Apports des microfossiles non-polliniques à l'histoire du pastoralisme sur le versant nord pyrénéen. Entre référentiels actuels et reconstitution du passé

Carole Cugny

▶ **To cite this version:**

Carole Cugny. Apports des microfossiles non-polliniques à l'histoire du pastoralisme sur le versant nord pyrénéen. Entre référentiels actuels et reconstitution du passé. Environnement et Société. Université Toulouse le Mirail - Toulouse II, 2011. Français. NNT : . tel-00854984v1

HAL Id: tel-00854984

https://theses.hal.science/tel-00854984v1

Submitted on 2 Sep 2013 (v1), last revised 17 Feb 2014 (v2)

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.

Sommaire

PARTIE 1 - INTRODUCTION GENERALE 7

I. Introduction et problématique 7

II. Les microrestes ou microfossiles non-polliniques 11

II.1. Aspects théoriques et conceptuels 11

II.1.1. Travaux fondateurs de « l'école Néerlandaise » et orientations récentes 11

II.1.2. Notion de Type 14

II.1.3. Une vision à la fois large et compartimentée des écosystèmes passés 15

II.1.3.1. Nature et diversité des MNP 15

II.1.3.2. Champignons 16

II.1.4. Bilan/conséquences 21

II.2. Champignons coprophiles 23

II.2.1. Nature du signal coprophile et degrés de coprophilie 23

II.2.2. Assemblages coprophiles 26

II.3. De l'utilité des référentiels actuels 28

PARTIE 2 - DEMARCHE, TERRAINS ET METHODES 31

I. Démarche et objectifs de recherche 31

II. Les terrains dans les Pyrénées Basques et Béarnaises 34

II.1. Principales caractéristiques physiques et biogéographiques 34

II.1.1. Le Massif d'Iraty 35

II.1.2. La haute vallée d'Ossau 35

II.1.3. Le secteur de Gabarn sur le piedmont des deux Gaves 36

II.2. Pratiques pastorales actuelles 37

III. Méthodes 39

III.1. Acquisition de la donnée palynologique - nomenclature et terminologie des MNP 39

III.1.1. Extraction des palynomorphes et microscopie 39

III.1.2. Identification des palynomorphes 40

III.1.3. Codage, classement et terminologie des microfossiles non-polliniques 41

III.1.3.1. Codage des Types 41

III.1.3.2. Critères de classement 42

III.1.3.3. Nomenclature et terminologie 45

III.1.3.4. Illustrations et descriptions des principaux microrestes non-polliniques 46
III.1.4. Sélection des Types de spores d'Ascomycètes de groupes coprophiles 47
III.2. Comptage, expression et représentation des données 51

PARTIE 3 - REFERENTIELS DE MNP EN ZONES D'ESTIVES 53

I. Référentiel au Pays Basque 57
I.1. Matériels et méthodes 57
I.1.1. Stratégie d'échantillonnage et travail de terrain 57
I.1.2. Acquisition, expression et traitements statistiques des données non-polliniques 60
I.2. Résultats 65
I.2.1. Distribution des cortèges de microfossiles modernes dans les communautés végétales du massif d'Iraty65
I.2.2. Test sur les relations entre Ascomycètes de groupes coprophiles et Pression Pastorale Totale 68
I.3. Discussion 69
I.3.1. Microfossiles-non polliniques et types de végétation 69
I.3.2. Ascospores de genres coprophiles et Pression Pastorale Totale 70
I.4. Conclusions 73

II. Référentiel en haute vallée d'Ossau 75
II.1. Matériels et méthodes 78
II.1.1. Sélection des sites 78
II.1.2. Travail de terrain et acquisition des descripteurs environnementaux 82
II.1.2.1. Protocole d'échantillonnage 82
II.1.2.2. Acquisition des descripteurs environnementaux 83
II.1.3. Travail en laboratoire et acquisition des données MNP 87
II.1.4. Traitements statistiques des données 88
II.1.4.1. Végétation et typologie des sites 88
II.1.4.2. Microfossiles non-polliniques 89
II.2. Résultats 92
II.2.1. Variables environnementales et typologie des sites 92
II.2.1.1. Groupements de végétation 92
II.2.1.2. ACP sur les variables environnementales quantitative et typologie des sites 96
II.2.2. Microfossiles non-polliniques 101
II.2.2.1. Nature et répartition des microfossiles dans les sites 101
II.2.2.2. Relations microfossiles / variables environnementales 110
II.2.2.3. Relations ascospores de groupes coprophiles / variables pastorales 116
II.3. Discussion 124
II.3.1. Gradients et cortèges de microrestes dans les espaces pastoraux du Haut-Ossau 124

II.3.1.1. Cortèges fongiques forestiers – distance aux forêts 126
II.3.1.2. Cortèges fongiques associés aux brûlages 128
II.3.1.3. Cortèges fongiques associés aux taxa du groupement Junip et aux faciès à Juniperus communis 130
II.3.1.4. Cortèges non-polliniques des milieux ouverts et des zones humides 131
II.3.2. Ascospores de groupes coprophiles et indicacteurs pastoraux 134
II.3.2.1. Indicateurs de l'activité du bétail et de l'embousement local 134
II.3.2.2. Cortèges généraux 140
II.3.3. Valeur indicatrice spatiale des microrestes – éléments de réflexion 141
II.4. Conclusions 143

PARTIE 4 - APPROCHE FOSSILE 145

I. Matériels et méthodes 147
I.1. Aspects généraux 147
I.1.1. Datations et chronologies 147
I.1.2. Dynamiques fossiles des cortèges coprophiles et autres marqueurs d'activités humaines 147
I.1.2.1. Cortèges d'ascospores de groupes coprophiles 147
I.1.2.2. Richesse en Types des cortèges 148
I.2. Massif d'Iraty 149
I.2.1. Tourbière d'Occabe 149
I.2.2. Tourbière de Sourzay 152
I.2.3. Archéologie pastorale à Iraty 154
I.3. Haute vallée d'Ossau, cirque d'Anéou 155
I.3.1. Tourbière de Lalagüe 155
I.3.2. Archéologie pastorale dans le cirque d'Anéou 160
I.4. Piedmont des deux Gaves 163
I.4.1. Tourbière de Gabarn 163
I.4.2. Cadre archéologique sur le piedmont des deux Gaves 164

II. Résultats et interprétations 167
II.1. Massif d'Iraty : les enregistrements de Sourzay et d'Occabe 167
II.1.1. Résultats et interprétations 167
II.1.1.1. Occabe 167
II.1.1.2. Sourzay 178
II.1.2. Histoire pastorale sur le versant Nord d'Occabe 184
II.2. Cirque d'Anéou : séquence de Lalagüe 190
II.2.1. Résultats et interprétations 190
II.2.2. Deux mille ans de pastoralisme dans l'estive d'Anéou 204

II.3. Piedmont des deux Gaves : séquence de Gabarn 207
II.3.1. Résultats et interprétations 207
II.3.2. La tourbière de Gabarn dans l'histoire d'un système agro-pastoral 227

PARTIE 5 - SYNTHESE ET PERSPECTIVES 229

I. Apports et limites des référentiels pour l'interprétation des dynamiques environnementales passées 229

II. Des cortèges coprophiles actuels à l'histoire des dynamiques pastorales 237
II.1. Clés interprétatives et cortèges coprophiles actuels 237
II.2. Dynamiques holocènes et historiques des ascospores de groupes coprophiles 240
II.2.1. Premiers signes d'activités pastorales 240
II.2.2. Trajectoires historiques 242

III. Perspectives 248
III.1. Etudes micro-régionales et transects valléens 248
III.2. Des référentiels… 248
III.2.1. Protocoles expérimentaux 248
III.2.2. Recherche d'analogues spécifiques des contextes tourbeux 249
III.3. … aux collections de référence 250

ANNEXES 253

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES 261

« […] Toutefois l'évolution demeura tardive et lente, car la montagne et, avec elle, le mode de vie pastoral archaïque qui en est l'expression opposèrent une résistance opiniâtre aux modes de vie modernisés qui tendaient à se répandre de la plaine et de l'Océan vers l'intérieur du pays. Aussi la vie humaine, en dépit d'un certain nombre de traits modernes, porte-t-elle encore aujourd'hui, dans les Pyrénées atlantiques orientales, surtout dans leurs parties élevées, la forte empreinte du passé. C'est ce passé toujours présent, obscure épopée du labeur humain, qu'il s'agit tout d'abord de fixer dans les grandes lignes ».

Th. Lefebvre (1933). Les modes de vie dans les Pyrénées Atlantiques Orientales. Livre II Le passé Humain (p 174).

« Effective wildlife management needs historical data on herbivore abundance and its interactions with vegetation, climate and disturbance over longer time periods that is available through observational and archive data ».

Ekblom et Gillson (2010). Dung fungi as indicators of past herbivore abundance, Kruger and Limpopo National Park. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 296(1-2): 14-27 (p 14).

Partie 1 - Introduction Générale

I. Introduction et problématique

Moteur des premières ouvertures forestières néolithiques dans les zones de moyenne et de haute montagne (Galop, 1998; Galop et Vaquer, 2004), le pastoralisme tient aujourd'hui une place centrale dans la gestion et la conservation des écosystèmes et des paysages pyrénéens (Etchelecou et Villar, 2008; Vaccaro et Beltran, 2009). Dans les Pyrénées, comme dans l'ensemble des montagnes d'Europe, le pastoralisme est l'une des rares activités humaines à avoir aussi anciennement et aussi durablement marqué la physionomie et le fonctionnement des milieux, tout en continuant d'en conditionner le devenir. Entre outil de gestion et agent de perturbation (El Aicha et Waterhouse, 1999; Léger *et al.*, 2002; Cholet et Magnon, 2010), la place de l'élevage de montagne est souvent questionnée, discutée entre le « trop » et le « trop peu ». Pour être objectif et opérant, ce dosage nécessite, entre-autres, des connaissances sur les états et les réponses passées des écosystèmes aux activités pastorales, et sur la nature et les états passés de ces activités (pratiques, charges, rythmicités…), comme le résume bien la phrase d'Ekblom et Gillson (2010) placée en épigraphe. Les tourbières tiennent une place singulière dans ces problématiques. Elles sont à la fois des milieux très sensibles et aux forts enjeux patrimoniaux (Dupieux, 1998; Lode, 1999; Cubizolle et Sacca, 2004) et des archives exceptionnelles permettant aux sciences du paléoenvironnement de documenter l'histoire des co-évolutions environnement/sociétés utile aux décideurs et aux gestionnaires (Birks, 1996; Taffs *et al.*, 2006; Gil-Romera *et al.*, 2010; Valsecchi *et al.*, 2010; Chambers et Daniell, 2011). Sans faire abstraction des facteurs climatiques et des nombreuses autres activités humaines qui ont rythmé la vie des montagnes (métallurgie, charbonnage, exploitation des forêts…), le pastoralisme apparaît comme un fil conducteur intéressant pour aborder la longue durée de l'anthropisation des montagnes du Néolithique à nos jours.

Comme ailleurs en Europe, l'organisation traditionnelle du système agro-pastoral Pyrénéen a été profondément bousculée et altérée dans la seconde moitié du XX^{e} siècle (mécanisation et déprise agricole, dépopulation des vallées…), conduisant à d'importants changements socio-économiques et

environnementaux (fermeture des milieux, érosion de la diversité végétale, …) (Lasanta-Martínez *et al.*, 2006; Eychenne, 2011; Galop *et al.*, 2011). Depuis le Moyen Âge au moins, l'organisation traditionnelle des espaces montagnards était basée sur une exploitation rationnalisée et saisonnière des ressources depuis les fonds de vallées où se concentraient les exploitations agricoles et les troupeaux hivernants, jusqu'aux zones d'altitudes dédiées à l'estivage, en passant par les « zones intermédiaires » (granges, bordes, bas-vacants…) aux usages multiples et fréquentées par les troupeaux en début et en fin de saison estivale. Si l'image *archaïque, hermétique* et *immuable* que donnait Lefebvre en 1933 de « l'ancien » mode de vie pastoral est depuis longtemps remise en question, elle n'est pas sans faire un certain écho au fait que le pastoralisme et certains traits des pratiques traditionnelles y sont encore vivants. Aussi, les Pyrénées Atlantiques font-elles aujourd'hui figure d'exception à l'échelle du massif : en 2000, l'élevage y représentait 45% des animaux transhumants et 34% des exploitations pastorales des Pyrénées (Soulas, 2009). Choix aurait pu être fait de s'intéresser aux zones de déprise, à l'Est de la chaîne, mais il nous a semblé qu'aborder la longue durée de l'environnement et du pastoralisme Pyrénéen prenait tout son sens dans un contexte où les pratiques sont encore vivantes et souvent sujettes à débats. D'autres raisons, qui tiennent au cadre scientifique et aux méthodes employées, sont venues étayer ce choix.

Les premiers travaux abordant l'histoire de l'anthropisation et du pastoralisme ont longtemps concerné la partie Est du massif (Galop et Jalut, 1994; Galop, 1998; Métailié *et al.*, 1999; Rendu, 2003). En réponse à ce déphasage, des programmes interdisciplinaires se sont successivement développés dans les Pyrénées occidentales en privilégiant l'association d'approches paléoenvironnementales, archéologiques, géographiques et historiques sur de petits territoires, dans deux zones ateliers distinctes : l'une au Pays Basque, dans le massif d'Iraty, l'autre en Béarn, dans la vallée d'Ossau. Ces recherches, à commencer par celles menées dans les montagnes Basques, ont fortement contribué à éclairer l'histoire des activités humaines à l'Ouest du massif mais elles ont aussi soulevé de nouveaux questionnements. En particulier, a été posée la question de la spatialisation et de la caractérisation des pratiques par la palynologie (Galop *et al.*, 2003a), appelant au développement de nouvelles approches méthodologiques telles que la calibration des signatures polliniques dans les espaces pastoraux d'altitude (Mazier, 2006; Mazier *et al.*, 2006; Mazier *et al.*, 2009). Les études de la pluie pollinique associée à différents types de pratiques et de milieux (Hicks, 1988; Gaillard *et al.*, 1992; Hjelle, 1997; Court-Picon *et al.*, 2005; Mazier *et al.*, 2006; Brun, 2007) contribuent ainsi à améliorer l'interprétation des enregistrements polliniques fossiles en terme d'anthropisation. Ces travaux ont aussi montré la spécificité régionale, voire locale, des signatures polliniques d'anthropisation et, par là-même, la difficulté de transposition des résultats d'un territoire à l'autre. Ainsi, cette thèse a eu pour objectif d'apporter un nouvel outil à ces reconstitutions.

Dans le concert des approches paléoenvironnementales l'étude des microrestes autres que les grains de pollen – les microfossiles dits non-polliniques (MNP) – se généralise depuis peu. Ces microrestes sont pour beaucoup produits par des organismes composant la microflore et la microfaune des tourbières et des lacs exploités comme archives paléoenvironnementales. L'emploi de ces palynomorphes au côté du pollen, des macrorestes végétaux et d'autres sources d'informations paléoenvironnementales, a montré ses potentialités dans la reconstitution des dynamiques locales des sites sondés en relation avec les variabilités climatiques et les activités humaines (van Geel, 1978). Parmi les MNP, les spores de champignons (Ascomycètes) coprophiles ont particulièrement attiré l'attention des palynologues car elles informent sur la présence de faunes herbivores passées (van Geel *et al.*, 1983a; Davis, 1987; van Geel *et al.*, 2003; Davis et Shafer, 2006). Ces spores, considérées comme des indicateurs directs et locaux de déjections, et par extension de bétail, sont à l'évidence un outil privilégié pour l'étude de l'histoire des dynamiques pastorales.

Bien qu'ils soient étudiés depuis les années 1970 au laboratoire Hugo de Vries (Hollande) (ex. Wijmstra *et al.* (1971) cités par van Geel (2006), van Geel (1978)), la prise en compte des MNP par les palynologues reste relativement récente (une vingtaine d'années). Ceci, et la diversité biologique des formes étudiées, fait que cette discipline n'est pas exempte de questionnements : peut-on aisément transposer les connaissances nord-européennes sur les MNP à d'autres contextes biogéographiques ? Quelle est la portée spatiale de l'information non-pollinique ? Quelles sont les relations précises entre spores de champignons saprophytes et coprophiles et activités humaines et pastorales ? De tels questionnements ont ainsi ouvert le champ à de nombreuses recherches et motivé, comme pour l'analyse pollinique, le développement d'approches de calibration des signaux non-polliniques (Mulder et Janssen, 1999; Blackford et Innes, 2006; Prager et al., 2006; de Klerk et al., 2009; Raper et Bush, 2009; Montoya et al., 2010; Gelorini et al., 2011).

L'objectif de cette thèse a été d'employer les microfossiles non-polliniques pour contribuer à la meilleure compréhension de l'histoire des dynamiques environnementales et pastorales sur le versant Nord des Pyrénées Occidentales, au Pays Basque (massif d'Iraty) et en Béarn (vallée d'Ossau). Ce travail est rattaché aux différents programmes interdisciplinaires qui ont pris place ou sont encore en cours sur ces terrains[1]. Pour répondre à la problématique générale centrée sur l'histoire du pastoralisme, les recherches se sont déroulées en deux temps.

[1] Au Pays Basque, les recherches ont bénéficié des apports du **Programme Collectif de Recherche** « *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne Basque* » (SRA Aquitaine ; 1999-2004) et du **projet ATIP-CNRS** « *Paléoenvironnement et Archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel* » (SRA Aquitaine ; 2001-2004), dirigés par D. Galop.

En Ossau, les recherches ont été menées dans le cadre du **projet PALEOSSAU** « *Approches paléoenvironnementales de l'anthropisation des vallées d'Ossau et des Gaves* » associé au programme **Programme Collectif de Recherche** « *Dynamiques sociales, spatiales et environnementales dans les Pyrénées Centrales* » (Parc national des Pyrénées – SRA Aquitaine ; 2006-2008),

Dans un premier temps, les travaux se sont attachés à définir l'applicabilité des connaissances actuelles sur les microfossiles non-polliniques aux terrains d'étude, et à préciser les qualités de marqueurs pastoraux des spores d'Ascomycètes coprophiles. Pour ce faire, une approche actualiste a été conduite : deux référentiels de MNP ont été construits dans les zones d'estives du Massif d'Iraty et de la haute vallée d'Ossau, territoires particulièrement adaptés à l'étude des relations entre MNP et pratiques pastorales dans la mesure où ce sont deux zones encore très fréquentées par les troupeaux.

Dans un second temps, les microfossiles non-polliniques ont été analysés dans quatre séquences tourbeuses pour évaluer leur contribution à la meilleure compréhension de l'histoire des activités pastorales entre zones d'altitude et de piedmont. Deux séquences documentent respectivement l'Holocène (Occabe) et les deux derniers millénaires (Sourzay) dans le massif d'Iraty. Les deux autres enregistrements ont été prélevés aux extrémités d'un transect en Ossau : le premier (Lalagüe) documente la période historique dans la haute vallée d'Ossau, et le second (Gabarn), les huit derniers millénaires au piedmont des Gaves d'Aspe et d'Ossau.

Les chapitres suivants abordent les aspects théoriques et méthodologiques relatifs à l'étude des MNP et à l'écologie des Ascomycètes coprophiles ; éléments à partir desquels les objectifs précis de ce travail ont été définis.

---

dirigé par C. Rendu et D. Galop, ainsi que de l'**Action Collective de Recherche** *« Rythmes et causalités des dynamiques de l'anthropisation en milieu montagnard : l'exemple de la construction des territoires pyrénéens de la fin du Mésolithique à l'aube de notre ère* » (CNRS - INRAP- Ministère de la Culture ; 2004-2007), du **programme** « *Espaces intermédiaires pyrénéens* » (Ministère de la Culture – ADAPA ; 2005-2008) et du **projet PEPS-INEE** « *BIOPAST : Biodiversité et Pastoralisme. Propositions méthodologiques pour une approche interdisciplinaire des relations diversité végétale/pratiques pastorales dans la longue durée* » (INEE ; 2009-2010), dirigés par D. Galop.

II. Les microrestes ou microfossiles non-polliniques

On appelle *palynomorphes non-polliniques*[2], *Microrestes Non-Polliniques* ou *Microfossiles Non-Polliniques* (MNP), les palynomorphes autres que le matériel pollinique (grains de pollen et spores d'Embryophytes) rencontrés dans le palynofaciès. Le terme *non-pollinique* est révélateur de l'aspect vaste que peut revêtir l'étude de ces microfossiles dont les natures (taxonomie) et les formes (types de restes) sont nombreuses et susceptibles de varier d'un site à l'autre, mais aussi probablement d'un analyste à l'autre. Globalement, les MNP regroupent des microrestes d'origines fongique (ex. spores, fructifications, mycéliums), algale (spores, cellules et cœnobes), végétale, protozoaire (thèques), métazoaire (fragments de cuticules, griffes, poils, œufs…), résistants aux conditions de sédimentation et aux préparations palynologiques. Ces premiers éléments donnent un aperçu de la diversité des MNP ; diversité qui leur confère un grand pouvoir d'indicateurs paléoenvironnementaux. Dans cette partie sont présentés les fondements théoriques et conceptuels de l'étude des MNP, en tant que branche de la palynologie (II.1). Un accent sera mis sur les microrestes fongiques et sur les Ascomycètes coprophiles (II.2), groupe clé dans la problématique de cette recherche. Enfin, pour mieux définir nos limites et nos objectifs de recherche, nous aborderons en II.3 une approche méthodologique récente permettant de répondre aux questions latentes liées à cette discipline naissante : les référentiels de MNP.

II.1. Aspects théoriques et conceptuels

II.1.1. Travaux fondateurs de « l'école Néerlandaise » et orientations récentes

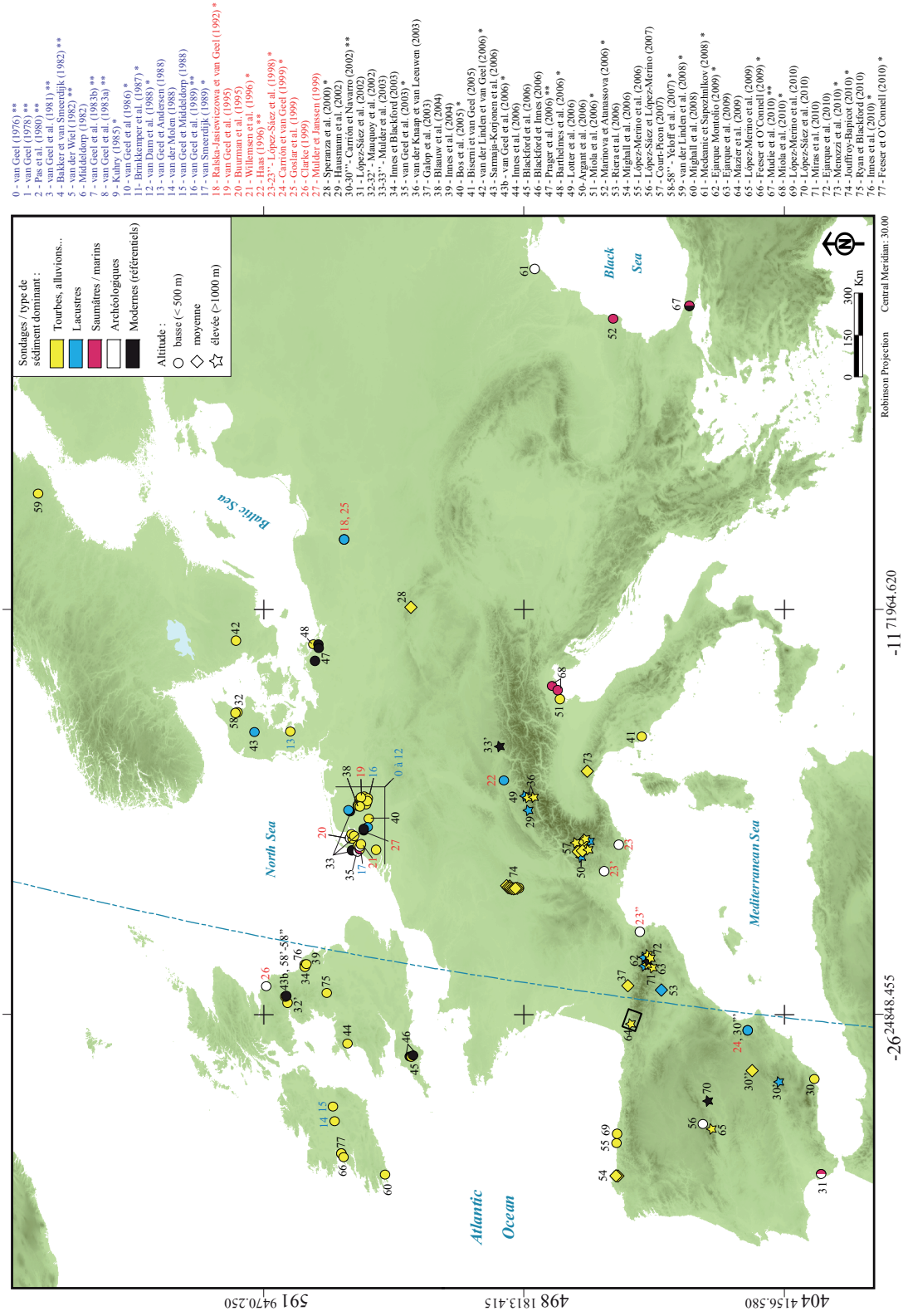
B. van Geel est à l'origine des premiers travaux fondateurs sur les microfossiles non-polliniques, à commencer par la continuation et la publication de sa Thèse de Doctorat (van Geel, 1976a, 1978). Par la suite de nombreux travaux émaneront de l'Université d'Amsterdam (laboratoire Hugo de Vries) ou en collaboration avec B. van Geel (ex. van Geel (1976b, 1978), van Geel *et al.* (1981; 1983a; 1983b; 1986; 1989b), Pals *et al.* (1980), Bakker et Smeerdijk (1982), van der Wiel (1983), Garneau (1987), van Dam *et al.* (1988)). L'*approche non-pollinique* est née de ces études exhaustives, menées souvent à très haute résolution (centimétrique), du contenu micro- (pollens, MNP, parfois diatomées) et macroscopique (macrorestes végétaux, animaux) de séquences sédimentaires (tourbeuses ou lacustres ; naturelles ou en contexte archéologique), visant à optimiser le corpus d'informations paléoenvironnementales utiles à l'interprétation des changements locaux (faune et flore locales) et régionaux (grands types de végétation) en connexion avec le climat et les activités humaines. Ces travaux concernent principalement le Nord-Ouest de l'Europe, avec une forte concentration des recherches sur des registres Holocènes et Tardiglaciaires des

[2] Traduction littérale du terme *non-pollen palynomorphs* (NPP) tel que formalisé par van Geel (2001).

Pays-Bas (Carte 1). Ces études ont produit les descriptions, les illustrations (photographies) et les interprétations sur l'écologie de plus de 500 Types de microfossiles ; informations compilées en 1998 dans un atlas « informel » (van Hoeve et Hendrikse, 1998). Les travaux de l'*école Néerlandaise* servent aujourd'hui de base à la grande majorité des palynologues qui utilisent les MNP.

