

L'investigation palynologique du Cénozoïque passe par les herbiers

Jean-Pierre Suc¹, Séverine Fauquette²
et Speranta-Maria Popescu³

Université Claude Bernard – Lyon 1, Laboratoire PaléoEnvironnements et
PaléobioSphère (UMR 5125 CNRS), 27-43 boulevard du 11 Novembre, F-
69622 Villeurbanne Cedex
(jean-pierre.suc@univ-lyon1.fr; fauquet@isem.univ-montp2.fr; popescu@univ-
lyon1.fr)

RESUME

Les palynologues du Cénozoïque qui se posent la question de l'identification botanique des grains de pollen sont des utilisateurs assidus des herbiers pour l'obtention du matériel comparatif de référence qui sera examiné au microscope photonique et, éventuellement, au microscope électronique à balayage. Il en résulte une maîtrise des caractères morphologiques du pollen permettant une identification indiscutable. Les banques de données relayent à présent les atlas iconographiques. Les résultats scientifiques résultant de ce type d'approche sont sans précédent et concernent aussi bien la diversité floristique, la végétation, le climat que la chronologie à très haute résolution. Ces données ont récemment abouti à des quantifications qui ouvrent sur de nouvelles perspectives.

Introduction.

Depuis 1960, un important changement est intervenu dans la philosophie des Palynologues du Néogène [période comprise entre 23,8 et 1,77 Ma (millions d'années)] : il s'agit de l'extension au Pliocène (de 5,33 à 1,77 Ma) de l'approche palynologique quaternariste qui repose sur trois critères (l'identification botanique des grains de pollen, leur comptage effectif et en nombre significatif dans les résidus de sédiments après traitement, la multiplication des échantillons étudiés sur une coupe verticale) (Zagwijn, 1960). Cette méthode a été ensuite intensifiée par les travaux de A. Pons (1964) puis de J.-P. Suc (1980) et Hooghiemstra (1989). Cela avait pour corollaire l'abandon de tout objectif de datation des terrains à priori par leur contenu pollinique (Suc et Bessedik, 1981). M. Bessedik (1985) a ensuite étendu la méthode au Miocène (de 23,8 à 5,33 Ma) avant que des auteurs essayent de l'appliquer avec succès aux périodes immédiatement antérieures (Eocène et Oligocène : de 54,8 à 23,8 Ma) (Gruas-Cavagnetto, 1987 ; Schuler, 1988). Cette réussite a sonné le glas d'une méthode totalement désuète mais combien tenace, dite « morphographique », dans laquelle les caractères polliniques étaient réduits à leur portion élémentaire et où un binôme « linnéen » artificiel (en dépit de l'indication éventuelle d'affinités botaniques souvent grossières) conférait l'illusion d'une identification spécifique totalement irréaliste (Thomson et Pflug, 1953 ; Krutzsch, 1970, 1971). Cette révolution n'a été possible, chez les Géologues, que grâce à l'utilisation soutenue par certains Palynologues du matériel pollinique comparatif provenant des herbiers.

Dans cet article, nous aborderons à travers quelques exemples les bienfaits de l'identification botanique des grains de pollen du Cénozoïque, puis nous indiquerons quelques exemples de banques de données en Palynologie avant d'évoquer quelques unes des applications spectaculaires des données polliniques du Cénozoïque.

L'IDENTIFICATION BOTANIQUE DES GRAINS DE POLLEN DU CENOZOÏQUE.

Le Palynologue prélève des fleurs dans des parts d'herbier et en extrait le pollen qu'il monte entre lame et lamelle pour observation au microscope photonique. Des collections de référence de pollen des plantes actuelles se sont ainsi développées, les plus importantes se trouvant à Montpellier, Stockholm, Amsterdam. Elles permettent d'une part l'élaboration d'atlas iconographiques (exemples parmi les plus connus : Maley, 1970 ; Richard,

1970 ; Nilsson *et al.*, 1977 ; Bonnefille et Riollot, 1980 ; Thanikaimoni, 1987 ; Reille, 1992, 1995, 1998 ; Tissot *et al.*, 1994 ; Jones *et al.*, 1995 ; Fuhsiong *et al.*, 1997), d'autre part l'examen simultané au microscope à pont de comparaison des grains de pollen du Cénozoïque à ceux des plantes actuelles auxquelles on les rapporte. Dans l'ensemble, on peut identifier au niveau du genre (quelquefois de l'espèce) les grains de pollen des arbres (ou des ligneux plus généralement), au niveau de la famille (occasionnellement du genre, rarement de l'espèce) ceux des herbes. Cette limitation vient appuyer le bien-fondé de la démarche basée sur la nomenclature botanique car toutes les familles actuelles et pratiquement tous les genres actuels existaient peu après le début du Cénozoïque (début de l'Eocène à 54,5 Ma), la période antérieure du Paléogène, le Paléocène (de 65 à 54,5 Ma), soulevant beaucoup de questions du point de vue floristique. Un examen complémentaire peut être réalisé en utilisant le microscope électronique à balayage qui permet surtout la comparaison des éléments très fins de l'ornementation et, en conséquence, la certitude ou non d'une attribution au niveau de l'espèce.

Il est certain que cette démarche ne va pas sans risque car beaucoup d'espèces ont une origine relativement récente et que certaines autres, plus anciennes, ont pu voir leur écologie se modifier au cours du temps (Kvacek, 2003). Il n'en demeure pas moins vrai que certaines espèces ont peu ou pas évolué depuis plusieurs millions d'années et que leurs exigences écologiques sont demeurées les mêmes. C'est le cas, par exemple, d'*Avicennia marina* Vierh. (Verbenaceae) dont le pollen du Miocène moyen (16 Ma) qui lui est rapporté est en tous points semblable au pollen actuel de l'espèce (Bessedik, 1981) (Fig. 1). Cette identification a permis de restituer (1) les écosystèmes littoraux méditerranéens au cours du Néogène, (2) l'histoire de la manrove à *Avicennia* en Méditerranée, notamment sa disparition des littoraux nord-méditerranéens à 14 Ma puis des littoraux sud-méditerranéens (incluant la Sicile) à 5,6 Ma (Bessedik, 1985 ; Suc et Bessais, 1990).

Dans la description détaillée du grain de pollen qu'il fait, le Palynologue considère de nombreux caractères (jusqu'à 200 voire plus) ayant trait aux apertures, à la structure, à l'ornementation et à la forme du pollen. Il réalise l'examen par la méthode dite de la « L.O. analyse » (Lumière-Ombre analyse) qui consiste dans la pénétration optique très progressive de la membrane pollinique (l'exine) (Erdtman, 1966). Cet examen complet n'est possible qu'au microscope optique et nécessite une expérience bien acquise. L'examen au microscope électronique à balayage ne peut concerner que quelques caractères de certains des aspects observés (l'ornementation surtout, les apertures pour leur forme externe seulement, la forme générale du pollen). Il ne saurait donc être déterminant dans l'identification botanique à priori du pollen mais doit venir en appui de l'observation comparative au microscope photonique lorsque celle-ci est concluante.

