la hêtraie-sapinière à partir de cette période est également observée sur la tourbière de Countrasts située à l'ouest du Mont Lozère (Servera Vives et al., 2014). Cette reprise de la hêtraie-sapinière sur les tourbières de Lajo pourrait être un reboisement lié au développement de l'activité métallurgique qui nécessite l'utilisation de ces espèces (Servera Vives et al., 2014).

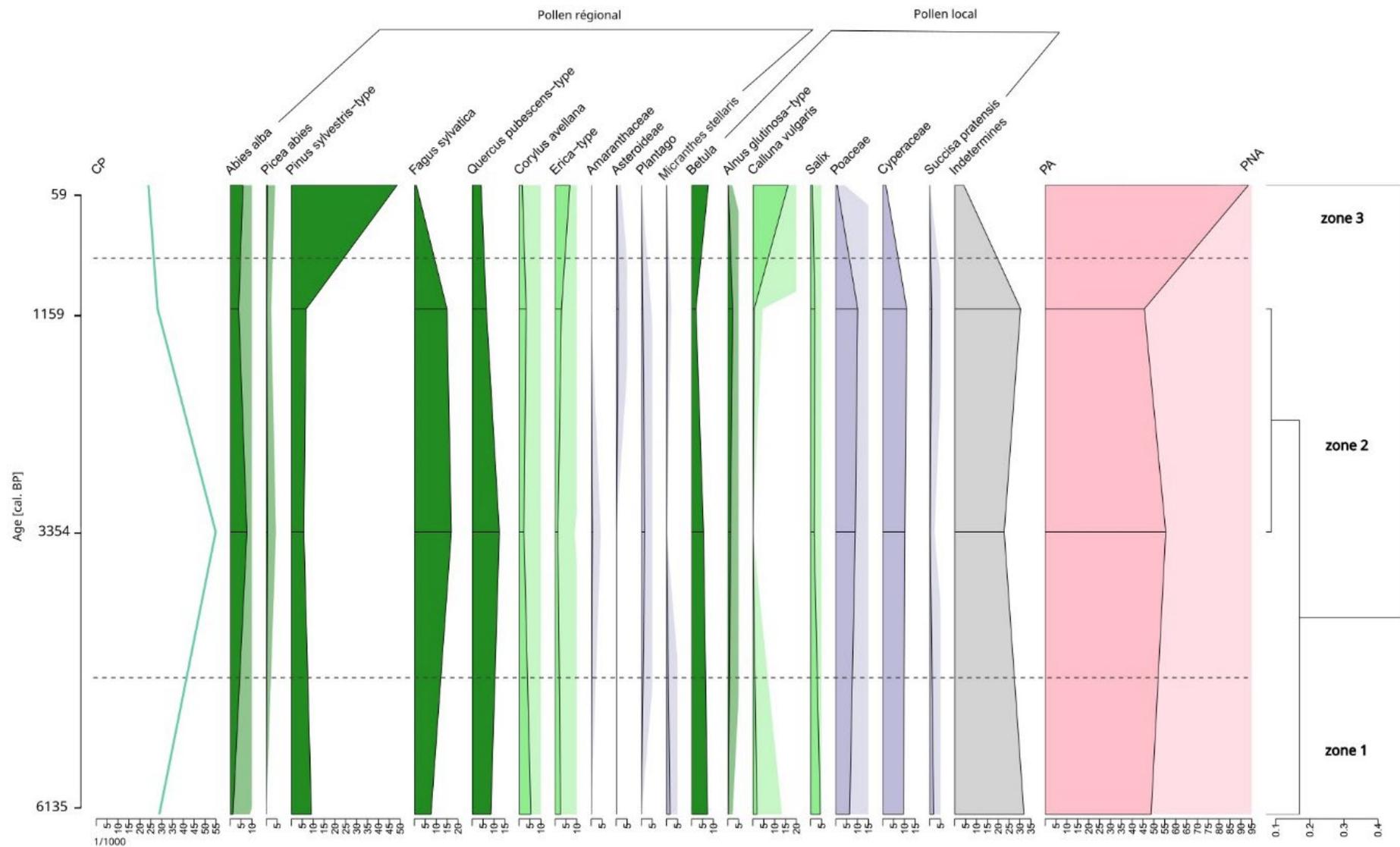


Figure 2. Diagramme pollinique en pourcentages de la tourbière à Saule des Lapons (Lozère, France) en fonction de l'âge. CP : concentration pollinique (en cm^3 , à l'échelle 1/1000) ; PA : pollen arboréen ; PNA : pollen non arboréen.

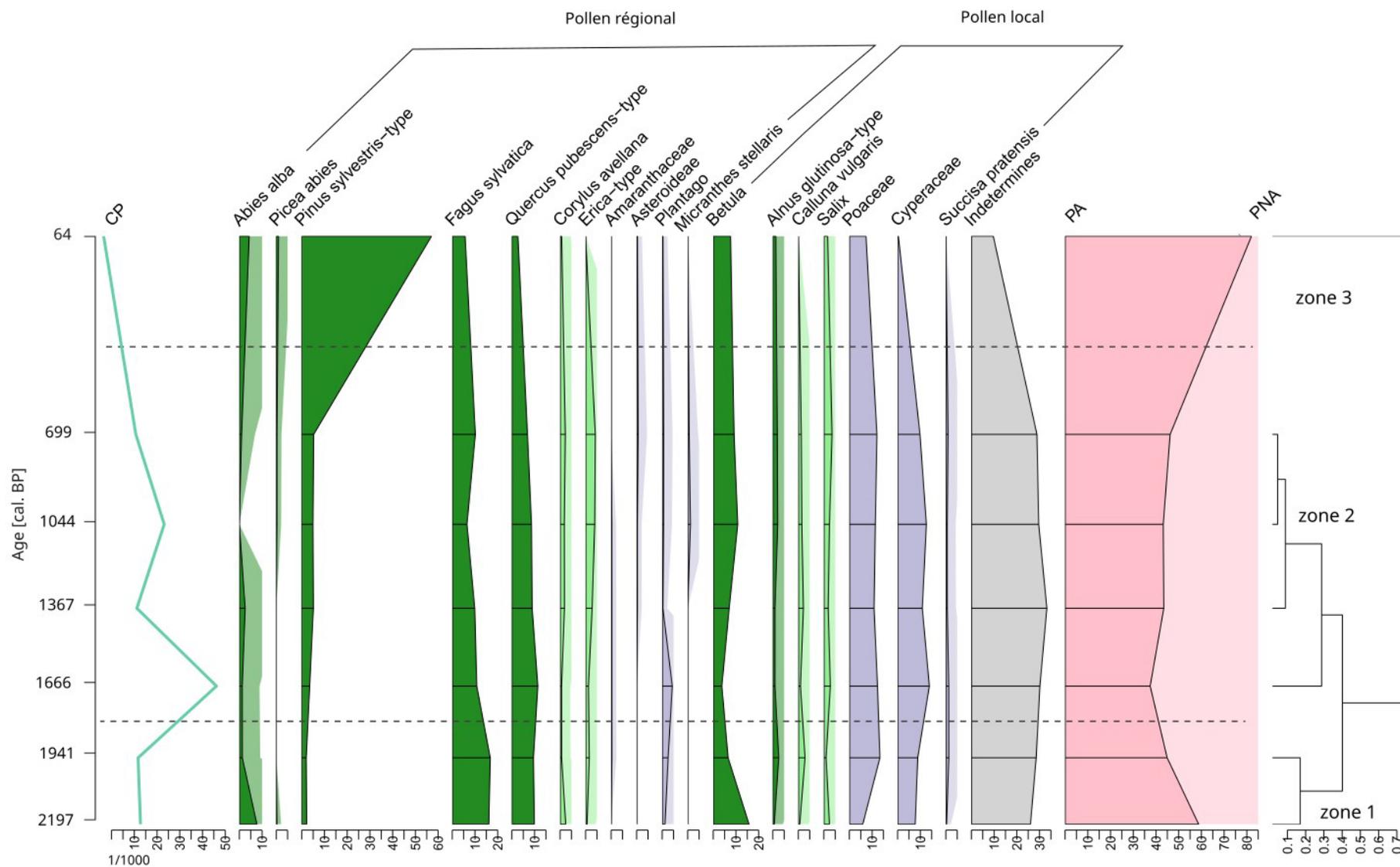


Figure 3. Diagramme pollinique en pourcentages de la tourbière du Ronc de la Gleize (Lozère, France) en fonction de l'âge. CP : concentration pollinique (en cm^3 , à l'échelle 1/1000) ; PA : pollen arboréen ; PNA : pollen non arboréen.

Dans les échantillons les plus récents (39-69 cal. BP) de la tourbière à SL, *Calluna* domine en partie la végétation, suggérant le développement de landes à Callune. La résolution d'échantillonnage ne permet pas de connaître avec précision la date d'apparition de ces landes. Leur existence en Lozère a également été enregistrée sur la tourbière de Countrasts entre le XIII^e et le XVIII^e siècle (Servera Vives et al., 2014). RG se démarque dans la mesure où il n'y a pas de landes à Callune enregistrées dans l'ensemble du registre fossile.

L'absence de certains taxons comme les Cyperaceae ou les Poaceae dans les échantillons 0 - 1 cm est contraire aux relevés phytosociologiques (Muller et al., 2024). L'étude des palynomorphes non polliniques (NPP) sur ces échantillons révèle cependant la présence des marqueurs des Cyperaceae (Cuenot et al., 2014). Cela peut être expliqué par une productivité pollinique fortement élevée de *Pinus*, favorisant ainsi une surreprésentation de ce taxon dans les assemblages polliniques par rapport à la végétation réelle (Brugiapaglia et al., 1998).

Les résultats révèlent peu de changements majeurs de végétation depuis 6000 ans sur SL1, comme l'attestent également les résultats de l'étude des NPP (Cuenot et al., 2024).

Cependant, l'analyse sédimentologique de la tourbière RG montre le passage vers 1000 cal. BP d'un milieu dominé par une végétation arborée à un milieu dominé par les sphaignes et une végétation herbacée (Layadi et al., 2023). L'analyse palynologique ne rend pas compte de ce changement radical de végétation. Le nombre de taxons identifiés a été restreint, ce qui peut masquer ce changement de végétation. Les sphaignes n'ont pas été prises en compte dans le calcul total des grains de pollen, ce qui ne permet pas de déterminer la représentation de ce taxon dans le registre fossile. Cependant, aucune baisse significative de la proportion des grains de pollen arboréen ou de NPP associés à la présence de hêtraies n'a été enregistrée sur cette période (Cuenot et al., 2024).