A partir des années 1990, l'utilisation des MNP s'est peu à peu généralisée au travers d'approches multi-critères (multi-proxy) tout en s'étendant à de nouveaux domaines biogéographiques (cf. Carte 1 pour l'Europe) et à des registres sédimentaires de plus en plus diversifiés (lacustres, tourbeux, alluviaux, côtiers, marins ou archéologiques). Dans ce contexte, la prise en compte des MNP a souvent pris une forme plus sélective en se concentrant, dans une perspective interprétative, sur des microrestes ou des groupes bien documentés par les études précitées. Cette période marque, entre autres, l'avènement de l'utilisation des Ascomycètes coprophiles et autres 'marqueurs' d'anthropisation dans les recherches sur les paléofaunes et sur les relations Homme/Environnement depuis le Mésolithique (Ralska-Jasiewiczowa et van Geel, 1992; Buurman *et al.,* 1995; Hausmann *et al.,* 2002; Burney *et al.,* 2003; Innes et Blackford, 2003; van Geel *et al.,* 2003; Bos *et al.,* 2005).

Les MNP sont actuellement étudiés dans des registres répartis sur tout le globe (Amériques (Davis, 1987; Kuhry, 1997; Medeanic *et al.,* 2003; Mauquoy *et al.,* 2004; Almeida-Lenero *et al.,* 2005; Graf et Chmura, 2006; Medeanic, 2006; Rull *et al.,* 2008; Borromei *et al.,* 2010; McAndrews et Turton, 2010; Montoya *et al.,* 2010), domaine Arctique (Aptroot et van Geel, 2006; Andreev *et al.,* 2008; de Klerk *et al.,* 2009; Gauthier *et al.,* 2010; van Geel *et al.,* 2010), Asie (Limaye *et al.,* 2007; Miehe *et al.,* 2009; Kramer *et al.,* 2010), Afrique (Carrión *et al.,* 2000; Burney *et al.,* 2003; Ekblom et Gillson, 2010; Gelorini *et al.,* 2011; van Geel *et al.,* 2011)). Le développement des travaux est resté important en Europe, en particulier en Europe du Nord-Ouest (Îles Britanniques, Hollande, Allemagne), l'arc Alpin et la Péninsule Ibérique mais a été, jusqu'à très récemment (ex. Court-Picon, 2007; Jouffroy-Bapicot, 2010), plus limité en France (Carte 1 ; López-Sáez *et al.*, 1998; Galop *et al.*, 2003b). Les études les plus proches de notre secteur de recherche sont relativement récentes et concentrées au Nord de l'Espagne : sur le versant Sud et le piedmont des Pyrénées de l'Est (Riera *et al.,* 2006; Ejarque *et al.,* 2009; Ejarque Montolio, 2009; Ejarque *et al.,* 2010; Miras *et al.,* 2010) et sur la façade Atlantique, au Nord des Monts Cantabriques (López-Merino *et al.,* 2006; Mighall *et al.,* 2006; López-Merino *et al.,* 2010). Nous disposions donc au démarrage de ce travail de peu de références sur l'applicabilité des connaissances sur les MNP, acquises dans les grands sites du Nord-Ouest de l'Europe, à des zones plus méridionales et d'altitude (cf. Carte 1) comme les Pyrénées Occidentales.



Carte 1. Principales publications prenant en compte des microfossiles non-polliniques (au moins trois ou quatre Types) en Europe Occidentale et Centrale (arrêt du référencement en cours d'année 2010). Références marquées ** : décrivent et illustrent tous/de

nombreux Types de microfossiles ; * : illustrent (et parfois décrivent) un ou plusieurs Types, nouveaux pour l'étude ou déjà connus. Rectangle noir : zone d'étude sur le versant Nord des Pyrénées Occidentales.

II.1.2. Notion de Type

Dans l'approche *non-pollinique* présentée précédemment, les microfossiles sont organisés en Types[3] (codés/numérotés) ; notion qui ne correspond pas à celle(s) utilisée(s) en pollen-analyse, notamment en termes d'implications taxonomiques (van Geel, 1978; Cook, 2009). Un Type peut être défini comme une « *unité morphologique*[4], *plus ou moins homogène et pas nécessairement identifiée à un niveau taxonomique* » (cf. van Geel, 1978). En ce sens, la classification (et par suite la nomenclature et la terminologie ; cf. Partie 2) du matériel non-pollinique peut-être comparée à la *classification intrinsèque* (Joosten et de Klerk, 2002) pratiquée en palynologie anté-Quaternaire, pour laquelle il n'existe pas de matériel de référence moderne ; matériel qui permet à la pollen-analyse Quaternaire d'établir des *catégories taxonomiques actuelles* (Birks et Birks, 1980), de rang et de composition taxonomiques connus. Pour l'approche non-pollinique, le matériel moderne est (à priori) disponible mais il n'existe pas (ou peu) de *catégories taxonomiques actuelles* de référence. Les raisons sont multiples, la première étant la diversité des formes rencontrées sur les plans taxonomiques rendant la constitution d'atlas et de clés peu aisée. Dans ses premiers travaux, van Geel (ex. 1978) soulignait pourtant déjà la nécessité d'identifier les mycètes associés à la végétation des tourbières pour optimiser identification et interprétation du matériel fongique fossile.

Pour identifier le matériel fossile, l'analyste a donc recours à une littérature dispersée dans différents domaines de la biologie (algologie, mycologie, microbiologie, zoologie…), ou doit faire appel à des spécialistes de ces disciplines (cf. van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1989b; van Geel, 2001; Prager *et al.,* 2006). Il faut ajouter le caractère souvent incomplet de la littérature en actuo-écologie qui peut-être inadaptée à l'identification du matériel fossile altéré par les conditions de sédimentation et par les préparations palynologiques (Prager *et al.,* 2006). Ainsi, de nombreux microfossiles, parfois parmi les plus abondants, restent indéterminés ou identifiés à un niveau taxonomique large (van Geel, 2001). L'ensemble de ces raisons justifie l'emploi de Types codés, et non de taxa : qu'il soit identifié ou non, chaque microfossile est regardé comme un objet potentiellement porteur d'informations paléoenvironnementales (van Geel, 1978).

---

[3] Pour éviter toute confusion, les MNP, en tant qu'objets, sont notés 'Type' (ex. « le Type HdV-495 », « les Types coprophiles »). De même, le terme 'spore' désignant ici le plus souvent les spores fongiques ou algales, c'est sous le terme 'pollen' (ou « matériel pollinique », « pluie pollinique », etc.) que sont nommés les grains de pollens et les spores d'Embryophytes étudiés en pollen-analyse. Le terme 'grains de pollen' est employé pour désigner les pollens des Spermatophytes en particulier.

[4] Groupe d'objets présentant des caractères morphologiques communs mais pas, ou pas suffisamment, de caractères discriminants.

La littérature où sont décrits et illustrés les MNP est elle aussi très dispersée. Il n'y a à l'heure actuelle pas de synthèse (ex. atlas, clés) sur les connaissances récentes utiles à l'identification et à l'interprétation des données non-polliniques. Il n'existe pas non plus de terminologie et de nomenclature précises, en dehors de la typologie proposée par van Geel (ex. 1978).

II.1.3. Une vision à la fois large et compartimentée des écosystèmes passés

II.1.3.1. Nature et diversité des MNP

De nombreux « règnes » du vivant sont représentés dans les spectres non-polliniques des zones humides et des tourbières, types d'écosystèmes sur lesquels nous centrerons notre propos. La préservation sélective du matériel (sédimentation et préparations palynologiques) réduit cependant la diversité fossile observée par rapport à la diversité originelle (van Geel et Aptroot, 2006; Yeloff *et al.,* 2007). Les difficultés de détermination des microrestes constituent la principale limite interprétative, en restreignant l'accès à l'écologie des organismes qui les ont produits (van Geel et Aptroot, 2006), quand celle-ci est connue. La valeur indicatrice ('écologie') de nombreux microfossiles est donc en grande partie déduite de leurs observations dans différents types de sédiments et du croisement avec d'autres sources d'informations paléoenvironnementales (ex. pollen, graines et autres macrorestes végétaux (van Geel (2001)).

Parmi les producteurs primaires, un certain nombre d'algues, principalement des algues vertes, sont représentées par leurs spores ou leurs cellules végétatives. Ce sont par exemple des zygo-/aplanospores d'algues vertes filamenteuses ou unicellulaires (*Spirogyra, Zygnema, Mougeotia, Debarya, Closterium, Chloromonas*) ou des parois cellulaires de formes coloniales planctoniques (ex. *Pediastrum, Botryococcus, Scenedesmus*) (van Geel, 1976b, 1978; van Geel et van der Hammen, 1978; van Geel et Grenfell, 1996). Les algues sont d'un intérêt particulier pour le paléoécologue du fait de leurs aptitudes à renseigner sur les niveaux d'eau, leur température, leur trophisme, leur composition chimique ou encore leur pH (Bellinger et Sigee, 2010). On peut également citer les restes de petits Métazoaires qui renseignent sur la présence et le statut des compartiments auxquels ils sont inféodés dans les zones humides (eau, vase, surface des végétaux etc.) : œufs de turbellariés (*Neorhabdocoela*), loricas et œufs de rotifères, restes et œufs de tardigrades, restes d'Arthropodes divers, etc. (ex. van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; van Geel et Middeldorp, 1988; van Geel *et al.,* 1989b; Ralska-Jasiewiczowa et van Geel, 1992; Haas, 1996; van Geel, 1998). Les champignons constituant une part importante, souvent dominante, des spectres non-polliniques des tourbières (van Geel, 2001; van Geel et Aptroot, 2006), nous nous attacherons plus précisément à présenter ce groupe.

II.1.3.2. Champignons

« […] tandis que la végétation structure le milieu, les champignons expriment son fonctionnement ».

P-A Moreau (2002) Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord (p.1).

Les microrestes fongiques sont essentiellement des spores. Ce sont les spores relativement grandes, aux parois épaisses et le plus souvent pigmentées (mélanisées), qui sont préservées (van Geel, 2001; van Geel et Aptroot, 2006; Yeloff *et al.,* 2007) et résistent aux préparations palynologiques (Pirozynski, 1990; Prager *et al.,* 2006) : les spectres fongiques fossiles sont dominés par les ascospores et les conidies. Des chlamydospores, basidiospores, téliospores ou urédospores, mais aussi des fructifications (ascomes) ou des fragments de mycéliums et leurs formes particulières (ex. hyphopodies) ne sont pas rares, mais généralement moins nombreux et diversifiés. Les principaux producteurs de microrestes fongiques appartiennent donc aux 'micromycètes', dominés par des Ascomycètes et leurs anamorphes (formes mitosporiques, asexuées). Egalement en conséquence de la sélectivité par la taille et par l'épaisseur des spores qui sont donc les plus lourdes, celles-ci sont considérées en contexte tourbeux comme d'origine locale, c'est-à-dire préservées *in-situ, sur ou proche de leur lieu de production* (van Geel, 2001) *par des populations fongiques autochtones* (Pirozynski, 1990). Une comparaison avec les atlas d'aérobiologie (ex. Käärik *et al.,* 1983; Lacey et West, 2006) montre la faible représentation d'un bon nombre des spores de l'air, petites et hyalines, dans les spectres fossiles. Des processus de dispersion et de transport de matériel résistant par l'air ou par les ruissellements (spores aériennes, spores du sol), ou 'intrusifs' (ex. mycorhizes ou parasites associées aux racines de la végétation locale) (van Geel et Andersen, 1988; Pirozynski, 1990), bien que mal connus, ne doivent cependant pas être négligés dans l'interprétation des spectres fongiques fossiles.

Les champignons sont présents sur toute la planète et sont susceptibles d'occuper tous types de compartiments (sol, air, eau, neige, …) dans tous types de milieux, y compris les plus froids (Frisvad, 2008), en se développant en parasites, symbiontes ou saprophytes sur une grande variété d'hôtes et de substrats (végétaux, champignons, animaux, matière organique morte…). Outre la variété des habitats et des statuts trophiques, l'attention du paléoécologue doit également porter sur l'importance numéraire des champignons, leur diversité sur la planète étant estimée 5 à 7 fois supérieure à celle des végétaux (Hawksworth, 2001), avec cependant moins de 5% d'espèces connues (Mueller et Schmit, 2007). Même si elle n'est pas encore complètement comprise, la place des champignons est centrale parmi les micro-organismes décomposeurs des tourbières (Williams et Crawford, 1983; Moreau, 2002; Thormann, 2006) et des écosystèmes aquatiques (Wong *et al.,* 1998). Les Ascomycètes et les Basidiomycètes dominent la

mycoflore des tourbières (respectivement 46% et 40% des espèces connues recensées, selon Thormann et Rice (2007)). Pour des raisons pratiques, les études mycocœnologiques[5] de ces milieux privilégient les formes macroscopiques observables sur le terrain, comme les Basidiomycètes à grands carpophores (cf. Moreau, 2002; Moreau et Courtecuisse, 2003) ; mais ce groupe produit peu de spores fossiles. L'étude des 'micromycètes' se place à une autre échelle (substrat-dépendante ; 'mycosynusiale'), plus axée sur la réalisation d'inventaires, la définition de la richesse, de la diversité ou d'assemblages fongiques associés à certains types de végétaux vivants ou en décomposition (ex. Dooley, 1970; Voglmayr, 1997; Ho *et al.,* 2001; Thormann *et al.,* 2004; Neubert *et al.,* 2006; Rhadica et Rodriguez, 2007; Latiffah *et al.,* 2010) ou bien sur la compréhension de leur rôle dans les processus de dégradation de la matière organique (ex. Thormann *et al.* 2002; 2003). Dans une synthèse d'études de tourbières d'Europe, d'Asie, d'Amérique du Nord et du Sud, Thormann (2006) évalue le nombre d'espèces connues de micromycètes à 408 anamorphes (présumés) d'Ascomycètes, 67 Zygomycètes, 28 Chytridiomycètes, 22 Ascomycètes téléomorphes, 25 Basidiomycètes ; 106 taxa sont indéterminés (comprenant levures et formes stériles). Les connaissances ne sont pas équivalentes pour chacun de ces groupes, comme pour les Chytridiomycètes et les Ascomycètes téléomorphes, sous-représentés dans ces études par rapport aux formes les plus prolifiques. Les genres mitosporiques dominants (ex. *Aspergillus, Penicillium, Acremonium, Trichoderma, Oidiodendron*…), par ailleurs cosmopolites et forts sporulateurs (Thormann, 2006), ne produisent pas des spores 'fossilisables'.

Etudier dans la longue durée les spectres fongiques de séquences tourbeuses, c'est explorer la production d'une part (fraction préservée) des (micro)mycocœnoses associées, de manière plus ou moins spécifique (Dooley, 1970), aux stades successifs de leur développement, lesquels sont caractérisés par des conditions hydriques et des assemblages floristiques particuliers. Les connaissances des communautés microbiennes de ces milieux (identification, autoécologie, répartition) sont cependant encore lacunaires (Hyde *et al.,* 2007; Shearer *et al.,* 2007; Thormann et Rice, 2007) si on les compare aux ponts entre botanique et pollen-analyse. L'approche non-pollinique, combinée en particulier à l'analyse des macrorestes végétaux, a montré non seulement le caractère local (spores et fructifications) mais également les préférences trophiques et hydriques d'un certain nombre de Types et d'assemblages fongiques (van Geel *et al.,* 1995; van Geel, 2001) dont sont donnés ci-après quelques exemples pour différents compartiments/stades de développement des zones humides et des tourbières.

[5] ***Mycocoenose***: « *ensemble de champignons croissant dans une certaine phytocoenose et son environnement, ou, en l'absence de plantes, avec un habitat uniforme* » (Arnolds (1992) in Moreau (2002 ; p 109))

- ***Cortèges des stades ombrotrophes***

De nombreux Types fongiques ont été montrés comme caractéristiques des systèmes ombrotrophes (ex. van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; Kuhry, 1985; Yeloff *et al.,* 2007). Beaucoup sont produits par des parasites de la végétation locale et sont sensibles aux variations du trophisme et des conditions d'humidité de surface et, par extension, de potentiels alliés à la reconstitution des variations des paléoprécipitations et du climat (Yeloff *et al.,* 2007). Pour les phases les plus sèches, on peut citer des parasites de végétaux supérieurs comme *Meliola ellisii* (HdV-14a ; ascospores) et son mycélium caractéristique rencontré sur des macrorestes de feuilles et de tiges de *Calluna* (van Geel, 1978; van Geel et Aptroot, 2006). Le Type HdV-10 (conidies ; taxon indéterminé) est associé aux racines de la plante (van Geel, 1978; van Geel et Middeldorp, 1988; Yeloff *et al.,* 2007). Les spores du Type HdV-12 (conidies ou chlamydospores ; taxon indéterminé) qui ont été observées sur de nombreux macrorestes de végétaux supérieurs et de Bryophytes, marquent également des conditions sèches, souvent avec *Calluna* (van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; Kuhry, 1985), possiblement avec une préférence pour les phases d'augmentation d'humidité (Yeloff *et al.* . 2007). Les ascospores du saprophyte *Byssothecium circinans* (HdV-16) sont associées à des conditions méso- à oligotrophes, dont des molinaies, et absentes des phases très humides (van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; van Geel, 2006). Ces Types fongiques, en particulier les spores indéterminées HdV-10 et HdV-12, ont été pris en compte dans des reconstitutions paléoclimatiques pour la fin de l'Holocène dans des séquences de tourbières ombrotrophes Nord-Européennes (Mauquoy *et al.*, 2002; Blaauw *et al.*, 2004).

De bons marqueurs de Cypéracées peuvent être cités, comme les hyphopodies de *Clasterosporium caricinum* (HdV-126), indicatrices de la présence locale de *Carex* (cf. Pals *et al.,* 1980; van Geel *et al.,* 1983a; van Geel et Aptroot, 2006) ; les conidies de l'Hyphomycète (HdV-25) sont également observables. Les ascospores et les ascomes du HdV-18 ont été montrées corrélées avec les macrorestes d'*Eriophorum vaginatum* (van Geel, 1978; Yeloff *et al.,* 2007). De telles informations obtenues par les parasites de la végétation locale peuvent s'avérer très complémentaires des données polliniques, comme ici en indiquant la présence locale ou externe (terrestre) de taxa (ex. *Carex*) inclus dans le type-pollinique des Cypéracées (cf. van Geel *et al.* 1989 ; van Geel 2001).

- ***Conditions hélophytes à aquatiques***

Certains Types fongiques sont reliés à des conditions plus humides, hélophytes, voire aquatiques. Par exemple, les spores HdV-123 ou les spores HdV-124 rattachées au genre *Percisiospora* (Ascomycota) par van Geel et Aptroot (2006), ont été observées dans des phases hélophytes méso- à eutrophes (Pals *et al.*, 1980 ; Bakker et van Smeerdijk, 1982). Les conidies muriformes du Type HdV-200 seraient produites par un champignon saprophyte sur des végétaux hélophytes en décomposition (ex. *Equisetum fluviatile,*

Phragmites sp., *Carex rostrata*) et suggèreraient, comme les conidies du Type HdV-201, des conditions d'assèchement temporaire successives à des phases aquatiques (Kuhry, 1985; van Geel *et al.,* 1989a). Les conidies du Type HdV-729 semblent quant-à elles associées à des conditions fortement humides à aquatiques et eutrophes (Bakker et van Smeerdijk, 1982; van Geel *et al.,* 1983b), les auteurs les ayant observées dans des niveaux riches en végétation hélophyte et aquatique, algues vertes et Cyanophycées (cf. Volume 2).

- ***Cortèges saprophytes et coprophiles***

Certaines ascospores de Dothideomycetes et de Sordariomycetes (Pezizomycotina, Ascomycètes téléomorphes ; cf. Tableau 1) ont été rapidement observées dans les palynofaciès et reliées aux déjections et à d'autres substrats organiques en décomposition (ex. bois mort) (ex. van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; Bakker et van Smeerdijk, 1982; Davis, 1987). Ces mycètes sont une composante naturelle et importante des communautés saprophytes des zones humides et des tourbières. En effet, selon Thorman (2006), les Ascomycètes téléomorphes des tourbières (3% des micromycètes identifiés dans les tourbières), sont majoritairement représentés par les genres *Chaetomium, Gelasinospora, Sordaria* et *Thielavia ;* quatre genres producteurs de spores colorées et comprenant des espèces coprophiles (Krug *et al.,* 2004). Les synusies auxquelles sont associés ces champignons peuvent être allochtones (Moreau, 2002) dans la mesure où elles sont composées de matière organique qui n'est pas nécessairement produite par la végétation locale : les coprophiles se développent principalement sur les déjections des mammifères herbivores (Lundqvist, 1972; Richardson, 2001) extérieurs aux zones humides ; d'autres saprophytes, en particuliers les lignicoles, bénéficient d'apports extérieurs tels que troncs, branches, brindilles ou feuilles (si le site est non boisé).

Les ascospores de genres ou de groupes coprophiles sont couramment utilisées en palynologie pour révéler la présence d'herbivores sauvages (Innes et Blackford, 2003; Bos *et al.,* 2005; Aptroot et van Geel, 2006), domestiques (Buurman *et al.,* 1995; Willemsen *et al.,* 1996; van Geel *et al.,* 2003; López-Sáez et López-Merino, 2007; Feeser et O'Connell, 2009; Mazier *et al.,* 2009; Gauthier *et al.,* 2010), ou les deux (Davis, 1987; Ralska-Jasiewiczowa et van Geel, 1992; Burney *et al.,* 2003). Les Types concernés par les questions d'anthropisation sont rattachés aux genres coprophiles *Sporormiella, Chaetomium, Neurospora, Gelasinospora, Sordaria, Podospora, Schizothecium, Bombardoïdea, Cercophora, Arnium, Apiosordaria* ou *Coniochaeta* (références dans le Tableau 1). Les Types les plus fréquemment observés et considérés comme coprophiles sont *Sporormiella* (HdV-113), *Sordaria* (HdV-55), *Podospora* (HdV-368) et *Cercophora* (HdV-112). Des relations quantitatives entre biomasse des paléofaunes et signal fongique fossile ont été établies pour les spores du Type *Sporormiella* (Davis, 1987; Davis et Shafer, 2006). Certaines spores ont également pu être rattachées à d'autres types de perturbations, d'origine anthropique

ou non, telles que les brûlages ou les incendies : ascospores de *Neurospora crassa* (HdV-55C ; van Geel, 1978; Bakker et van Smeerdijk, 1982; Innes *et al.,* 2004), *Gelasinospora* et *G.* cf. *retispora* (HdV-2 et -1 ; van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1989a; Innes *et al.,* 2004) ou *Coniochaeta* cf. x*ylariispora* (HdV-6 ; Blackford *et al.,* 2006).

Le groupe des Ascomycètes 'saprophytes/coprophiles' est en réalité l'un des mieux cerné et des plus utilisé en palynologie. Il constitue naturellement un 'proxy' capital pour traiter des questions d'anthropisation. De par leur statut trophique, ces Types sont souvent privilégiés dans les analyses (et sont parfois les seuls pris en compte au côté des pollens), ou bien sont isolés (assemblages de Types ou courbes cumulatives) des autres microfossiles (ex. Hausmann *et al.,* 2002; López-Sáez et López-Merino, 2007; van der Linden *et al.,* 2008; Ejarque Montolio, 2009; Feeser et O'Connell, 2009; Mazier *et al.,* 2009).

- ***Spores allochtones ou intrusives***

Certaines spores fongiques allochtones ont été interprétées comme indicatrices de phénomènes érosifs ou de types de végétation externes au milieu de sédimentation. Ainsi, les chlamydospores rattachées au champignon mycorhizien arbusculaire *Glomus* (van Geel *et al.,* 1989b) peuvent révéler des phénomènes érosifs ayant affecté les sols environnant la zone de dépôt (transport des mycorhizes dans les sols érodés) (ex. Andersen *et al.* (1984) *in* van Geel *et al.* (1989b), López-Merino *et al.* (2010)). Les champignons mycorhiziens ne sont cependant pas absents des zones humides (Rhadica et Rodriguez, 2007; et références citées) et la présence de leurs spores dans les palynofaciès peut aussi être reliée à la végétation locale comme le suggèrent van Geel *et al.* (1989) avec la présence locale de *Betula* à Usselo. Ceci pose la question de la contemporanéité du dépôt de ces spores associées aux racines d'une végétation de surface qui traversent des niveaux plus anciens. Les conidies HdV-10 (sur racines de *Calluna*, cf. ci-avant) sont également non contemporaines des niveaux analysés et leur courbe précède généralement dans les diagrammes celle des pollens d'Ericaceae (cf. van Geel, 1978). Ces exemples rappellent l'intérêt de l'étude des macrorestes végétaux qui permet une analyse critique des résultats en indiquant les éventuelles relations entre un Type fongique (en particulier pour les formes indéterminées) et la végétation locale, ainsi que son compartiment d'origine.

Les ascospores de *Kretzschmaria deusta* (syn. *Ustulina deusta* ; HdV-44) sont un exemple maintenant bien connu de spores allochtones pouvant provenir de boisements adjacents où le champignon (Xylariaceae) parasite les racines/bases des troncs d'arbres décidus (van Geel et Andersen, 1988; Innes *et al.,* 2006). Plus récemment, McAndrews et Turton (2007; 2010) ont utilisé les spores de parasites de plantes cultivées (charbons et rouilles, ex. *Ustilago maïdis, Puccinia sorghi, P. graminis*), transportées dans un lac par l'air et les déjections d'oies (*Branta canadensis*), pour révéler les traces anciennes d'agriculture au

Canada. Les auteurs montrent que certains mycètes peuvent être de meilleurs indicateurs (forte production et dispersion des spores) de cultures que les pollens des plantes concernées (faible production ou dispersion pollinique, ex. *Zea, Cucurbita*).

II.1.4. Bilan/conséquences

Parmi les Types de microfossiles décrits par van Geel et ses collaborateurs, beaucoup ont été observés en Europe et dans le reste du monde, attestant leur caractère cosmopolite. Par exemple, on retrouve les Types fongiques présentés précédemment (des stades ombrotrophes, hélophytes, aquatiques, etc.) dans des séquences tourbeuses de piedmont et d'altitude du Sud de la France et de l'Espagne (López-Sáez *et al.,* 1998; Mighall *et al.,* 2006; Court-Picon, 2007; Ejarque Montolio, 2009; López-Merino *et al.,* 2010). On sait cependant encore peu de choses sur l'applicabilité des valences écologiques décrites pour ces microfossiles dans des registres Nord-Ouest Européens à l'interprétation de séquences plus méridionales ou d'altitude comme celles que nous nous proposons d'étudier. A titre d'exemple, Mighall *et al.* (2006), dont l'étude est l'une des plus proche géographiquement de la nôtre (Carte 1), observent le cortège des Types fongiques HdV-10, *M. ellisii*, HdV-16 et HdV-18 dans deux tourbières ombrotrophes de moyenne montagne et suggèrent que les abondances des ascospores HdV-18 y sont corrélées avec l'augmentation de l'humidité de surface lors de périodes plus arrosées, fait qui n'a jamais été reporté dans les études Nord-Européennes (cf. Yeloff *et al.,* 2007).

Le cosmopolitisme ne s'appliquant pas à tous les microorganismes, de nouveaux microfossiles sont régulièrement décrits (ex. liste en marge de la Carte 1). Cependant, relativement peu d'études exhaustives (référencement, illustration et description) ont été menées depuis les travaux fondateurs Nord-Européens. Ainsi, si nous pouvons espérer utiliser une partie des connaissances actuelles sur les MNP, on ne peut exclure de rencontrer de nouveaux microrestes, en particulier chez les champignons. L'étude des macrorestes n'étant pas envisagée ici, un certain nombre d'éléments utiles à l'analyse critique des résultats fossiles feront certainement défaut.

Il faut convenir que l'analyse du contenu non-pollinique des sédiments tourbeux comporte une forte composante exploratoire. En dehors des questions de détermination des microrestes, un effort particulier devra aussi porter sur la nomenclature et la terminologie qui font actuellement défaut dans la discipline.