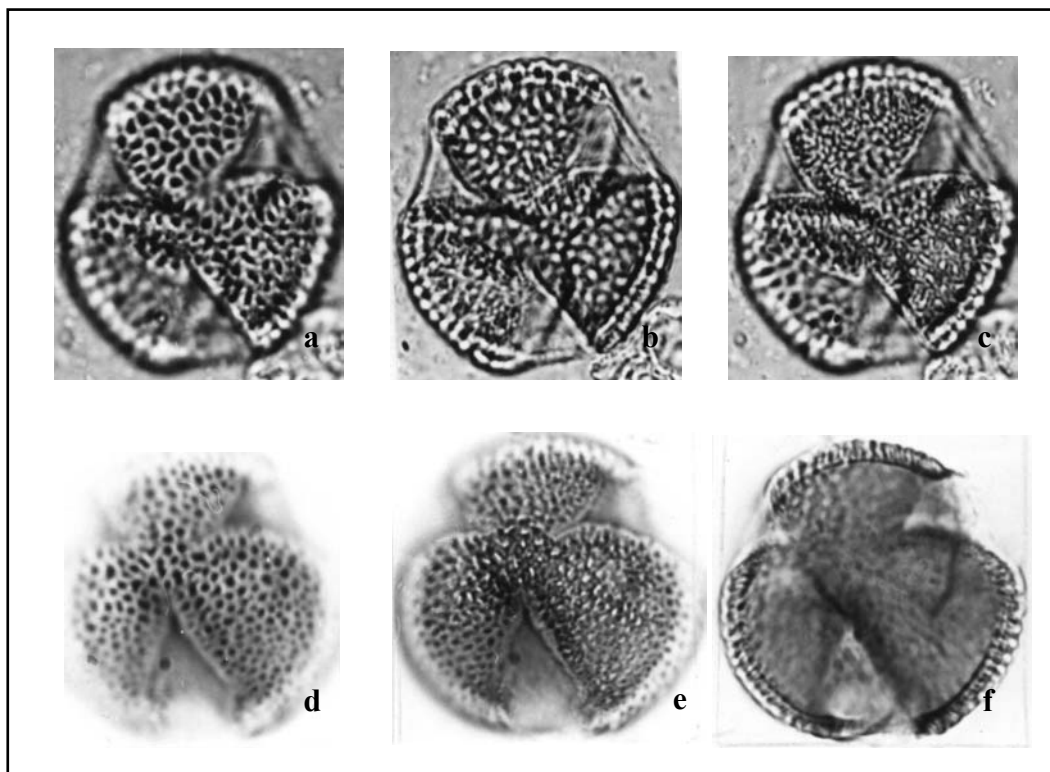


Fig. 1. Pollen actuel d'*Avicennia marina* Vierh. (Verbenaceae) (a à c) comparé au pollen du Langhien méditerranéen (16 Ma) qui lui est attribué (d à f). Les vues ont été prises aux mêmes niveaux optiques (x1000) : a et d, surface de l'ornementation (on remarquera la grande similitude du réseau : murs en blanc, mailles en noir) ; b et e, base des columelles (à noter l'épaisseur croissante des murs du réseau en noir par rapport aux mailles en blanc) ; c et f, coupe optique équatoriale des grains (voir l'analogie des trois sillons et la répartition semblable des columelles).

Le problème majeur réside dans la méconnaissance (ou la négligence) par certains Palynologues de caractères morphologiques qui ont une sens taxonomique essentiel. Cela vient d'une carence dans la formation morphologique de Palynologues qui n'ont pas fréquenté les grandes écoles de morphologie pollinique (G. Erdtman, J. Praglowski et S. Nilsson à Stockholm ; M. Van Campo et P. Guinet à Montpellier ; W. Punt à Utrecht). Un des exemples les plus frappants est la confusion possible entre *Olea* (Oleaceae) et *Microtropis fallax* Pitard (Celastraceae) qui ne subsiste plus aujourd'hui que dans deux stations du Viêt-Nam et qui était très fréquent dans le Néogène d'Europe méridionale et centrale (Lobreau-Callen et Suc, 1972 ; G. Jimenez Moreno, communication personnelle). La forte potentialité de confusion vient de la présence de replis de l'endexine dans l'aperture du pollen tricolporé de *Microtropis fallax* L. (difficiles à voir si l'on ne peut pas faire mouvoir les grains dans un milieu de montage liquide comme le glycérol), caractère qui n'existe

pas dans le pollen tricolpé d'*Olea*. On mesure pleinement combien les reconstitutions environnementales peuvent être faussées par ce genre d'erreur.

L'observation au microscope électronique à balayage peut efficacement appuyer celle faite préalablement au microscope photonique. Un des meilleurs exemples est donné par la distinction entre *Cathaya* et certaines espèces de *Pinus*. Le microscope photonique suffit dans la plupart des cas à identifier le pollen de *Cathaya* sur la structure des alvéoles des ballonnets (un seul niveau d'alvéoles à paroi épaisse et contournée chez *Cathaya*, trois niveaux d'alvéoles à paroi fine et davantage rectiligne chez *Pinus*), la forme du grain (ballonnets emboîtants chez *Cathaya*, non emboîtants chez *Pinus*) et le plancher des ballonnets (à granulations chez *Cathaya*, lisse chez *Pinus*) (Fig. 2). Toutefois, il existe des grains (souvent un peu plus grands) de *Pinus* qui présentent pratiquement la même structure que ceux de *Cathaya* et qui en sont difficilement discernables au microscope photonique (Fig. 3). Leur observation au microscope électronique à balayage permet de lever cette interrogation (les grains de pollen de *Pinus* ont une ornementation verruqueuse assez grossière) (Fig. 3).

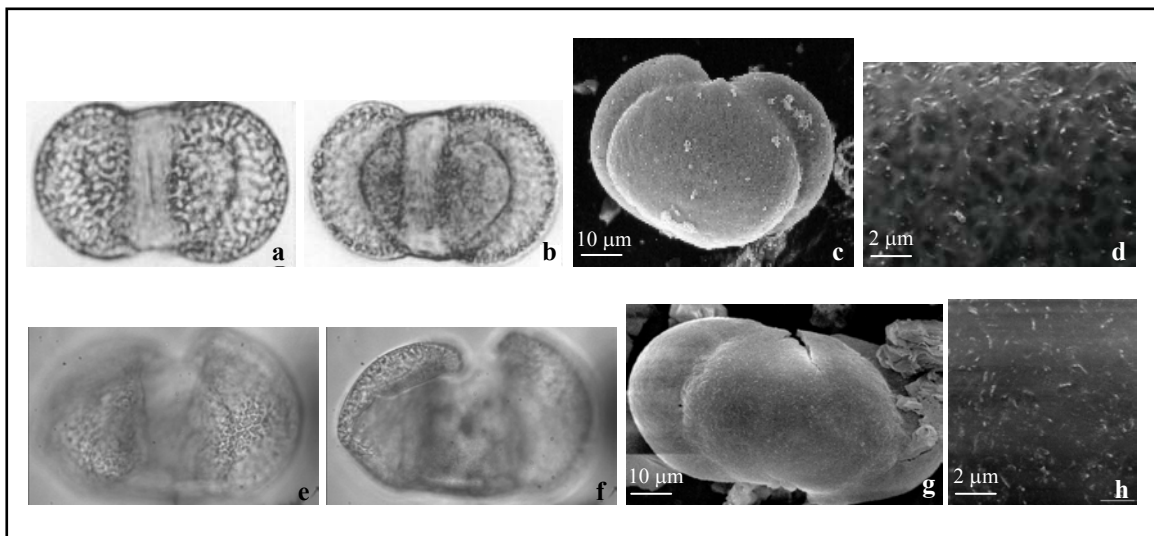


Fig. 2. Pollen actuel de *Cathaya argyrophylla* Chung et Kuang (a à d) comparé au pollen du Zancléen méditerranéen (5 Ma) qui lui est attribué (e à h). Les vues a et b, e et f (microscope photonique) sont au même niveau (vues distales), les vues a, b, c, e, f et g sont au même grossissement (indiqué par une échelle sur les vues c et g) : a et e, structure alvéolaire (alvéoles à paroi épaisse et contournée, granulations du plancher des ballonnets) ; b et f, coupe optique (ballonnets emboîtants) ; c et g, vues proximales au microscope électronique à balayage (ballonnets emboîtants) ; d et h, détails de l'ornementation au microscope électronique à balayage (micro-épines caractéristiques).