2- Apport à la controverse concernant l'indigénat du pin dans le Massif central

L'enregistrement pollinique indique que *Pinus sylvestris*-type domine la végétation sur le dernier niveau échantillonné (0 - 1 cm). Le caractère relictuel de *Pinus* a été discuté par des phytogéographes dès le début du XX^e siècle. Aujourd'hui, *Pinus* occupe dans les Pyrénées et les Alpes les étages subalpins (Sandoz, 1987). L'abaissement des étages de végétation durant la dernière période glaciaire aurait conduit à une aire de répartition continue du pin entre les Pyrénées et les Alpes, incluant le Massif central. D'après les hypothèses phytogéographiques, la présence de *Pinus* dans le Massif central serait locale et antérieure aux reboisements à l'ère industrielle (XIX^e siècle) (Roux, 1908). L'étude palynologique des tourbières du Massif central, notamment en Margeride à la Source du Pontajou ou Fouon de la Bique, contredit ce scénario (Reille, 1989). Les données polliniques issues de ces tourbières montrent une absence totale de rôle de *Pinus* dans la région antérieurement à l'ère industrielle. Cela est corroboré par les analyses réalisées sur les tourbières de Lajo où *Pinus* est peu abondant avant cette période (inférieur à 5 % sur RG et inférieur à 10 % sur SL). D'après ces résultats, il est raisonnable de conclure que *Pinus* ne possède pas de caractère relictuel dans le Massif central. L'aire de répartition morcelée de *Pinus* avant le reboisement de la révolution industrielle peut s'expliquer par son caractère pionnier et la grande capacité de dispersion de son pollen, pouvant provenir de massifs alpins (Brugiapaglia et al., 1998).

3- Histoire locale du bouleau

Le genre *Betula* comprend trois espèces en France, *B. nana*, *B. pendula* et *B. pubescens*, qu'il est possible de discriminer par leur taille (Birks, 1968 ; Ives, 1977 ; Prentice, 1981 ; Blackmore et al., 2003). Des analyses morphométriques ont été entreprises pour tenter de retracer leur histoire locale (Ducloiset et al., 2024). Les différentes

espèces ont pu être discriminées. Ainsi, la majorité des grains de pollen de *Betula* peuvent être attribués à *B. nana* sur l'ensemble des échantillons analysés. Cette donnée vient appuyer le caractère d'espèce relictive de *B. nana*, qui est présent sur les tourbières de Lajo depuis au moins 6000 ans.

B. nana est la seule espèce de bouleau présente sur l'échantillon 0 - 1 cm de SL1. Cela peut être corrélé au fait que le carottage ait été effectué sous un tapis de *B. nana*. Cependant, malgré cette observation, la proportion de bouleau sur l'ensemble de la séquence tourbeuse analysée est étonnamment faible en comparaison de *Pinus sylvestris*-type.

Cet écart est d'autant plus étonnant que le bouleau a une production importante de grains de pollen dotés d'une grande capacité de dispersion, entraînant une surreprésentation de ce taxon dans le registre fossile dans d'autres études (Andersen, 1973 ; Birks & Birks, 1980 ; Bradshaw & Webb III, 1985). Cependant, peu de fruits de bouleau ont été identifiés (au maximum 0,5 fruit/cm³) (Layadi et al., 2023). De même, aucune perforation scalariforme n'a été retrouvée sur cet échantillon, alors que *B. nana* en est producteur (Cuenot et al., 2024). Ces faibles proportions dans le registre fossile pourraient être dues au fait que la tourbière se situe dans la limite de son aire de répartition, entraînant une faible reproduction de ce taxon, et donc une faible productivité pollinique.

4- Intégration des résultats dans le contexte de la migration postglaciaire du hêtre et du sapin

L'arrivée de la hêtraie-sapinière dans le Massif central se fait en moyenne vers 6060 cal. BP pour *Fagus* et 5640 cal. BP pour *Abies* (Plancher, 2017). En Margeride, l'arrivée de la hêtraie-sapinière est plus précoce, entre 6420 cal. BP et 7150 cal. BP, avec un optimum de répartition pour *Abies* vers 2780 cal. BP. La topographie des monts de la Margeride, ainsi qu'un climat montagnard (Besqueut, 1953 ; Montard et al., 1983 ; Bornand & Menier, 1989) peuvent expliquer

l'arrivée plus précoce de la hêtraie-sapinière dans cette zone, initiée par *Fagus*. Ces observations sont corroborées par les concentrations de ces deux taxons dans le registre pollinique des tourbières de Lajo. La hêtraie-sapinière semble présente régionalement antérieurement à 6000 cal. BP étant donné qu'elle est bien installée sur les échantillons les plus anciens de SL, avec une place prépondérante de *Fagus* par rapport à *Abies* (Figs. 2 et 3). Ces observations sont identiques aux dynamiques végétales connues dans le Massif central pour la hêtraie-sapinière (Reille et al., 1985 ; Reille, 1987, 1988, 1989 ; Servera Vives et al., 2014).

CONCLUSION

L'étude couplée de ces deux tourbières a permis de les replacer dans les changements majeurs connus localement et régionalement depuis le Néolithique final jusqu'à aujourd'hui.

Les résultats obtenus suggèrent peu de changements majeurs dans la végétation locale à SL depuis 6000 ans (Fig. 2). Cependant, des analyses polliniques supplémentaires sont nécessaires pour augmenter la résolution temporelle et ainsi observer de possibles variations et améliorer la connaissance de l'histoire végétale de ce milieu.

Les résultats obtenus pour RG placent celle-ci dans les dynamiques de végétations locales et régionales déjà observées en Margeride et dans le Massif central : on retrouve la domination de la hêtraie-sapinière avec *Abies alba* qui occupe une place moindre (Fig. 3). S'en suit une déforestation aux époques gallo-romaine et médiévale puis un reboisement à l'époque industrielle.

Les résultats obtenus sur RG et SL viennent appuyer les analyses de Reille (1989) et rejettent le caractère relictive de *Pinus* dans le Massif central. Sa faible présence dans le registre fossile avant les grands reboisements de la révolution industrielle est essentiellement due à la grande capacité de dispersion de son pollen.

Des disparités entre le registre pollinique

fossile de surface et la réalité ont été relevés sur SL pour l'espèce *B. nana* qui a été identifiée par analyses morphométriques (Ducloiset et al., 2024 ; relevés phytosociologiques, Muller et al., 2024). Ces résultats ne sont pas cohérents avec l'histoire attendue pour ce taxon à la productivité pollinique importante. Cependant, la faible présence de *B. nana* au sommet de la carotte SL1 est confirmée par les observations faites dans les autres études conduites sur la tourbière à SL (Cuenot et al., 2024 ; Layadi et al., 2024). Ces données pourraient être dues au fait que *B. nana* arrive en limite de son aire de répartition, induisant des difficultés pour *B. nana* à se reproduire de manière sexuée.

L'arrivée de la hêtraie-sapinière dans la région dans un contexte de migration post-glaciaire est antérieure à la formation des deux tourbières de Lajo. Elle connaît son optimum localement vers 3000 cal. BP, avec toujours une proportion supérieure de *Fagus* par rapport à *Abies*. Ces résultats viennent corroborer les études précédentes sur les dynamiques de végétation dans le Massif central (Reille et al., 1985 ; Reille, 1987, 1988, 1989 ; Servera Vives et al., 2014).

Les tourbières sont des écosystèmes considérés d'intérêt hydrologique, biologique et patrimonial (Cubizolle & Sacca, 2004). Birks (1996), proposait qu'il soit essentiel de connaître l'histoire du milieu et ses successions écologiques pour comprendre et adapter efficacement les politiques de conservation au milieu. Ainsi cette étude paléoenvironnementale peut s'inscrire dans une politique de conservation car (1) *Betula nana* en tant qu'espèce relictuelle possède un caractère patrimonial ; (2) l'analyse des tourbières à SL et du RG constitue un argument supplémentaire dans la remise en cause du maintien artificiel des tourbières en tant que milieux ouverts alors qu'elles ont été fermées durant une grande partie de leur histoire.