Schématiquement, pollen et MNP sont utilisés de manière antagoniste : le pollen pour sa forte composante exogène (renseignant sur l'environnement végétal externe au milieu de sédimentation) et les MNP pour leur forte composante endogène (renseignant sur les conditions locales, liées à la dynamique de la zone sondée). Les exemples connus de spores fongiques allochtones et les possibles associations entre les

communautés fongiques saprophytes avec de la matière organique exogène, signifient que les spectres non-polliniques des tourbières, bien qu'à dominante locale, ne peuvent être considérés comme complètement déconnectés des écosystèmes terrestres adjacents. Ce point est important dans la mesure où la palynologie en zones d'altitude a souvent recours à des registres sédimentaires de faible superficie.

II.2. Champignons coprophiles

Les questions auxquelles les champignons coprophiles sont susceptibles de porter leur contribution dans les recherches sur l'histoire de l'environnement et plus spécifiquement sur celle des espaces montagnards et des pratiques pastorales, concernent : la charge de bétail et son évolution dans le temps, son type, sa diversité, ou encore les périodes et les durées de fréquentation des espaces considérés. Si Davis (1987) ou Davis et Shafer (2006) ont pu montrer une relation entre la densité des paléofaunes herbivores et les fréquences des spores de *Sporormiella* dans des sédiments lacustres (observation confirmée et discutée par Raper et Bush (2009)), van Geel *et al.* (2007) soulignent l'intérêt d'étendre cette considération à l'ensemble des ascospores de genres coprophiles actuellement connues en paléoécologie. L'utilisation du 'proxy' coprophile dans les questions d'anthropisation consiste actuellement à montrer la présence de faune herbivore et l'évolution de sa densité (ex. Innes et Blackford, 2003; Feeser et O'Connell, 2009; Mazier *et al.,* 2009; Ekblom et Gillson, 2010). Il est pourtant crucial de savoir si -et le cas échéant comment- ces microfossiles peuvent être utilisés plus finement dans la détection, la quantification ou la qualification des faunes herbivores passées : pris individuellement, les Types de spores sont-ils porteurs d'informations écologiques différentes ? L'abondance totale, la richesse ou la diversité des ascospores de genres coprophiles sont-elles liées à une charge ou bien encore à une diversité faunistique ? Comment interpréter l'évolution holocène d'assemblages coprophiles ?

Pour aborder ces questions et cerner 'l'outil coprophile', nous mettons ici en regard les principaux traits de l'écologie des Ascomycètes coprophiles, groupe particulièrement étudié en mycologie, avec les états actuels des connaissances et leur utilisation en paléoécologie.

II.2.1. Nature du signal coprophile et degrés de coprophilie

En étudiant les ascospores épaisses et colorées produites par les Sordariomycetes et les Dothideomycetes, la palynologie s'intéresse au signal produit par une partie seulement des mycocœnoses saprophytes et coprophiles. Schématiquement, la succession des principaux groupes de champignons supérieurs sur une déjection d'herbivore débute avec les Zygomycètes (après 2 à 4 jours environ), suivis des Ascomycètes (après 6 à 12 jours environ) et se termine avec les Basidiomycètes (10 à 30 jours environ) (Doveri, 2004).

Les champignons saprophytes qui se développent sur les déjections (champignons coprophiles au sens large) n'ont pas tous les mêmes degrés de coprophilie. Cooke et Rayner (1984) distinguent les *coprophiles stricts* et *coprophiles occasionnels* et décrivent trois grandes catégories d'espèces :

i. *Espèces se développant spécifiquement sur les déjections* (coprophiles stricts) ;

ii. *Espèces coprophiles plus généralistes, capables de se développer sur d'autres types de substrats en décomposition* ;

iii. *Espèces se développant sur d'autres substrats que les déjections mais pouvant occasionnellement les coloniser, sous certaines conditions favorables* (opportunistes).

Les Ascomycètes concentrent beaucoup d'espèces coprophiles et les genres coprophiles comprennent un nombre variable d'espèces coprophiles, elles-mêmes plus ou moins spécifiques de ce mode de vie (Krug *et al.,* 2004). Sur cette base, Krug *et al.* (2004) proposent une estimation des degrés de coprophilie pour les principaux genres d'Ascomycètes coprophiles, avec :

i. *Genres principalement composés d'espèces coprophiles* ;

ii. *Genres composés d'espèces se développant principalement sur d'autres substrats* ;

iii. *Genres mixtes, comprenant de nombreuses espèces coprophiles et non coprophiles*.

Les Ascomycètes strictement coprophiles ont des cycles de vie adaptés au passage dans le tube digestif des herbivores : une fois libérées, les spores (résistantes et généralement munies d'enveloppes et d'appendices gélatineux) adhèrent à la végétation, sont ingérées par les herbivores puis excrétées avec leurs déjections où elles peuvent, si les conditions sont favorables, germer et engendrer de nouveaux individus qui sporuleront à leur tour. Les spores de ces coprophiles dispersent donc sur de courtes distances autour des déjections et ne dispersent pas entre différents habitats (Nyberg Kruys, 2005).

En palynologie, les Types de spores sont le plus souvent identifiés au niveau générique ; on peut supposer qu'ils comprennent des espèces de différents degrés de coprophilie. Le Tableau 1 met en correspondance les types d'ascospores référencés dans la littérature sur les MNP avec les degrés de coprophilie attribués par Krug *et al.* (2004) aux genres correspondants. Certains Types de spores, tels qu'*Apiosordaria verruculosa* (HdV-169) ou *Coniochaeta* cf. *ligniaria* (HdV-172), comprennent certainement une ou peu d'espèces tandis que d'autres, comme *Sporormiella* (HdV-113), *Cercophora* (HdV-112) ou les Sordariales du Type HdV-55, englobent probablement un grand nombre d'espèces (voire d'autres genres).

La question est donc de savoir si les Types de spores d'Ascomycètes de genres coprophiles ont la même aptitude à refléter la présence de déjections ? Autrement dit, ont-ils les mêmes degrés de coprophilie ?

Ascomycètes de genres coprophiles / / nb. approx. d'espèces/ / degrés de coprophile (Krug *et al.*, 2004)				**Types de spores / / valeur indicatrice ('écologie') en palynologie / / principales références**		
Dothideomycetes Delitschiaceae	*Delitschia*	55	●	*Delitschia*		
Sporormiaceae	*Preussia* / S*porormiella* *Sporormia*	>200	● ●	*Sporormiella* (HdV-113)	Coprophile	(Davis, 1987; van Geel *et al.,* 2003)
Phaerotricaceae	*Trichodelitschia*	5	●*	*Trichodelitschia* (HdV-546)		
Sordariomycetes Cerastomataceae	*Melanospora* (incl. *Sphaerodes, Microthecium*)	>120	○	*Sphaerodes*		
(?)	*Pteridiosperma*	3	○	*Pteridiosperma*		(Buurman *et al.,* 1995; van Geel et Aptroot, 2006)
(?)	*Rhytidospora*	5	●	*Rhytidospora* cf. *tetraspora*		(van Geel *et al.,* 1983b; Buurman *et al.,* 1995; van Geel et Aptroot, 2006)
(?)	*Persiciospora*	4	○	cf. *Persiciospora* (HdV-124)		(van Geel et Aptroot, 2006)
Chaetomiaceae	*Chaetomium*	>100	◘	*Chaetomium* (HdV-7A) *Chaetomium globosum* Kunze	Coprophile, ubiquiste, carbonicole	(van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 2003; van Geel et Aptroot, 2006)
Coniochaetaceae	*Coniochaeta*	~80 (~12%●; ~15%◘)	◘	*Coniochaeta* cf. *ligniaria* (HdV-172) *Coniochaeta xylariispora* (HdV-6) *Coniochaeta* sp.	Coprophile, lignicole Saprophyte, carbonicole?	(van Geel *et al.,* 1983a; van Geel *et al.,* 2003; van Geel et Aptroot, 2006) (van Geel, 1978; Blackford *et al.,* 2006; van Geel et Aptroot, 2006) (Aptroot et van Geel, 2006)
Lasiosphaeriaceae	*Arnium*	34	●	*Arnium* (HdV-261) *Arnium* cf. *imitans* (HdV-262)	Coprophile	(van Geel *et al.,* 2003)
	Bombardoïdea	5	●	*Bombardoïdea* (HdV-575)	Coprophile	(Bos *et al.,* 2005; van Geel et Aptroot, 2006)
	Podospora (incl. *Schizothecium*)	~ 200	●	*Podospora* (HdV-368) cf. *Podospora* (BRN-6) cf. *Schizothecium conicum* (BRN-7) *Podospora/Cercophora* (BRN-9)	Coprophiles	(van Geel *et al.,* 1981; van Geel *et al.,* 2003) (Feeser et O'Connell, 2009)
	Apiosordaria	~ 50	○	*Apiosordaria verruculosa* (HdV-169; anc. *Zopfiella*-type, *Tripterospora*-type)	Coprophile	(van Geel *et al.,* 1983b; van Geel et Aptroot, 2006)
	Cercophora	~ 60 (~30●; ~30non●)	◘	*Cercophora* (HdV-112)	Coprophile, lignicole	(van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 2003; van Geel et Aptroot, 2006)
	Zopfiella incl. *Tripterospora*	> 20	◘	*Zopfiella lundqvistii* (HdV-501)		(van Geel *et al.,* 1986; van Geel et Aptroot, 2006)
Sordariaceae	*Sordaria*	> 200	●	*Sordaria* (HdV-55; incl. *Podospora conica*) cf. *Sordaria* (HdV-205)	Coprophiles	(Bakker et van Smeerdijk, 1982; van Geel *et al.,* 1989b; Buurman *et al.,* 1995; van Geel *et al.,* 2003; van Geel et Aptroot, 2006; van Geel *et al.,* 2010)
	Neurospora	> 50	○	*Neurospora crassa* (HdV-55C)	Carbonicole	(van Geel et Aptroot, 2006)
	Gelasinospora	> 50	◘	*Gelasinospora* (HdV-1) *Gelasinospora* cf. *retispora* (HdV-2)	Carbonicoles	(van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1989b; Innes *et al.,* 2004; van Geel et Aptroot, 2006)
Xylariaceae	*Hypocopra*		●	cf. *Hypocopra stercoraria* (BRN-8)	Coprophile ?	(Feeser et O'Connell, 2009)

Tableau 1. Types de spores de copophiles (palynologie) et degrés de coprophilie attribués par Krug *et al.* (2004) aux genres d'Ascomycètes coprophiles correspondants : ● : genres principalement composés d'espèces coprophiles ; ○ : genres composés

d'espèces principalement sur d'autres substrats que les déjections ; ◘ : genres mixtes, comprenant de nombreuses espèces coprophiles et non coprophiles. Les nombres d'espèces sont approximatifs, tirés ou estimés d'après Doveri (2004) et Index Fungorum (CABI, CBS, Landcare Research-NZ ; http://www.indexfungorum.org/). * *Trichodelitschia* : genre de cinq espèces non cité par Krug *et al.* (2004) mais placé dans les genres à dominante coprophile d'après Bell (2005) et Doveri (2004).

II.2.2. Assemblages coprophiles

La présence de champignons coprophiles ne dépend pas seulement de la présence de déjections. De nombreux facteurs biotiques et abiotiques (hygrométrie, température, lumière, pH, etc.) liés au type de fèces et à leur composition, au système digestif et à l'alimentation de l'animal, au milieu de déposition, à la saisonnalité ou encore à la latitude, influencent la composition des mycocœnoses coprophiles (cf. Ebersohn et Eicker, 1992a; Richardson, 2001; Doveri, 2004; Krug *et al.*, 2004; Nyberg Kruys, 2005; Masunga *et al.*, 2006). La majorité des coprophiles est relativement ubiquiste (vis-à-vis des types de déjections) mais certaines espèces semblent afficher des préférences pour un ou plusieurs types de fèces (Lundqvist, 1972; Richardson, 1972; Angel et Wicklow, 1975; Parker, 1979; Wicklow *et al.*, 1980; Ebersohn et Eicker, 1992a; Nyberg Kruys, 2005; Richardson, 2005). Des différences ont par exemple été observées entre les assemblages coprophiles de ruminants (moutons, vaches, chevreuils) et de lagomorphes (Richardson, 1972), d'animaux domestiques et sauvages (Parker, 1979), de moutons et de lapins (Wicklow *et al.,* 1980) ou encore de moutons et de lièvres (Richardson, 2005). Ces observations pourraient cependant être en partie dues à une combinaison de facteurs listés précédemment, dont l'alimentation des animaux (Ebersohn et Eicker, 1992a; Kruys et Ericson, 2008), conditionnée par leur milieu de vie et la phénologie végétale. Le milieu de déposition, ou habitat, joue aussi un rôle important puisque de l'environnement de dépôt dépendent les conditions abiotiques stationnelles (ex. température, humidité, lumière) mais aussi l'apport d'espèces fongiques opportunistes/compétitrices (ex. recrutement d'espèces saprophytes provenant de substrats organiques proximaux) et d'autres organismes coprophiles et coprophages (bactéries, insectes etc..). Ainsi, un même type de crotte déposé dans différents milieux (ex. ouvert, fermé, humide) n'abritera pas forcément la même mycoflore coprophile (Nyberg et Persson, 2002; Krug *et al.,* 2004).

La diversité des coprophiles en un lieu donné augmente avec la concentration en substrats (densité faunistique), la diversité des substrats (diversité faunistique), la diversité des habitats et les différences climatiques (Krug *et al.,* 2004) : comme pour les autres mycocœnoses, la diversité des coprophiles augmente vers les basses latitudes (Richardson, 2001; Richardson, 2006). Des relations inverses sont probables, comme le montrent les observations de Richardson (2008) aux Antilles. Sur ces îles, la mycoflore coprophile se limite aux déjections des herbivores domestiques qui y ont été introduits. La diversité potentielle des coprophiles y est inférieure à celle connue pour les mêmes latitudes. L'auteur conclut que l'isolement (dans la longue durée) vis-à-vis des masses continentales et la faible abondance de la faune mammalienne contribuent à la faible diversité potentielle des coprophiles. Ces éléments renvoient à

une notion d'histoire des mycocœnoses : leur diversité en un lieu donné n'est pas constante dans le temps mais évolue au gré des changements faunistiques et environnementaux en ce lieu.

Ces différences connues dans les assemblages coprophiles sont-elles perceptibles par la palynologie ? Si oui, comment les interpréter ?

L'idée de différencier les faunes passées (ex. animaux domestiques/faune sauvage, type de bétail) par leur signal palynologique coprophile a été soulevée (Buurman *et al.,* 1995; van Geel *et al.,* 2007). Van Leeuwen (2006) a observé dans des échantillons modernes (trappes polliniques) une liaison entre abondance des spores de *Podospora* (HdV-368) et le pâturage par les bovins *vs* faune sauvage. Au vu de ce qui a été dit précédemment sur l'écologie des coprophiles (stricts), il semble pourtant que l'interprétation des assemblages d'ascospores de coprophiles ne puisse se limiter au type de substrat (*i.e.* relation type de crotte/type de faune). L'ensemble des paramètres qui ont été évoqués ramène à des considérations plus générales, englobant les questions des pratiques et des environnements pâturés. On comprend aussi la singularité de l'étude des ascospores de coprophiles dans les milieux particuliers que sont les zones humides et les tourbières.

Ainsi, nous pouvons présumer des grands types de facteurs à prendre en compte/rechercher dans l'interprétation des assemblages coprophiles fossiles :

- Le type de faune, son abondance et sa diversité ;
- Le milieu d'alimentation des herbivores (ex. ouvert/fermé ; diversité floristique) ;
- Le milieu de déposition : défini ici par les conditions locales des zones humides et, peut-être, de leur environnement immédiat;
- Les interactions et l'évolution dans la longue durée de l'ensemble de ces facteurs qui conditionnent l'histoire des mycocœnoses coprophiles en un lieu donné. Ces facteurs sont a priori naturels (faunes sauvages, climat, végétation) jusqu'au début de l'Holocène et, à partir du Néolithique, ils prennent une potentielle composante anthropique (introduction de faunes domestiques, modifications environnementales liées aux activités agro-pastorales).

C'est cette histoire des mycocœnoses coprophiles que nous proposons d'étudier, comme possible témoin des dynamiques pastorales passées, et pour laquelle nous avons besoin de clés interprétatives.

II.3. De l'utilité des référentiels actuels

Inspirées des approches de calibration des signaux polliniques (ex. Gaillard *et al.,* 1992; Räsänen, 2001; Mazier *et al.,* 2006), les études de MNP dans les environnements actuels (*référentiels de MNP*) ont montré leur utilité à l'affinement des connaissances sur l'écologie et sur l'origine spatiale des microrestes (Mulder et Janssen, 1999; Mulder et de Zwart, 2003; Blackford et Innes, 2006; Graf et Chmura, 2006; Prager *et al.,* 2006; Yeloff *et al.,* 2007; de Klerk *et al.,* 2009; Raper et Bush, 2009; Cugny *et al.,* 2010; Montoya *et al.,* 2010; Mudie *et al.,* 2010; Gelorini *et al.,* 2011). Le principe est d'explorer les relations entre microfossiles non-polliniques actuels et paramètres environnementaux des sites où ils ont étés prélevés, généralement dans le but d'obtenir des informations utiles à l'interprétation d'enregistrements fossiles. De nombreuses études de MNP modernes sont basées sur les palynofaciès récoltés pour l'analyse de la pluie pollinique moderne (Mulder et Janssen, 1999; de Klerk *et al.,* 2009; Ejarque Montolio, 2009; López-Sáez *et al.,* 2010; Montoya *et al.,* 2010) ; elles utilisent souvent des échantillons bryophytiques comme substrat collecteur. D'autres sont plus spécifiquement dédiées aux MNP (Mulder *et al.,* 2003; Mulder et de Zwart, 2003; Prager *et al.,* 2006; Yeloff *et al.,* 2007; Mudie *et al.,* 2010). Cependant, à la différence de l'approche pollen-analytique, on ne connaît/ne peut voir que très rarement les compartiments ou les organismes producteurs de microfossiles. Tout au plus émet-on des hypothèses quant aux relations entre microrestes et substrats, plantes ou autres paramètres environnementaux. Ceci se traduit par une grande diversité d'objectifs et de méthodes ; il n'y a pas de standard en la matière. Les champignons font aussi souvent l'objet unique de ces approches (Blackford et Innes, 2006; Graf et Chmura, 2006; Yeloff *et al.,* 2007; Raper et Bush, 2009). Si on s'en tient aux études en contexte continental, les questions posées peuvent être déclinées en trois catégories :

- relations assemblages non-polliniques / type de substrats ou type de milieu, types de végétation, autres paramètres environnementaux (Mulder et Janssen, 1999; Prager *et al.,* 2006; de Klerk *et al.,* 2009; Montoya *et al.,* 2010);
- relations microrestes fongiques / végétation et/ou autres paramètres environnementaux (Mulder *et al.,* 2003; Mulder et de Zwart, 2003; Blackford et Innes, 2006; Yeloff *et al.,* 2007)
- relations champignons coprophiles / pâturage (Blackford et Innes, 2006 ; Graf et Chmura, 2006 ; Raper et Bush, 2009) :

La question de la *source* (origine, ou valeur indicative spatiale des MNP) est souvent abordée de manière secondaire, déduite par exemple de la variabilité inter-échantillons de MNP le long de transects et/ou par comparaison avec la variabilité pollinique des mêmes échantillons. Mulder *et al.* (1999) ont traité cette question par l'étude d'échantillons (bryophytes et litière) le long d'un transect dans des landes à éricacées,

une chênaie et les écotones associés : la plupart des spores fongiques avaient une origine locale, associée à des types de végétation (*Vaccinio-Callunetum, Betulo-Quercetum, Genisto-Callunetum*). Blackford et Innes (2006) et Graf et Chmura (2006) sont arrivés à la même conclusion de valeur 'locale' par comparaison inter-échantillons, en particulier pour les ascospores de coprophiles. Graf et Chmura (2006) observent des différences significatives dans les fréquences des coprophiles entre sites pâturés et non pâturés/fumés distants de moins de 8 m. Blackford et Innes (2006) interprètent le degré de variabilité inter-échantillons et la plus forte représentation de spores fongiques dans les échantillons de sol que dans les bryophytes, comme le reflet d'une absence de transport aérien de ces spores, et donc de leur caractère 'local'.

Les exemples précédents montrent que les approches modernes permettent d'aborder de manière concrète les relations entre ascospores de coprophiles et pression de pâturage. Blackford et Innes (2006) et Graf et Chmura (2006) ont ainsi montré une relation positive entre pâturage (herbivores domestiques) et abondances ou fréquences des Types *Sporormiella, Chaetomium, Sordaria* HdV-55, *Podospora, Cercophora, Tripterospora,* en contexte terrestre. Raper et Bush (2009) ont pu étudier les relations entre la concentration en spores de *Sporormiella* de sédiments lacustres modernes et la densité en bétail autour des lacs testés. Leur approche a confirmé la relation positive présence du Type de spore/pâturage mais a surtout permis de la relativiser en montrant l'influence de la distance à la rive et de la taille des lacs sur les enregistrements.

Les questions qui ont été soulevées au fil du chapitre précédent (*i.e*. détermination et écologie des Types, compartiments d'origine, applicabilité des connaissances à de nouveaux contextes biogéographiques et à la problématique précise de l'histoire du pastoralisme) peuvent donc trouver des réponses au travers *d'approches modernes*. La construction de référentiels de microfossiles non-polliniques dans des environnements actuels est un excellent moyen d'obtenir des informations sur leur écologie et elle peut être appliquée à différentes problématiques et divers contextes environnementaux. En particulier, les exemples de 'calibration' du signal coprophile sont encourageants. Cette thématique apparaît aussi comme l'une des plus aisées à traiter, d'une part parce que la charge pastorale (ou la présence de déjection, ou le type de bétail, etc.) peut facilement être déterminée sur le terrain et, d'autre part, parce qu'on peut se limiter à un groupe restreint et bien cerné de microfossiles : les spores d'Ascomycètes de groupes coprophiles.

Partie 2 - Démarche, terrains et méthodes

I. Démarche et objectifs de recherche

La problématique générale centrée sur la longue durée des dynamiques pastorales a incité à étudier des secteurs bien documentés par la palynologie et par l'archéologie pastorale (approche fossile). L'état de l'art sur les MNP a montré qu'en préalable à l'étude d'enregistrements fossiles, il était important d'affiner les connaissances sur ces microrestes, et plus particulièrement sur leurs qualités d'indicateurs d'activités pastorales. La constitution de référentiels actuels a été envisagée pour aborder ces questions (approche moderne). Cette partie initiale du travail devait être menée dans des secteurs et où le pastoralisme est encore actif, de manière à pouvoir travailler sur les relations entre ascospores de champignons coprophiles et paramètres pastoraux. Ainsi, les impératifs des approches modernes et fossiles ont orienté le choix des terrains vers les zones ateliers interdisciplinaires des montagnes Basques (massif d'Iraty)[6] et d'Ossau (cirque d'Anéou)[7] (Carte 2, p 34), situées dans des domaines pastoraux d'estivage parmi les plus emblématiques et dynamiques du massif Pyrénéen et bien documentés par l'archéologie pastorale en particulier.

[6] Dans le cadre du **Programme Collectif de Recherche** « *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la montagne Basque »* (Coord. D. Galop ; SRA Aquitaine ; 1999-2004) et du **projet ATIP-CNRS** « *Paléoenvironnement et Archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel »* (coord. D. Galop ; SRA Aquitaine ; 2001-2004).

[7] Dans le cadre du projet PALEOSSAU « *Approches paléoenvironnementales de l'anthropisation des vallées d'Ossau et des Gaves* » du **Programme Collectif de Recherche** « *Dynamiques sociales, spatiales et environnementales dans les Pyrénées Centrales* » (dirigé par D. Galop et C. Rendu ; Parc national des Pyrénées – SRA Aquitaine ; 2006-2008), de l'**Action Collective de Recherche** « *Rythmes et causalités des dynamiques de l'anthropisation en milieu montagnard : l'exemple de la construction des territoires pyrénéens de la fin du Mésolithique à l'aube de notre ère* » (dirigée par D. Galop ; CNRS - INRAP- Ministère de la Culture ; 2004-2007) et du **projet PEPS-INEE** «*BIOPAST : Biodiversité et Pastoralisme. Propositions méthodologiques pour une approche interdisciplinaire des relations diversité végétale/pratiques pastorales dans la longue duré* » (dirigé par D. Galop ; INEE ; 2009-2010).

Un référentiel de MNP a été réalisé dans chacune des zones ateliers dans la perspective d'aider l'interprétation de séquences sédimentaires prélevées dans ces secteurs. Deux de ces séquences se situent dans le massif d'Iraty (Occabe et Sourzay) et une dans le cirque d'Anéou (Lalagüe). Pour tenter d'aborder les pratiques passées dans leur dimension valléenne en Ossau, une quatrième séquence a été étudiée en zone de piedmont (Gabarn)[8], près d'Oloron-Sainte-Marie et de la confluence des Gaves d'Aspe et d'Ossau (Carte 2, p 34). Il s'agira de déterminer les apports des microfossiles-non polliniques et des référentiels pour l'interprétation des dynamiques environnementales et pastorales passées. Pour ce faire, les résultat seront confrontés à ceux antérieurement ascquis dans le cadre des programmes interdisciplinaires (analyse pollinique, signal incendie, archéologie pastorale).

Les objectifs de cette thèse et l'articulation du manuscrit sont présentées dans le Tableau suivant (Tableau 2).