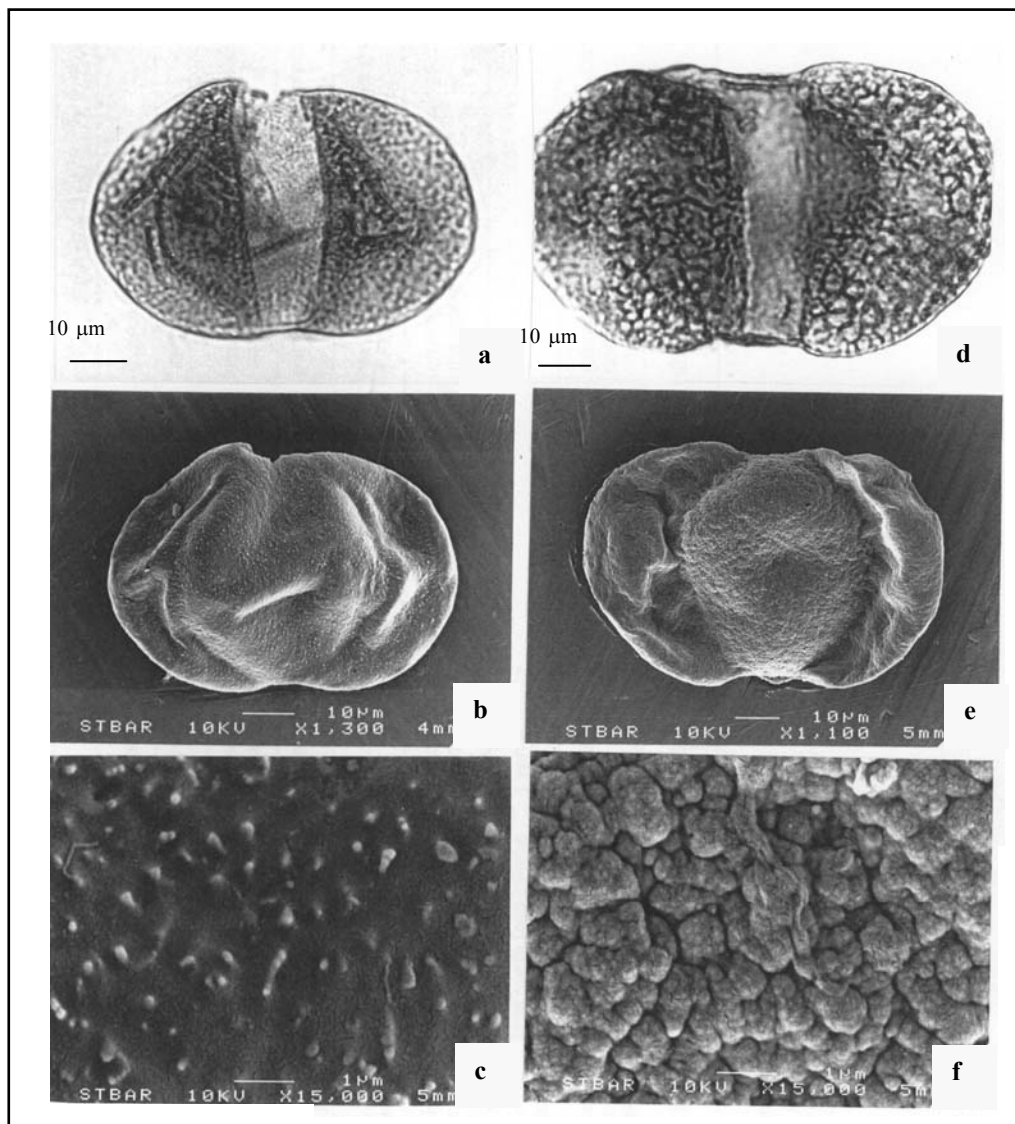


Fig. 3. Grains de pollen du Gélasién méditerranéen (2 Ma) respectivement attribués à *Cathaya* (a à c) et à *Pinus* (d à f). Les photographies au microscope photonique a et d sont au point sur la structure alvéolaire (très similaire) des ballonnets en vue distale ; b et e, vues proximales au microscope électronique à balayage montrant le caractère emboîtant des ballonnets ; c et f, détails de l'ornementation au microscope électronique à balayage (micro-épines caractéristiques chez *Cathaya*, verrues grossières chez *Pinus*).

Le lecteur mesurera combien le Palynologue acquis à cette démarche a besoin d'échantillons d'herbiers bien identifiés. Toute la crédibilité des reconstitutions qu'il déduit de ses flores polliniques en dépend.

LES BANQUES DE PHOTOGRAPHIES DIGITALISEES EN PALYNOLOGIE.

Les banques de photographies digitalisées de grains de pollen sont venues supplanter les atlas iconographiques. Certaines sont déjà disponibles sur *Internet*, comme l'*African Pollen Database* (<http://medias.obs-mip.fr/apd>; auteur, A.-M. Lézine), qui met à disposition des chercheurs un nombre élevé de photographies du pollen actuel d'espèces de diverses familles africaines. Il s'agit d'un outil d'identification rapide constitué d'images sur papier scannées sans commentaire morphologique ni tri de caractères.

La banque d'images digitalisées de pollen PHOTOPAL (auteurs : J.-P. Suc, G. Bucciatti et B. Brémont) a été construite selon une philosophie différente. Elle fonctionne en français et en anglais. Des espèces de toutes familles botaniques, d'origine géographique variée et d'écologie diverse y sont illustrées. Les photographies se présentent sous la forme de fiches (contenant jusqu'à 20 images en noir et blanc sur un demi-écran), chacune de ces images pouvant être observée successivement, à grand format, sur le second demi-écran (Fig. 4).



Fig. 4. Banque PHOTOPAL. Exemple de présentation du pollen de *Barleria obtusa* Nees (Acanthaceae) à travers des images en microscopie photonique et électronique à balayage.

Ces images, provenant toutes de prises de vue faites au laboratoire avec une caméra CCD, sont à haute résolution (Super VGA: 756 x 581 pixels - 256 niveaux de gris). Les fiches sont pour l'essentiel constituées de vues en microscopie photonique (grossissement 1000, parfois 400) et incluent aussi des vues en microscopie électronique à balayage (Fig. 4).

Une fiche d'information sur la plante (origine de l'échantillon, distribution géographique, écologie, synonymies, phénologie de l'espèce) et une fiche de description morphologique du pollen sont aussi disponibles pour chaque espèce. L'utilisateur accède aux espèces dont il désire observer les photographies du pollen soit directement par la voie systématique, soit par l'intermédiaire d'un procédé de tri des caractères très performant pour l'identification des pollens trouvés dans les sédiments (Fig. 5). PHOTOPAL, qui est aussi un excellent outil de formation à la morphologie pollinique, s'adresse aux Palynologues (de la recherche fondamentale comme de la recherche appliquée) travaillant sur les sédiments du Cénozoïque ou sur les pollens actuels (Systématique, aéropalynologie, méliissopalynologie). Actuellement disponible sur CDRom et comptant 200 espèces, la banque est progressivement enrichie et sera prochainement installée sur le site de Médias-France.

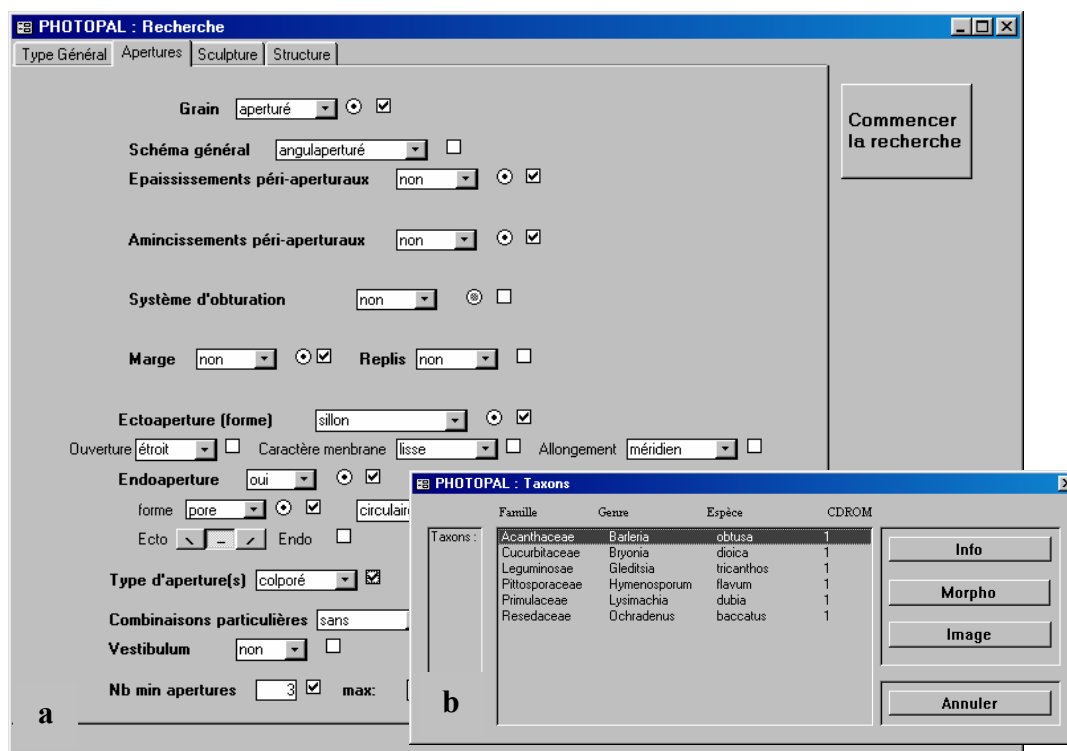


Fig. 5. Identification d'un grain de pollen dans la Banque PHOTOPAL.
a, Tri de ses caractères morphologiques.
b, Résultat de la recherche.