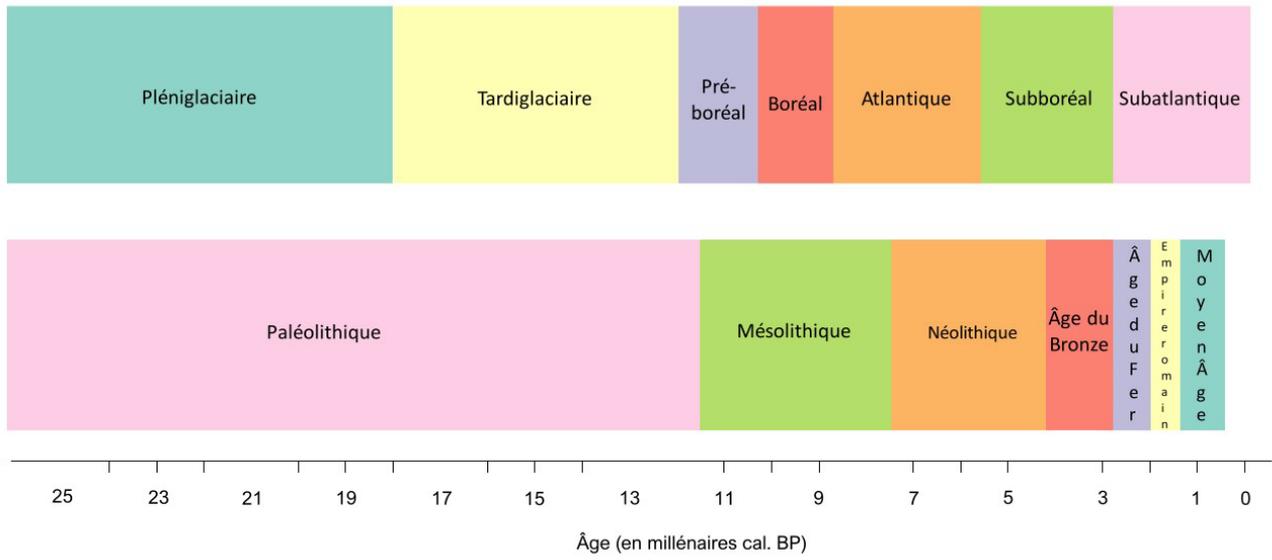
REFERENCES

- Andersen S.T. (1973). The differential pollen productivity of trees and its significance for the interpretation of a pollen diagram from a forested region. In : H.J.B. Birks & R.G. West (éds.), *Quaternary Plant Ecology*. Blackwell, Oxford, pp 109-115.
- de Beaulieu J.-L. (1977). *Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène des Alpes méridionales françaises*. Thèse de Doctorat, Université d'Aix-Marseille III, 358 p.
- de Beaulieu J.-L., Andrieu V., Lowe J.J., Ponel P. & Reille M. (1994). The Weichselian Late-glacial in southwestern Europe (Iberian Peninsula, Pyrenees, Massif Central, northern Apennines). *Journal of Quaternary Science*, 9 : 101-107.
- Berger J.-F., Shennan S., Woodbridge J. & Palmisano A., Mazier F., Nuninger L., Guillon S., Doyen E., Begeot C., Andrieu-Ponel V., Azuara J., Bevan A., Fyfe R. & Roberts C.N. (2019). Holocene land cover and population in Southern France. *The Holocene* : 1-23.
- Berglund B.E. & Ralska-Jasiewiczowa M. (1986). Pollen analysis and pollen diagrams. In : B.E. Berglund (éds.), *Handbook of Holocene palaeoecology and palaeohydrology*. John Wiley & Sons, Chichester, pp. 455-484.
- Besqueut L. (1953). La Margeride. *Bulletin de la Société botanique de France*, 100 : 21-25.
- Birks H.J.B. (1968). The identification of *Betula nana* pollen. *New Phytologist*, 67 : 309-314.
- Birks H.J.B. (1996). Contributions of Quaternary palaeoecology to nature conservation. *Journal of Vegetation Science*, 7 : 89-98.
- Birks H.J.B. & Birks H.H. (1980). *Quaternary palaeoecology*. Edward Arnold, London, 280 p.
- Blackmore S, Steinmann J.A.J., Hoen P.P. & Punt W. (2003). The Northwest European Pollen Flora, 65 : Betulaceae and Corylaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 123 : 71-98.
- Bornand M. & Menier D. (1989). Approche pédologique du milieu prairial en Margeride. *Agronomie*, 9 : 13-26.
- Bradshaw R.H.W. & Webb, T. III (1985). Relationships between Contemporary Pollen

- and Vegetation Data from Wisconsin and Michigan, USA. *Ecology*, 66 : 721-737.
- Braun-Blanquet J. (1932). *Plant sociology, the study of plant community*. McGraw Hill Book, New York, 432 p.
- Brugiapaglia E., de Beaulieu J.-L., Guiot J. & Reille M. (1998). Transect de pluie pollinique et étagement de la végétation dans le massif du Taillefer (Isère, France). *Géographie physique et Quaternaire*, 52 (2) : 209-218.
- Cubizolle H. & Sacca C. (2004). La conservation des tourbières. Enjeux patrimoniaux, modalités de gestion et jeux d'acteurs. *Géocarrefour*, 79(4) : 267.
- Cuenot E., Loïs P. & Jade T. (2024). Reconstitution paléoenvironnementale des tourbières de Lajo (Margeride, Lozère), sur la base de l'étude des palynomorphes non polliniques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 43-55.
- David F. (1993). Extension tardiglaciaire des pins dans les Alpes du Nord. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série II, Sciences de la Terre*, 317 : 123-129.
- David F. & Barbero M. (1995). De l'histoire du genre *Betula* dans les Alpes Françaises du Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89 : 455-467.
- Ducloiset M., Froul S. & Mallet C. (2024). Distinction pollinique des trois bouleaux français sur la base de caractères morphométriques. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 71-85.
- Grimm E.C. (1987). CONISS: a FORTRAN 77 program for stratigraphically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. *Computers & Geosciences*, 13(1) : 13-35.
- Ives J.W. (1977). Pollen separation of three North American birches. *Arctic and Alpine Research*, 9 : 73-80.
- Jowsey P.C. (1966). An improved peat sampler. *New Phytologist*, 65 : 245-248.
- Lacoste C., Lebreton S., Rolland M. & Bossaert M. (2021). *Le Bouleau nain en Lozère (48) - État initial de la population*. Rapport CEN Occitanie, 27 p.
- Layadi E., Sheth T. & Verlingue K. (2024). Caractérisation de la tourbe et des macrofossiles de deux tourbières du complexe de Lajo (Margeride, Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 29-41.
- Miras Y. (2004). *L'analyse pollinique du plateau de Millevaches (Massif central, France) et de sites périphériques limousins et auvergnats : Approche des paléoenvironnements, des systèmes agropastoraux et évolution des territoires ruraux*. Thèse de Doctorat, Université de Franche-Comté, 316 p.
- Montard F.X., Daget P. & Poissonnet J. (1983). Eléments sur les climats, les sols et les types de végétation. In : *La Margeride : la Montagne et les Hommes*. INRA, Paris, pp. 429-438.
- Muller S.D. (2002). Influence de la végétation sur l'accumulation de la tourbe au Québec méridional. *Comptes Rendus Biologies*, 325 : 629-640.
- Muller S.D. (2005). Pléistocène et Holocène, des glaciations à aujourd'hui. *La Garance Voyageuse*, 71 : 63-69.
- Muller S.D., Miramont C., Bruneton H., Carré M., Sottocornola M., Court-Picon M., de Beaulieu J.-L., Nakagawa T. & Schevin P. (2012). A palaeoecological perspective for the conservation and restoration of wetland plant communities in the central French Alps, with particular emphasis on alder carr vegetation. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 171 : 124-139.
- Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. (2024). Les tourbières de Lajo, Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 9-28.
- Plancher C. (2017). *Végétations holocènes reflétées par le registre pollinique de la tourbière de Lapsou (Massif Central, France) : histoires paléobotaniques du site et de la région d'étude*. Mémoire de Stage, Université de Montpellier, 26 p.
- Pons A.A., Reille M., de Beaulieu J.-L., Delibrias G. & Evin, J. (1988). Relations entre datations 14C et analyse pollinique : l'exemple de l'intervalle 6 000-4 000 BP dans le Massif Central. *Bulletin l'Association française pour l'étude du*

- Quaternaire*, 1 : 35-42.
- Prentice I.C. (1981). Quantitative birch (*Betula* L.) pollen separation by analysis of size frequency data. *New Phytologist*, 89 : 145-157.
- Reille M. & Pons A. (1982). L'histoire récente de *Pinus silvestris* L. en Margeride (Massif-Central, France) et la signification de cette essence dans la végétation actuelle. *Compte-rendu de l'Académie de Paris*, 294 : 471-474.
- Reille M., de Beaulieu J.-L. & Pons A. (1985). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation du Cézallier, de la Planèze de St-Flour et de la Margeride (Massif-Central, France). *Pollen et Spores*, 27 (2) : 209-270.
- Reille M. (1987). L'histoire de la végétation de Margeride (Massif Central, France) depuis quelques cent siècles révélée par l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. *Revue du Gevaudan*, 1987-2 : 17-25.
- Reille M. (1988). Analyse pollinique de la Tourbière des Nassettes (Mont Lozère, Massif-Central, France) ; réponse à quelques questions biogéographiques. *Revue du Gevaudan*, 1988-2 : 3-7.
- Reille M. (1989). L'origine du Pin à crochets dans le Massif Central français. *Bulletin de la Société Botanique de France Lettres Botaniques*, 1 : 61-70.
- Reille M. (1991). L'origine de la station de pin à crochets de la tourbière de Pinet (Aude) et de quelques stations isolées de cet arbre dans les Vosges et le Jura. *Bulletin de la Société Botanique de France Lettres Botaniques*, 2 : 123-148.
- Reille M., Andrieu V. & de Beaulieu J.-L. (1996). Les grands traits de l'histoire de la végétation des montagnes méditerranéennes occidentales. *Ecologie*, 27 (3) : 153-169.
- Reille M. (1998). *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord, Supplément 2*. Éditions du Laboratoire de botanique historique et palynologie, Marseille, 530 p.
- Roux C. (1908). Etude phytogéographique et paléobotanique à propos de la présence du Pin à crochets dans le plateau Central Français (Pierre-Sur-Haute et Mont Dore). *Annales de la Société botanique de Lyon*, 33 : 43-63.
- Sandoz H. (1987). *Recherches taxonomiques biogéographiques et phytoécologiques sur les principaux conifères subalpins des Alpes, Mélèze d'Europe, Pin Cembro, Pin à crochets et Pin Mugho*. Thèse, Aix-Marseille III, 650 p.
- Servera Vives G., Miras Y., Riera S., Ramon J., Allée P., Orengo H., Paradis-Grenouillet S. & Palet J.M. (2014). Tracing the land use history and vegetation dynamics in the Mont Lozère (Massif Central, France) during the last 2000 years : The interdisciplinary study case of Countrasts peat bog. *Quaternary International*, 353 : 123-139.
- Tison J.-M. & de Foucault B. (2014). *Flora Gallica*. Biotope, Mèze et Société Botanique de France, Paris.
- Vasari A. & Vasari Y. (1985). Relic occurrence of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia mediterranea*, 11 (1) : 65-68.

ANNEXE 1. Chronologie humaine et bioclimatique méditerranéenne (d'après : Muller, 2005 ; Berger, 2019)



DISTINCTION POLLINIQUE DES BOULEAUX FRANÇAIS SUR LA BASE DE CARACTÈRES MORPHOMÉTRIQUES (TOURBIÈRES DE LAJO, LOZÈRE, FRANCE)

Ducloiset Mathilde ¹, Froul Selhma ², Mallet Claire ³

Institut des Sciences de l'Évolution de Montpellier (UMR 5554)

Université de Montpellier, Place Eugène Bataillon, CC065, 34095 Montpellier cedex 05, France

¹ mathilde.ducloiset@gmail.com, ² selhmafroul@outlook.fr, ³ claire.mallet13@gmail.com

Encadrement : Jean-Frédéric Terral et Sarah Ivorra.

Citation : Ducloiset M., Froul S. & Mallet C. (2024). Distinction pollinique des bouleaux français sur la base de caractères morphométriques (tourbières de Lajo, Lozère, France). *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 71-85.

Résumé : L'identification des grains de pollen de bouleau (*Betula*) fait l'objet d'incertitudes dans la communauté palynologique depuis plusieurs décennies. Cette discrimination pollinique est pourtant déterminante pour affiner les reconstructions paléoenvironnementales, les trois espèces de la flore française ayant des exigences écologiques différentes. Une analyse morphométrique réalisée sur 250 grains de pollen issus de chatons de bouleaux collectés en Margeride (Lozère) en 2023, montre que *Betula nana* se distingue de *B. pendula* et de *B. pubescens*, et constitue un morphotype distinct. À l'aide du modèle discriminant établi, des grains de pollen fossiles provenant du système tourbeux de Lajo ont été identifiés. Les résultats semblent démontrer la présence continue de *Betula nana* depuis plus de 6000 ans.