[8] Dans le cadre du projet PALEOSSAU et de l'ACR sus-cités et du programme « ***Espaces intermédiaires pyrénéens***» (Coord. D. Galop ; Ministère de la Culture – ADAPA ; 2005-2008)

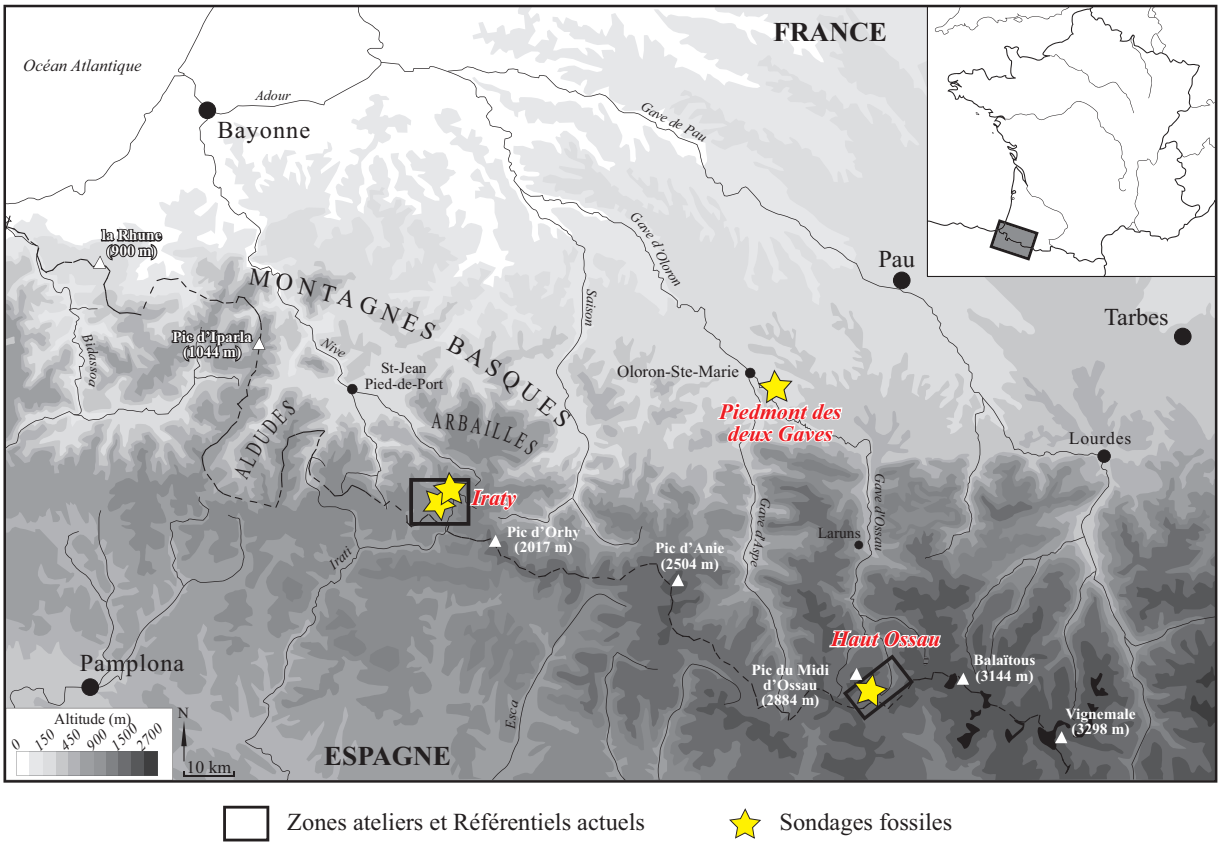
Démarche	Parties, chapitres	Objectifs	Terrains / séquences sédimentaires
Méthodes	**Partie 2**		
	2.III.1.3	Fixer une nomenclature et une terminologie pour nommer et organiser les Types	
	2.III.1.3	Etablir la liste des Types de spores d'Ascomycètes ciblés pour la recherche d'indicateurs d'activités humaines et du bétail	
Evaluation	**Partie 3** **3. I**	Evaluer l'applicabilité des connaissances actuelles sur les MNP dans les montagnes Basques ainsi que leurs qualités d'indicateurs environnementaux dans différents types de végétation Evaluer les qualités d'indicateurs de pression pastorale et les 'degrés de coprophilie' des Types de spores d'Ascomycètes de genres coprophiles	Référentiel de MNP dans le Massif d'Iraty (Pays Basque)
	3. II	Compléter les connaissances sur les MNP pour le terrain Ossalois Comparer les spectres de petites zones humides de milieux terrestres adjacents pour 'compartimenter' l'information non-pollinique Affiner la compréhension des relations ascospores de groupes coprophiles / modalités pastorales / habitats Dégager d'autres indices que les fréquences des spores (%TP), utiles à l'étude des dynamiques pastorales passées Synthétiser les informations obtenues pour les Types de groupes coprophiles dans les environnements actuels	Référentiel de MNP en Haut-Ossau
Application	**Parite 4**	Appliquer les résultats des référentiels à l'interprétation des spectres non-polliniques fossiles de quatre séquences sédimentaires holocènes et historiques Croiser les données non-polliniques avec les données polliniques, voire avec d'autres sources d'informations (histoire des feux, archéologie), pour proposer une lecture des dynamiques pastorales locales sur chaque terrain	Séquences dans le Massif d'Iraty, bassin de Sourzay : - OC (10500 ans) - SY (2000 ans) Séquences en Ossau : - Piedmont : GB (8 000 ans) - Haut-Ossau : AN (2000 ans)
Synthèse	**Partie 5**	Discuter les apports et les limites des référentiels pour l'interprétation des spectres non-polliniques fossiles Dégager l'utilité des MNP à la compréhension des dynamiques pastorales depuis le Néolithique	

Tableau 2. Démarche, objectifs et organisation du manuscrit

II. Les terrains dans les Pyrénées Basques et Béarnaises

II.1. Principales caractéristiques physiques et biogéographiques

Le cadre climatique général est de type Océanique, le versant Nord des Pyrénées Atlantiques étant principalement concerné par les perturbations de secteur Ouest/Nord-Ouest et dans une moindre mesure de secteur Sud-ouest. L'influence Océanique, caractérisée par de fortes précipitations, se dégrade progressivement d'Ouest en Est le long de la chaîne, remplacée par les influences de secteur Nord (continentale) puis méditerranéenne. Les principaux caractères climatiques locaux, conditionnés par l'altitude et les formes du relief, varient pour chacun des trois secteurs d'étude, inscrits dans trois étages différents.



Carte 2. Les terrains d'étude sur le versant Nord des Pyrénées Atlantiques

II.1.1. Le Massif d'Iraty

Le massif d'Iraty est la zone d'étude la plus occidentale, en Pays de Cize (Basse Navarre), à la frontière avec la Navarre (Pays Basque Espagnol). Encadré au Nord-est par le massif calcaire des Arbailles et à l'Ouest par le massif primaire des Aldudes, le massif d'Iraty constitue une entité au relief peu élevé (1500 m maximum) et faiblement marqué par la glaciation (Viers, 1960). Dans ce massif, le secteur d'étude englobe le vallon de Sourzay et le versant Nord-est du vallon d'Artxilondo, séparés par le plateau d'Occabe qui culmine à 1465 m (Carte 3, p 58). Le substrat rocheux est en grande partie acide : poudingues Crétacés de Mendibelza (versant Nord du vallon de Sourzay), grés verts Frasniens du Primaire (vallon de Sourzay et Occabe) et calcschistes Crétacés (Artxilondo) (Le Pochat *et al.,* 1978; Butler, 1983).

Peu abrité des perturbations Océaniques, le territoire est très arrosé et les précipitations dépassent 2000 mm/an au-dessus de 1000 m d'altitude (Dupias, 1985). La nébulosité est également très marquée. Le secteur bénéficie d'un climat relativement doux : les températures moyennes hivernales sont positives (les moyennes des températures minimales et maximales sont de -1,7°C et de 4°C à la station d'Iraty[1], 1327 m), les précipitations neigeuses ne sont jamais importantes et le déneigement est relativement précoce. Entre le mois de juin et le mois d'août, période durant laquelle il ne gèle jamais, les températures moyennes oscillent entre 9°C et 18,5 °C[9]. Entre 800 et 1400 m d'altitude, la végétation qui appartient à l'étage montagnard atlantique est caractérisée localement par la hêtraie (*Fagus sylvatica*) acidiphile ; le massif d'Iraty marque la limite Ouest de l'aire de répartition d'*Abies alba* dont les peuplements sont très réduits, disséminés dans les hêtraies. Les faciès d'ouverture du milieu sont la « lande atlantique-montagnarde » (ex. *Pteridium aquilinum, Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, Erica vagans*) et les pelouses pastorales (Izard *et al.,* 1968; Dupias, 1985).

II.1.2. La haute vallée d'Ossau

La vallée d'Ossau est une vallée glaciaire longue de 40 km, d'orientation Nord/Sud. Taillée dans la zone axiale de la chaîne (sur prolongement de la nappe de Gavarnie), elle est principalement constituée de roches primaires Dévoniennes et Carbonifères (Ternet *et al.,* 2004b). Notre étude concerne la partie amont de la vallée (au-dessus de 1400 m d'altitude) qui comprend la haute vallée du Gave du Brousset (affluent du Gave d'Ossau) et le cirque d'Anéou (voir Carte 4, p 79). Dans son cours amont, le Gave du Brousset est taillé dans des quartzites, pélites, calcaires et grés du Dévonien ; l'ensemble restant à dominante calcaire. Dans le cirque d'Anéou, on rencontre principalement des formations schisto-gréseuses (schistes argileux et culms) et des formations calcaires Carbonifères. Quelques inclusions de roches volcaniques (de l'ensemble volcanique du Pic du Midi d'Ossau) sont présentes dans la partie nord du cirque ainsi que dans la haute

[9] Données Météo France, station d'Iraty, période 1985-2010

vallée. L'ensemble, surtout sur Anéou, est très faillé, induisant des passages sur d'assez courtes distances d'un substrat rocheux à un autre (ex. schistes/calcaires). Ces formations sont souvent recouvertes par des couches d'éboulis, des dépôts morainiques tardiglaciaires (Anéou) ou des cônes de déjections tardi- et postglaciaires (haute vallée). Les flux dominants du haut-Ossau sont de secteur Ouest/Sud-ouest ; le col du Pourtalet et le cirque d'Anéou sont deux couloirs très venteux (Hourcade *et. al*, 1978). Les précipitations sont très abondantes, d'environ 1200 mm au débouché de la vallée (avec maximum de printemps) et de plus de 2000 mm sur les parties élevées (avec maximum d'hiver) (Hourcade *et. al*, 1978), comme sur Anéou, où l'enneigement est important et le déneigement tardif. Les neiges sont plus abondantes entre les mois de novembre et d'avril mais il peut neiger et geler à tout moment de l'année au dessus de 2000 m. Au cours des mois les plus froids (janvier et févier) les températures moyennes sont < 2 °C dans la moyenne vallée (station d'Artouste) et < -2,5°C à 1990 m (lac d'Artouste ; Hourcade (1978)). Les mois de juillet et d'août sont les mois les plus chauds et les moins arrosés (températures moyennes autour de 16°C), du fait de l'influence des vents de secteur Sud provenant d'Espagne (Hourcade *et al.,* 1978).

Entre 1400 et 2200 m d'altitude, la végétation s'inscrit dans les étages montagnard atlantique (hêtraie/hêtraie-sapinière) et subalpin occidental (série du pin à crochet et des pelouses subalpines) (Dupias, 1985). L'étage montagnard élevé (1400 m à 1600-1800 m) qui concerne la partie haute du Gave du Brousset et le fond du cirque d'Anéou, est représenté par la hêtraie/hêtraie-sapinière et ses faciès d'ouverture (pelouses, landes à Ericaceae et à genévriers). La limite actuelle des forêts se situe en dessous du verrou de Tourmount (Carte 4, p 79), si bien que le cirque d'Anéou est asylvatique. Le pin à crochet (*Pinus uncinata*) est actuellement absent en vallée d'Ossau et l'étage subalpin est dominé par les pelouses (nardaies et gispetières) et les landines, maintenues par les activités pastorales. Les types de végétation de ce secteur d'étude seront plus amplement présentés dans le chapitre dédié au référentiel Ossau (Partie 3). Depuis 1967, la partie haute de la vallée est incluse dans la zone centrale du Parc National des Pyrénées.

II.1.3. Le secteur de Gabarn sur le piedmont des deux Gaves

Sur le piedmont, à mi-chemin entre le massif d'Iraty et la vallée d'Ossau, le secteur de Gabarn (270-450 m d'altitude) s'inscrit dans le cours aval du Gave d'Ossau, près de sa confluence avec le Gave d'Aspe, au Sud-Est d'Oloron Sainte-Marie. La moraine terminale du glacier de la vallée d'Ossau (dernier maximum glaciaire) se situe à moins de 10 km au Sud-est (Buzy) (Figure 29 p 165). Le Gave d'Ossau passe en contrebas et au Sud de sa paléovallée Pléistocène (dite vallée morte d'Oloron) ; l'ensemble traverse les collines du Flysch Crétacé (Casteras *et al.,* 1970). De nombreux marais et tourbières d'assez grande taille, dont celle de Gabarn, se développent sur les anciennes terrasses alluviales (du Riss et du Mindel principalement). Les premiers reliefs du front Nord-Pyrénéen (chaînons calcaires et comblements de marnes) s'élèvent à moins de 10 km au Sud, jusqu'à des altitudes de 1400 m. Ce secteur est moins arrosé

que les précédents, avec un peu moins de 1400 mm de précipitations par an, et un maximum de printemps et d'automne[10]. Les températures y sont également plus douces, les moyennes hivernales (décembre à février) étant supérieures à 6°C[1]. Les gelées surviennent entre les mois de novembre et d'avril (minima moyen sur 12 ans de -5°C pour le mois de décembre) et au cours du mois le plus chaud (août), la température moyenne est de 20°C. Le secteur de Gabarn se situe en dessous de la limite Sud de l'extension de la chênaie atlantique (*Quercus robur* et *Q. pyrenaïca* ; qui se développe au Nord-Ouest d'Oloron) et appartient à la série de la chênaie pédonculée (*Q. robur* domine, sans chêne Tauzin), dont le hêtre (*F. sylvatica*) n'est pas absent (Dupias, 1985). Le faciès de déforestation est une forme appauvrie de la lande Atlantique, dominée par les ajoncs (*Ulex* spp.) et les bruyères (*Erica* spp.) (Dupias, 1985). La hêtraie se développe plus franchement sur les premiers reliefs au Sud, en mélange avec le chêne pédonculé (Dupias, 1985). L'usage du sol sur les terrasses est à vocation principalement agricole (cultures, élevage) et le secteur est relativement urbanisé en raison de sa proximité avec la ville d'Oloron.

II.2. Pratiques pastorales actuelles

Une brève présentation du système d'utilisation du sol est faite ici pour les estives d'Iraty et d'Ossau, où les deux référentiels ont été constitués. Dans ce secteur des Pyrénées occidentales vivent encore certains traits des pratiques traditionnelles et la charge pastorale est restée significative sur les zones d'altitude, ce qui en fait des terrains privilégiés pour l'étude des mycocœnoses coprophiles et autres microrestes d'organismes liés à l'élevage de montagne.

Le pastoralisme, et tout particulièrement l'élevage de brebis laitières et la fabrication de fromages sur les estives, reste, en dépit des transformations récentes du système agro-pastoral, une activité centrale de l'économie et de la vie du piedmont et des montagnes Atlantiques (ID64 *et al.,* 2005; Ruhlmann, 2005). L'activité pastorale basco-béarnaise est l'une des plus structurée (gestion principalement communale et par les syndicats pastoraux) et dynamique du massif. Une grande partie de la production laitière et fromagère du Pays Basque et de l'Ossau est regroupée sous une même appellation, l'AOC Ossau-Iraty, avec mise en valeur de techniques de production et de fabrication à caractère traditionnel. Vestige de pratiques anciennes, la « transhumance »[11] estivale est toujours pratiquée (à pied ou par transport en camions), principalement du fait de la petite taille des surfaces d'exploitations de piedmont (Pascouau, 1994; Ruhlmann, 2005). Elle se fait souvent encore en plusieurs temps dans les montagnes les plus élevées (ex. en Ossau), par pacage sur des espaces de basse et de moyenne altitude, en transition en début et en fin de saison d'estivage. Sur les

[10] Données Météo France, station d'Herrere, période 1993-2005.
[11] Terme récent, utilisé ici au *sens large* pour désigner les déplacements saisonniers de troupeaux sur de plus ou moins grandes distances, allant des déplacements intramontagnards pacages d'été/pacages d'hiver (forme actuelle) aux déplacements plaines/montagnes (voir par ex. Cavaillès (1931), Rendu (2006)).

estives du massif d'Iraty et de la haute vallée d'Ossau qui nous intéressent, le bétail est mixte, dominé par les trois races locales brebis laitières (Basco-Béarnaise, Manech à tête noire, Manech à tête rousse) qui effectuent des parcours journaliers et sont parquées la nuit dans les enclos en vue des traites du soir et du matin. Les bovins (principalement des Blondes d'Aquitaine ; race à viande) et les équins (races équines variées, quelques mules et ânes), sont bien représentés et sont laissés divagants sur les montagnes pour la durée de la saison estivale (voire toute l'année au Pays Basque). Les caprins sont quasiment absents depuis la fin du 19^{e} siècle, éliminés des estives par le service des Eaux et Forêts (Soust, 1979, 1982) ; on trouve actuellement quelques individus inclus dans certains troupeaux ovins. Des porcs sont parfois présents, le plus souvent cantonnés aux environs des cabanes. Cette diversité du bétail contribue au maintient de la qualité et de l'ouverture des estives.

Des différences sont à noter entre les deux montagnes, distantes d'une soixantaine de kilomètres, en particulier concernant les périodes de fréquentation du fait des contraintes climatiques. Les altitudes modérées à Iraty autorisent une montée des premiers troupeaux de brebis destinées à la traite dès le mois de mai, et une descente à la fin du mois de novembre ; les vaches arrivent vers la mi-mai tandis que les chevaux peuvent être laissés en liberté toute l'année (Butler, 1983). Sur les terrains du haut-Ossau (de 1500 à 2500 m d'altitude), les périodes d'estivage sont plus courtes, les premiers troupeaux arrivant début juin et partant généralement à la fin de l'été. Les brebis quittent la haute vallée dès la fin du mois d'août, souvent vers d'autres estives. Les derniers animaux à descendre sont les vaches, puis les chevaux. Les proportions des types de bétail sont également différentes. En 2002, le vallon de Sourzay était pâturé par quatre troupeaux de brebis taries (non traites en été) et les vaches y étaient très peu présentes, excepté dans le secteur d'Artxilondo (F. Mazier, com. pers.). En Ossau, la diversité du bétail est plus marquée, en particulier dans le cirque d'Anéou où ovins, bovins et équins fréquentent, en nombre, les mêmes unités pastorales. Les brebis seules accèdent aux zones les plus raides et élevées (crêtes et contreforts du cirque). La haute partie du Gave du Brousset est au contraire plus vouée aux bovins. La charge est par contre difficile à déterminer avec précision pour les secteurs étudiés (estives, portions d'estives ou de parcours). Ce point reposera principalement sur les observations de terrain.

III. Méthodes

III.1. Acquisition de la donnée palynologique - nomenclature et terminologie des MNP

III.1.1. Extraction des palynomorphes et microscopie

L'extraction des palynomorphes (pollen et MNP) des échantillons bryophytiques (référentiels) et sédimentaires (séquences fossiles) a suivi les méthodes décrites par Faegri et Iversen (1989) avec : 1) NaOH ou KOH 10 %, à 95°C, pendant 35 min ; 2) tamisage à 210 µm ; 3) HF 10 %, à froid, pendant 12 à 24 h selon le sédiment ; 4) HCl 40 %, à froid ou à chaud selon le sédiment ; 5) acétolyse (9 parts d'acide acétique /1 part d'acide sulfurique), à 80°C pendant 7 à 8 min ; 6) Une séparation par densité (ZnCl2, d = 2) a été réalisée en fin de procédure sur les échantillons contenant encore trop de particules minérales. Entre chaque étape, les rinçages ont été effectués à l'eau distillée et les centrifugations à 3000 tours/min. Des marqueurs exogènes (spores de *Lycopodium* sous forme de tablettes (Stockmarr, 1971)) ont été incorporés après le tamisage dans les échantillons du référentiel Ossau (OS) et de la séquence de Lalagüe (AN). Les culots ont été montés entre lame et lamelle dans du glycérol (lames semi-permanentes, conservées au laboratoire Géode, Université Toulouse-Le Mirail). Les analyses (comptage, identification) ont été conduites en microscopie photonique au grossissement x400 en routine. Les déterminations et la prise de photographies ont nécessité l'emploi de grossissements supérieurs (ente x500 et x1000 fois), détaillés dans le Tableau 3 pour les différents microscopes utilisés.

Jeux d'échantillons	Nb. échantillons	Microscopes	Grossissements	Photographie
Phy	35	Zeiss axioscope Leica DME	x400 ; x630 x400 ; x630	Digiscopie (coolpix 4300)
SY	27	Zeiss axioscope	x400 ; x630	Digiscopie (coolpix 4300)
OC	35	Leica DME	x400 ; x630	Digiscopie (coolpix 4300)
GB	77	Leica DME Olympus BX41	x400 ; x630 x400 ; x500i ; x1000i	Digiscopie (coolpix 4300) Caméra intégrée DP20
OS	40	Olympus BX41	x400 ; x500i ; x1000i	Caméra intégrée DP20
AN	42	Olympus BX41	x400 ; x500i ; x1000i	Caméra intégrée DP20

Tableau 3. Microscopes utilisés pour les analyses - grossissements et procédés d'acquisition d'images. x500i et x1000i : optiques à immersion (huile). Le nombre d'échantillons analysés dans chaque série est également précisé.

III.1.2. Identification des palynomorphes

Les microfossiles non-polliniques ont été analysés séparément du matériel pollinique dans tous les échantillons. **Les analyses polliniques** ont été réalisées par D. Galop (laboratoire GéoDE, Toulouse). L'identification pollinique a été basée sur des critères de taille, forme et texture de l'exine (sans contraste de phase) à partir des clés de détermination de Faegri et Iversen (1989), Moore *et al.* (1991) et Beug (2004), de l'atlas photographique de Reille (1992-98) et de la collection de référence pollinique du laboratoire. Cerealia-type comprend les grains mesurant plus de 45-47 µm de diamètre et avec des pores de plus de 10-11 µm diamètre, limites qui minimisent l'inclusion de graminées sauvages dans le type pollinique Cerealia (López-Sáez et López-Merino, 2005; Joly *et al.,* 2007).

Chaque **microfossile non-pollinique** a d'abord été comparé aux Types décrits et illustrés dans la littérature en paléoécologie, notamment par van Geel (1976b, 1978, 2001), van Geel *et al.* (1981; 1983a; 1983b; 1986; 1989b; 2003), Pals *et al.* (1980), Bakker et Smeerdijk (1982), van der Wiel (1982), van Dam *et al.* (1988), Kuhry (1997). De nombreuses autres publications ont été consultées, beaucoup de Types étant régulièrement décrits et illustrés (cf. liste en marge de la Carte 1 et Partie 1). Pour les microfossiles non encore décrits dans ces références, des ouvrages spécialisés et des clés d'identification ont été utilisés, notamment en mycologie et en aérobiologie (ex. Ellis (1971, 1976), Ellis et Ellis (1985, 1998), Lundqvist (1972), Ainsworth *et al.* (1973), Richardson et Walting (1982), Kiffer et Morelet (1997), Doveri (2004), Bell (2005), Käärik *et al.* (1983), Lacey et West (2006), Vánky (1994), pour les ouvrages principaux). Des spécialistes en mycologie ont été consultés pour l'identification de certaines spores fongiques, d'Ascomycètes coprophiles en particulier[12].

Il n'a cependant pas été possible d'aboutir à un niveau d'identification satisfaisant pour tous les microfossiles, en partie du fait de leur grand nombre. Il est donc important de préciser la manière dont sont codés, nommés, et organisés les Types de microfossiles dans ce travail. La présentation des illustrations (Volume 2) requiert elle aussi une typologie de classement pour ne pas être limitée à une série d'illustrations présentées selon les codes des Types.

[12] Tous nos remerciements vont à André Aptroot, Mike Richardson, Christian Lechat, Jacques Fournier, Peter Welt, Michel Delpont et Bruno Coué, pour avoir pris le temps de répondre à nos questions et pour leurs identifications.

III.1.3. Codage, classement et terminologie des microfossiles non-polliniques

III.1.3.1. Codage des Types

La typologie adoptée est celle initiée par van Geel (ex. van Geel 1978), dans laquelle chaque Type est représenté (sauf rares exceptions) par un code alphanumérique, niveau initial du référencement (cf. Partie 1 - II.1.2.). Ce codage fait l'objet d'une norme largement admise dont le principe est présenté dans le Tableau 4. Le codage des Types décrits dans ce travail ('TM-xxx') est détaillé dans le Tableau 5. Le code peut-être complété par d'autres informations visant à *nommer* le Type (ex. niveau taxonomique, type de microreste…) mais, contrairement au codage, il n'y a ni terminologie ni nomenclature établies en la matière et les informations fournies peuvent varier selon les auteurs.

Code	Sites, auteurs ou institutions	Références (premières)
HdV – xxx (anciennement Type – xxx)	***H**ugo-**d**e-**V**ries* Laboratory, University of Amsterdam, The Netherlands	van Geel (1978)
QM - xxx	Non précisé	Blackford et Innes (2006)
EMA - xxx	***E**rnst-**M**oritz-**A**rndt*-University Greifswald, Germany	Prager *et al.* (2006)
BRN - xxx	***B**urre**n*** (site)	Feeser et O'Connell (2010)
IBB - xxx	***I**nstitut **B**otànic de **B**arcelona*	Montoya *et al.* (2010)
TM - xxxx	*Université **T**oulouse-le **M**irail*, Toulouse, France	Cugny *et al.* (2010)

Tableau 4. Exemples illustrant la norme la plus couramment employée pour le codage des microfossiles non-polliniques. Les lettres font référence à un site, un auteur ou une institution ; elles sont suivies par des numéros (chiffres, parfois complétés par des lettres) qui représentent le rang du Type dans chaque collection.

Code	Sites (premiers)
TM – 0xx	Référentiel Sourzay (Phy)
TM – 1xx	Sourzay (SY)
TM – 2xx	Occabe (OC)
TM – 3xxx	Gabarn (GB)
TM – 4xxx	Référentiel Ossau (OS)
TM – 5xx	Lalagüe (AN)

Tableau 5. Principe du codage « TM » pour les microfossiles identifiés dans ce travail. Un numéro ('– 0, – 1, – 2,…') est attribué à chaque jeu d'échantillon (séquence fossile, référentiel) ; ce numéro est placé avant le numéro de rang du Type ('xxx') ; ex. TM-502 = deuxième nouveau Type décrit dans la séquence de Lalagüe.

Il existe quelques variantes et exceptions dans le codage :

- Des lettres (ex. TM-022A ; TM-022B) et/ou des chiffres (ex. TM-C2 ; TM-C3) peuvent compléter les numéros des codes et définissent des Types à part entière (cf. van Geel, 1978).

- Si un nouveau Type présente des ressemblances morphologiques avec un ou des Types antérieurement décrits, il arrive souvent que le codage de ce Type poursuive le codage de son/ses Types proches. Par exemple, cf. *Sporidesmium* (TM-037) a été décrit dans le référentiel de Sourzay, cf. *Sporidesmium* (TM-037B) dans la séquence de Gabarn et les Types TM-037C1 et TM-037C2 dans le référentiel d'Ossau.

- Certains codes comportent uniquement des lettres (ex. TM-B, TM-C2) : il s'agit de microfossiles répertoriés lors d'analyses antérieures (Cugny, 2004) dont les codes ont étés conservés.

- D'autres microfossiles n'ont pas de code, comme certaines algues (ex. *Spirogyra, Mougeotia, Zygnema…*) ou des groupes larges de microrestes (ex. Cuticulates indifférenciés). Il s'agit de groupes sans ambigüité (taxonomique) mais composites : plusieurs Types peuvent être ou ont été différenciés en leur sein (ex. les nombreux types de zygospores de *Mougeotia* sont décrits sous les Types HdV-61, -134, -135, -136, -141, -313A à -313E, etc. (van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; van der Wiel, 1983; Kuhry, 1985)).

III.1.3.2. Critères de classement

Etablir une nomenclature et une terminologie suppose une certaine hiérarchisation ou, tout au moins, un classement des microrestes dans des catégories. Ceci a plusieurs utilités :

1) ordonner l'information (tableaux de données, diagrammes) et servir de première base interprétative des données, comme il est fréquemment fait en classant les Types par groupes d'organismes ou *groupes biologiques* tels que *algues, champignons, protistes* et *microrestes zoologiques* (ex. van Geel *et al.,* 1983a; Buurman *et al.,* 1995; Willemsen *et al.,* 1996; Carrión et van Geel, 1999; Mulder et Janssen, 1999; Almeida-Lenero *et al.,* 2005).

2) présenter les illustrations et les descriptions des microfossiles (atlas) en évitant la collection de Types listés selon leurs codes, méthode qui n'autorise ni la comparaison entre Types morphologiquement ou taxonomiquement proches, ni la recherche rapide de microrestes durant les analyses (cf. Volume 2).

3) enfin, servir de base à une terminologie.

Du fait de la grande diversité des formes mises en jeu (taxonomie) et de leurs niveaux d'identifications très variables, la logique du classement doit combiner critères **taxonomiques** (interprétation des caractères morphologiques) et **morphologiques** (caractères morphologiques non interprétés) ; les uns prévalant sur les autres selon le niveau de détermination.