LES APPLICATIONS DES DONNEES POLLINIQUES DU CENOZOÏQUE.

Celles-ci se sont considérablement développées au cours des vingt dernières années et ont dépassé toutes les espérances d'alors.

Du point de vue de la diversité floristique, la flore du Néogène d'Europe et du pourtour méditerranéen est à présent très largement inventoriée et montre de plus en plus d'affinités avec la flore actuelle de Chine tropicale et subtropicale. Près de 200 taxons y ont été identifiés dont plus d'une cinquantaine n'habitent plus aujourd'hui ces régions (*Avicennia*, *Amanoa*, Sapotaceae, Taxodiaceae, *Bombax*, *Sindora*, *Engelhardia*, *Platycarya*, *Rhoiptelea*, plusieurs genres d'Hamamelidaceae, etc.).

Le calendrier et les modalités de leur extinction sont bien connus (Fig. 6): celle-ci s'est opérée du Nord vers le Sud sous l'effet des refroidissements répétés (glaciations arctiques régulières depuis 2,6 Ma) avec des reliquats à l'est et à l'ouest du domaine méditerranéen, vraisemblablement sous l'influence protectrice respective des moussons ouest-africaine et asiatique (Suc, 1996 ; Popescu, 2001a).

La distribution actuelle des plantes reliques sur le pourtour méditerranéen ou à ses abords reflète bien le calendrier des extinctions de la région méditerranéenne des représentants des groupes de végétaux thermophiles (Fig. 6) : les éléments mégathermes (tropicaux) (*Avicennia*, *Bombax*, *Amanoa*, Sapindaceae, *Sindora*, Rubiaceae, etc.) ont disparu les premiers du nord de la Méditerranée (14 Ma) avant de disparaître au sud (5,6 Ma) tout en demeurant un peu plus longtemps sur les rives de la mer Noire (4-3,5 Ma) ; les végétaux méga-mésothermes (subtropicaux) (Taxodiaceae, Sapotaceae, *Engelhardia*, etc.) ont suivi le même gradient nord-sud d'extinction avec toutefois une précocité en Afrique septentrionale (3,6 Ma), vraisemblablement à cause de la forte xéricité, et un maintien prolongé en Italie méridionale (relief proche du littoral) (<1,3 Ma) ; des végétaux mésothermes (tempérés-chauds) (*Parrotia*, *Carya*, *Pterocarya*, *Cedrus*, *Zelkova*, *Liquidambar*) ont disparu d'abord au nord de la région méditerranéenne mais certains d'entre eux subsistent encore en Sicile et en Crète (*Zelkova*), au Maroc, en Algérie et au Liban (*Cedrus*), enfin en Anatolie ou en Iran (*Liquidambar*, *Parrotia*).

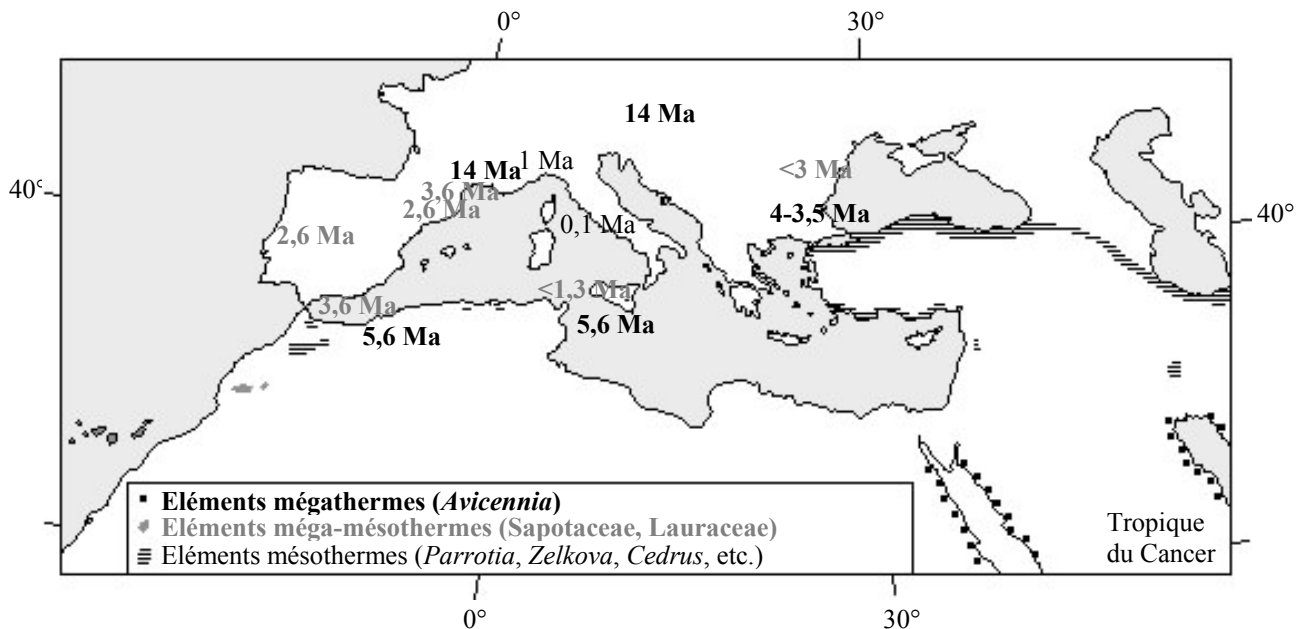


Fig. 6. Distribution actuelle des végétaux reliques mégathermes (tropicaux), méga-mésothermes (subtropicaux) et de quelques éléments mésothermes (tempérés-chauds) au voisinage du domaine méditerranéen. Les âges indiquent leur dernière présence respective.

Les grands domaines végétaux du Zancéen (5,33-3,6 Ma), période pour laquelle on dispose du plus grand nombre de données polliniques, ont été identifiés pour l'ensemble de l'Europe et le pourtour méditerranéen. On y distingue plusieurs provinces : atlantique (caractérisée par la prédominance des marécages à Taxodiaceae et les Ericaceae), nord-méditerranéenne (avec quelques marécages locaux à Taxodiaceae, des forêts à *Sequoia*, *Cathaya*, *Cedrus*, *Tsuga* sur les versants montagneux proches des littoraux), sud-méditerranéenne (dominée par les herbes incluant plusieurs éléments subdésertiques comme *Lygeum*, *Neurada*, *Nitraria*, *Calligonum*, etc.), est-européenne (avec des marécages à Taxodiaceae et à Cyperaceae comme de nos jours en Floride et dans le delta du Mississippi, et des forêts à *Abies* et *Picea* en altitude), anatolienne (végétation ouverte riche en *Artemisia*) (Suc *et al.*, 1995 ; Popescu, 2001a et sous presse). Les xérophytes méditerranéennes (*Olea*, *Phillyrea*, *Quercus sempervirens*, *Cistus*, *Ceratonia*, *Pistacia*, etc.) se trouvaient en abondance à la transition entre les régions nord- et sud-méditerranéenne. Les structures de végétation steppique existaient déjà sur les rives méridionales de la Méditerranée tandis que les formations à *Artemisia* d'Anatolie annonçaient déjà les steppes à Armoise qui envahiront le domaine méditerranéen dès l'apparition des cycles glaciaire-interglaciaire de

l'hémisphère Nord (2,6 Ma). Des cartes de paléovégétation sont en cours d'élaboration par interpolation des données polliniques ; un premier essai fructueux a porté sur le Zancéen de Méditerranée nord-occidentale (Charlet, 2002).

Les paramètres climatiques du Pliocène, du Messinien et du Tortonien, c'est-à-dire de 10 Ma environ à 1,77 Ma, d'Europe et du pourtour méditerranéen ont été quantifiés à partir d'une fonction de transfert construite sur les données polliniques (Fauquette *et al.*, 1998 et sous presse ; Fauquette et Bertini, 2003 ; Suc et Fauquette, 2003). Ils témoignent de conditions plus chaudes qu'actuellement sur l'ensemble du domaine mais plus humides au nord de la Méditerranée et plus sèches au sud qu'aujourd'hui (Fauquette *et al.*, 1999a et sous presse).