Mots clés : *Betula*, Modèle discriminant, morphologie pollinique, morphométrie, paléoenvironnement, Massif central

Abstract: Pollen distinction of French birches based on morphometric characters (peatlands of Lajo, Lozère, France). The identification of birch (*Betula*) pollen grains has been the subject of uncertainty in the palynological community for several decades. This pollen discrimination is, however, decisive for refining paleoenvironmental reconstructions, the three species of French flora having different ecological requirements. A morphometric analysis carried out on 250 pollen grains from birch catkins collected in Margeride (Lozère) in 2023, shows that *Betula nana* is distinguished from *B. pendula* and *B. pubescens*, and constitutes a distinct morphotype. Using the established discriminant model, fossil pollen grains from the Lajo peat system were identified. The results seem to demonstrate the continuous presence of *Betula nana* for more than 6,000 years.

Keywords: *Betula*, discriminant model, pollen morphology, paleoenvironment, equatorial distance, Massif central

La Margeride est un massif granitique du Massif central qui culmine aux alentours de 1500 m d'altitude (Besqueut, 1953). Les précipitations régulières tout au long de l'année permettent à cette région d'abriter de nombreuses tourbières. Les tourbières sont des zones

humides caractérisées par un sol composé de tourbe, abritant des communautés animales et végétales spécialisées notamment dans les paysages ombrotrophes (Julve, 1996). Parmi les tourbières du Massif central, on retrouve le complexe de Lajo (Lacoste et al., 2021 ; Muller et al., 2024) et la tourbière de Bourge

(MNHN, 2023 ; Muller et al., 2023), qui sont de type boréal/subalpin (Annexe 1 ; Besqueut, 1953 ; Bede et al., 2023).

Elles comportent une grande diversité végétale (MNHN, 2023), incluant 3 espèces de bouleaux : le bouleau nain (*Betula nana*), le bouleau pubescent (*B. pubescens*) et le bouleau verruqueux (*B. pendula*). En Margeride, *B. nana* est une espèce emblématique, considérée comme une relictive glaciaire (Muller et al., 2024). Elle a le statut d'espèce rare et protégée (Roux et al., 1995).

Betula pendula et *B. pubescens* sont distribués à travers la majeure partie de l'Europe jusqu'à la Sibérie centrale (Beck et al., 2016). *B. nana* est répandu aux hautes latitudes d'Amérique du Nord et du nord de l'Eurasie, depuis l'Écosse jusqu'à la Baltique et à la Sibérie (Beck et al., 2016). Edans le centre de l'Europe, il est présent en altitude, notamment dans les Alpes du Nord et les Carpates (Beck et al., 2016 ; MNHN, 2023). Il atteint sa limite méridionale de répartition en Margeride, où 20 stations sont connues (Lacoste et al., 2021).

Le genre *Betula* regroupe des espèces héliophiles, qui se développent rapidement sur sols pauvres et acides, mais supportent mal la compétition (Atkinson, 1992 ; David & Barbero, 1995). Ces caractéristiques leur confèrent un caractère pionnier qui leur permet de coloniser rapidement les milieux ouverts. Les bouleaux prospèrent dans les stades précoces des successions végétales secondaires (Atkinson, 1992 ; Hynynen et al., 2010). Les espèces françaises (*Betula nana*, *B. pendula* et *B. pubescens*) se différencient facilement par diverses caractéristiques morphologiques, en particulier foliaires (Atkinson, 1992 ; Lacoste et al., 2021 ; Dubois, 2022 ; Bede et al., 2023 ; Guyonneau et al., 2005). Les feuilles de *B. nana* sont arrondies et petites, et ne dépassent pas 3 cm. Celles des deux autres espèces sont plus grandes, triangulaires pour *B. pubescens* et losangiques pour *B. pendula*. De plus, les marges foliaires de *B. nana* et de *B. pubescens* sont simplement dentées, alors qu'elles le sont doublement chez *B. pendula*. Enfin, *B. nana* ne dépasse pas 1 m de hauteur

et reste sous forme arbustive, alors que *B. pendula* et *B. pubescens* atteignent respectivement 20 et 30 m. L'écorce des deux espèces arborescentes est d'ailleurs de couleur blanche, tachées de noir. *B. nana*, quant à lui, a une écorce pourpre noirâtre.

Bien que l'identification des bouleaux à partir de leur morphologie générale soit relativement aisée, elle devient difficile lorsqu'on tente de les distinguer sur la base de la morphologie pollinique. La difficulté à distinguer les grains de pollen de *Betula* a longtemps été reconnue par les palynologues, qui en limitent généralement l'identification au genre (Birks, 1968 ; Faegri et al., 1989). Plusieurs approches ont toutefois été développées pour distinguer les trois espèces, basées sur la taille du grain ou le rapport diamètre du grain/profondeur des pores (Birks, 1968 ; Mäkelä & Hyvärinen, 2000 ; Blackmore et al., 2003). La distinction pollinique des espèces est importante pour les interprétations paléoécologiques : elle permet en effet de reconstituer certaines conditions environnementales dans le passé (Ives, 1977). *Betula nana* est caractéristique des toundras (Ives, 1977) ; *B. pendula* est associé aux chênaies caducifoliées et aux forêts alluviales (Dubois, 2022) et peut se développer dans le nord au sein des taïgas ; enfin, *B. pubescens* recherche des conditions extrêmement humides, où il participe à la formation de marécages (Dubois, 2022).

La présente étude s'appuie sur les travaux antérieurs pour tenter d'affiner la distinction pollinique des trois espèces françaises sur la base de caractères morphométriques. Ses objectifs sont (1) de développer un modèle de discrimination de référence s'appuyant sur les grains de pollen actuel, (2) d'appliquer ce modèle à des grains de pollen fossiles provenant du complexe tourbeux de Lajo (Lozère, France), et (3) de faire une interprétation des résultats obtenus dans une perspective paléoécologique et paléoenvironnementale.

MATERIEL ET METHODE

1- Zone d'étude et matériel actuel de référence

L'étude a été conduite dans le massif de la Margeride (Lozère, France), sur la commune de Lajo. Les tourbières y occupent un territoire partagé entre des forêts naturelles (hêtraies, hêtraies sapinières, pineraies à pin sylvestre) et des plantations de résineux, en particulier des espèces introduites comme l'épicéa (*Picea abies*) et le mélèze (*Larix decidua*). Sur les crêtes aux sols moins profonds ou sur les zones autrefois défrichées (MNHN, 2023), des milieux ouverts, tels que des landes et des prairies, coexistent. Ce paysage se caractérise par un relief ondulé, qui alterne entre des étendues boisées et de vastes espaces ouverts, définissant ainsi un environnement montagnard (MNHN, 2023).

Le complexe tourbeux de Lajo comprend cinq sites répartis sur une superficie de 59 ha (Lacoste et al., 2021). La zone d'étude est au cœur d'une zone Natura 2000 reconnue au niveau européen pour sa valeur patrimoniale et paysagère selon la directive Habitats-Faune-Flore, notamment pour la présence du bouleau nain (MNHN, 2023).

Les grains de pollen actuels des espèces de *B. pendula* et *B. pubescens* proviennent de chatons de bouleaux collectés par J.-F. Terral en mai 2023, en Margeride, sur les tourbières de Lajo et sur la tourbière de Bourge (Table 1). Les grains de pollen fossiles sont issus de différents niveaux de deux carottes de tourbe prélevées dans les tourbières de Lajo dans deux sites, *Ronc de la Gleize* (RG) et *Saules des Lapons* (SL) (Table 2 ; Muller et al., 2024).

Table 1. Lieu de collecte du pollen actuel

Tourbière	Site	Code	Coordonnées	Altitude (m)	Espèces prélevées
Lajo	Saule des Lapons	SL	44.847314°N 3.436492°E	1389	<i>B. nana</i> , <i>B. pendula</i> , <i>B. pubescens</i>
	Ronc de Gleize	RG	44.842060°N 3.433761°E	1318	
Bourge	Bourge	/	44.949813°N 3.365561°E	1227	<i>B. pendula</i> , <i>B. pubescens</i>

Table 2. Nombre de grains de pollen fossiles en fonction du site et de la profondeur

Tourbière	Profondeur (cm)	Âge (cal. BP)	Nombre de grains de pollen mesurés
Saule des Lapons	0-1	Actuel	10
	88-89	3380-3320	5
	128- 129	5770-5710	2
	135-136	6130	3
Ronc de la Gleize	32- 33	330-320	1
	64- 65	700-690	1
	95- 96	1050-1040	11
	192- 193	1940	1
	225- 226	2200	16

2- Travail de laboratoire

L'extraction des grains de pollen comprend plusieurs étapes : (1) le tamisage des échantillons à 0,5-1 mm, (2) la centrifugation à 3000 tours/min pendant 3 min, et (3) une acétolyse à chaud pendant 4 min avec une proportion de 2,2 ml d'acide sulfurique et de 22,5 ml d'anhydride acétique. À la suite de ce traitement, la réaction a été arrêtée par l'ajout d'acide acétique (Féat et al., 2024). Les grains de pollen obtenus ont été transférés dans des piluliers avec de l'alcool, éliminés ensuite par centrifugation. Pour éviter la détérioration des grains de pollen par l'air, de la glycérine a été ajoutée dans les piluliers. Ce traitement a pour but de rendre visible l'ectexine, ce qui est nécessaire pour l'analyse palynologique (Faegri et al., 1989). Le protocole utilisé pour traiter les échantillons de grains de pollen fossiles est décrit par Féat et al. (2024).

Plusieurs datations radiocarbone ont été réalisées (Muller et al., 2024). La tourbière à *Saule des Lapons* date d'environ 6000 cal. BP, tandis que la tourbière de *Ronc de la Gleize*, plus récente, s'est formée il y a environ 2200 ans (Muller et al., 2024).

3- Analyse morphométrique du pollen actuel et fossile

Les grains de pollen de chaque espèce et de chaque site ont été observés au microscope optique (x630) et des photographies ont été réalisées. Les mesures ont ensuite été prises à l'aide du logiciel d'analyse d'image *Image J v1.54g* (Schneider et al., 2012). Le logiciel a été étalonné au préalable en indiquant l'échelle à respecter. Six caractères ont été mesurés sur chaque grain : "Diamètre équatorial" (DE, μm), "Épaisseur de la paroi" (EP, μm), "Profondeur du pore" (PP, μm), "Largeur de l'annulus" (LA, μm), "Diamètre du pore" (DP, μm) et "Surface" du grain en

vue équatoriale (S, μm^2) (Fig. 1).

Une étude préliminaire a été réalisée sur 10 grains de pollen de chaque espèce par quatre opératrices pour évaluer les erreurs de mesures inter-opératrices et tester leur reproductibilité. Une analyse de la variabilité intra-opératrice a également été réalisée sur 5 grains de pollen de *B. nana* et de *B. pendula* pour vérifier la répétabilité de l'approche d'une même opératrice.