- ***Critères taxonomiques***

Pour des raisons pratiques, et parce que couramment employée, la hiérarchie principale différencie[13] cinq grands *Groupes* d'organismes (« artificiels », sans réalité phylogénétique) : ***Algues*** (ici, algues vertes principalement parmi les Zygnematophytes et les Ulvophytes)*,* ***Végétaux*** (Embryophytes)**,** ***Champignons*** (Eumycetes : Ascomycetes, Basidiomycetes, Zygomycetes, Chytridiomycetes))*,* ***Animaux*** (Métazoaires), ***Thécamoebien*** (Rhizopodes). Les microrestes qui n'ont pu être rattachés à l'un de ces Groupes (manque de caractères morphologiques ou incapacité à les interpréter), sont placés dans un sixième Groupe : ***Microrestes non identifiés.***

A l'intérieur de ces *Groupes,* les objets peuvent être rattachés à des *taxa* et ce, jusqu'aux rangs du genre ou de l'espèce. Ces niveaux d'identification n'étant pas toujours atteints, d'autres critères peuvent être pris en compte dans la classification.

- ***Types de restes***

Nous entendons par *type de reste* la forme anatomique interprétée comme le vestige d'un organisme. L'identification du *type de reste* conditionne généralement le rattachement du microfossile à un groupe taxonomique. Les *types de restes* fongiques peuvent être organisés selon que ce sont des spores, des fructifications, des sporanges ou des fragments de mycélium. Au sein des spores fongiques, il est souvent possible de différencier les ascospores (reproduction sexuée chez les Ascomycètes), les conidies (stades mitosporiques comprenant les anamorphes connus d'Ascomycètes et de certains Basidiomycètes), certaines chlamydospores (spores asexuées produites par divers groupes de champignons) et différents types de basidiospores, urédospores, téliospores, etc. (chez les Basidiomycètes). Chez les algues, les formes rencontrées sont des formes végétatives (unicellulaires ou cœnobes) ou des spores (zygospores, aplanospores, oospores). De même, pour les Métazoaires, on peut discriminer les fragments de corps (griffes, mandibules …) et les formes reproductives ou de résistance (œufs/kystes).

- ***Critères morphologiques***

Il s'agit de critères tels que forme, taille, couleur, ornementation, texture, etc. Ces critères n'ont pas de réelle valeur biologique ni de signification écologique, mais ils peuvent permettre de rapprocher des formes (même non identifiées) taxonomiquement proches. Pour les *microrestes non identifiés* ces critères sont les seuls appliqués et on peut différencier ces derniers en ***Microrestes non identifiés hyalins*** (pâles ou incolores) et en ***Microrestes non identifiés colorés***.

[13] Sur la base des microrestes rencontrés dans cette étude uniquement.

Pour les spores fongiques, il a paru intéressant de s'inspirer du système morphologique, ou ***types de spores***, de Saccardo (ex. Saccardo (1880) *in* Käärik *et al.* (1983), Hawksworth *et al.* (1995) et Kiffer et Morelet (1997)). Ce système organise les conidies (mais aussi des ascospores) sur la base de leur forme, de leur septation et de leur coloration (hyalo- : hyalines ou claires / phaero- : noires ou sombres) en sept *types de spores* : *amérospores* (non septées, globuleuses ou modérément allongées), *didymospores* (deux cellules séparées par un septum), *phragmospores* (plusieurs septa transversaux), *dictyospores* (spores muriformes à cloisonnement transversal et longitudinal), *Scolécospores* (spores unicellulaires ou septées, à cellules très allongées), *hélicospores* (spores unicellulaires ou septées, hélicoïdales ou spirales) et *staurospores* (spores unicellulaires ou septées, branchées ou de formes irrégulières). Certes ancienne, cette classification présente l'avantage de coller aux degrés d'identification minimal des spores fongiques en palynologie (pas d'information sur les appareils sporifères ou végétatifs), de pouvoir être appliquée à l'ensemble des spores fongiques et de produire un critère de classement efficace pour la présentation des illustrations dans les atlas ainsi que la recherche des Types dans ces derniers. Mulder et de Zwart (2003) l'ont par exemple employée pour classer les conidies non identifiés de palynofaciès du sol. La typologie des spores de Saccardo a été simplifiée et adaptée au matériel rencontré dans ce travail, où six *types de spores* ont été différenciés sur la base de critères de forme et de septation : ***amérospores*** (où sont placées toutes les formes unicellulaires), ***didymospores, phragmospores*** (où sont placées les ***scolécospores*** pluri-septées), ***hélicospores***, ***dictyospores*** et ***staurospores*** (Figure 1). La grande majorité des spores fongiques observées étant colorées, les critères de coloration ne sont pas pris en compte ici.

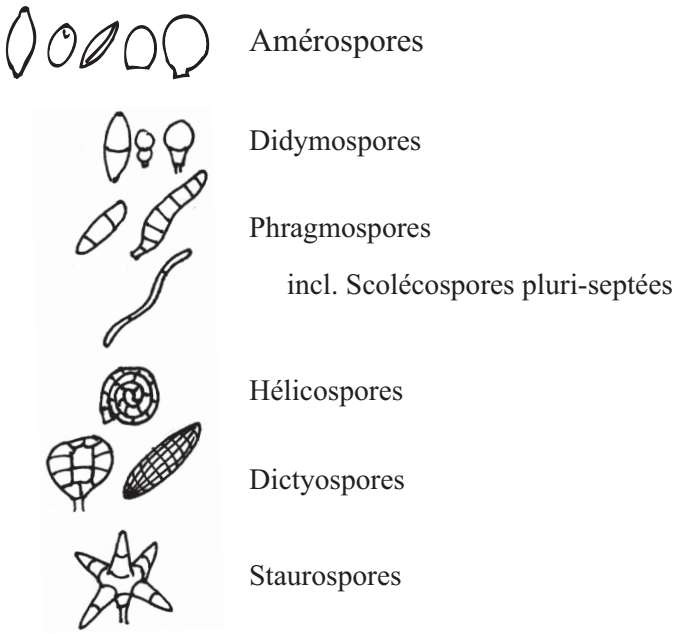


Figure 1. Les *Types de spores selon Saccardo* appliqués à ce travail. Illustrations adaptées et modifiées d'après Käärik *et al.* (1983) et Kiffer et Morelet (1997).

Sur la base de ces grands types de critères taxanomiques, anatomiques et morphologiques, une structure de classement des microfossiles peut être dégagée. Cette structure est utilisée comme base du classement des Types et de la présentation de l'information non-pollinique (ex. diagrammes), en l'absence de toute autre information d'ordre écologique.

Groupe	Type de reste		Critères morphologiques		Taxon
VEGETAL	Pièce anatomique		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
ALGUES	Cellules/cœnobes		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
	Spores		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
CHAMPIGNONS	Spores	Ascospores	*Types de spores selon Saccardo*	Couleur, forme, etc.….	Oui/non
		Conidies/chlamydospores	*Types de spores selon Saccardo*	Couleur, forme, etc.….	
		Basidiospores, Urédospores, Téliospores…	*Types de spores selon Saccardo*	Couleur, forme, etc.….	
	Fructifications, Sporanges		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
	Hyphopodies, Mycéliums		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
METAZOAIRES	Pièce anatomique	ex. mandibules, poils…	Couleur, forme, etc.….		Oui/non
	Œufs, cystes…		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
THECAMOEBIENS	Thèque (toujours)		Couleur, forme, etc.….		Oui/non
INDETERMINES			Colorés	Forme…	Non
			Hyalins	Forme…	Non

Tableau 6. Représentation synthétique de la structure du classement des microfossiles non-polliniques dans ce travail.

III.1.3.3. Nomenclature et terminologie

Une nomenclature peut être établie (Tableau 7) en fonction du niveau d'identification atteint (Tableau 6). Le suffixe 'sp.' n'est pas utilisé car, comme en analyse pollinique (Joosten et de Klerk, 2002), il n'apporte pas de réelle information. Ceci est d'autant plus vrai pour les objets non-polliniques que l'on ne peut (sauf rares cas) montrer combien et quelles espèces sont représentées par un Type (cf. Partie 1 - II.1.2.). De fait, le suffixe '-type' n'est pas employé car généralement, un MNP, en tant qu'objet, fait référence à un -type dont la composition est plus ou moins bien connue. Il pourrait donc être plus pertinent de différencier de l'ensemble des microfossiles les Types identifiés avec certitude au rang de l'espèce.

Dénomination	Signification
HdV-496, microfossile hyalin TM-4101, microfossile hyalin (Métazoaire ?) HdV-10, phragmoconidies	Types indéterminés ou simplement rattachés à un *groupe* d'organismes. Le code du Type est prioritaire, le *type de reste* (ou le *type de spore* pour les spores fongiques) est précisé si connu. Si une supposition est faite quant à la nature du microreste, celle-ci est indiquée en dernier entre parenthèses.
Acariens, microrestes variés (HdV-36) Cuticulates, microrestes variés *Spirogyra* Xylariaceae (TM-4027)	Pour toute identification à l'intérieur d'un *groupe*, le rang taxonomique d'identification est prioritaire. Le code est alors placé en dernier entre parenthèses. Rentrent dans cette catégorie la plupart des Types qui n'ont pas de codes. Le *type de reste* est indiqué lorsque qu'un même taxon peut-être représenté par plusieurs Types.
Sporormiella (HdV-113) *Podospora* (HdV-368) *Podospora* (TM-210)	Microfossiles rattachés à un genre, pouvant cependant représenter un nombre variable d'espèces, voire d'autres genres morphologiquement proches. Par exemple, *Sporormiella* (HdV-113) regroupe potentiellement des ascospores de *Preussia* et de *Sporormia* (Almeida-Lenero *et al.,* 2005; van Geel et Aptroot, 2006) et il a récemment été montré que des spores de *Podospora conica* sont représentées dans le Type *Sordaria* (HdV-55A) (van Geel *et al.,* 2010).
Apiosordaria verruculosa (HdV-169) *Coniochaeta* cf. *ligniaria* (HdV-172)	Types dont la morphologie est caractéristique de l'espèce considérée ; mais il n'est pas exclu que ces Types comprennent d'autres espèces ou genres morphologiquement proches.
- ZYGNEMATACEAE - DELITSCHIA (TM-006,-023A-B)	Sont indiqués en majuscules les regroupements de plusieurs Types dans un groupe de niveau taxonomique commun. Si le nombre des Types inclus dans la somme est peu important ou non exhaustif vis-à-vis des autres Types présentés du même *taxon*, les codes des Types inclus sont indiqués entre parenthèses.

Tableau 7. Nomenclature et terminologie adoptées.

III.1.3.4. Illustrations et descriptions des principaux microrestes non-polliniques

Certains microfossiles sont décrits et illustrés dans le Volume 2. La liste des Types concernés est donnée (par ordre des codes) en début de Volume 2 avec leur position dans les planches photographiques. Les Ascomycètes saprophytes et potentiellement coprophiles (i.e. de groupes coprophiles au sens large) étant le groupe cible de ce travail, un effort particulier a été porté sur leur identification et ils sont présentés séparément des autres Types fongiques.

III.1.4. Sélection des Types de spores d'Ascomycètes de groupes coprophiles

Pour des raisons pratiques et théoriques énoncées en Partie 1, la recherche de marqueurs d'activités pastorales (coprophiles) a été limitée aux ascospores rattachées à des groupes (espèces, genres, Familles, Ordres) coprophiles chez les Dothideomycetes (Pleosporales : Delitschiaceae, Phaerotrichaceae, Sporormiaceae) et les Sordariomycetes (Cerastomataceae, Chaetomiaceae, Sordariaceae, Lasiosphaeriaceae, Coniochaetaceae, Xylariaceae). Ces groupes comprennent des espèces de différents degrés de coprophilie (stricts, opportunistes, occasionnels...), voire non coprophiles (ex. saprophytes sur d'autres substrats organiques que les déjections ; parasites de végétaux). Certains de ces champignons sont favorisés par d'autres types d'activités humaines que l'élevage, telles que les brûlages (ex. les Sordariales carbonicoles *Gelasinospora* et *Neurospora*) ou les défrichements (ex. les saprophytes sur bois mort parmi les *Coniochaeta* ou les *Cercophora*).

Les analyses ont évolué au cours du travail, en devenant parfois plus précises et en augmentant le nombre de critères utiles à la définition des Types. La comparaison de ces critères a conduit *in fine* à effectuer des regroupements ou au contraire des divisions de Types. Pour comparer les résultats sur l'ensemble des sites, il est nécessaire de pouvoir accéder à une typologie commune (i.e. niveau minimal d'identification). La liste des Types d'ascospores retenus et les regroupements effectués sont donnés dans le Tableau suivant (Tableau 8). La délimitation des Types de spores est explicitée dans le Volume 2.

Position dans la classification	Types de spores	Codes	Phy (réf.)	SY	OC	GB	OS (réf.)	AN
DOTHIDEOMYCETES								
Pleosporomycetidae								
Pleosporales								
Delitschiaceae	*Delitschia*	TM-006/-023	x	x	x		x	x
Phaerotrichaceae	*Trichodelitschia*	HdV-546	x	x	x		x	x
Sporormiaceae	*Sporormiella*	HdV-113	x	x	x		x	x
SORDARIOMYCETES								
Hypocreomycetidae								
Melanosporales								
Cerastomataceae ?	Ascospores (*Sphaerodes* ?)	TM-4015					x	x
Cerastomataceae	*Sphaerodes* cf. *fimicola*	TM-020	[a]	x			x	x
Cerastomataceae	*Sphaerodes*	TM-020 B	x [a]					
Cerastomataceae	*Pteridiosperma*	TM-021	x				x	x
(?) Cerastomataceae ?	Ascospores (*Persiciospora* / *Pteridiosperma*?)	TM-4047					x	x

(?) Cerastomataceae	?	Ascospores (*Persiciospora* / *Rhytidospora*?)	TM-4057				x	x
(?) Cerastomataceae	?	Ascospores (*Rhytidospora* cf. *tetraspora* (HdV-171)?)	TM-519					
Cerastomataceae	?	Ascospores (*Melanospora*?)	TM-4076				x	
Cerastomataceae	?	Ascospores (*Melanospora*?)	TM-4076 B				x	
Cerastomataceae	?	Ascospores (*Melanospora*?)	TM- 4076 C					
Sordariomycetidae								
Sordariales								
Sordariomycete	?	Ascospore (Sordariomycetes ?)	TM-H	x		x	x	
Chaetomiaceae		*Chaetomium*	HdV-7a	x	x		x	x
Chaetomiaceae		cf. *Chaetomium*	TM-4064				x	x
Sordariaceae		*Gelasinospora*	HdV-1	x	x	x	x	
Sordariaceae		*Neurospora crassa*	HdV-55 C			x		
Sordariaceae	?	cf. *Sordaria*	TM-319				x	x
Sordariales		**Sordariales Groupe HdV-55 :**		**x***		**x***		**x***
Sordariales		- Sordariales	TM-506					x
Sordariales		- Sordariales	HdV-55 A	*	x	*	x	*
Sordariales		**- Sordariales HdV-55 indiff. :**	HdV-55 indiff.	*		*		
Sordariales		Sordariales	HdV-55 B		x		x	*
Sordariales		Sordariales	TM-4028A (=cf. BRN-2)				x	x
Sordariales		Sordariales	TM-398					
Sordariales		Sordariales	TM-4000				x	x
Sordariaceae		**- cf. *Sordaria* HdV-205 indiff. :**	HdV-205 indiff.					
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	HdV-205				x	x
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	TM-4028 B				x	
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	TM-4113				x	
Sordariales		**- Sordariales TM-022 indiff. :**	TM-022 indiff.			x	**x***	**x***
Sordariales		Sordariales	TM-022 B					
Sordariales		Sordariales	TM-022 A				*	*
Sordariaceae		**cf. *Sordaria* TM-022 *s.l.*:**	TM-022 *s.l.*					
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	TM-022		x		*	*
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	TM-4026				x	x
Sordariaceae		cf. *Sordaria*	TM-399					
Sordariales		- Sordariales (Lasiosphaeriaceae ?)	TM-4114			x	x	
Lasiosphaeriaceae	?	Lasiosphaeriaceae ? (*Cercophora* ?)	TM-4131 A/B				x	
Lasiosphaeriaceae	?	Lasiosphaeriaceae ?	TM-313/-252			x		

Lasiosphaeriaceae		***Cercophora* HdV-112 indiff. :**	HdV-112 indiff.	x	x	x				
Lasiosphaeriaceae		*Cercophora*	HdV-112 A1					x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Cercophora*	HdV-112 A2					x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Cercophora*	TM-355							
Lasiosphaeriaceae	?	cf. *Cercophora* ?	TM-4017					x	x	
Lasiosphaeriaceae		cf. *Cercophora*	TM-4109					[a]		
Lasiosphaeriaceae		cf. *Cercophora*	TM-247/-110F			x		**x**[a]		
Lasiosphaeriaceae		*Cercophora*	TM-4025 A2					x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Podospora* / *Schizothecium* (cf. *Podospora* polysporus ou *Podospora* p.)	TM-110		x	x		x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Cercophora*	TM-4025 A1					x	x	
Lasiosphaeriaceae	?	Lasiosphaeriaceae?	TM-4025 B					x	x	
Lasiosphaeriaceae		Lasiosphaeriaceae	TM-4052					x		
Lasiosphaeriaceae		Lasiosphaeriaceae (cf. *A. verruculosa* HdV-169?)	TM-518						x	
Lasiosphaeriaceae		*Apiosordaria verruculosa*	HdV-169	x	x	x	x	x	x	
Lasiosphaeriaceae	?	Lasiosphaeriaceae?	TM-4089					x		
Lasiosphaeriaceae		***Podospora / Schizothecium* TM-342 indiff. :**	TM-342 indiff.							
Lasiosphaeriaceae		*Podospora / Schizothecium*	TM-342							
Lasiosphaeriaceae		*Podospora / Schizothecium*	TM-342 B				x	x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Podospora / Schizothecium*	HdV-368	x	x	x	x	x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Podospora / Schizothecium*	TM-4096					x		
Lasiosphaeriaceae	?	cf. *Arnium*	TM-392 (=cf. HdV-261)			x		x	x	
Lasiosphaeriaceae		*Arnium* cf. *imitans*	HdV-262					x	x	
Lasiosphaeriaceae		cf. *Zopfiella lundqvistii*	HdV-501							
Lasiosphaeriaceae		cf. *Zygospermella insignis*	TM-4122 (=BRN-4)					x		
Coniochaetales (Sordariomycetidae) et Xylariales (Xylariomycetidae)										
Coniochaetaceae		*Coniochaeta* B (cf. *C. discospora*)	TM-211	x	x	x		x	x	
Coniochaetaceae		*Coniochaeta* cf. *ligniaria*	HdV-172	x	x	x		x	x	
Coniochaetaceae		*Coniochaeta* A	TM-016	x	x	x		x	x	
Coniochaetaceae	?	cf. *Coniochaeta*	TM-016 D							
Coniochaetaceae	?	cf. *Coniochaeta*	TM-016 E					x		
Coniochaetaceae		cf. *Coniochaeta*	TM-257 (=TM-340)			x		x		
Coniochaetaceae		cf. ***Coniochaeta* TM-X3:**	TM-X3 indiff.							

Coniochaetaceae		*Coniochaeta* cf. *xylariispora*	HdV-6 (=TM-X3)	**1**	**1**	**1**		x?	
Coniochaetaceae	?	cf. *Coniochaeta*	TM-X3 B					x	
Coniochaetaceae	?	cf. *Coniochaeta*	TM-308 A-B					x	x
Coniochaetaceae	?	cf. *Coniochaeta?*	TM-208			x		x	x
Xylariaceae		Xylariaceae (cf. *Euepixylon udeum*)	TM-304					x	
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-3101					x	
Xylariaceae		**Xylariaceae (petites) indiff. :**	Xyla. pts. indiff.	**x[1]**	**x[1]**	**x[1]**			
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X6 (=TM-347)					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X6B					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X6B2					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-309					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X2B					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-4051**					x	
Xylariaceae		**Xylariaceae TM-X1 indiff. :**	TM-X1 indiff.						
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X1A					x	x
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-349						
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-X5B					x	
Xylariaceae		**cf. *Anthostomella* indiff. :**							
Xylariaceae		cf. *Anthostomella* 1			x	x		x	
Xylariaceae		cf. *Anthostomella* 2						x	
Xylariaceae		cf. *Anthostomella* 3						x	
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-4027					x	
Xylariaceae		*Kretzschmaria deusta*	HdV-44	x	x	x		x	x
Xylariaceae		cf. *Hypocopra stercoraria*	TM-350 (=BRN-8)					x	
Xylariaceae		Xylariaceae (*Hypocopra*?)	TM-3100						
Xylariaceae		Xylariaceae	TM-314A					x	
Xylariaceae		Xylariaceae?	TM-346						
Xylariaceae		Xylariaceae?	TM-4046					x	

Tableau 8. Liste des Types de spores observés et rattachés à des groupes coprophiles parmi les Sordariomycetes et les Dothideomycetes. '?' après le nom ou le rang taxonomique : incertitude liée à l'identification de la spore. '(?)' devant rang taxonomique : position du taxon incertaine dans la classification des Ascomycètes d'après l'Index Fungorum (CABI, CBS, Landcare Research-NZ ; http://www.indexfungorum.org/) et Lumbsch et Huhndorf (2007). Les niveaux d'identification atteints pour chaque jeu d'échantillons (phy, SY, OC, GB, OS, AN) sont indiqués par des x. Les signes *, [a], [1], [3], ° renvoient aux regroupements de Types ; ex. les Types marqués [a] sont groupés dans le Type marqué **x[a]**.

III.2. Comptage, expression et représentation des données

En comparaison du matériel pollinique, les occurrences des MNP sont susceptibles de plus grandes variations entre échantillons (ex. fructification de champignon libérant quantité de spores dans l'échantillon ; bloom d'algues). Les MNP sont également dénombrés sur des ordres de grandeur plus importants que les pollens (ex. basidiospores ou conidies fréquemment comptées par milliers). Pour ces raisons, les MNP sont le plus souvent exprimés en pourcentage d'une somme pollinique (notée TP). Cette méthode, pratique et simple, nécessite cependant qu'une analyse pollinique soit conduite sur les mêmes échantillons et que les MNP soient dénombrés en référence aux pollens (ce qui n'a pas été fait dans le référentiel du Pays Basque, cf. infra). La fréquence de chaque microfossile en %TP est certes indépendante des occurrences des autres microfossiles de l'échantillon mais elle ne constitue pas pour autant une quantification de leur abondance réelle (Yeloff *et al.,* 2007). Ces auteurs suggèrent également que des variations rapides de la somme pollinique (ex. déforestation) peuvent fausser les variations observées dans les spectres non-polliniques fossiles exprimés en %TP. Les calculs de *concentrations absolues* (nb. MNP.cm^{-3} ou nb. MNP.g^{-1} d'échantillon) ou de *taux d'accumulation* (nb. MNP.cm^{-2}.an^{-1}) sont en théorie plus aptes à refléter les abondances de palynomorphes (Mulder *et al.* 2003, Yeloff *et al.* 2007) mais ces modes d'expression sont réservés aux séquences bien datées et où la vitesse de déposition évolue régulièrement, ce qui n'est souvent pas le cas pour les petites tourbières d'altitude. Ainsi, en dépit de son aspect artificiel et « pollen-dépendant », l'expression des données non-polliniques en %TP est ici l'unité d'expression qui autorise le plus la comparaison entre les séquences. Il semble pertinent d'exprimer les données des référentiels (issues d'échantillons bryophytiques) de la même manière que les données fossiles ; d'autant plus qu'il est difficile d'obtenir des valeurs quantitatives absolues (nb. palynomorphes .g^{-1} ou .cm^{-3}) comparables entre elles compte tenu des variabilités de formes et des vitesses de croissances entre différentes espèces bryophytiques (Boyd, 1986).

Comptage et expression des données

Un minimum de 350-400 grains a été compté durant les analyses polliniques. La TP comprend les types-polliniques des taxa terrestres et exclue les grains de pollen de Cyperaceae, les spores d'Embryophytes et d'autres taxa potentiellement locaux (ex. *Alnus, Calluna*) qui seront précisés au besoin pour chaque site. Les fréquences des taxa polliniques (qu'ils soient inclus ou non dans la TP) sont exprimées comme suit : $\%taxon_i = 100$ (nb. $taxon_i$ / TP).

Les comptages des MNP ont été conduits de manière à couvrir au mieux la diversité observée en palynomorphes dans les échantillons. La somme minimale des comptages varie d'une centaine de palynomorphes dans les échantillons du Pays Basque (relativement peu diversifiés) à plus de 400 (moyenne de 1005) pour les échantillons d'Ossau (les plus diversifiés). Les sommes non-pollinique et pollinique

minimales sont donc indépendantes. Le rapport entre les comptages de MNP et la TP a été estimé durant les analyses de manière (1) directe, par comptage d'un ou de plusieurs taxa polliniques de référence (marqueurs polliniques) parmi les plus abondants (ex. Pinaceae, Poaceae ou Ericaceae) ou (2) indirecte, par comptage de marqueurs exogènes (*Lycopodium*). Les fréquences de MNP en %TP ont été déduites de la manière suivante : %MNPi = 100 ((nb. MNPi / nb. marqueurs de l'analyse MNP) × nb. marqueurs de l'analyse pollinique) / TP. Les Types les plus abondants (ex. HdV-10, HdV-12, *Scenedesmus, Pediastrum ;* plusieurs milliers par rapport à la TP) ont parfois été comptés pour un nombre réduit de marqueurs. Leur abondance relative a été « extrapolée » avant calcul des fréquences (cf. van Geel, 7 mai 2003, Protocole Accrotelm : http://www2.glos.ac.uk/accrotelm/micproto.html).

Diagrammes

Par défaut, les Types sont ordonnés dans les diagrammes selon la typologie explicitée précédemment (groupes/Taxa/types de restes/codes). La hiérarchisation par groupes d'organismes porte une valeur écologique implicite qui est souvent mobilisée dans les interprétations (oppositions algues/champignons par exemple). Lorsqu'ils le permettront, les résultats des référentiels et les connaissances actuelles sur les MNP seront mobilisés pour organiser les microrestes en fonction de leurs préférences écologies et/ou de leurs compartiments d'origine dans les diagrammes des séquences fossiles. Dans tous les diagrammes, les ascospores rattachées à des taxa potentiellement coprophiles sont présentées séparément des autres spores fongiques. Les diagrammes polliniques et de MNP ont été réalisés avec les logiciels Tilia et Tilia-Graph (Grim, 2004 ; Illinois State Museum).

Partie 3 - Référentiels de MNP en zones d'estives

Deux référentiels de microfossiles non-polliniques ont étés constitués dans les espaces pastoraux de montagne du Pays Basque et de l'Ossau, dans les deux zones ateliers interdisciplinaires. Ces espaces sont exploités de manière saisonnière sur la base de pratiques pastorales comparables et considérées comme relativement traditionnelles. Les critères communs sont la « transhumance », la traite sur les estives, le gardiennage et le parcage des brebis laitières, la mixité du bétail et une pression pastorale pouvant être qualifiée de forte (par comparaison avec le reste des Pyrénées). Ces deux montagnes présentent cependant des différences biogéographiques majeures (climat, altitude, substrat rocheux, relief) qui se traduisent dans la végétation, la faune sauvage et dans les adaptations locales de gestion pastorale (durée de fréquentation, proportion des types de bétail, taille des troupeaux, etc. ; cf. Partie 2). Ces quelques considérations justifient la constitution de référentiels distincts.