Ces quantifications ont aussi débouché sur l'estimation des paléoaltitudes des massifs montagneux. La méthode mise au point permet de restituer les paléoaltitudes minimales d'un massif proche d'un dépôt sédimentaire littoral riche en grains de pollen (Fauquette *et al.*, 1999). Elle se fonde sur l'identification de la structuration des paléoétages de la végétation néogène en fonction de l'altitude : l'étage à *Abies* et *Picea* est le plus élevé, il surmonte l'étage à *Cedrus* et *Tsuga* qui succède à son tour celui à *Cathaya*.

Si l'analyse pollinique d'un bassin sédimentaire situé au pied d'un massif révèle la présence voisine d'un ou plusieurs de ces groupements végétaux altitudinaux (c'est-à-dire avec des pourcentages polliniques significatifs), il est possible d'appliquer le gradient actuel d'élévation altitudinale des végétaux en fonction de la latitude dont les reconstitutions et les modèles paléoclimatiques ont montré qu'il était sensiblement équivalent au cours du Cénozoïque supérieur (M. Kageyama et A. Jost, communication personnelle). Ce gradient est, en moyenne, de 110 m en altitude par degré en latitude (Ozenda, 1989).

Ainsi, après avoir appliqué la fonction de transfert paléoclimatique qui permet la restitution des paléotempératures aux basses altitudes (les arbres d'altitude ne sont pas pris en compte pour cette estimation) (Fauquette *et al.*, 1998), on peut déterminer à quelle latitude on trouve aujourd'hui la paléotempérature moyenne annuelle restituée. Cette latitude "virtuelle" permet la transposition en termes de paléoaltitude de l'étage de végétation identifié dans le site pollinique (avec les fourchettes d'appréciation liées à la méthode "statistique" de la fonction de transfert paléoclimatique). S'il s'agit de l'étage (le plus élevé) à Sapin et Epicéa, cette appréciation de la paléoaltitude du massif voisin ne peut être que minimale dans la mesure où le palynologue ne peut pratiquement pas distinguer les herbes de l'étage alpin de celles de basse altitude ; il ne peut donc pas identifier clairement un étage alpin au-dessus de l'ultime étage arboré.

Cette méthode a été appliquée au site zancéen de Saint-Martin du Var se trouvant au pied du Massif du Mercantour (Alpes méridionales) (Fig. 7) où elle a reçu une solide validation de la part de la Géomorphologie quantitative sur la base des référentiels liés à l'épisode de la crise de salinité messinienne (Fauquette *et al.*, 1999b).

Un autre exemple de valorisation des herbiers par la Palynologie concerne le genre *Artemisia*. Son pollen, très reconnaissable, abonde dès le Zancéen en région anatolienne puis à partir de 2,6 Ma sur l'ensemble du pourtour méditerranéen et, dans une moindre mesure en Europe méridionale. *Artemisia* est caractéristique des formations végétales steppiques. Il existe toutefois deux types de steppes à Armoise, les steppes à déterminisme thermique (les steppes « froides ») et les steppes à déterminisme xérique (les steppes « chaudes ») (Quézel et Barbero, 1982).

Ces deux types de steppes à *Artemisia* ont été simultanément distingués au Pliocène final en région méditerranéenne, les premières se développant pendant les phases glaciaires (Calabre méridionale : Combourieu-Nebout et Vergnaud Grazzini, 1991), les secondes pendant les phases interglaciaires (île de Zakynthos : Subally *et al.*, 1999) grâce au guide climatique qu'est la courbe isotopique de l'oxygène (réalisée sur les mêmes échantillons que l'analyse pollinique).

Cette dualité dans la signification d'*Artemisia* interpelle les Palynologues (Subally et Quézel, 2002) et montre l'impérieuse nécessité de parvenir enfin à identifier les espèces d'*Artemisia* par leur pollen afin de pallier à l'absence ou à la défaillance éventuelles d'un enregistrement isotopique de l'oxygène comme guide climatique. C'est ainsi qu'un travail de longue haleine a été entrepris pour sélectionner les caractères morphologiques du pollen pouvant permettre de distinguer les espèces d'*Artemisia* ou, tout au moins, les grands groupes écologiques au sein de ce genre. L'inventaire pollinique complet du genre a exigé un grand nombre de prélèvements en herbiers et d'examens microscopiques.

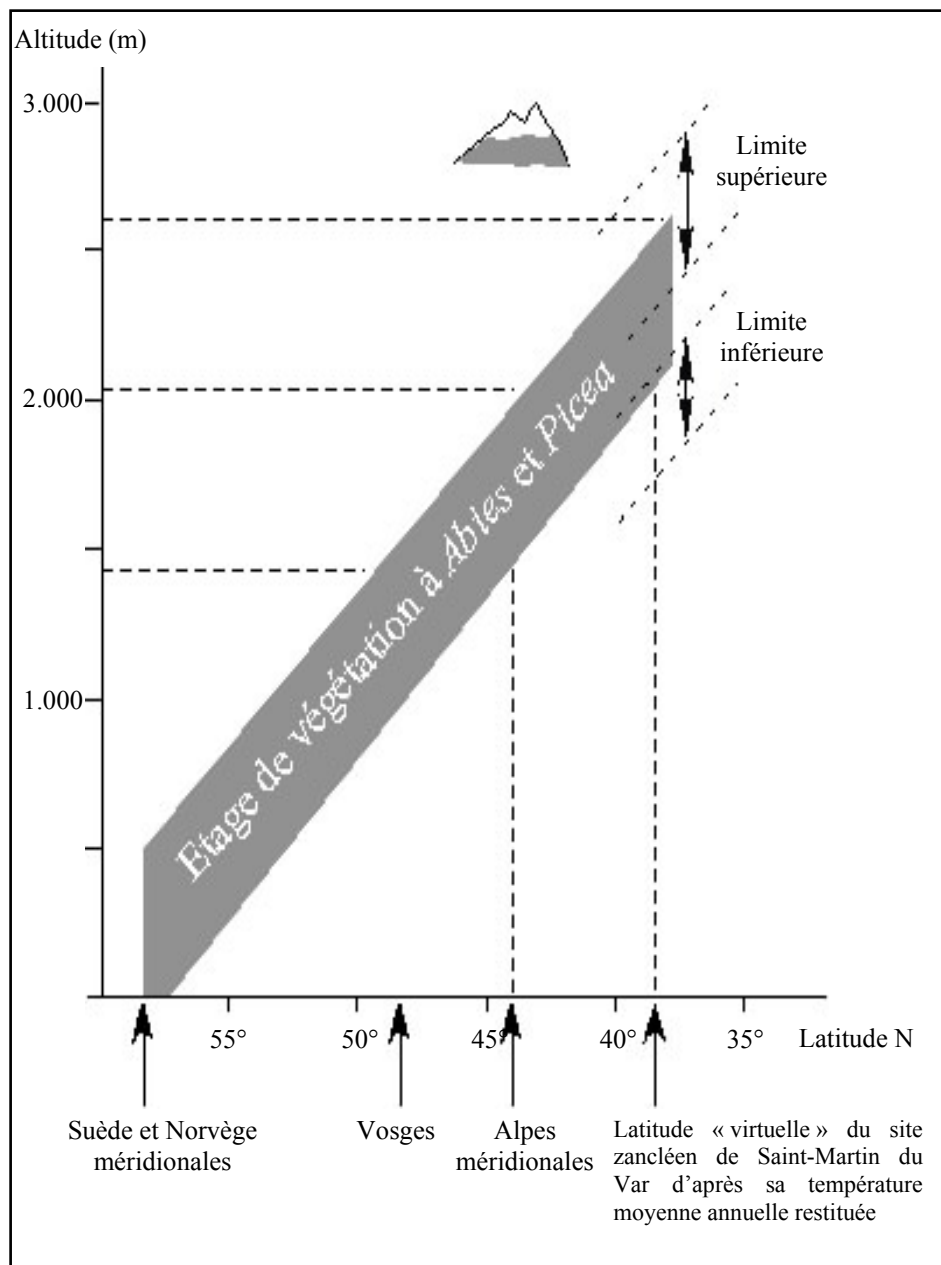


Fig.