Pour l'analyse morphométrique appliquée aux grains de pollen actuels, 250 photos ont été prises : 50 photos pour chaque espèce et pour chaque tourbière (Lajo et Bourge), excepté pour *B. nana* qui n'a été prélevé qu'à Lajo car il est absent dans la tourbière de Bourge.

L'approche morphométrique a ensuite été testée sur les grains de pollen fossiles des deux carottes de tourbe prélevées (Table 2). L'analyse morphométrique des grains de pollen fossiles a été effectuée de deux manières pour élaborer une technique nécessitant moins de manipulation. Une première a consisté à mesurer les grains de pollen via les photographies. La seconde a consisté à mesurer les grains de pollen au microscope (x630) avec le réticule oculaire. Cette seconde méthode a l'avantage d'être moins chronophage que la première. Ainsi, les mesures sont obtenues plus facilement.

4- Traitements statistiques

Les données utilisées pour tester la reproductibilité des mesures inter- et intra-opératrices ont été analysées à l'aide d'Analyses en Composantes Principales (ACP) via *Rstudio version 2023.09.1+494* (RStudio team, 2020) et des packages *FactoMineR* (Husson et al., 2023) et *Factoshiny* (Vaissie, 2021).

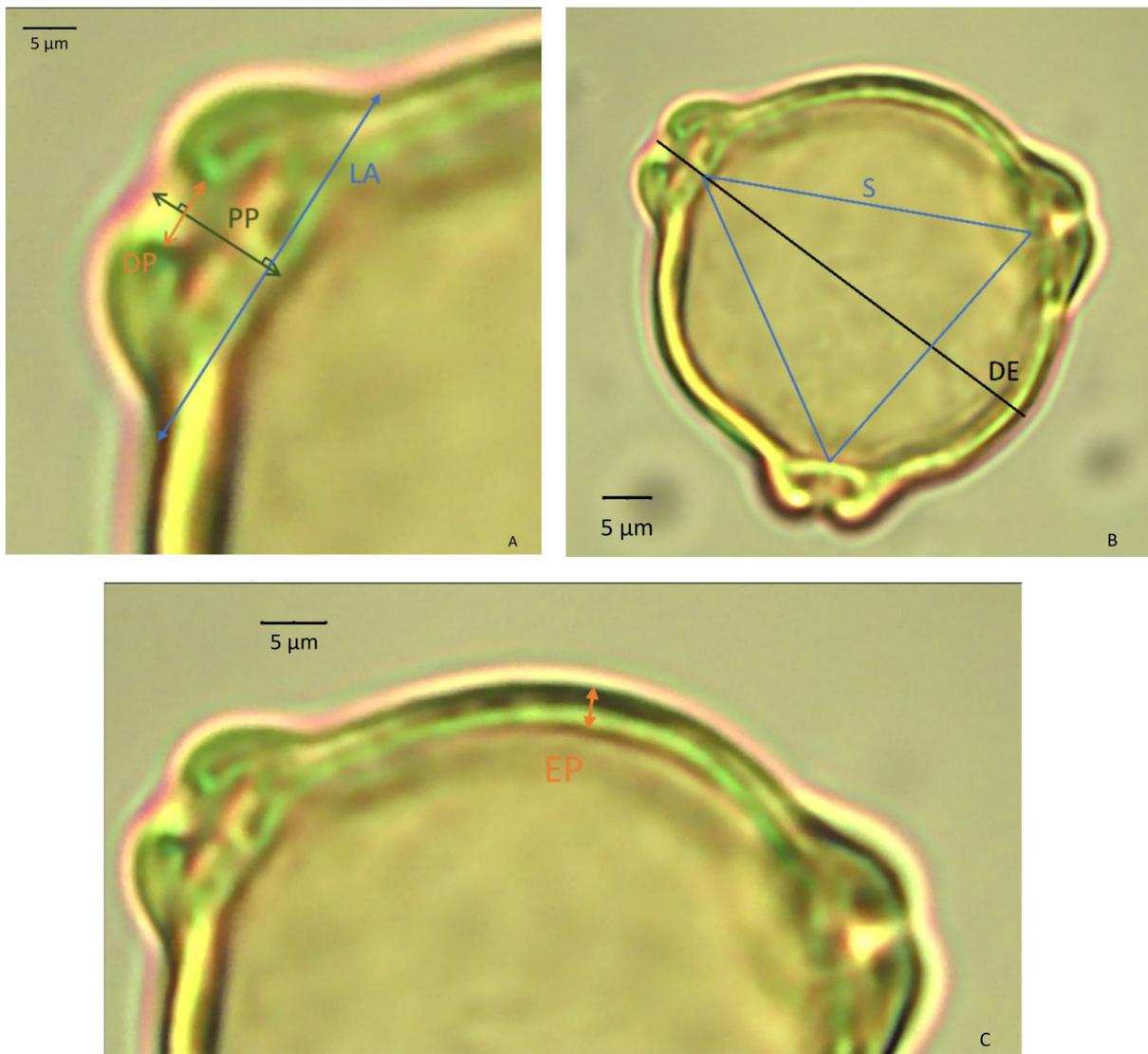


Figure 1. Mesures palynologiques réalisées. A : Profondeur du pore (PP), largeur de l'annulus (LA), diamètre du pore (DP) ; B : Diamètre équatorial (DE), surface du pollen (S) ; C : Epaisseur de la paroi (EP).

Après vérification de la reproductibilité des mesures inter- et intra-opératrices, une Analyse Factorielle Discriminante (AFD) a été réalisée sur une matrice de données comportant 250 individus statistiques (250 grains), les 6 variables quantitatives explicatives (les 6 caractères morphologiques) et une variable qualitative dépendante présentant 5 modalités (5 groupes équilibrés en effectif : *Betula nana*_Lajo ; *Betula pendula*_Lajo ; *Betula pendula*_Bourge ; *Betula pubescens*_Lajo ; *Betula pubescens*_Bourge). La variable "Surface" a fait l'objet d'une transformation racine carrée afin de rendre comparable en taille / unité cette variable aux autres. L'AFD a été utilisée

pour répondre à deux objectifs correspondant aux deux principales propriétés de cette méthode d'analyse statistique multidimensionnelle : (1) établir un modèle de discrimination permettant de différencier et de quantifier le taux de discrimination entre les trois espèces étudiées en mettant en lumière les caractères morphologiques qui contribuent le plus à la distinction et (2) attribuer les grains de pollen fossiles à une des trois espèces étudiées selon une approche probabiliste. Ici, les grains de pollen fossiles ont été attribués à une espèce si sa probabilité d'appartenir à celle-ci était supérieure à 75%. L'AFD a été réalisée via *Rstudio version 2023.09.1+494* (RStudio team, 2020) avec le package *MASS* (Ripley, 2023).

Dans un deuxième temps, les traits considérés comme les plus discriminants par l'AFD ont été mesurés à l'aide du réticule de l'oculaire du microscope, comme pourrait le faire un palynologue en cours de comptage pollinique. Les résultats des mesures des pollen actuels de référence ont été présentés sous forme d'histogrammes, espèce par espèce. Cette représentation graphique des données de référence permettra aux palynologues d'affilier les grains fossiles lors de la mesure des traits sélectionnés, directement au réticule.

Enfin, le classement des grains de pollen à une espèce de *Betula* réalisé à l'aide de l'AFD a été comparé avec celui réalisé par la méthode univariée, c'est-à-dire la mesure de traits effectuée directement au réticule. L'efficacité des deux méthodes a pu être évaluée.

Enfin, une Analyse de la Variance à 2 facteurs a été réalisée pour laquelle, la tourbière et l'espèce constituent deux variables quantitatives à deux modalités. L'objectif étant de tester s'il existe de la variation entre les grains de pollen actuels de même espèce entre les différentes tourbières, un modèle de régression linéaire a été construit à partir des données prises en photo. Les espèces utilisées sont *B. pendula* et *B. pubescens* et les tourbières sont Bourge et Lajo. *B. nana* n'est pas inclus, car il est uniquement présent sur la tourbière de Lajo. Une transformation en log10 a permis de normaliser les résidus de certaines variables. Cependant, l'homoscédasticité n'est pas totalement respectée.

RESULTATS

1- Erreurs de mesures et reproductibilité des mesures

Les mesures réalisées par chaque opératrice ont permis d'apprécier la variabilité intra-opératrice et inter-opératrice. L'influence des 4 opératrices (MD, SF, CM, SI), évaluée à l'aide d'une Analyse en Composantes Principales (ACP) dont les deux premiers axes principaux expliquent à eux seuls 55,22

% de l'inertie, ne semble pas générer des différences significatives dans l'appréciation des mensurations des grains de pollen (Annexe 2). Ainsi, les erreurs de mesure peuvent être considérées comme minimales et l'approche morphométrique reproductible.

2- De l'établissement d'un modèle morphométrique discriminant à l'identification des grains de pollen fossiles

Approche multivariée. L'Analyse Factorielle Discriminante (AFD) utilisée pour tester la discrimination des 3 espèces de *Betula* affiche un pouvoir discriminant global de 88,8% (Fig. 2). L'axe 1 (73,1% de variance expliquée) traduisant les variations des variables "Surface du pollen" (S), "Diamètre équatorial" (DE) et dans une moindre mesure "Largeur de l'annulus" (LA) contribue fortement à la distinction des 3 espèces dont les grains de pollen se répartissent le long de l'axe 1 de l'AFD selon un gradient de taille (Fig. 2). Ainsi, selon les coordonnées des individus dans l'AFD (grains de pollen), *Betula nana* produit les grains les plus petits (coordonnées les plus faibles sur l'axe 1) alors que les grains de pollen de *B. pendula* et de *B. pubescens* apparaissent comme possédant une surface et un diamètre équatorial de taille supérieure. Par ailleurs, ces deux dernières espèces semblent se distinguer partiellement sur la base des variables qui contribuent à définir l'axe 2 de l'AFD (20,7% de variance expliquée), c'est-à-dire essentiellement le caractère "Profondeur du pore" (PP) et secondairement "largeur de l'annulus" (LA). Globalement, les grains de pollen de *Betula pubescens* semblent posséder des pores moins profonds que ceux de *B. pendula* (Fig. 2).

Dans un second temps, les mesures des grains de pollen fossiles obtenues ont été confrontées au modèle de discrimination de référence établi sur des grains de pollen actuels et décrit précédemment. L'allocation probabiliste des grains fossiles étudiés issus des sites tourbeux *Ronc de la Gleize* et *Saule des Lapons* aux 3 espèces étudiées est détaillée en Annexe 3. Il a été considéré que l'attribution d'un grain de pollen à une espèce

de *Betula* pouvait être retenue si la probabilité

d'allocation était supérieure ou égale à 0,75.