Le référentiel réalisé au Pays Basque est basé sur une sélection d'échantillons bryophytiques initialement collectés pour l'étude de la pluie pollinique par l'approche des *analogues actuels* (Galop *et al.*, 2003a; Mazier *et al.*, 2006; Mazier *et al.*, 2009). Nous disposons pour ce référentiel d'une typologie de la végétation et d'une estimation de la charge pastorale pour chaque site d'échantillonnage. Le référentiel du Pays Basque constitue un premier test visant à évaluer l'applicabilité des connaissances actuelles sur les MNP au contexte Pyrénéen et à explorer les relations entre microfossiles non-polliniques et différents types d'environnements d'un espace pastoral : relations entre MNP et types de végétation, relations entre spores d'Ascomycètes de genres coprophiles et pression pastorale.

L'approche menée en haut-Ossau découle de l'expérience du Pays Basque et tente d'adapter certains aspects à l'étude spécifique des MNP (ex. taille des relevés, variables environnementales prises en

compte), tout en gardant la même trame méthodologique (échantillonnage de bryophytes dans différents types de végétation correspondant à un gradient d'ouverture et de pression pastorale).

Remarques sur les substrats de collecte : les bryophytes

La diversité des approches modernes menées sur les MNP se traduit en premier lieu dans le choix du/des substrat(s) d'échantillonnage (Mulder *et al.,* 2003; Blackford et Innes, 2006; Prager *et al.,* 2006) ; les questions sous-jacentes portent sur les compartiments et la nature des MNP échantillonnés et le temps de captage (âge des palynomorphes).

Les approches modernes qui utilisent des bryophytes comme trappes naturelles sont les plus fréquentes (cf. Partie 1). Elles supposent un captage des microrestes produits localement ou interceptés par les thalles, telles les spores fongiques aériennes (Blackford et Innes, 2006; Yeloff *et al.,* 2007). Un certain nombre d'études combinent également plusieurs types de substrats : sols et bryophytes (Blackford et Innes, 2006) ; sols et litière (Graf et Chmura, 2006) ; sols, sédiments lacustres de surface, sédiments tourbeux de surface et bryophytes (Montoya *et al.,* 2010). Prager *et al.* (2006) ont mené, dans trois types d'aulnaies marécageuses, une étude spécifique de substrats (eau, bois mort, litière, bryophytes) pris plus comme producteurs que comme capteurs de MNP. Leurs résultats révèlent des assemblages spécifiques de MNP par types de substrats et, secondairement, par type d'aulnaie. En effet, l'étude exhaustive de chaque type d'organisme producteur de microrestes nécessiterait *a priori* l'échantillonnage spécifique de nombreux compartiments : air, eau, vase, tourbe, sol, parties aériennes des végétaux et racines, substrats organiques en décomposition, etc. Il semble donc que le choix d'un ou de quelques types de substrats de collecte reste toujours sélectif vis-à-vis des MNP (comparaison faite avec le contenu potentiel d'un cm^3 de tourbe).

La collecte d'échantillons bryophytiques est l'une des méthodes les plus simples (et économiques), offrant relatives disponibilité et homogénéité de substrat dans différents types d'environnements. Ce mode de collecte a donc été employé dans les référentiels, en gardant à l'esprit qu'il exclut ou sous-représente les microfossiles issus de compartiments qui ne sont pas en contact direct avec les bryophytes *et* qui sont non, ou peu, concernés par les transports. On peut penser aux spores de champignons mycorhiziens (associés aux racines, dans les sols ou dans les tourbes) et d'endophytes (spores dans les tissus racinaires ou foliaires des végétaux, libérées après décomposition des tissus) ou encore à certains organismes benthiques ou présents dans les vases, par exemple.

Des études comparatives sur les différents types de trappes (naturelles ou artificielles) ont été menées sur le matériel pollinique. Elles renvoient, pour les bryophytes, des résultats assez variables sur les temps de captages de la pluie pollinique. Ces temps étaient d'abord pensés 'longs', de 5 à 15 années (Crowder et Cuddy, 1973), 10 années (Mulder et Janssen, 1999) ou 5 années (Bradshaw, 1981). Les

estimations d'âges des palynomorphes plus récentes sont pour la plupart de l'ordre de 1 à 2 années (Cundill, 1991; Räsänen *et al.,* 2004; Pardoe *et al.,* 2010). Räsänen *et al.* (2004) obtiennent une moyenne de captage de plus d'une année, mais moins de deux années. Pardoe *et al.* (2010) arrivent à une moyenne d'au moins deux ans avec des valeurs individuelles pouvant être considérablement supérieures, voire, au contraire, inférieures à une année (20% de leurs échantillons). Des variabilités régionales (Pardoe *et al.,* 2010) et/ou dues aux formes de vies des bryophytes (Boyd, 1986), ou à la portion de bryophyte analysée (Cundill, 1991), entrent aussi en compte. Ces résultats incitent à considérer les échantillons bryophytiques comme représentatifs d'une période de captage courte (1-2 années), mais avec des écarts possibles (et importants) à cette moyenne. Ceci doit être pris en considération dans la mesure où les données non-polliniques sont comparées à des paramètres environnementaux de valeur saisonnière (ex. présence d'eau sur les sites, quantités et types de déjections, quantités de bois mort ou de litière).

I. Référentiel au Pays Basque

Le référentiel du Pays Basque, premier test de validation de 'l'approche moderne' appliquée aux microfossiles non-polliniques dans les Pyrénées, est basé sur un référentiel réalisé par Mazier *et al.* (2006) qui cherchaient à calibrer le signal pollinique actuel de phytocœnoses représentatives des gradients de pression pastorale dans le petit bassin de Sourzay. Le but à terme était l'application à l'interprétation du signal pollinique fossile de la séquence tourbeuse de Sourzay (Mazier *et al.,* 2009). 35 échantillons ont été sélectionnés parmi les 71 échantillons bryophytiques initialement collectés. Ce référentiel a fait l'objet d'une publication (Cugny *et al.,* 2010) et nous insistons ici sur les principaux résultats et conclusions. Les questions posées pour cette approche moderne sont :

1. Tester l'applicabilité des connaissances actuelles sur les microfossiles non-polliniques ainsi que leurs qualités de marqueurs environnementaux dans un premier site des Pyrénées (cf. Partie 2).

2. Investir en particulier les relations entre les Ascospores de champignons coprophiles et les modalités pastorales actuelles, en cherchant à répondre à deux questions :

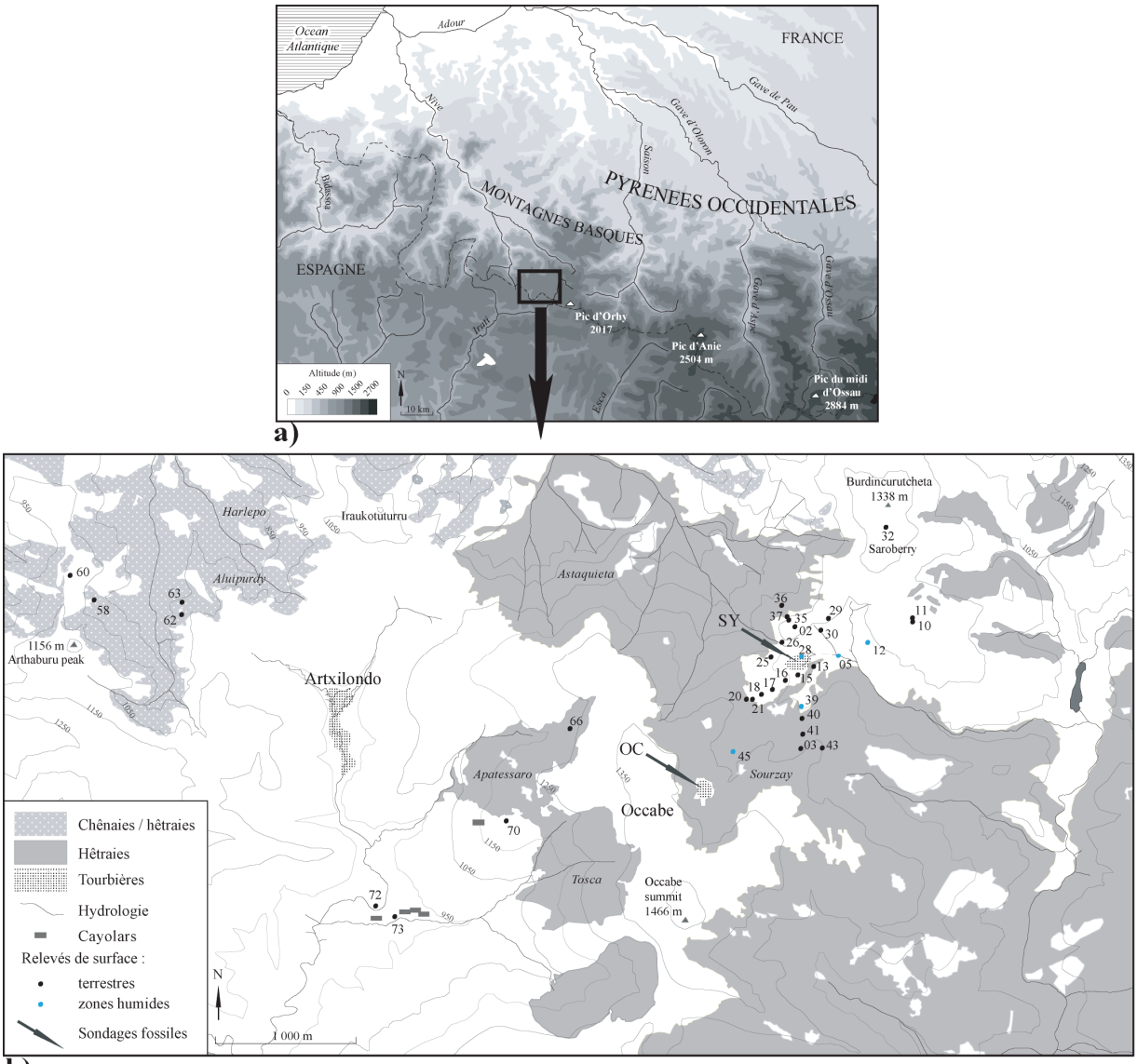
- Les fréquences (%TMNP) de Types de spores d'Ascomycètes de genres coprophiles permettent-elles de discriminer différents degrés de pression pastorale ?

- Les Types de spores impliqués ont-ils les mêmes degrés de coprophilie?

I.1. Matériels et méthodes

I.1.1. Stratégie d'échantillonnage et travail de terrain

Sur les sols acides du bassin de Sourzay et du massif d'Occabe, où a été collectée la majorité des échantillons de ce référentiel, entre 700 et 1500 m d'altitude, on rencontre une mozaïque de types de végétation plus ou moins fortement marqués par l'action des troupeaux et où la hêtraie tient une grande place, généralement sur les plus fortes pentes et en exposition Nord (Carte 3). Sur les pentes également, les landes à Ericaceae (*Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, Erica vagans*), à ajoncs (*Ulex europaeus*) ou la touya (foueraies, où *Pteridium aquilinum* domine), se développent sur d'importantes surfaces. Les zones les plus intensivement pâturées se trouvent sur les replats et les pentes les plus douces et les fonds de vallons. Le bétail est essentiellement ovin. Les bovins et les équins sont plus fréquents dans le grand bassin voisin d'Artxilondo (Carte 3). Quelques porcs sont présents, généralement cantonnés au pourtour des cabanes pastorales. La faune sauvage comprend des cerfs, des chevreuils, des sangliers, de nombreux lapins et des lièvres.



Carte 3. a) Le massif d'Iraty dans les Pyrénées Occidentales. b) Localisation des 35 sites d'échantillonnage de surface. SY et OC : sondages fossiles sur les tourbières de Sourzay et d'Occabe, auxquelles seront appliqués les résultats du référentiel.

a)

b)

c)

d)

e)

f)

g)

h)

Photographies 1 a-f. Espaces pastoraux du massif d'Iraty. a) Bassin de Sourzay : hêtraies, fougeraies (touyas), landes et pelouses pâturées. b) Pâturage par les brebis dans les touyas, bassin de Sourzay. c) Hêtraie pâturée, bois de Sourzay. d) Enclos de brebis, Etchola. e)- f) Sommet d'Occabe. g) Cromlech sur le sommet d'Occabe. h) Le grand bassin asylvatique d'Artxilondo et sa tourbière (Août 2005).

Le protocole présenté ici est décrit en détail par Mazier (2006) et Mazier *et al.* (2006). Les sites ont été sélectionnés dans des communautés végétales homogènes (ex. les faciès d'écotones, talwegs ou ruisseaux ont été écartés) et d'une superficie suffisante pour pouvoir y réaliser des relevés de 100 m² (quadrats de 10 × 10 m); des relevés de plus grandes superficies n'ont pas été possibles compte tenu de la grande hétérogénéité des communautés végétales de ces paysages en mosaïque (Mazier, 2006). La stratification a été basée sur une approche de terrain privilégiant l'identification des communautés végétales correspondant aux principaux gradients d'ouverture du milieu et de pression pastorale dans le bassin de Sourzay. Les relevés, réalisés en septembre 2002, sont répartis le long de deux transects se croisant au niveau du point de carottage, sur la tourbière de Sourzay qui occupe le fond du bassin (Mazier, 2006). Pour compléter les modalités non rencontrées à Sourzay (enclos de brebis, chênaies pâturées), d'autres relevés ont été réalisés dans le bassin d'Artxilondo et sur les terrains calcaires du pic d'Arthaburu (Carte 3).

Dans chaque quadrat de 100 m², la végétation a été inventoriée selon l'approche phytosinusiale intégrée (Mazier *et al.,* 2006). Le Tableau 10 résume l'appartenance des 35 sites sélectionnés de cette étude à 11 des 13 phytocœnoses, ou *communautés végétales*, décrites par Mazier *et al.* (2006). Les sites les plus ouverts et marqués par l'activité du bétail sont les pourtours des enclos de brebis et les pelouses (pelouses sur-pâturées, reposoirs à troupeaux et jasses[14] humides, regroupées ici dans un même ensemble, sous le terme générique de pelouses pâturées). La *pression de pâturage totale* (PPT ; variable semi-quantitative allant de 0 à 9), a été obtenue en sommant les trois variables pastorales estimées dans les quadrats pour décrire l'activité du bétail, à savoir les degrés de *broutage*, de *piétinement* et d'*embousement* (Kolher, 2004), chacune estimée sur une échelle ordinale allant de 0 à 3 (Mazier, 2006). Les PPT sont indiquées pour chaque relevé dans le Tableau 10.

Entre huit et dix échantillons bryophytiques, d'espèces différentes dans la mesure du possible, ont été collectés de manière aléatoire dans chaque quadrat de 100 m² (Septembre 2002). Les formes denses (Boyd, 1986) ont été privilégiées, excepté pour les sites de zones humides pour lesquels seules les parties vertes de *Sphagnum* spp. ont été prélevées.

I.1.2. Acquisition, expression et traitements statistiques des données non-polliniques

Les échantillons bryophytiques ont été amalgamés en un échantillon composite par relevé puis traités selon la procédure décrite dans la Partie 2 - III.1.1. Les comptages ont été réalisés sans référence à un marqueur exogène ou à un type-pollinique. Il n'est donc pas possible d'exprimer les valeurs des MNP en fonction d'une somme pollinique (cf. Partie 2 - III.2.). Par conséquent, les valeurs de MNP sont exprimées en fonction de la somme non-pollinique, ou somme des MNP (TMNP), de laquelle sont exclus les comptages

[14] Pelouses humides pâturées sur les bas de versants ;voir Tableau 9.

du Type TM-B en raison de leur surreprésentation dans certains échantillons (voir Figure 2). Une moyenne de 595 microrestes a été comptée par échantillon, avec un minimum de 141 et un maximum de 3790 microrestes. Le diagramme des microfossiles non-polliniques modernes présente les fréquences (en %TMNP) de 72 Types identifiés dans les 35 échantillons. La somme des comptages par échantillon est présentée dans la marge droite du diagramme.

Afin d'illustrer les principaux gradients décrits par les données non-polliniques modernes vis-à-vis des types de végétation, des Analyses Factorielles des Correspondances (AFC) ont été réalisées sur les données non transformées avec le logiciel SPAD (Decisia, 2002). Les Types rares (présents dans moins de 3 échantillons et avec des valeurs de comptages jamais supérieures à 3 occurrences par échantillon), ont été éliminés de la matrice. Dans une première itération d'AFC, conduite sur l'ensemble des sites et des Types (61 Types × 35 sites), trois zones humides et une chênaie ont été clairement isolées des autres sites (cf. Cugny, 2004), absorbant la majorité de la variance de la matrice. Ces sites étaient discriminés par des Types caractéristiques des zones humides (*Amphitrema flavum* (HdV-31), *Assulina seminulum* (HdV-32B), *Tilletia sphagnii* (HdV-27), Téliospores indifférenciées) et par *Trichocladium asperum* (TM-F), particulièrement abondant dans la chênaie 62 (Figure 2). Afin de décrire les relations entre les spores fongiques et le reste des sites (de communautés végétales terrestres), ces cinq sites ont été introduits passivement dans une deuxième AFC, réalisée sur 31 sites et 56 Types.

Pour tester les relations entre les fréquences d'ascospores de groupes coprophiles (Tableau 9) et la Pression Pastorale Totale (PPT), le jeu de données a été divisé en deux catégories de sites : la catégorie **A** comprend les 23 sites les moins pâturés, de PPT nulle à faible (ente 0 et 5) ; la catégorie **B** regroupe les 12 sites les plus intensivement pâturés (PPT de 7 à 9 ; il n'y a pas de modalité de PPT de 6). 13 Types de spores suffisamment fréquents dans le référentiel (> 8 échantillons) ont été sélectionnés et sont listés dans le Tableau 9. Les fréquences de ces Types (%TMNP), ont été comparées, individuellement et sous formes d'assemblages (groupes de Types), entre les deux catégories de sites A et B. Un test sur les médianes compare les %TMNP du Type/assemblage de Types dans chaque catégorie à la médiane générale du Type/assemblage de Types dans la matrice totale (tableau de contingence 2 × 2). La significativité des différences est donnée par la statistique du χ^2, à 95% de confiance et 1 degré de liberté (ddl).

Types de spores testés	
Sporormiella (HdV-113)	*Podospora* (HdV-368)
Delitschia (TM-023A-B, -006)	*Cercophora* (HdV-112)
Trichodelitschia (HdV-546)	*Apiosordaria verruculosa* (HdV-169)
Chaetomium (HdV-7A)	*Coniochaeta* (HdV-172)
Gelasinospora (HdV-1)	*Coniochaeta* A (TM-016)
Sordariales (groupe HdV-55)	*Coniochaeta* B (TM-211)
Sordariales indifférenciées (autres)	
Types de spores non testés (rares dans le référentiel)	
Sphaerodes cf. *fimicola* (TM-020)	*Pteridiosperma* (TM-021)
Sphaerodes (TM-020B)	Sordariomycete ? (TM-H)

Tableau 9. Types de spores d'Ascomycètes de groupes coprophiles dans le référentiel du Pays Basque. Pour tester leurs relations vis-à-vis de la pression pastorale, 13 Types de spores rencontrés avec des valeurs suffisantes sont pris en compte. Les Xylariaceae indiff. ne sont pas présentées ici du fait de leur relation claire aux hêtraies (Figure 2).

Phytocœnoses		Taxa dominants	Description	N° Echant.	PPT (0-9)
Bordure d'enclos		*Urtica dioica* *Cirsium eriophorum* *Cirsium palustre* *Cirsium vulgare* *Poa annua*	Formations fraiches et élevées composées d'oseilles, orties et cirses (*Rumex obtusifolius*, *Urtica dioica*, *Cirsium palustre*) sur les sols riches en azote bordant les enclos de brebis.	72	**8**
		Rumex obtusifolius spp. *obtusifolius* *Taraxacum officinale* *Ranunculus repens* *Stellaria media* spp. *media*		73	**8**
		Cerastium fontanum spp. *fontanum* *Trifolium repens* *Achillea millefolium* *Cynosurus crystatus* *Lolium perenne* *Holcus lanatus* *Capsella bursa-pastoris* *Plantago lanceolata*		26	5
Pelouses pâturées	Pelouse sur-pâturée	*Poa annua* *Trifolium repens* *Stellaria media spp. media* *Cerastium fontanum spp. fontanum* *Galium saxatile* *Rumex acetosella* *Potentilla erecta* *Agrostis curtisii* *Carex flacca*	Zones de pâturage journalièrement parcourues par les troupeaux, de forte valeur pastorale. Les taux de broutage et d'embousement y sont élevés.	11	**9**
				70	**9**
				60	**8**
	Pelouse sur-piétinée (reposoir à troupeaux)	*Rumex acetosella* *Galium saxatile* *Cerastium fontanum* spp. *fontanum* *Potentilla erecta* *Trifolium repens* *Poa annua* *Agrostis curtisii* *Stellaria media* spp. *media* *Carex flacca* *Danthonia decumbrens*	Zones de reposoir des troupeaux, souvent en position sommitale et caractérisées par des patches de végétation nitrophile (liée aux déjections) et des sols mis à nu par le piétinement important.	35	**9**
				32	**9**
				21	5
	Jasse humide	*Juncus effusus* *Agrostis capillaris* *Galium saxatile* *Rumex acetosella* *Cerastium fontanum* spp. *Potentilla erecta* *Trifolium repens* *Poa annua* *Agrostis curtisii* *Stellaria media* spp. *media*	Sur les sols humides des bas de versants. Ces zones sont très fréquentées par les troupeaux. La végétation nitrophile y est mêlée à des espèces de zones humides (ex. *Juncus effusus*).	2	**8**
				20	**9**
				25	**7**
Zone humide		*Juncus acutiflorus* *Eriophorum angustifolium* *Carex echinata* *Viola palustris* *Parnassia palustris* *Molinia caerulea* *Erica tetralix* *Narthecium ossifragum*	Petites tourbières de pente, relativement peu fréquentées par le bétail.	12	5
				5	2
				28	3
				39	3
				45	3

Hêtraie (*Fagus sylvatica*) dense	*Fagus sylvatica* *Oxalis acetosella* *Deschampsia flexuosa* *Vaccinium myrtillus*	Ces forêts fermées sont très peu fréquentées par les troupeaux ; *Oxalis acetosella* et *Deschampsia flexuosa* se développent dans le sous-bois.	36 3 41	4 0 0
Hêtraie (*Fagus sylvatica*) semi-ouverte	*Fagus sylvatica* *Calluna vulgaris* *Deschampsia flexuosa* *Vaccinium myrtillus* *Galium saxatile* *Carex flacca* *Agrostis curtisii* *Potentilla erecta*	Ces formations semi-ouvertes constituent une marge, de 100 m maximum à l'intérieur des hêtraies, fréquentée par le bétail (brebis et chevaux principalement).	43 40 66	**9** 3 1
Chênaie (*Quercus robur*) semi-ouverte	*Quercus robur* *Fagus sylvatica* *Ulex europaeus* *Calluna vulgaris* *Erica vagans* *Erica tetralix* *Erica cinerea* *Danthonia decumbrens* *Deshampsia flexuosa* *Galium saxatile* *Carex flacca* *Agrostis curtisii* *Potentilla erecta* *Vaccinium myrtillus*	Chênaies semi-ouvertes, sur substrat calcaire, situées en dehors du bassin de Sourzay. Le recouvrement arboréen y est faible et les sols relativement pauvres. Présence d'une strate arbustive basse.	58 63 62	5 3 2
Fougeraie	*Pteridium aquilinum* *Deschampsia flexuosa* *Vaccinium myrtillus* *Calluna vulgaris* *Galium saxatile* *Carex flacca* *Agrostis curtisii* *Potentilla erecta* *Fagus sylvatica* (pl.)	Formations élevées de *Pteridium aquilinum,* principalement fréquentées par les brebis.	16 15 17 18	5 3 3 3
Lande à éricacées	*Calluna vulgaris* *Vaccinium myrtillus* *Agrostis curtisii* *Potentilla erecta* *Danthonia decumbrens* *Galium saxatile* *Carex flacca*	Milieux ouverts, moins pâturés que les pelouses, couvrant de grandes surfaces sur les versants.	37	4
Lande à éricacées et ajonc	*Ulex europaeus* *Pteridium aquilinum* *Calluna vulgaris* *Erica vagans* *Erica tetralix* *Agrostis curtisii* *Potentilla erecta* *Danthonia decumbrens* *Galium saxatile* *Carex flacca* *Erica cinerea*	Formation proche de la précédente, colonisée et dominée par l'ajonc (*Ulex europaeus*) et *Pteridium aquilinum* du fait d'une moins forte pression de pâturage	10 29 30 13	**8** 4 4 3

Tableau 10. Description des 35 sites du référentiel Sourzay. Les taxa dominants cités sont les taxa caractéristiques (différentiels) des synTaxa composant les phytocoenoses d'après Mazier *et al.* (2006). La PPT (Pression Pastorale Totale, code semi-quantitatif de 0 à 9) correspond à la somme des codes (échelles semi-quantitatives de 0 à 3) d'embousement, de broutage et de piétinement estimés sur chaque site (cf. Mazier *et al.* 2006).

I.2. Résultats

I.2.1. Distribution des cortèges de microfossiles modernes dans les communautés végétales du massif d'Iraty

Diagramme des MNP modernes

Le diagramme des microfossiles modernes présenté dans la Figure 2 montre un cortège de spores, principalement composé de conidies, dominant dans les hêtraies : *Asterosporium/Triposporium elegans* (TM-M2,-M1 ; *Asterosporium* étant largement dominant), *Brachysporium* cf. *obovatum,* (TM-014), *Endophragmiella* A, B et C (TM-009, -224, -227) et *Trichocladium opacum* (TM-011). Les Xylariaceae sont également caractéristiques de ces milieux ; les ascospores Xylariaceae (petites) indiff. étant très fréquentes et abondantes dans l'ensemble des sites et *Kretzschmaria deusta* (HdV-44), beaucoup moins abondant, mais préférentiellement rencontré dans les hêtraies en comparaison aux autres types de végétation. D'autres spores, moins fréquentes, sont *Splanchnonema foedans* (TM-019), *Pteridiosperma* (TM-021), cf. *Brachysporium* (cf. HdV-494) et les amérospores TM-015.

Les spectres des chênaies semi-ouvertes sont caractérisés par des champignons également associés à d'autres communautés végétales comme les fougeraies et les landes à callune : TM-O, TM-N, HdV-495, HdV-733. Mis à part le TM-B (possiblement des basidiospores gastéromycètes épigés), et quelques Ascomycètes potentiellement coprophiles, peu de Types semblent spécifiques des pelouses pâturées. Les spores du Type TM-B montrent de nettes préférences pour les pelouses et les landes (avec ou sans ajonc).