7. Estimation de l'altitudes du Massif du Mercantour au Zancleén (comparée à sa latitude actuelle) d'après le déplacement altitudinal de l'étage à *Abies* et *Picea* en fonction de la latitude et de la température sur le littoral au Zancleén.

La Figure 8 montre le pollen au microscope électronique à balayage de 19 espèces d'*Artemisia* se distribuant selon l'indice de la température (espèces mégathermes à microthermes) avec également l'indication de conditions édaphiques (espèces halophiles ou psamophiles). On y voit que le pollen des espèces mégathermes possède des verrues modérément pointues mais assez larges donnant à l'ensemble une certaine ressemblance avec une ornementation verruqueuse. Le pollen des espèces méga-mésothermes, mésothermes et méso-microthermes (tempérées-froides) arborent plutôt des épines moins pointues entre lesquelles s'intercalent souvent des glomérules ou des micro-rugules. Le pollen des espèces microthermes (boréales) ont des épines émoussées reposant sur un mamelon. Les halophytes montrent un schéma où les épines sont plus espacées avec, semble-t-il, un gradient de décroissance de leur hauteur avec l'augmentation de la température (Fig. 8). On retrouve un peu la même tendance chez les espèces psamophiles mais beaucoup d'entre elles sont aussi des halophytes.

Le pollen d'*Artemisia* de sites polliniques s'étalant entre 6 Ma et le Dernier Glaciaire a ensuite été comparé (Fig. 9). L'*Artemisia* trouvé à Velona (Messinien) est probablement à relier à la xéricité engendrée lors de la crise de salinité; il s'agit vraisemblablement d'une espèce mégatherme. Les pollens d'*Artemisia* sont nombreux dans le site oriental de Lataquie daté du Pliocène basal. Ils représentent les steppes "chaudes" est-méditerranéennes qui ne se trouvent développées qu'au Moyen Orient avant les premiers cycles glaciaire-interglaciaire. Les pollens des premiers cycles glaciaire-interglaciaire évoquent des espèces mésothermes tandis que ceux des cycles les plus récents évoquent des espèces microthermes, tout au moins pour les sites de Vallo di Diano, Le Bouchet, Les Echets. Pour la dernière glaciation, les pollens du Portugal, du sud-est de l'Espagne et du sud de la France ressemblent au pollen d'espèces halophiles; cela n'est pas surprenant, s'agissant de pollens recueillis dans des sédiments marins.

La mise à l'écart délibérée de toute intention de dater les terrains cénozoïques à priori à partir de leur contenu pollinique (totalement irréaliste compte tenu des variations spatiales et temporelles dans la diversité floristique ; Suc et Bessedik, 1981) n'oblitére pas pour autant l'obtention de résultats très fins en matière de chronologie. En effet, dans notre approche, les couches sédimentaires sont datées par d'autres moyens très fiables : d'abord la biostratigraphie (foraminifères et nannoplancton pour les dépôts marins, mammifères pour les terrains continentaux) et(ou) les datations radiométriques ($^{39}\text{Ar}/^{40}\text{Ar}$ ou K/Ar s'il y a des intercalations volcaniques, ^{14}C pour la période la plus récente) fournissent un cadre chronologique général qui est ensuite affiné grâce aux mesures paléomagnétiques. Au sein de ce cadre déjà précis, les variations dans l'enregistrement pollinique permettent d'une part des corrélations climatostratigraphiques à grande distance (Suc et Zagwijn, 1983 ; Zagwijn, 1986 ; Popescu, 2001b et sous presse), d'autre part la mise en évidence des réponses de la végétation aux changements de climat (même

modestes) induits par les cyclicités orbitales. C'est ainsi qu'on a été montrées les réponses de la végétation (1) aux cycles glaciaire-interglaciaire de 100.000 ans (100 ka) de période depuis 1 Ma environ (Wijmstra et Groenhard, 1983 ; Hooghiemstra, 1989 ; Russo Ermolli, 1994 ; Kukla et Cilek, 1996) et à ceux de 41 ka de période entre 2,6 et 1 Ma environ (Hooghiemstra, 1989 ; Combourieu-Nebout et Vergnaud Grazzini, 1991 ; Subally *et al.*, 1999), (2) aux forçages antérieurs de l'excentricité (période de 100 ka) et de la précession (20 ka) dans certains sites privilégiés (Popescu, 2001 a et b).

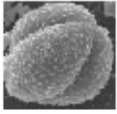
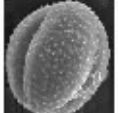
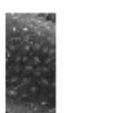
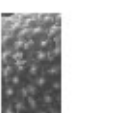
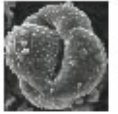
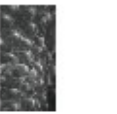
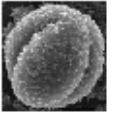
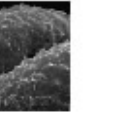
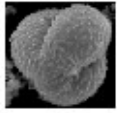
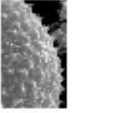
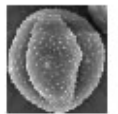
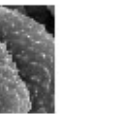
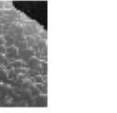
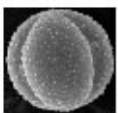
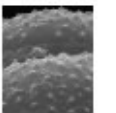
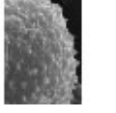
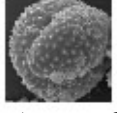
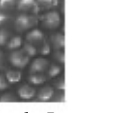
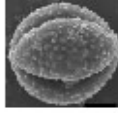
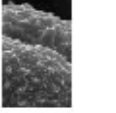
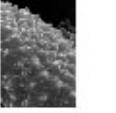
		HALOPHILES	PSAMOPHILES
MEGATHERME	  <i>Artemisia canariensis</i> Bess. <i>Artemisia herba alba</i> Asso var. <i>Huguetii</i> (Caball.) Maire	  <i>Artemisia hispanica</i> Lam. et Roise	  <i>Artemisia judaica</i> L.
MESOTHERME	  <i>Artemisia arborens</i> Bess. <i>Artemisia barrelieri</i> Bess.	  <i>Artemisia crithmifolia</i> L.	  <i>Artemisia campestris</i> L. ssp. <i>glutinosa</i> Batt. et Trautv.
MESOTHERME	  <i>Artemisia desertorum</i> W. et K. <i>Artemisia scoparia</i> W. et K.	  <i>Artemisia caerulescens</i> ssp. <i>gallica</i> (Willd.) var. K. Persson	
MICROTHERMES	  <i>Artemisia rupestris</i> L. (Boiss.) <i>Artemisia dracuncul</i> L. (Boiss.)	  <i>Artemisia lerchiana</i> Web. et Stechm.	  <i>Artemisia maritima</i> L.
MICROTHERMES	  <i>Artemisia glacialis</i> L. <i>Artemisia groenlandica</i> Wormlk. M.	  <i>Artemisia bottnica</i> Lundstr.	  <i>Artemisia stellerana</i> Bess.

Fig. 8. Gains de pollen au microscope électronique à balayage de quelques espèces d'*Artemisia* vivant dans des conditions thermiques et édaphiques différentes (les vues générales sont au grossissement 4.000, les vues de détail au grossissement 12.000).