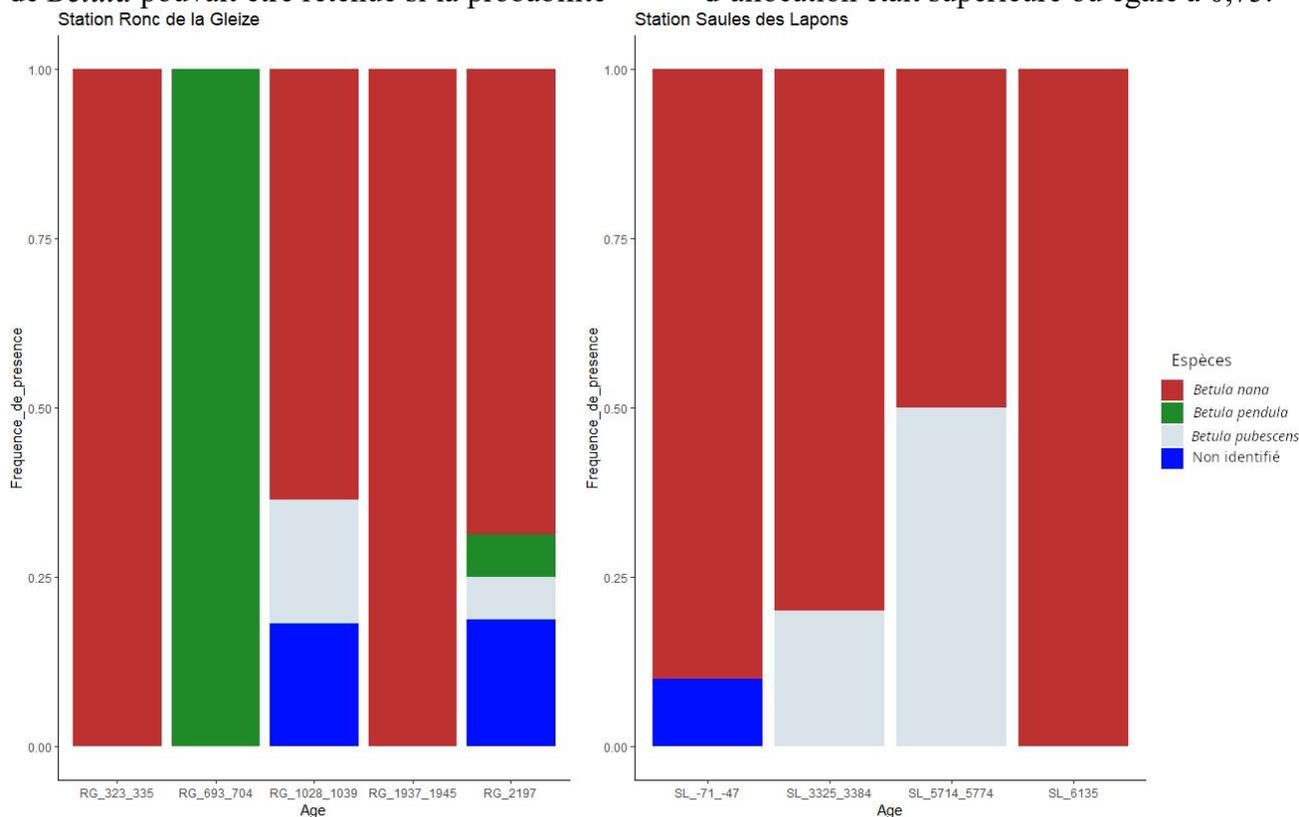


Figure 2. Analyse Factorielle Discriminante de la distribution des grains de pollen fossiles des trois espèces de *Betula* en fonction de la profondeur.

Bien que le nombre de grains de pollen fossile étudié soit faible et déséquilibré entre les différentes couches tourbeuses, il apparaît que *B. nana* est présente tout au long des séquences des deux sites, *Ronc de la Gleize* et *Saule des Lapons* (Annexe 3). Les occurrences de *B. pendula* et *B. pubescens* sont sporadiques. *B. pendula* n'est enregistré qu'à *Ronc de la Gleize* dans tous les échantillons tourbeux, sauf dans celui daté à 330 cal. BP. *B. pubescens* n'est quant à lui enregistré qu'à *Saule des Lapons* à 5740 et 3350 cal. BP (Annexe 3).

Approche univariée. Pour tenter de distinguer les grains de pollen fossiles au réticule du microscope, les 2 caractères "Diamètre équatorial" (DE) et "Largeur de l'annulus" (LA) dont le pouvoir discriminant a été mis en évidence par l'AFD ont été mesurés. Un chevauchement entre les histogrammes de *B. nana* de Lajo avec *B. pendula* de Bourge et *B. pubescens* de Bourge et de Lajo sont à

noter pour le caractère LA (Fig. 3). Pour DE, *B. nana* de Lajo se recoupe uniquement avec *B. pendula* de Bourge. *B. pendula* de Bourge et *B. pubescens* de Lajo se recoupent plus pour DE que pour LA. Une distinction semble tout de même réalisable à partir des valeurs de DE et de LA entre *B. nana* et les deux autres espèces. Selon cette approche, DE permet la mise en évidence de *B. nana* tout au long de la séquence des deux sites, *Ronc de la Gleize* et *Saule des Lapons*. *Betula pendula* est enregistré dans les deux sites, en particulier à *Ronc de la Gleize* où il semble quasi-omniprésent, sauf dans les échantillons datés à 1950 et à 700 et à cal. BP (un seul grain dans chaque échantillon alloué à *B. nana*). *B. pubescens* n'est révélé dans aucun site. Selon les valeurs du caractère LA, *B. nana* semble omniprésent dans la séquence des deux sites. Par contre, *B. pendula* n'est jamais mis en évidence et une seule occurrence de *B. pubescens* est à noter à *Ronc de la Gleize* à 2190 cal. BP.

Cependant, des divergences d'identification entre les méthodes sont à noter. Elles seront discutées ultérieurement.

3- Variation inter-site de la taille du pollen actuel

Le modèle d'Analyse de la Variance à 2 facteurs montre qu'il existe pour les 6 variables, un effet significatif entre le facteur espèce (deux espèces prises seulement) et le facteur site ($P < 0.05$) (Annexe 4). Les résultats semblent montrer une variation entre les individus d'une même population dans chaque site. En effet, les données de chaque variable de *B. pendula* (Annexe 4) pour les deux sites ne se chevauchent pas. C'est également le cas pour *B. pubescens*.

DISCUSSION

1- Distinction des espèces de *Betula*

L'Analyse Factorielle Discriminante appliquée sur les 250 grains de pollen de référence indique qu'il est possible de distinguer les différentes espèces de *Betula* (taux de discrimination égal à 88,8%). *B. nana* est l'espèce qui se distingue le plus facilement des deux autres espèces (96 % de classement correct) car il semble qu'elle produise des grains globalement plus petits (Fig. 2). En effet, comme le note Birks (1968), les grains de pollen de *B. nana* ont des tailles généralement inférieures (0,8x plus petit) à celles de *B. pendula* et *B. pubescens*, et ce pour l'ensemble des six caractères mesurés. Les grains de pollen les plus petits correspondent donc à *B. nana*. Cette tendance vers des grains de pollen plus petits pour *B. nana* semble cohérente avec son type biologique, un chaméphyte (Karlsdottir et al, 2007), tandis que les deux autres espèces sont,

quant à elles, des phanérophytes. Il semblerait donc qu'il existe une relation entre la taille des grains de pollen et le type biologique, donc la taille maximale potentielle, de l'espèce ligneuse qui les produit.

Considérées indépendamment, l'utilisation des variables "Diamètre équatorial" (DE) et "Largeur de l'annulus" (LA) comme proxy de discrimination des espèces de *Betula* semble valide pour une méthode d'identification directe au microscope (Fig. 3). En effet, d'après les travaux de Klerk et al. (2007), la variable "Diamètre équatorial" qui correspond au diamètre du grain de pollen est considéré comme le meilleur paramètre pour distinguer les grains de pollen de *Betula* et notamment pour discriminer *B. nana* et *B. pubescens*. Toutefois, des doutes quant à la fiabilité des identifications peuvent être émis lorsque l'on examine le niveau de concordance (en nombre ou en % de grains de pollen identifiés à l'identique entre les différentes approches considérées deux à deux) (Table 3).

Si la méthode multivariée (AFD) peut être considérée comme la méthode la plus sûre et la plus performante (taux de discrimination entre les 3 espèces de 88,8% et taux de distinction *Betula nana* – autres *Betula* égal à 96%), un taux de concordance de près de 2/3 entre l'AFD et la méthode univariée, quelle que soit la variable utilisée, ne plaide pas en faveur de la mesure directe au réticule. Qui plus est, l'utilisation des variables DE et LA ne donne pas le même résultat pour près de 23 grains sur 49, soient 46,9% (Table 3) et de nombreux grains de pollen restent non identifiables (Annexe 3). Par conséquent, nous pouvons considérer que seule la méthode multivariée est digne d'intérêt et de confiance dans la distinction des 3 espèces de *Betula* et dans l'identification des grains de pollen fossiles.