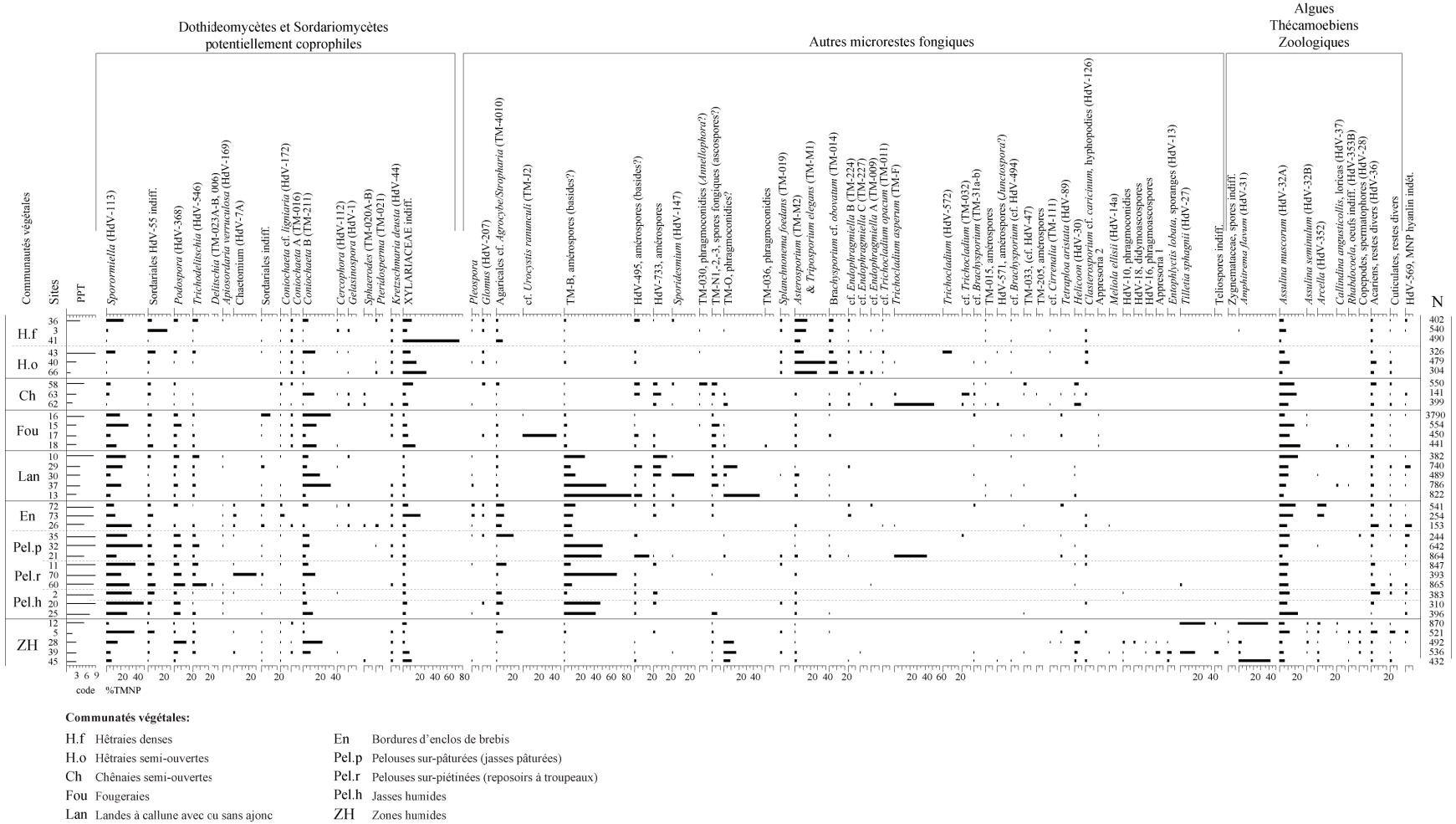
Les champignons dominants dans les spectres de zones humides sont *Tilletia sphagnii* (HdV27), des Téliospores indifférenciées, *Entophlyctis lobata* (HdV-13) et les Appresoria de type 1. Les conidies du Type HdV-10 et les ascospores HdV-16 et HdV-18, sont très rares et présentent de faibles pourcentages, mais semblent restreintes aux sites de zones humides. Les thécamoebiens (excepté *Assulina muscorum* (HdV-32A)) et, dans de plus faibles proportions, les microrestes de Copépodes (HdV-28), *Rhabdocoela* (HdV-353B) et *Callidina angusticollis* (HdV-37), sont aussi fréquents dans les zones humides.

Les Types d'Ascomycètes de groupes coprophiles ne se distribuent pas de la même façon dans les types de végétation. *Sporormiella, Podospora* et *Trichodelitschia* montrent des tendances similaires ainsi que des pourcentages plus élevés dans les sites de forte PPT, en particulier les pelouses ; *Sporormiella* étant nettement plus abondante que les autres Types. *Delitschia, Apiosordaria* et *Chaetomium* sont moins fréquents et moins abondants mais préférentiellement rencontrés dans les pelouses. *Coniochaeta* A, *Cercophora* et *Gelasinospora*, présentent tous de faibles valeurs mais sont plus fréquents dans les sites forestiers que dans les autres sites. *Coniochaeta* B est au contraire très commun et abondant, avec de plus fortes valeurs dans les milieux semi-ouverts de landes et de fougeraies.

Analyse factorielle

L'AFC (Figure 3) résume dans un espace à deux dimensions les gradients principaux portés par les cortèges de Types précédemment décrits, une fois ôté l'effet de quatre sites de zones humides et d'une chênaie (cf. I.1.2.). Les deux premiers axes expriment 33,2 % de la variance totale de la matrice. Le premier axe (19,93 %) reflète le gradient d'ouverture et oppose les hêtraies (45 % de la variance de l'axe 1) aux pelouses et aux landes (sites 13, 37, 70, 21 et 32 : 44,6 % de la variance de l'axe 1). L'axe 2 est plus difficile à interpréter puisqu'il oppose les sites précités, en particulier les hêtraies, à un ensemble d'autres sites pâturés, à savoir les chênaies, les fougeraies, certaines pelouses et les zones humides. Cet axe combine certainement l'ouverture (gradient principal de l'axe 1) à d'autres paramètres des sites (effet en cloche assez net) tels que la pression pastorale, l'hygrométrie et d'autres paramètres non pris en compte dans cette étude.

Cercophora, Coniochaeta A, *Gelasinospora* et, dans une moindre mesure, *Coniochaeta* cf. *ligniaria,* sont associés aux hêtraies. Les Sordariales du groupe HdV-55 sont placées entre les hêtraies et les autres sites pâturés du fait de leur forte abondance dans le site de hêtraie non pâturée 3 (Figure 2). *Chaetomium* est au contraire associé, avec le TM-B, aux pelouses et aux landes en raison de ses fortes valeurs dans l'échantillon 70 (Figure 2).



Communatés végétales:

H.f	Hêtraies denses	En	Bordures d'enclos de brebis
H.o	Hêtraies semi-ouvertes	Pel.p	Pelouses sur-pâturées (jasses pâturées)
Ch	Chênaies semi-ouvertes	Pel.r	Pelouses sur-piétinées (reposoirs à troupeaux)
Fou	Fougeraies	Pel.h	Jasses humides
Lan	Landes à callune avec ou sans ajonc	ZH	Zones humides

Figure 2. Diagramme des microfossiles non-polliniques (en % TMNP) du référentiel du Pays Basque. Les sites sont classés par communauté de végétation et de pression de

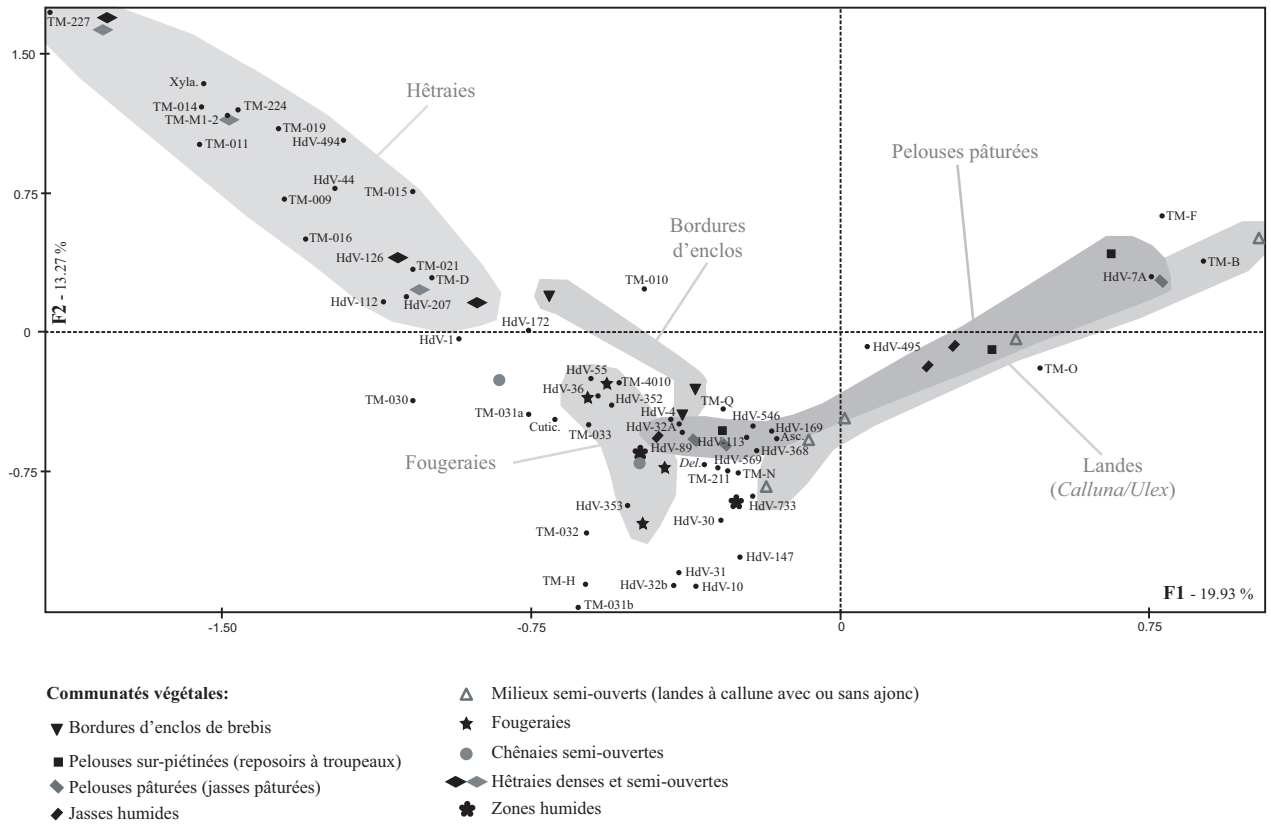


Figure 3. AFC (plan 1-2 ; 33,2 % de la variance totale) sur 56 Types (points) x 31 sites (symboles géométriques). Les sites sont différenciés en fonction de leur appartenance aux différentes communautés végétales (légende sur la figure). Ces dernières ont été étés regroupées manuellement sur le plan factoriel (surfaces grisées).

I.2.2. Test sur les relations entre Ascomycètes de groupes coprophiles et Pression Pastorale Totale

Les boîtes à moustaches (Figure 4) illustrent les distributions des fréquences (%TMNP) des 13 Types de spores sélectionnés dans les deux catégories de sites A et B (A : pression de pâturage nulle à faible (PPT de 0 à 5) ; B : importante (PPT de 7 à 9)). En fonction de leur relation avec la PPT, les Types de spores sont regroupés (assemblages) dans les Groupe 1 (Figure 4a) et Groupe 2 (Figure 4b)).

Dans le Groupe 1 (Figure 4a), *Sporormiella,* les Sordariales gr. HdV-55 et *Podospora* montrent des pourcentages significativement plus élevés dans les sites B ; *Sporormiella* ayant la plus forte liaison avec la PPT. *Trichodelitschia* présente également des fréquences plus élevées dans les sites B, mais la différence n'est pas significative au niveau de confiance de 95 % (p = 0,122). *Apiosordaria, Delitschia* et *Chaetomium*, qui ont des valeurs assez faibles dans un petit nombre de sites, sont cependant plus fréquents

dans les sites B et par conséquent présentent une liaison positive avec la PPT. Dans le Groupe 2 (Figure 4b), la relation entre *Coniochaeta* B et la PPT est peu claire : le Type présente des valeurs maximales dans la catégorie A, une médiane plus élevée dans la catégorie B et une relation à la PPT non significative. Les fréquences de *Cercophora, Gelasinospora, Coniochaeta* A et *C.* cf. *ligniaria* ne sont pas positivement liées à la PPT ; *Coniochaeta* A présente une liaison négative avec la PPT.

Les pourcentages cumulés des Types de spores du Groupe 1 sont clairement et significativement plus élevés dans les sites de la catégorie B tandis que les pourcentages cumulés des Types de spores du Groupe 2 ne présentent pas de liaison significative avec la PPT (Figure 5 c). Les pourcentages cumulés de l'ensemble des 13 Types de spores sont cependant significativement supérieurs dans les sites B.

I.3. Discussion

I.3.1. Microfossiles-non polliniques et types de végétation

Des assemblages de microfossiles, principalement composés de spores fongiques aériennes, sont associés à des types de végétation et reflètent le gradient de fermeture (hêtraies/ landes et pelouses) caractéristique des espaces pastoraux du bassin de Sourzay. Mulder et Janssen (1999) ont obtenu des résultats similaires en Hollande, sur la base d'échantillons bryophytiques et de litière collectés le long d'un transect traversant des chênaies et divers facies de landes à éricacées.

Les hêtraies sont caractérisées par un assemblage écologiquement cohérent de spores fongiques (Figure 2, Figure 3). En premier lieu, on trouve des champignons mitosporiques, avec les conidies des Types *Brachysporium, Triposporium elegasn, Asterosporium, Endophragmiella*-Types et *Trichocladium opacum* ; ces taxa sont principalement saprophytes ou parasites sur des substrats forestiers (arbres, bois mort, écorce, brindilles, feuilles ou litière, etc., cf. Ellis (1971), Ellis et Ellis (1985), Kiffer et Morelet (1997)). Diverses préférences trophiques sont représentées chez les Xylariaceae, avec des espèces parasites, saprophytes ou coprophiles. Les Xylariaceae indiff. du référentiel constituent un groupe de petites ascospores (<15-20 µm ; cf. Volume 2), dont certaines ont été rattachées à *Xylaria hypoxylon* par A. Aptroot (2005 ; non illustrées dans le Volume 2), taxon lignicole (ex. Coates et Rayner, 1985). Ce groupe de spores est dominant dans les hêtraies suggérant qu'il est principalement composé d'espèces saprophytes ou parasites sur des substrats forestiers. Certaines des spores caractéristiques des hêtraies (ex. *Kretzschmaria deusta* et les Xylariaceae indiff., *Asterosporium*, *B. obovatum* ou *Endophragmiella* B) sont présentes, avec de plus faibles fréquences, dans des sites ouverts distants des forêts (jusqu'à >100 m des

hêtraies pour les sites 72, 73, 32, 29, 12, 11 ou 10 ; Carte 3). Ces occurrences peuvent être interprétées de deux manières :

1) par les *valences écologiques* des taxa, capables de se développer dans différents types de végétation dont les conditions micro-stationnelles (ex. luminosité, hygrométrie, plantes hôtes, substrats en décomposition) sont comparables et appropriées ;

2) par la structure en mosaïque et le relief du territoire prospecté, dans lequel les spectres fongiques issus de quadrats de 10 × 10 m ont pu être 'influencés' par les communautés végétales adjacentes : les spores piégées dans les bryophytes peuvent être issues d'un *transport* soit i) direct, par déplacement des spores depuis leur lieu de production par les vents ou les ruissellements, soit ii) indirect, par déplacement de substrats (ex. branches, brindilles, feuilles) et de leurs mycocœnoses associées.

En dépit du manque d'information sur leur écologie, certains Types non identifiés semblent constituer de bons indicateurs des milieux ouverts et semi-ouverts. Les chênaies semi-ouvertes ont de nombreux taxa herbacés et arbustifs en communs avec les landes et des fougeraies (Tableau 10). Ces trois communautés végétales peuvent donc présenter des habitats similaires pour les champignons produisant les spores fongiques qu'elles ont en commun, i.e les TM-N, TM-O, cf. *Scleroderma* (HdV-495) et HdV-733 (Figure 2). Les basidiospores TM-B semblent très caractéristiques des milieux ouverts (pelouses et landes, Figure 2, Figure 3). Ces spores pourraient être produites par des gastéromycètes épigés (cf. Lycoperdales ; A. Aptroot, com. pers. 2006), ce qui s'accorde assez bien avec leurs fortes proportions dans les échantillons. Aptroot (2006) a souligné l'importance des Basidiomycètes gastroïdes en palynologie, du fait de la variabilité morphologique entre les spores produites par les espèces forestières et celles produites par les taxa de milieux ouverts. Même si l'identification du Type TM-B reste à confirmer (des référentiels sont en cours à ce sujet ; cf. Volume 2), il semble que le TM-B constitue un indicateur potentiel d'environnements pastoraux ouverts (pelouses) et semi-ouverts (landes).

I.3.2. Ascospores de genres coprophiles et Pression Pastorale Totale

Les pourcentages cumulés des 13 Types d'ascospores de groupes coprophiles sont significativement supérieurs dans les sites de plus forte Pression Pastorale Totale (PPT) (catégorie B, Figure 4c). Ceci confirme d'idée de van Geel *et al.* (2007) selon laquelle le spectre complet des champignons coprophiles doit être pris en compte pour refléter les densités de populations d'herbivores et prévient également d'éventuelles interprétations erronées, basées sur les occurrences extrêmes d'un seul Type de spore : ex. les fortes valeurs des Sordariales gr. HdV-55 et de *Chaetomium,* respectivement dans les relevés 3 et 70 (Figure 2). Pris individuellement, les Types de spores présentent cependant des réponses différentes vis-à-vis de la PPT (Figure 2, Figure 4) et des communautés de végétation (Figure 2, Figure 3).

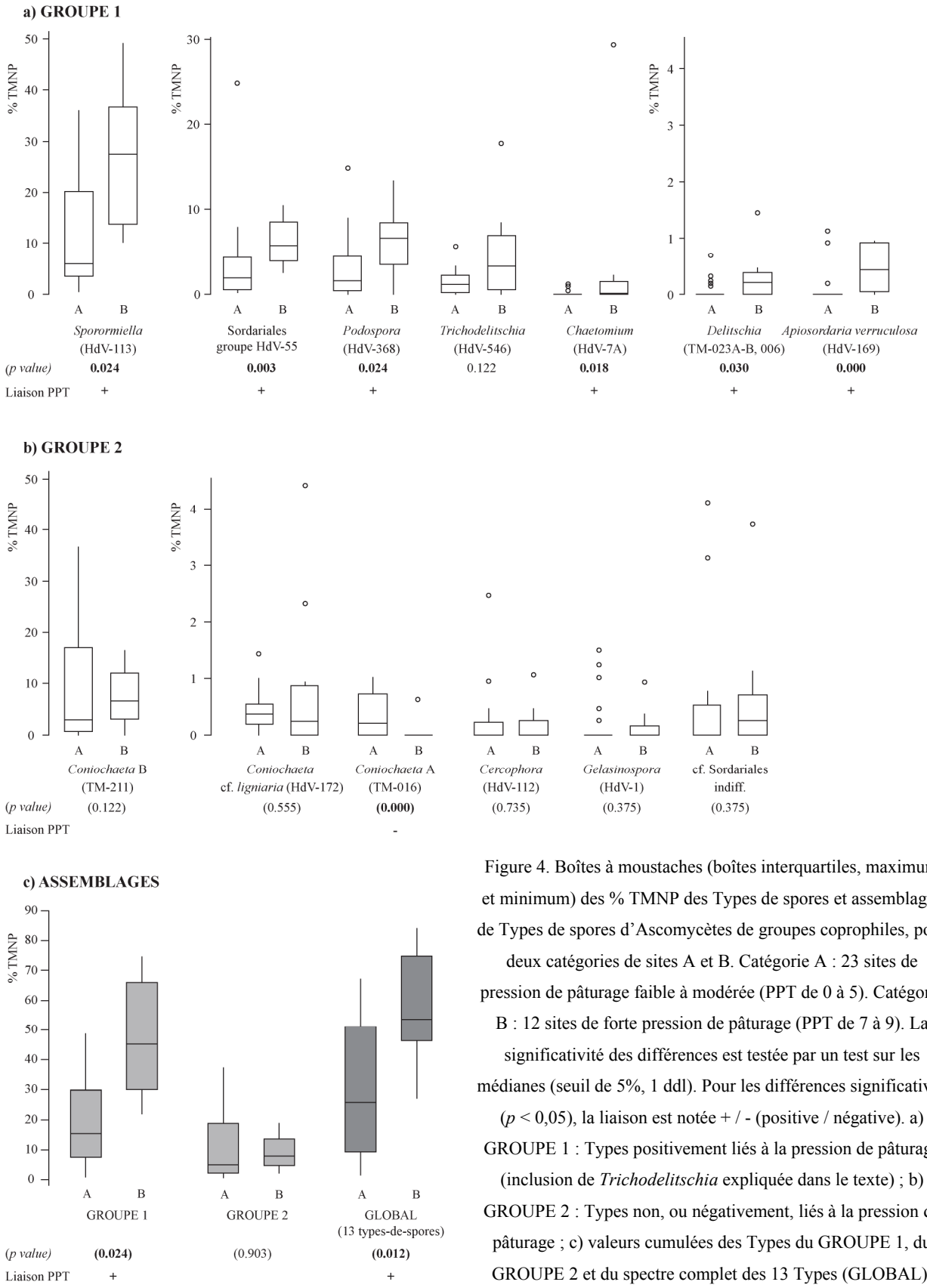


Figure 4. Boîtes à moustaches (boîtes interquartiles, maximum et minimum) des % TMNP des Types de spores et assemblages de Types de spores d'Ascomycètes de groupes coprophiles, pour deux catégories de sites A et B. Catégorie A : 23 sites de pression de pâturage faible à modérée (PPT de 0 à 5). Catégorie B : 12 sites de forte pression de pâturage (PPT de 7 à 9). La significativité des différences est testée par un test sur les médianes (seuil de 5%, 1 ddl). Pour les différences significatives ($p < 0,05$), la liaison est notée + / - (positive / négative). a) GROUPE 1 : Types positivement liés à la pression de pâturage (inclusion de *Trichodelitschia* expliquée dans le texte) ; b) GROUPE 2 : Types non, ou négativement, liés à la pression de pâturage ; c) valeurs cumulées des Types du GROUPE 1, du GROUPE 2 et du spectre complet des 13 Types (GLOBAL).

L'objectif ici est de montrer s'il existe différents degrés de coprophile au sein des Types de spores identifiés en palynologie. Les résultats du référentiel sont comparés aux informations du Tableau 1 (Partie 1 - II.2.1.) qui met en relation les Types de spores reconnus en palynologie avec les degrés de coprophilie attribués par Krug *et al.* (2004) aux genres d'Ascomycètes coprophiles correspondants.

Les genres *Sporormiella, Podospora* et *Sordaria* sont principalement composés d'espèces coprophiles (Krug, 2004) et sont aussi parmi les plus communs sur les déjections (Lundqvist, 1972; Krug *et al.,* 2004; Bell, 2005). A ces trois genres coprophiles sont rattachés les Types de spores *Sporormiella* (qui comprend des fragments de spores des genres coprophiles *Preussia* et *Sporormia* (Almeida-Lenero *et al.,* 2005; van Geel et Aptroot, 2006)), *Podospora* et les Sordariales gr. HdV-55 (incl. *Sordaria* et *Podospora conica*; cf. van Geel *et al* (2010)). Dans le référentiel, ces Types sont les plus communs et abondants (Figure 2) et leurs fréquences sont positivement et significativement liées à la PPT (Figure 4). On peut conclure que les trois Types *Sporormiella*, *Podospora* et les Sordariales gr. HdV-55 constituent, pour le Pays Basque, les indicateurs non-polliniques les plus robustes de la pression pastorale actuelle. Ces résultats sont en accord avec les nombreuses observations faites sur ces Types en paléoécologie, en particulier pour *Sporormiella*, indicateur de la présence et de la densité d'herbivores (Davis, 1987; Burney *et al.,* 2003; van Geel *et al.,* 2003; Davis et Shafer, 2006). Les plus fortes proportions de *Sporormiella* observées ici (et de manière assez générale ailleurs) peuvent cependant être rattachées au fait que chaque ascospore se fractionne en un minimum de quatre cellules colorées, dénombrées individuellement durant les analyses.

Le genre *Trichodelitschia* comprend cinq espèces coprophiles (Ebersohn et Eicker, 1992b; Bell, 2005) mais le Type de spore *Trichodelitschia* n'a jamais été interprété comme tel. Dans le référentiel, il n'est pas significativement lié à la PPT (Figure 4a) mais ses profils sont pourtant très proches de ceux de *Sporormiella*, des Sordariales gr. HdV-55 et de *Podospora* (Figure 2). De fait, et compte tenu de l'écologie du genre *Trichodelitschia*, on ne peut exclure ce Type des indicateurs de pâturage.

Les Types *Apiosordaria verruculosa* (espèce coprophile et terricole, cf. Bell (2005)), *Chaetomium* (spores correspondant à une ou quelques espèces d'un genre mixte (Krug *et al.,* 2004) qui n'est pas principalement coprophile (von Arx *et al.,* 1986)), et *Delitschia* (nombreuses formes d'un genre coprophile, cf. Krug *et al.* (2004)), sont positivement liés à la PPT mais sont rares et peu abondants en comparaison aux Types précédents. C'est par leur présence, plus que leurs abondances, que ces Types indiquent ici les conditions de forte pression de pâturage.

Krug *et al.* (2004) ont affecté *Coniochaeta, Cercophora* et *Gelasinospora* à des genres mixtes (nombreuses espèces coprophiles et nombreuses espèces non coprophiles). Ici, les Types de spores *Cercophora, Gelasinospora, Coniochaeta* cf. *ligniaria* et *Coniochaeta* A ne sont pas positivement liés à la PPT (Figure 4b) et semblent plus associés aux environnements forestiers (en particulier *Coniochaeta* A,

négativement liée à la PPT ; Figure 2 et Figure 3). Si le potentiel d'indicateur de pâturage de ces Types ne peut être complètement rejeté, ces derniers semblent refléter des préférences trophiques hétérogènes. D'autres observations dans des forêts pâturées et non pâturées sont nécessaires afin de préciser le degré de préférence d'habitat (ex. coprophiles favorisés en contexte forestier) / de substrat (ex. déjections, bois ou végétaux morts) des espèces représentées par ces Types. Les spores de *Coniochaeta* B (similaires à *Coniochaeta* sp. décrite par Aptroot et van Geel (2006)), sont particulièrement abondantes dans les landes et les fougeraies (Figure 2) et ne sont pas significativement liées à la PPT du fait de fréquences importantes dans les sites les moins pâturés. Il est difficile de statuer sur le degré de coprophilie de ce Type à partir de ces résultats. D'autres observations sont nécessaires pour définir si ce Type de spores comprend des espèces coprophiles, puisqu'il semble afficher une préférence d'habitat (landes, milieux semi-ouverts ?).

I.4. Conclusions

Le référentiel du Pays Basque, initialement collecté pour l'étude de la pluie pollinique actuelle, fournit des informations sur les relations entre MNP (principalement des spores fongiques aériennes), types de végétation et degré de pression de pâturage :

Relations MNP / Types de végétation

Le premier résultat est la discrimination d'écosystèmes terrestres selon leur gradient d'ouverture à partir d'assemblages de spores fongiques. Les assemblages de zones humides (petits placages tourbeux) sont en revanche plus difficiles à discuter du fait du nombre restreint de relevés effectués dans ces milieux (5 sites sur 35). Ces cinq sites sont cependant discriminés par des Types qui leur sont spécifiques (microrestes zoologiques, quelques Types fongiques et quelques spores de Zygnemataceae ; Figure 2). Ces éléments suggèrent que ce référentiel, bien qu'informatif, est limité en ce qui concerne la constitution 'd'analogues' propres à l'interprétation de séquences fossiles issues de tourbières.