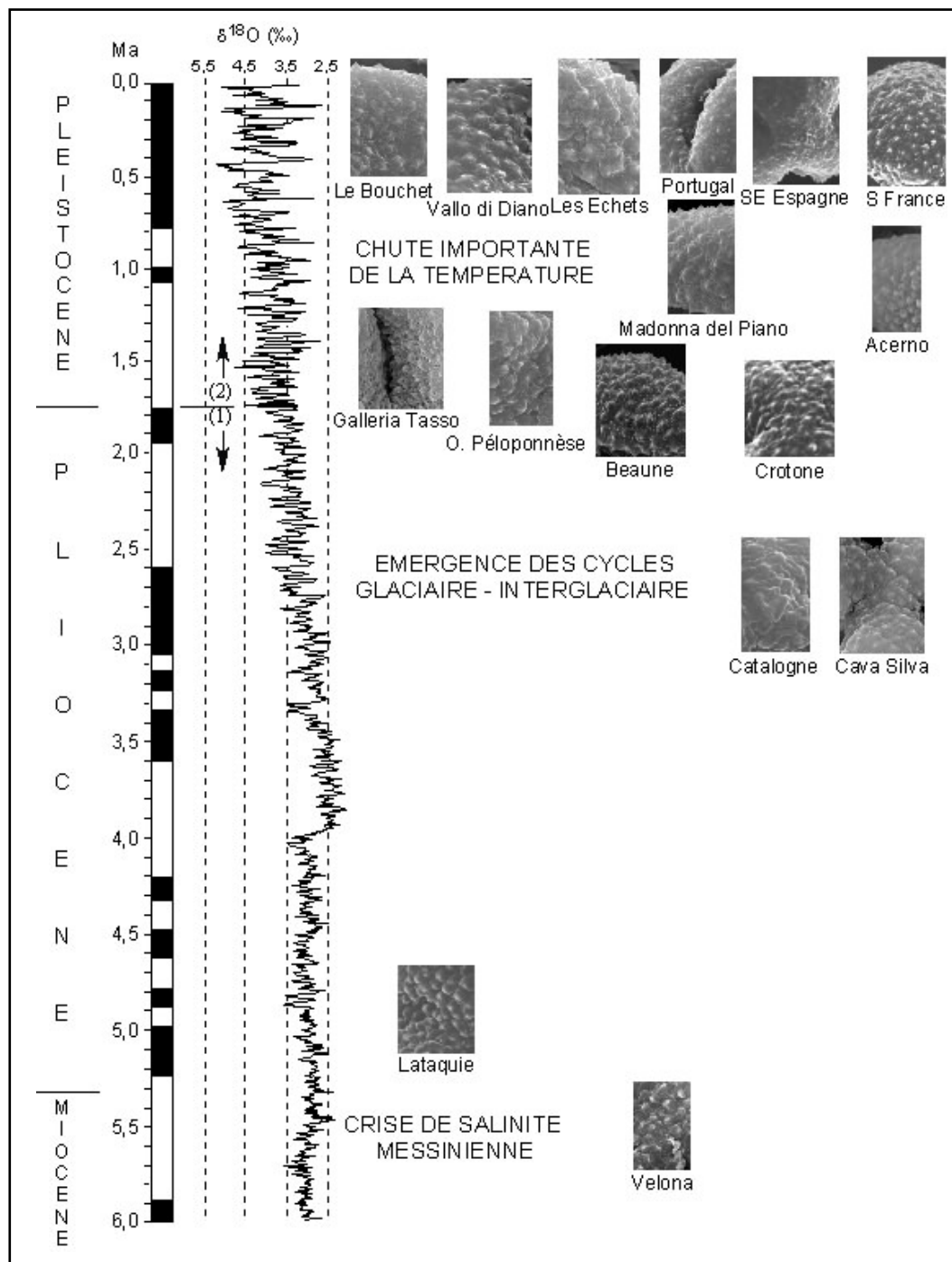


Fig. 9. Distribution chronologique du pollen d'*Artemisia* (ornementation de l'exine) provenant de quelques sites polliniques du pourtour de la Méditerranée allant du Messinien au Dernier Cycle Climatique (les vues en microscopie électronique à balayage sont au grossissement 12.000). La courbe isotopique de l'oxygène ici dessinée est une juxtaposition de deux courbes successives : (1) le Site ODP 846 (Shackleton *et al.*, 1995), (2) le Site ODP 659 (Tiedemann *et al.*, 1994).

CONCLUSION

Nous espérons que le lecteur aura mesuré toute l'importance des grains de pollen de référence provenant d'échantillons d'herbiers dans les travaux modernes en Palynologie. Même si certains travaux en analyse pollinique s'orientent hélas vers une voie plus technique et répétitive sans approfondissement des identifications, la référence aux grains de pollen des plantes actuelles ne cessera de se déployer au vu notamment des exigences au niveau de la connaissance de la diversité végétale et de son passé pour mieux prévoir son devenir. Il est sûr que les Palynologues qui se posent de véritables questions scientifiques ressentiront de plus en plus la nécessité de compléter leur listes floristiques. Les débouchés scientifiques s'intensifieront aussi par le biais de l'emploi des banques de données polliniques [par exemple l'*European Pollen Database* (<http://medias.obs-mip.fr/paleo/epd/>), l'*African Pollen Database* (<http://medias.obs-mip.fr/apd/>), la *Cenozoic Pollen database and Climatic values* (<http://medias.obs-mip.fr/cpc/>)] qui faciliteront les grandes synthèses.

Il faut enfin que les organismes abritant et gérant des herbiers cessent de les considérer comme des conservatoires représentatifs de notre patrimoine et prennent enfin conscience de leur très large utilité pour la recherche moderne en augmentant sensiblement les postes qui leur sont affectés. En effet, les Palynologues, entre autres, ont un besoin affirmé de la plus grande fiabilité dans l'identification des spécimens d'herbiers et cela passe par leur mise à jour taxinomique et leur révision constantes.

REMERCIEMENTS.

Il convient de souligner que certains des résultats évoqués ou présentés dans cet article proviennent de projets financés par des grands programmes (CRISEVOLE du CNRS, EEDEN de l'*European Science Foundation*) ou organismes (Institut Français de la Biodiversité). Nous remercions tout particulièrement P. Quézel et F. Médail pour leur aide dans les prélèvements en herbier ainsi que pour les informations transmises à propos de plusieurs espèces d'*Artemisia*, H. Méon qui a contribué aux photographies au microscope électronique à balayage. Cet article est pour nous l'occasion d'exprimer notre gratitude aux herbiers qui nous aident, certains depuis plus de trente ans comme l'Herbier de l'Université Montpellier 2, l'Herbier de l'Université Cl. Bernard - Lyon 1, l'Herbier de Genève, l'Herbier du Muséum national d'histoire naturelle de Paris, l'Herbier de la Faculté des Sciences de Saint-Jérôme de Marseille, et enfin l'Herbier de l'Université Sun Yat-sen de Canton en Chine.

Rappelons enfin que la banque PHOTOPAL a vu le jour grâce au soutien financier de plusieurs organismes publics (Département SDU du CNRS, D.I.S.T., Université Montpellier 2, Université Lyon 1) et privé (Elf).

BIBLIOGRAPHIE

- Bessedik M., 1981. Une mangrove à *Avicennia* L. en Méditerranée occidentale au Miocène inférieur et moyen. Implications paléogéographiques. *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. 2, 273 : 469-472.
- Bessedik M., 1985. *Reconstitution des environnements miocènes des régions nord-ouest méditerranéennes à partir de la palynologie*. Thèse, Univ. Montpellier 2, 162 p.
- Bonnefille R. et Riollet G., 1980. *Pollen des Savanes d'Afrique Orientale*.dit. CNRS, Paris, 140 p.
- Charlet V., 2002. Elaboration de paléocartes de végétation du Pliocène en région nord-ouest méditerranéenne. DEA Paléontologie et Environnements Sédimentaires, Univ. Lyon 1, 45 p.
- Combourieu-Nebout N. et Vergnaud Grazzini C. 1991. Late Pliocene Northern hemisphere glaciations: the continental and marine responses in the Central Mediterranean. *Quaternary Sci. Rev.*, 10 : 319-334.
- Erdtman G., 1966. *Pollen morphology and plant taxonomy. Angiosperms*. Hafner Publ. Comp., New York et Londres, 2^{ème} édit., 553 p.
- Fauquette S. et Bertini A., 2003. Quantification of the northern Italy Pliocene climate from pollen data – evidence for a very peculiar climate pattern. *Boreas*, 32, 2 : 361-369.
- Fauquette S., Guiot J. et Suc J.-P., 1998. A method for climatic reconstruction of the Mediterranean Pliocene using pollen data. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 144 : 183-201.
- Fauquette S., Suc J.-P., Guiot J., Diniz F., Feddi N., Zheng Z., Bessais E. et Drivaliari A., 1999a. Climate and biomes in the West Mediterranean area during the Pliocene. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 152 : 15-36.
- Fauquette S., Clauzon G., Suc J.-P. et Zheng Z., 1999b. A new approach for paleoaltitude estimates based on pollen records: example of the Mercantour Massif (southeastern France) at the earliest Pliocene. *Earth Planet. Sci. Lett.*, 170 : 35-47.
- Fauquette S., Suc J.-P., Bertini A., Popescu S.-M., Warny S., Bachiri Taouiq N., Perez Villa M., Chikhi H., Subally D., Feddi N., Clauzon G. et Ferrier J., sous presse. How much the climate forced the Messinian salinity crisis? Quantified climatic conditions from pollen records in the Mediterranean region. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*
- Fuhsung W., Nanfen C., Yulong Z. et Huiqiu Y., 1997. *Pollen Flora of China*. Academia Sinica, 2^{ème} édit., 745 p.
- Gruas-Cavagnetto C., 1987. Nouveaux éléments mégathermes dans la palynoflore éocène du Bassin parisien. *Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier* : 207-233.
- Hooghiemstra H., 1989. Quaternary and Upper-Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes : evidence from a long high-resolution pollen