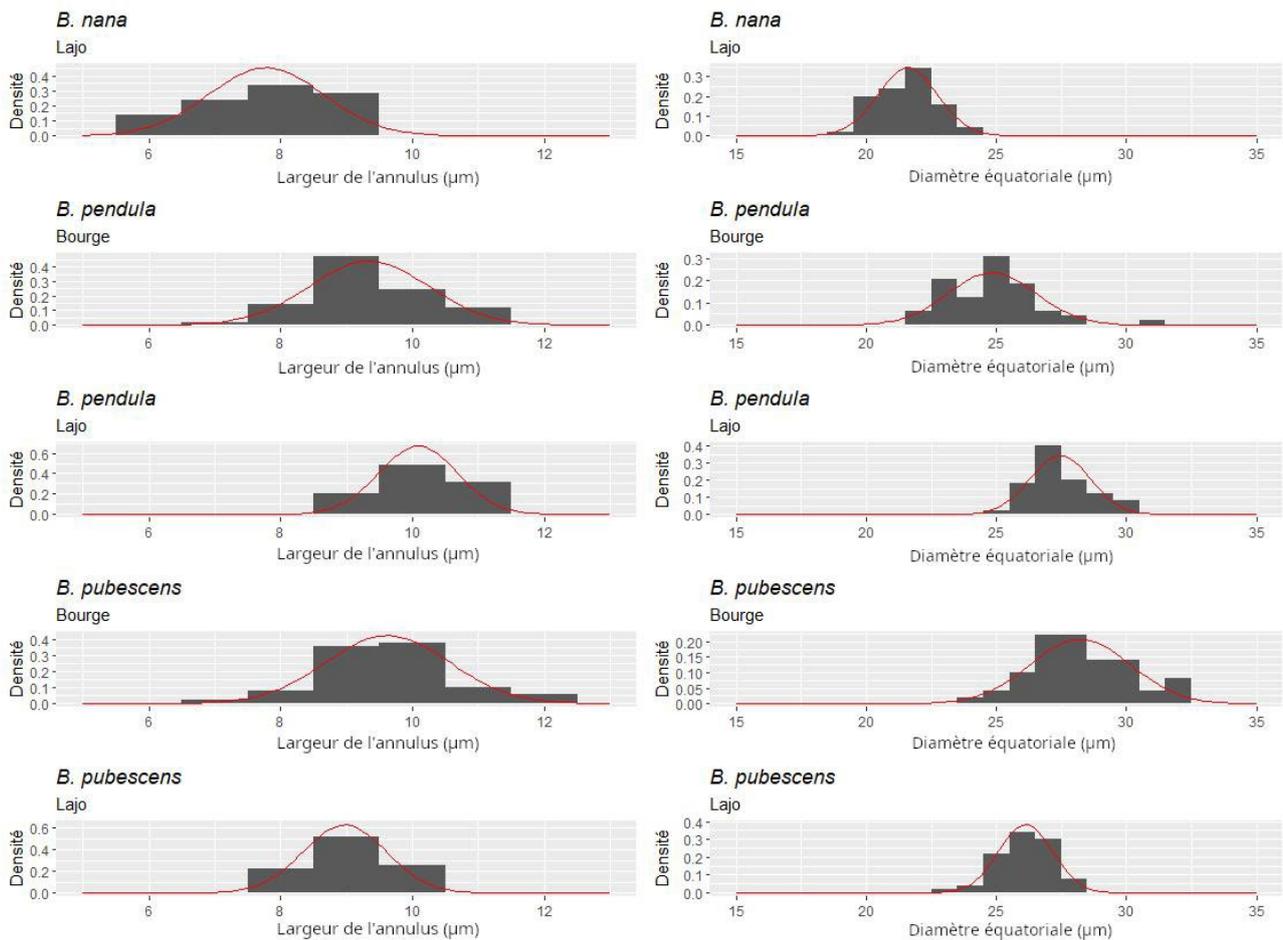


Figure 3. Variation du diamètre équatorial et de la largeur de l'annulus en fonction de l'espèce et du site

Table 3. Concordance de l'identification des 49 grains de pollen étudiés entre les méthodes comparées 2 à 2. A, en nombre de grains de pollen dont l'identification est identique ; B, en %.

A	Méthode multidimensionnelle	Méthode unidimensionnelle - DE	Méthode unidimensionnelle - LA
	Méthode multidimensionnelle	-	32
Méthode unidimensionnelle - DE	32	-	26
Méthode unidimensionnelle - LA	33	26	-

B	Méthode multidimensionnelle	Méthode unidimensionnelle - DE	Méthode unidimensionnelle - LA
	Méthode multidimensionnelle	-	65,3
Méthode unidimensionnelle - DE	65,3	-	53,1
Méthode unidimensionnelle - LA	67,4	53,1	-

2- Variation morphologique entre les grains de pollen

L'Analyse de la Variance à deux facteurs semble révéler une différence morphologique entre *B. pubescens* et *B. pendula* dans les deux tourbières. Elle montre aussi que les tourbières à elles seules ne représentent pas un facteur influant la morphologie du pollen. Cependant, l'espèce et les conditions environnementales du site ont potentiellement eu un effet sur la morphologie du grain de pollen (Annexe 4). C'est ce que semble montrer l'étude de [Fatmi et al \(2020\)](#) qui observent chez *Atriplex halimus* un phénotype changeant, dans ce cas des couleurs de grains de pollen différentes, en fonction de la composition chimique du sol et d'autres paramètres abiotiques et biotiques ([Muller, 1979](#) ; [Fatmi et al., 2020](#)). De plus, il est suggéré que des variants phénotypiques inhabituels pourraient être liés à la compétition ou représenter l'expression de mutations ([Fatmi et al., 2020](#)). Ces hypothèses pourraient également s'appliquer à cette étude où des grains de pollen tétraporés de *Betula* qui ont été observés dans certaines lames de pollen actuel.

Néanmoins, les échantillons récoltés ne sont pas suffisants pour permettre d'expliquer ces variations. En effet, les résultats obtenus peuvent être dus à de la variation individuelle. De plus, les ellipses de confiance obtenues pour *B. pendula* de Bourge semble se chevaucher avec l'ellipse de *B. pendula* de Lajo ([Fig. 2](#)). C'est également le cas pour *B. pubescens* ([Fig. 2](#)). Des études ultérieures pourraient être réalisées sur plusieurs populations de *B. pendula* et *B. pubescens* de différentes régions.

3- Interprétation paléoécologique

Les résultats obtenus fondés sur l'approche multivariée d'identification montrent une présence continue de *B. nana* depuis 6000 cal. BP pour *Saules des Lapons* et depuis 2190 cal. BP pour *Ronc de la Gleize*. Ces résultats valident le statut de relictte glaciaire de *B. nana* ([Vasari & Vasari, 1985](#)).

Les diagrammes polliniques réalisés par [Féat](#)

[et al. \(2024\)](#) sur les tourbières de Lajo montrent que le bouleau est retrouvé en petite quantité dans les carottes de tourbe et à tous les âges. Nos résultats (Annexe 3) sont confirmés par les études antérieures de [Vasari & Vasari \(1985\)](#) et [Wallinga et al. \(2019\)](#), qui montrent le maintien de *B. nana* depuis le Tardiglaciaire en Margeride.

Des grains de pollen fossiles témoignent de la présence de *B. nana* en France au cours de la période tardiglaciaire ([Tralau, 1963](#)), située entre 18000 et 12000 cal. BP environ ([Reille, 1990](#)). Cette espèce a perduré uniquement à l'étage montagnard dans des zones à climat rude et froid ([de Beaulieu et al., 1985](#) ; [Vasari & Vasari, 1985](#) ; [Lacoste et al., 2021](#)). Comme observé ici dans la Margeride où *B. nana* s'est maintenu sur la tourbière à Saule des Lapons depuis plus de 6000 ans et à Ronc de la Gleize depuis plus de 2000 ans (Annexe 3).

Malheureusement, compte tenu du faible nombre de grains de pollen étudiés, une étude diachronique précise n'a pu être effectuée pour chacun des sites, pas plus qu'une étude synchronique comparative s'agissant de la portion de séquence chronologique de *Saule des Lapons* contemporaine à la séquence de *Ronc de la Gleize*.

CONCLUSION

L'approche de cette étude se démarque des études antérieures par la conception d'un modèle de distinction des grains de pollen de *Betula* à l'aide d'une approche multivariée, l'Analyse Factorielle Discriminante. L'utilisation des caractères morphométriques comme critères d'identification des trois espèces de *Betula* étudiées ici semblent être valide et vient compléter les travaux de [Birks \(1968\)](#) et [Faegri et al. \(1989\)](#). Le modèle utilisant l'analyse multivariée est largement plus précis que l'utilisation des modèles univariés utilisant des mesures réalisées directement au réticule du microscope.

Cette étude a finalement révélé la présence des différentes espèces de bouleaux, en particulier de *Betula nana* depuis plus de 6000 ans autour des tourbières de Lajo, ce qui

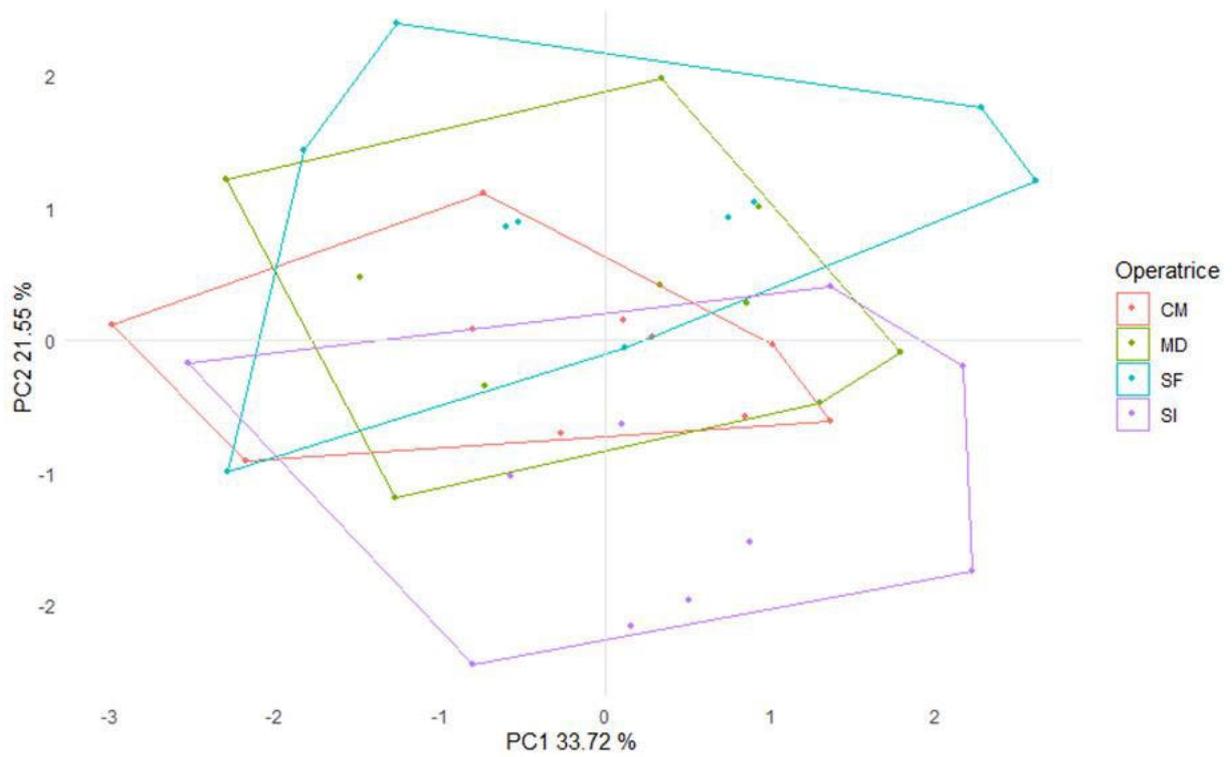
constitue un résultat d'intérêt paléoécologique de premier ordre. Cette nouvelle approche permettrait de lancer des recherches sur le Tardiglaciaire et l'Holocène, périodes encore mal connues en Margeride (de Beaulieu et al., 1985 ; Reille, 1987).

REFERENCES

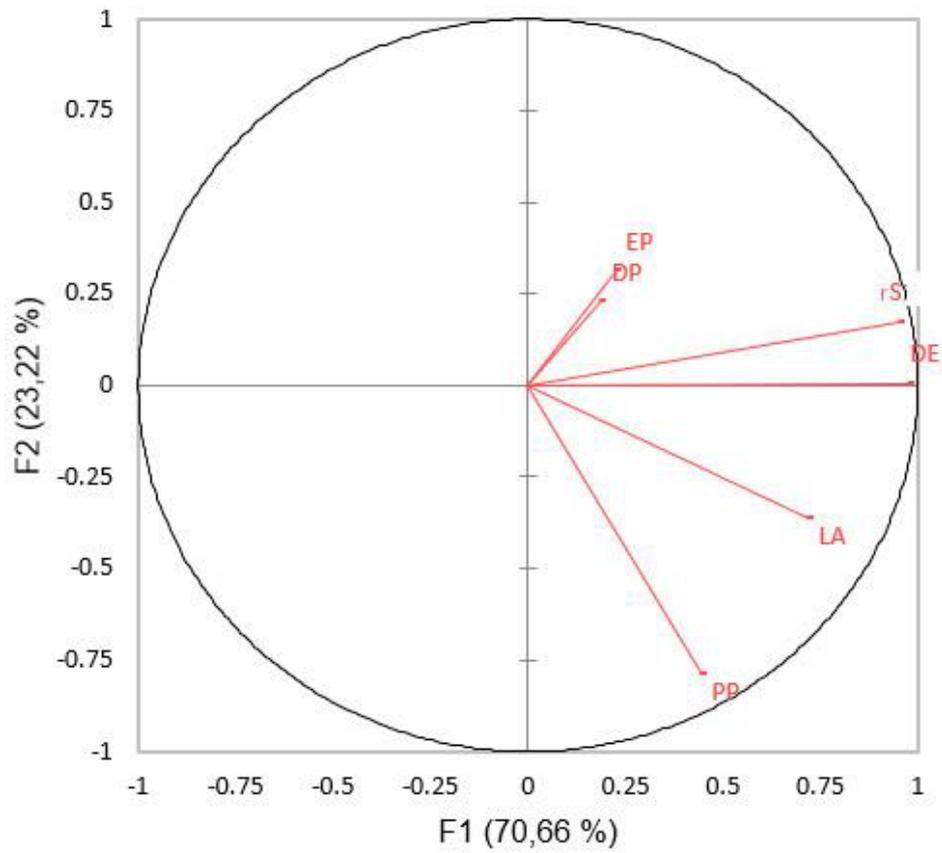
- Atkinson M.D. (1992). *Betula pendula* Roth (*B. verrucosa* Ehrh.) and *B. pubescens* Ehrh. *The Journal of Ecology*, 80 : 837-870.
- Beck P., Caudullo G., De Rigo D. & Tinner W. (2016). *Betula pendula*, *Betula pubescens* and other birches in Europe: distribution, habitat, usage and threats. In : J. San-Miguel-Ayán, G. Caudullo, D. de Rigo, A. Mauri & T. Houston Durrant (éds.), *European atlas of forest tree species*. Publication Office of the European Union, Luxembourg, pp. 70-73.
- Blackmore S, Steinmann J.A.J., Hoen P.P. & Punt W. (2003). The Northwest European Pollen Flora, 65 : Betulaceae and Corylaceae. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 123 : 71-98.
- Bede G., Giqueaux P. & Jean-Sépet M. (2023). Dynamique de recolonisation après coupe d'une tourbière du Massif central (Paulhac-en-Margeride, Lozère) par deux espèces de bouleaux (*Betula pendula* et *B. pubescens*). *Orpalm Synthesis*, 16 : 17-32.
- Besqueut L. (1953). La Margeride. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 100 : 21-26.
- Birks H.J.B. (1968). The identification of *Betula nana* pollen. *New Phytologist*, 67 : 309-314.
- de Beaulieu J.-L., Pons A. & Reille M. (1985). Recherches pollenanalytiques sur l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Monts d'Aubrac (Massif Central, France). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 44 : 37-80.
- David F. & Barbero M. (1995). De l'histoire du genre *Betula* dans les Alpes Françaises du Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 89 : 455-467.
- Dubois H. (2022). *Le bouleau (Betula pendula Roth et B. pubescens Ehrh.), essence d'avenir en Europe occidentale ?* Thèse de Doctorat, Université de Liège, 178 p.
- Faegri K., Kaland P.E. & Krzywinski K. (1989). *Textbook of pollen analysis*. Blackburn Press, Chichester, 328 p.
- Fatmi H., Mâalem S., Harsa B., Dekak A. & Chenchouni H. (2020). Pollen morphological variability correlates with a large-scale gradient of aridity, *Web Ecol.*, 20, 19–32
- Féat C., Millot T. & Ramecourt C. (2024). Dynamiques paléoenvironnementales en Margeride (Lozère, France) depuis 6000 ans via l'étude pollinique des tourbières de Lajo. *Orpalm Synthesis*, 17 (1) : 57-69.
- Gimingham C.H. (1984). Ecological aspects of birch. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh, Section B: Biological Sciences*, 85 : 65-72.
- Guyonneau J. & Ferrez Y. (2005). *Connaissance de la flore rare ou menacée de Franche-Comté*, *Betula nana* L. Conservatoire Botanique de Franche-Comté, 10 p.
- Husson F., Josse J. & Le S. (2008). FactoMineR : An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of statistical software*, 25 : 1-18.
- Hynynen J., Niemistö P., Viherä-Aarnio A., Brunner A., Hein S. & Velling P. (2010). Silviculture of birch (*Betula pendula* Roth and *Betula pubescens* Ehrh.) in northern Europe. *Forestry*, 83 : 103-119.
- Ives J.W. (1977). Pollen Separation of Three North American Birches, *Arctic and Alpine Research*, 9 : 73-80.
- Julve P. (1996). Les tourbières de France : écologie et valeur patrimoniale. *Les cahiers scientifiques et techniques du réseau "Tourbières de France"*, 1 : 2-7.
- Julve P. (2021). Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France. *Tela Botanica*.
- Karlsdóttir L., Ægir T., Hallsdóttir M., Sigurgeirsson A., Eysteinnsson T. & Anamthawat-Jónsson K. (2007). Differentiating pollen of *Betula* species from Iceland. *Grana*, 46 : 78-84.
- Klerk P. & Joosten H. (2007). The difference

- between pollen types & plant taxa: a plea for clarity & scientific freedom. *Quaternary Science Journal*, 56 : 162-171.
- Lacoste C., Lebreton S., Rolland M. & Bossaert M. (2021). *Le Bouleau nain en Lozère (48) - État initial de la population*. Rapport CEN Occitanie, 27 p.
- Mäjelä E. & Hyvärinen H. (2000). Holocene vegetation history at Vätsäri, Inari Lapland, northeastern Finland, with special reference to *Betula*. *The Holocene*, 10 : 75-85.
- Muller J. (1979). Form and function in angiosperm pollen. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 66 : 593-632.
- Muller S.D., Montade V. & Terral J.-F. (2023). La tourbière de Bourge, Paulhac-en-Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 16 : 9-16.
- Muller S.D., Bonnet C., Cornet F., Montade V. & Terral J.-F. (2024). Les tourbières de Lajo, Margeride (Lozère). *Orpalm Synthesis*, 17 : 9-28.
- MNHN & OFB (2023). *Formulaire standard de données. FR 9101355 - Montagne de la Margeride*. Inventaire National du Patrimoine Naturel, 10 p.
- Reille M. (1987). L'histoire de la végétation en Margeride (Massif Central, France) depuis quelque cent siècles révélée par l'analyse pollinique de la tourbière de la Fouon de la Bique. *Revue du Gévaudan*, 2 : 17-25.
- Reille M. (1990). *Leçon de palynologie et d'analyse pollinique*. CNRS, Paris, 206 p.
- Roux J.-P., Olivier L., Galland J.-P. & Maurin H. (1995). *Livre rouge de la flore menacée de France, T.1 : Espèces prioritaires*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, 486 p.
- RStudio Team (2020). RStudio: Integrated Development for R. RStudio, PBC, Boston. <http://www.rstudio.com/>.
- Schneider C.A., Rasband W.S. & Eliceiri K.W. (2012). NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis. *Nature Methods*, 9 : 671-675.
- Sotek Z., Stasińska M., Malinowski R., Gamrat R. & Gałczyńska M. (2019). Birch Bog on Anthropogenically Transformed Raised Bogs. A Case Study from Pomerania (Poland). *Water*, 11 : 1224.
- Tralau H. (1963). The recent and fossil distribution of some boreal and arctic montane plants in Europe. *Arkiv för Botanik*, 5 : 533-582.
- Vaissie P., Monge A. & Husson F. (2021). Factoshiny : Perform Factorial Analysis from 'FactoMineR' with a Shiny Application. R package version 2.4.
- Vasari A. & Vasari Y. (1985). Relic occurrence of *Betula nana* L. in Massif Central, France. *Ecologia mediterranea*, 11 : 65-68.
- Venables W.N. & Ripley B.D. (2002). *Modern applied statistics with S*. Springer, New York, 498 p.
- Wallinga J., Sevink J., Van Mourik J.M. & Reimann T. (2019). Luminescence dating of soil archives. In : J.M Van Mourik & J.J.M Van Der Meer (éds.), *Developments in Quaternary Sciences*. Elsevier, Londres, pp. 115-162.
- Walter H. & Straka H. (1970). *Arealkunde : Floristisch-historische Geobotanik*. Ulmer, Stuttgart, 478 p.

ANNEXE 1. Représentation des individus statistiques (5 grains mesurés par 4 opératrices) dans le plan principal 1-2 (55,27% de variance expliquée) de l'Analyse en Composantes Principales réalisée pour tester la variabilité inter-opératrices



ANNEXE 2. Cercle des corrélations de l'Analyse Factorielle Discriminante des variables quantitatives (Annexe 3) : profondeur du pore (PP) ; largeur de l'annulus (LA) ; diamètre du pore (DP) - DE : diamètre équatorial (DE) ; la racine carrée de la surface du pollen (rS), épaisseur de la paroi (EP)



ANNEXE 3. Analyse Factorielle Discriminante des espèces de *Betula* actuelles et fossiles selon leurs sites. Bn-Lajo : *B. nana* de Lajo ; Bpe-Bourge : *B. pendula* de Bourge ; Bpe-Lajo : *B. pendula* de Lajo ; Bpu-Bourge : *B. pubescens* de Bourge ; Bpu-Lajo : *B. pubescens* de Lajo