- record from the sedimentary basin of Bogota, Colombia. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 72 : 11-26.
- Jones G.D., Bryant., Bryant V.M. Jr., Lieux M.H., Jones S.D. et Lingren P.D., 1995. Pollen of the Southeastern United States : with emphasis on Melissopalynology and Entomopalynology. *Amer. Ass. Stratigr. Palynologists Contr. Ser.*, 30 : 1-182.
- Krutzsch W., 1970. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas*. 7, *Monoporate, monocolpate, longicolpate, dicolpate und ephedroïde (polyplicate) Pollenformen*. VEB G. Fischer édit., 175 p.
- Krutzsch W., 1971. *Atlas der mittel- und jungtertiären dispersen Sporen- und Pollen- sowie der Mikroplanktonformen des nördlichen Mitteleuropas*. 6, *Coniferenpollen*. VEB G. Fischer édit., 234 p.
- Kukla G. et Cilek V., 1996. Plio-Pleistocene megacycles: record of climate and tectonics. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 120 : 171-194.
- Kvacek Z., 2003. Do extant analogues of palaeotropical elements reliably reflect climatic signal? Workshop on "Tropical and Subtropical elements in the West Eurasian Neogene", Progr. "Environments and Ecosystem Dynamics of the Eurasian Neogene", Stuttgart, résumé, 1 p.
- Lobreau-Callen D. et Suc J.-P., 1972. Présence de pollens de *Microtropis fallax* (Celastraceae) dans le Pléistocène inférieur de Celleneuve (Hérault). *C. R. Acad. Sci. Paris*, sér. D, 275 : 1351-1354.
- Maley J., 1970. Contribution à l'étude du Bassin tchadien. Atlas de pollens du Tchad. *Bull. Jard. Bot. Nat. Belgique*, 40 : 29-48.
- Nilsson S., Praglowski J. et Nilsson L., 1977. *Airborne Pollen Grains and Spores in Northern Europe*. Natur och Kultur, Stockholm, 159 p.
- Ozenda P., 1989. Le déplacement vertical des étages de végétation en fonction de la latitude : un modèle simple et ses limites. *Bull. Soc. géol. France*, 8 : 535-540.
- Pons A., 1964. Contribution palynologique à l'étude de la flore et de la végétation pliocènes de la région rhodanienne. *Ann. Sci. nat., Bot.*, sér. 12, 5 : 499-722.
- Popescu S.-M., 2001a. *Végétation, climat et cyclostratigraphie en Paratéthys centrale au Miocène supérieur et au Pliocène inférieur d'après la palynologie*. Thèse, Univ. Lyon 1, 223 p.
- Popescu S.-M., 2001b. Repetitive changes in Early Pliocene vegetation revealed by high-resolution pollen analysis : revised cyclostratigraphy of southwestern Romania. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 120 : 181-202.
- Popescu S.-M., sous presse. Late Miocene and Early Pliocene environments in the southwestern Black Sea region from high-resolution palynology of DSDP Site 380A (Leg 42B). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*
- Quézel P. et Barbero M. 1982. Definition and characterization of mediterranean-type ecosystems. *Ecol. Med.*, 8 : 15-29.
- Reille M., 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Lab. Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 520 p.
- Reille M., 1995. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Suppl. 1. Lab. Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 327 p.
- Reille M., 1998. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Suppl. 2. Lab. Botanique Historique et Palynologie, Marseille, 521 p.
- Richard P., 1970. Atlas pollinique des arbres et de quelques arbustes indigènes du Québec. *Naturaliste can.*, 97, 1 : -306.
- Russo Ermolli E., 1994. Analyse pollinique de la succession lacustre pléistocène du Vallo di Diano (Campanie, Italie). *Ann. Soc. géol. Belgique*, 117, 2 : 333-354.

- Schuler M., 1988. *Environnements et paléoclimats paléogènes. Palynologie et biostratigraphie de l'Eocène et de l'Oligocène inférieur dans les fossés rhénan, rhodanien et de Hesse*. Thèse, Univ. Strasbourg, 80 p.
- Shackleton N.J., Hall M.A. et Pate D., 1995 Pliocene stable isotope stratigraphy of ODP Site 846. *Proc. Ocean Drill. Progr., Sci. Res.*, 138 : 337-355.
- Subally D., Bilodeau G., Tamrat E., Ferry S., Debard E. et Hillaire-Marcel C., 1999. Cyclic climatic records during the Olduvai Subchron (Uppermost Pliocene) on Zakynthos Island (Ionian Sea). *Geobios*, 32, 6 : 793-803.
- Subally D. et Quézel P., 2002. Glacial or interglacial: *Artemisia* a plant indicator with dual responses. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 120 : 123-130.
- Suc J.-P., 1980. *Contribution à la connaissance du Pliocène et du Pléistocène inférieur des régions méditerranéennes d'Europe occidentale par l'analyse palynologique des dépôts du Languedoc-Roussillon (sud de la France) et de la Catalogne (nord-est de l'Espagne)*. Thèse, Univ. Montpellier 2, 2 vol., 198 p.
- Suc J.-P., 1996. Late Neogene vegetation changes in Europe and North Africa. *Europal Newslett.*, 10 : 27-28.
- Suc J.-P. et Bessais E., 1990. Pérennité d'un climat thermo-xérique en Sicile, avant, pendant, après la crise de salinité messinienne. *C.R. Acad. Sci. Paris*, sér. 2, 310 : 1701-1707.
- Suc J.-P. et Bessedik M., 1981. A methodology for Neogene palynostratigraphy. Intern. Symp. Concept. Meth. Paleo., Barcelone : 205-208.
- Suc J.-P., Bertini A., Combourieu-Nebout N., Diniz F., Leroy S., Russo-Ermolli E., Zheng Z., Bessais E. et Ferrier J., 1995. Structure of West Mediterranean vegetation and climate since 5.3 Ma. *Acta zool. cracov.*, 38, 1 : 3-16.
- Suc J.-P. et Fauquette S., 2003. An overview of Tortonian pollen records and the inferred climatic values around the Mediterranean. EEDEN Plenary Workshop « Birth of the New World », Stara Lesna (Slovaquie), résumés : 76-78.
- Suc J.-P. et Zagwijn W.H., 1983. Plio-Pleistocene correlations between the northwestern Mediterranean region and northwestern Europe according to recent biostratigraphic and paleoclimatic data. *Boreas*, 12 : 153-166.
- Thanikaimoni G., 1987. Mangrove Palynology. *Trav. Sect. Sci. Tech., Inst. Fr. Pondichéry*, 24 : 1-100.
- Thomson P.W. et Pflug H., 1953. Pollen und Sporen des mitteleuropäischen Tertiärs. *Paleontographica*, sér. B, 94, 1-4: 1-138.
- Tiedemann R., Sarthein M. et Shackleton N.J. 1994. Astronomic timescale for the Pliocene Atlantic $\delta^{18}\text{O}$ and dust flux records of Ocean Drilling Program Site 659. *Paleoceanography*, 9, 4 : 619-638.
- Tissot C., Chikhi H. et Nayar T.S., 1994. Pollen of evergreen forests of the Western Ghats, India. *Publ. Dép. Ecologie, Inst. Fr. Pondichéry*, 35 : 1-133.
- Wijmstra T.A. et Groenhart M.C., 1983. Record of 700,000 years vegetational history in Eastern Macedonia (Greece). *Rev. Acad. Colomb. Ciencias Ex., Fis. Natur.*, 15 : 87-98.
- Zagwijn W.H., 1960. Aspects of the Pliocene and early Pleistocene vegetation in The Netherlands. *Meded. Geol. Sticht*, sér. C, 3, 5 : 1-78.
- Zagwijn W.H., 1986. Plio-Pleistocene climatic change : evidence from pollen assemblages. *Mem. Soc. Geol. It.*, 31 : 145-152.