La question de la représentativité spatiale de certaines spores fongiques (ex. *Kretzschmaria deusta* associée ici aux hêtraies mais aussi trouvés dans des pelouses) est également posée : comment interpréter la présence de ces spores dans des spectres non-polliniques normalement considérés comme 'locaux' ? Dans le cas précis des spectres forestiers, la question est de savoir si des assemblages de spores associées aux forêts dans les environnements actuels peuvent être interprétés dans les séquences fossiles en termes de distance aux boisements. Les spectres fongiques forestiers étant ici particulièrement distincts des autres spectres (Figure 2, Figure 3), les communautés forestières apparaissent comme un bon modèle pour tester la dispersion des spores fongiques en contexte montagnard, *i.e.* la présence de Types de spores forestiers dans des spectres de sites non forestiers répond-elle d'une relation de distance de ces sites aux forêts ?

On peut tenter de palier aux interrogations qui viennent d'être énumérées (Types 'analogues' de zones humides et valeur indicative spatiale de spores fongiques), en prenant en compte dans une seconde approche moderne : 1) le caractère 'local' de certains microfossiles, tels que les Types spécifiques des zones humides, les plus appropriés à l'interprétation des données fossiles issues de tourbières ; et 2) le caractère potentiellement exogène ou ubiquiste de certains autres Types. Pour ce faire, il semble pertinent d'identifier les cortèges associés aux zones humides et ceux associés aux écosystèmes terrestres qui les environnent ; ceci semble réalisable si on s'en tient aux résultats encourageants de ce premier référentiel du Pays Basque.

Relations entre Ascomycètes de groupes coprophiles et pression de pâturage

Les Types de spores d'Ascomycètes coprophiles peuvent être scindés en deux groupes, d'après leur relation à la pression de pâturage dans le référentiel (Figure 4a et b) :

- le Groupe 1 comprend les indicateurs les plus fiables de la pression de pâturage, avec des Types communs et abondants (c'est-à-dire robustes : *Sporormiella, Podospora,* les Sordariales gr. HdV-55 et probablement *Trichodelitschia*) et des Types plus occasionnels qui apparaissent avec les Types précédents dans les contextes ouverts intensivement pâturés (*Chaetomium, Delitschia, A. verruculosa*) ;

- le Groupe 2 comprend les autres Types de spores rattachés à des genres coprophiles mais sans relation avec la pression de pâturage dans le référentiel (*Coniochaeta* cf. *ligniaria*, *Coniochaeta* A, *Coniochaeta* B, *Cercophora, Gelasinospora*). Ces Types combinent probablement des espèces de préférences trophiques mixtes (ex. *Cercophora*), voire des préférences d'habitats (ex. *Coniochaeta* B).

Si ce premier référentiel a permis d'obtenir des informations sur les degrés de coprophilie des Types de spores, il a soulevé la question des préférences trophiques et d'habitat pour certains Types. Ces questions peuvent être abordées en prenant en considération plus de variables pour décrire les substrats organiques en décomposition, autres que les déjections, dans différents types d'environnements pâturés.

II. Référentiel en haute vallée d'Ossau

Le référentiel a été constitué en Ossau dans le double objectif de répondre aux questions qui ont découlé de l'expérience menée au Pays Basque (Types 'analogues' de zones humide, distribution spatiale des spores fongiques forestières, 'écologie' des ascospores de groupes coprophiles) et de compléter les connaissances sur les MNP pour le terrain Ossalois, ceci pour aider l'interprétation de la séquence tourbeuse de Lalagüe (AN) prélevée dans une très petite tourbière (env. 6 x 20 m).

1. Changement de contexte biogéographique, pour une problématique identique :

La différence de contexte biogéographique avec les estives d'Iraty se traduit par une élévation de 1000 mètres en moyenne et une diversification des substrats rocheux et de la végétation (Partie 2 - II.1.). A ces grands facteurs biotiques et abiotiques, s'ajoute un changement dans la faune sauvage avec notamment la présence d'isards et de marmottes. La mixité du bétail est également plus marquée qu'à Iraty mais les périodes de fréquentation estivales sont plus courtes en Ossau (Partie 2 - II.2.). Il est donc nécessaire de vérifier si, et comment, ces différences entre estives Basques et Ossaloises se traduisent dans les cortèges non-polliniques.

2. Valeurs indicatrice des Types et 'compartiments' :

Afin d'obtenir plus d'informations pour l'interprétation des dynamiques passées des zones humides, le référentiel doit être étendu à un plus grand nombre de zones humides et de tourbières. Pour identifier les microfossiles caractéristiques de ces milieux, une comparaison avec des spectres de milieux terrestres sera utile (Figure 5).

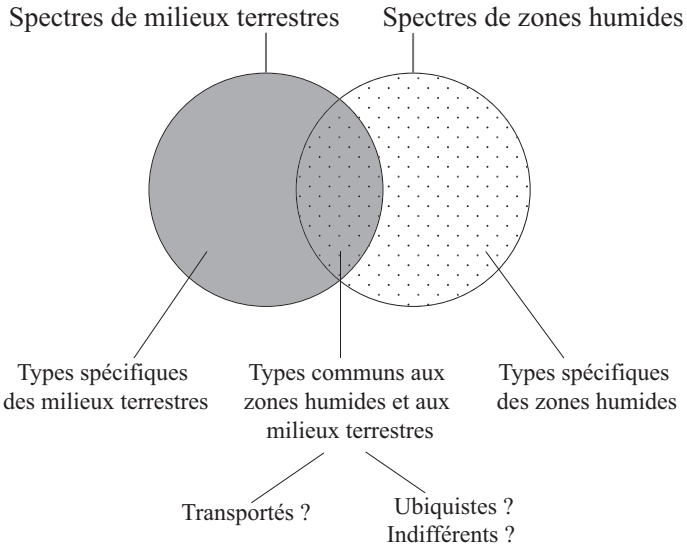


Figure 5. Hypothèse de travail du référentiel Ossau : comparer les spectres non-polliniques de petites zones humides avec les spectres non-polliniques d'écosystèmes terrestres adjacents pour 'compartimenter' l'information non-pollinique.

La comparaison entre spectres de zones humides et spectre de milieux terrestres avoisinants, est une première recherche de compartimentation de l'information, séparant :

i) une *information intrinsèque aux milieux de sédimentation*, composée de MNP restreints aux zones humides et dont l'interprétation devra se faire (principalement) par rapport aux caractéristiques de ces milieux. Ces MNP pourront être considérés comme des Types *locaux et spécifiques des zones humides*, propres à l'interprétation des changements des conditions écologiques sur ou proches du point de sondage.

ii) une *information non-spécifique des zones humides*, composée de MNP *communs* aux zones humides et aux milieux terrestres. Nous supposons cette information potentiellement dépendante : **a)** de paramètres communs aux zones humides et aux milieux terrestres (pour les Types ubiquistes ou indifférents vis-à-vis des conditions humides/terrestres) ou, **b)** des environnements terrestres adjacents (pour les Types non produits localement et transportés).

Pour asseoir ces comparaisons, des descripteurs environnementaux communs (ex. végétation, recouvrement des différentes strates de végétation, pression de pâturage) et spécifiques (ex. régimes hydriques, superficie des zones humides) aux milieux terrestres et humides doivent être pris en compte. Il n'existe pas de standard de protocoles d'échantillonnage pour les référentiels dédiés à la calibration des signaux non-polliniques mais, les MNP étant utilisés comme des indicateurs locaux (conditions stationnelles sur ou proches du point de sondage palynologique ; Partie 1), la recherche de leur valeur indicatrice doit se faire en ce sens : en arrêtant une dimension spatiale, l' '*espace local'* dans lequel sera testée/recherchée la relation entre MNP et descripteurs environnementaux. Par rapport au référentiel précédent, ceci peut être réalisé en réduisant les surfaces de prélèvement des bryophytes et de collecte des descripteurs environnementaux. Un rayon de 1 m autour de la zone de prélèvement semble approprié et est comparable aux dimensions considérées pour des approches similaires de calibration des signaux palynologiques locaux en contexte tourbeux (Yeloff *et al.,* 2007; de Klerk *et al.,* 2009).

Enfin, la question de l'influence de la distance aux forêts sur les enregistrements fongiques, soulevée dans le référentiel du Pays Basque, peut-être testée par mesure de la distance du point de collecte des bryophytes aux premiers arbres/boisements.

3. Préciser les qualités d'indicateurs des ascospores de groupes coprophiles :

En ce qui concerne les cortèges coprophiles, la première question est de savoir si le changement de terrain s'accompagne d'un changement dans les assemblages ? Les questions plus spécifiques, abordées en Partie 1 - II.2. et dans le référentiel du Pays Basque, sont :

- Peut-on discriminer plus finement les préférences trophiques pour les Types de spores d'Ascomycètes genres mixtes (saprophytes et coprophiles) ? Pour aborder ce point, les substrats organiques en

décomposition, autres que les déjections d'herbivores (ex. bois mort, litière), doivent être qualifiés et quantifiés, au même titre que l'embousement.

- Les cortèges coprophiles diffèrent-ils selon les milieux (question des préférences d'habitats) ? En particulier, les cortèges coprophiles des zones humides diffèrent-ils de ceux des sites terrestres, où leur signaux sont traditionnellement testés (Blackford et Innes, 2006; Graf et Chmura, 2006; Cugny *et al.,* 2010) ?

- Le type de bétail, et donc le type d'embousement, influence t'il les assemblages coprophiles ? Cette question peut-être abordée par la description et la quantification systématique des différents types de déjections.

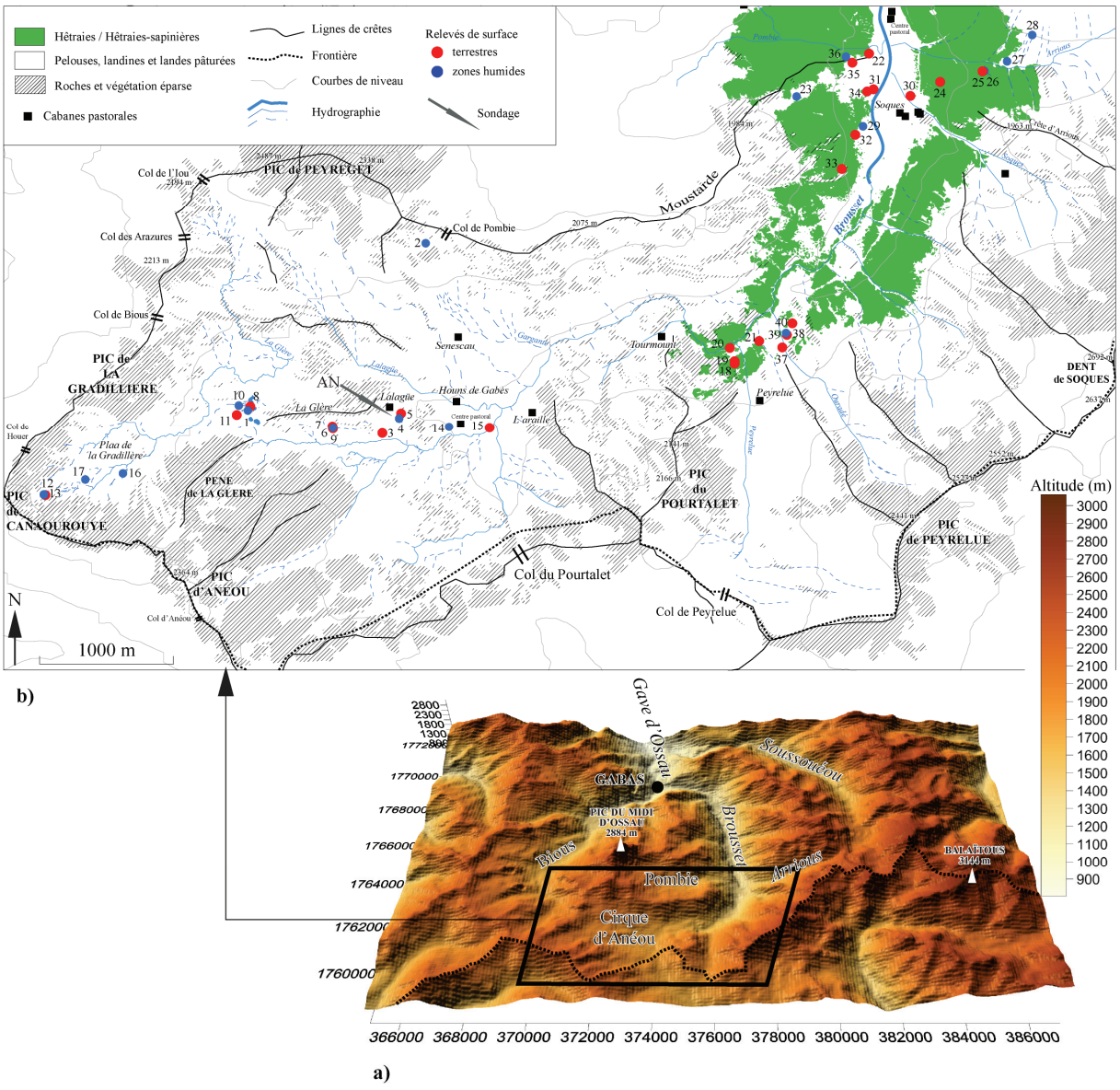
- Enfin, peut-on dégager des indicateurs, ou indices, autres que les abondances des spores dans les échantillons (cf. Partie 3 - I.3.2.), utiles à l'étude des dynamiques passées des cortèges coprophiles ? En particulier, la richesse en Types de spores coprophiles (nombre de Types de spores) et la diversité des cortèges coprophiles (richesse ramenée à l'effectif du cortège), sont-ils liés à la pression pastorale, à la quantité de déjection ou encore à la diversité de ces déjections ?

II.1. Matériels et méthodes

II.1.1. Sélection des sites

Le choix des sites d'échantillonnage a été fait selon les mêmes critères qu'au Pays Basque, selon une stratification basée sur les degrés d'ouverture des milieux et de pression pastorale (Mazier *et al.,* 2006). Compte tenu de la structuration des espaces pastoraux en haut-Ossau, la recherche de modalités de secteurs distincts, scindant le référentiel en deux ensembles.

Le premier ensemble de sites se trouve dans le cirque d'Anéou, entre 1700 et 2200 m d'altitude (Carte 4). Ce cirque est actuellement un vaste espace pastoral de 1250 ha (Photographie 2a), asylvatique, où se répartissent quatre cabanes et un centre pastoral, chacun comprenant de un à cinq enclos de brebis. La pression de pâturage et la mixité du bétail y sont fortes (ex. Figure 6). L'aire prospectée s'étend des environs du centre pastoral (1720 m) au le Plaa de la Gradillère (2200 m), selon un transect Est/Ouest dans le cirque, essentiellement sur substrat acide (schistes et grés). Elle s'inscrit en majorité dans le *cujala* (parcours) de l'un des troupeaux de brebis de la cabane Lalagüe. Les zones végétalisées du cirque sont dominées par les nardaies (fond de *Nardus stricta*) et les pelouses à *Festuca eskia,* dont des gispetières en gradins, en expansion depuis une cinquantaine d'années (Soust, 1979) sur les contreforts du cirque. Il n'y a pas de faciès de lande à proprement parler mais de landine dans laquelle *Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Juniperus communis* et *Helianthemum nummularium,* ne dépassent pas le niveau de la strate herbacée pâturée. Les pâturages d'Anéou ont une valeur fourragère élevée, comme l'attestent les valeurs pastorales (VP) estimées sur neuf des relevés (Tableau 11). Les zones humides et tourbières du cirque sont d'une grande diversité de formes, de tailles et de composition floristique (Briand, 2001). Ce sont des sourcins et des petits placages paratourbeux de pente (généralement sur substrat acide), des zones humides associées aux bords des eaux courantes et de fond de petits chenaux temporaires, et des replats marécageux à *Carex nigra* (souvent sur les faciès morainiques ou de comblement). La seule tourbière au sens strict du terme (sur l'aire prospectée) est celle de Lalagüe, objet du sondage palynologique (séquence AN). Dix sept sites ont été échantillonnés dans le cirque, huit dans les milieux terrestres (pelouses et enclos de brebis), neuf dans des petites zones humides réparties sur l'estive.



Carte 4. a) Localisation de l'aire d'étude en haute vallée d'Ossau. b) Localisation des 40 sites échantillonnés (cirque d'Anéou et haute vallée du Brousset). AN : séquence fossile (tourbière de Lalagüe).

Le second ensemble de sites se trouve en aval d'Anéou, entre 1360-1700 m, dans la haute vallée du Gave du Brousset (Carte 4). Ce domaine présente un fort gradient de fermeture et une réduction de la charge pastorale. Les bovins y sont proportionnellement plus abondants que sur Anéou (comme le montre la distribution de l'embousement par type de bétail ; Figure 6). Sur un substrat rocheux à dominante calcaire, les principaux faciès de végétation sont les pelouses pastorales plus ou moins colonisées par le genévrier (*Juniperus communis*), les landes à genévriers (*J. communis*, *Calluna vulgaris*), les landes à Ericaceae (*C. vulgaris, Erica vagans*, *Vaccinium myrtillus, V. uliginosum, Helianthemum nummularium, J. communis*),

les hêtraies et les hêtraies-sapinières (*Fagus sylvatica, Abies alba*). Les forêts, dominées par le hêtre, occupent les plus fortes pentes dans la vallée glaciaire encaissée et les landes se développent le plus souvent à leur contact. Quelques zones, de faible étendue, de pré-bois et de fructicées sont présentes, avec *Fagus sylvatica* et *Abies alba* (régénérations), *Betula pendula, Sorbus aria, S. aucuparia, Rosa* spp., *Rubus* gr. *fructicosus, R. idaeus*. La strate herbacée est globalement plus élevée qu'à Anéou, avec une moindre représentation de *N. stricta* au profit d'autres graminées et une qualité fourragère inférieure (Tableau 11 ; ex. absence de *Trifolium alpinum*). Les sous-bois, sauf rares emplacements en replats, sont peu fréquentés par le bétail. Quelques brûlages localisés sont opérés par les bergers, généralement sur des genévriers, dans les landes et les pelouses. Un total de vingt trois sites a été échantillonné dans la haute vallée du Brousset, seize en milieux terrestres, sept en zones humides/tourbières. Les sites de brûlage ont fait l'objet de 4 échantillonnages. Une plus grande homogénéité dans les zones humides a été rencontrée, la plupart (5/6) étant des petites tourbières de pente (sur calcaire) à Carex de Davall (*Carex davalliana*).

Secteur	VP min	VP max	Moyennes	Sites
Anéou	25	40	29	Pelouses : 7, 11, 8, 9, 15, 14, 6, 10
Brousset	7.5	30	19	Pelouses et landes : 21, 38, 20, 40, 30, 37, 27, 39, 28

Tableau 11. Valeurs pastorales (VP) estimées sur 17 des relevés floristiques de la haute vallée d'Ossau (N. de Munnik, 2009).

Les spectres des 24 sites terrestres, associés à un gradient d'ouverture du milieu et de pression pastorale, sont comparés aux spectres prélevés aux cœur de 16 petites zones humides et tourbières incluses dans ces différents types d'environnements, le plus souvent en position d'interface. Le gradient altitudinal du référentiel (plus de 1000 m) est fort mais était inévitable pour couvrir à la fois les milieux environnants la tourbière de Lalagüe et accéder à différents faciès de fermeture du milieu par réduction de la charge pastorale.

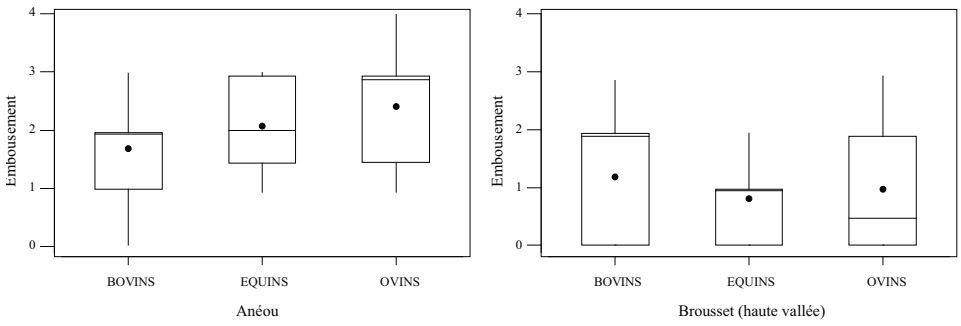
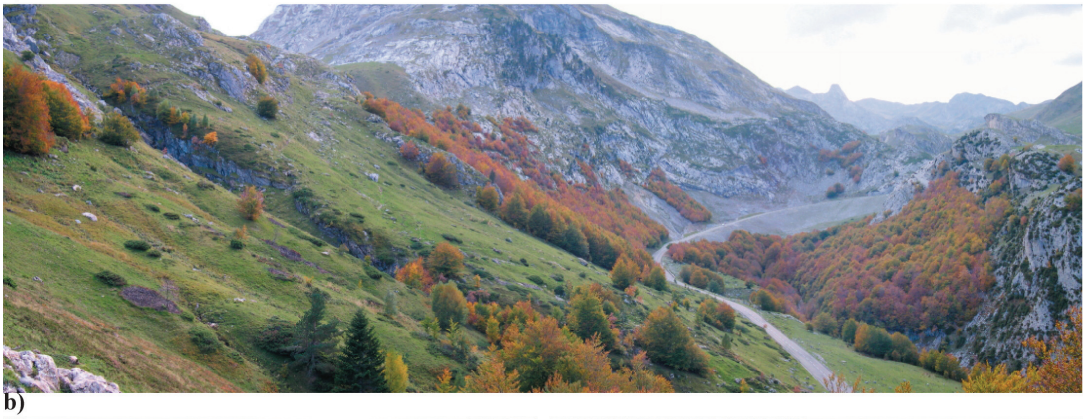


Figure 6. Distribution des valeurs d'embousement par type de bétail dans les sites d'Anéou (n = 17) et de la haute vallée du Gave du Brousset (n = 23).

a)



b)

c)

d)

Photographies 2.a-d (page précédente). Espaces pastoraux en Haut-Ossau. a) Troupeau dans le cirque d'Anéou (Septembre 2006). b) Limite supérieure de la forêt dans la haute vallée du Brousset, sous le défilé de Tourmount (octobre 2006). c-d) Lande pâturée dans les landes de la vallée d'Arrious (c) et pelouses pastorales à genévrier dans la vallée du Brousset (d) (septembre 2006).

II.1.2. Travail de terrain et acquisition des descripteurs environnementaux

II.1.2.1. Protocole d'échantillonnage

Dans chaque site, les échantillons bryophytiques ont été prélevés dans un rayon de 50 cm autour du point central. La surface correspondante (env. 0,96 yd²) est notée **s0** (Figure 7). Les paramètres environnementaux ont été collectés dans deux surfaces concentriques, S1 et S2, autour du point central.

- **S1 :** surface qui comprend l'aire de prélèvement s0 et qui forme une aire circulaire de 1,5 m de rayon autour du point central (S1 = s0 (r=0,5 m) + s1). Il s'agit de la *surface minimale* (env. 7 m²), fixée pour décrire le caractère *local* des MNP et pour étudier leurs relations avec les variables environnementales. Cette surface n'est pas nécessairement homogène en termes de structure et de composition de la végétation ou de microrelief (pour les sites en position d'interface ; voir infra).

- **S2 :** surface qui s'étend 5 m au-delà de S1 et intègre la (ou les) communauté(s) végétale(s) de l'*environnement immédiat de S1*. Elle est donc plus ou moins hétérogène en termes de structure et de composition de la végétation. Les variables collectées dans cette surface ne sont pas utilisées pour la calibration des signaux non-polliniques, mais permettent de définir le contexte immédiat des surfaces S1.

Figure 7. Protocole d'échantillonnage en Ossau. s0 : aire de prélèvement des échantillons bryophytiques. S1 (s0+s1) et S2 : deux surfaces imbriquées d'acquisition des variables environnementales. Photographie : site R27 sur une petite tourbière de pente de la basse vallée d'Arrious, illustrant un cas d'hétérogénéité : surface S1 incluse dans la zone humide (homogène) et surface S2 composite entre zone humide et milieux terrestres adjacents (pelouses et pelouses colonisées par le genévrier).

Entre deux et huit prélèvements bryophytiques (thalles ou portions de thalles), d'espèces différentes dans la mesure du possible, ont été collectés dans chaque surface s0 (Septembre et Octobre 2006). Les parties en contact avec le sol ont été éliminées pour les bryophytes terrestres, afin de limiter le prélèvement d'organismes du sol. Pour les zones humides, la totalité de la colonne des bryophytes a été prélevée, y compris les zones en contact avec la vase ou la tourbe, ces compartiments entrant dans la composition des sédiments fossiles. Le substrat de développement (sol, tourbe/vase, rocher, bois mort), la position sur ce substrat (verticale, horizontale, inclinée), et la présence d'eau, ont étés notés pour chaque prélèvement.

II.1.2.2. Acquisition des descripteurs environnementaux

Les paramètres environnementaux et anthropiques décrits pour les différentes surfaces des sites, leurs modalités et leurs unités d'expression, sont présentés dans le Tableau 12.

Les valeurs d'*altitude* (en m) sont issues de mesures GPS ou ont été déterminées par lecture sur les cartes topographiques au 1/25 000 (IGN 1547 OT et 1647 OT). La *pente*, exprimée en degrés, a été visuellement estimée sur le terrain, séparément pour les surfaces S1 et S2. L'*exposition* a été notée sur le terrain selon seize modalités (S, S/SO, SO, O/SO, O etc.). Les valeurs d'angles correspondantes (0-360° par rapport au Nord) ont été converties en valeurs trigonométriques Nord (sin α) et Est (cos α). La *nature géologique* a été déterminée par lecture sur la carte géologique au 1/50 000 (Ternet *et al.,* 2004a) digitalisée. Les différentes formations répertoriées ont été groupées en cinq catégories : *Alluvions*, *Moraines*, *Eboulements*, *Calcaires* (calcaires amygdalaires, calcaires noirs à laminites du Carbonifère ; calcaires à polypiers ; pélites calcaires et grés de la série du pic Lariste) et *Schistes/Grés/Quartzites* (formations schisto-gréseuses (culms) carbonifères ; quartzites de la série de Sia). Dans chaque surface s0, des échantillons de sol ou de vase/tourbe ont été prélevés sur les 10 premiers cm, sous l'horizon organique de surface, afin de procéder à des dosages de leur *pH*. Après dessèchement des échantillons (24h à l'étuve), les mesures de *pH eau* et *pH KCl* ont été effectuées à l'ENSAT (Ecolab UMR 5245, Castanet Tolosan) selon la norme ANFOR (1988).

En présence d'eau sur les sites (zones humides), la *profondeur de l'eau* a été mesurée ; le nombre de mesures étant fonction de l'étendue des surfaces en eau. Les mesures ont été moyennées pour obtenir une valeur de profondeur moyenne d'eau (en cm) pour les surfaces S1 et S2. Le *régime d'écoulement de l'eau* a également été décrit selon trois modalités : eau *courante* (ruisseaux) ; *suintante* (sourcins ; très faible courant) ; *stagnante* (micro-dépressions des tourbières, petites mares temporaires).

Catégories de variables	Abiotiques							Structurels	Végétation		
	Altitude	Exposition	Pente	Géologie	pH sol/tourbe	Eau : régime	Profondeur moyenne de l'eau	% de recouvrements	Végétation (groupements de taxa)	Proximité aux premiers arbres/pré-bois et aux forêts	Enferment par les arbres isolés/pré-bois et les forêts
Types/unités	m	Valeur trigonométrique -1 - +1	Degrés	0/1	pH	(0/1)	cm	(+ / 0-100%)	(0-5)	(0/1/2/.../9)	(0/1/.../5)
(nb.) **Modalités (nom)**	(1) (Alt)	(2) Valeur N (OrN) Valeur E (OrE)	(1) (Pente)	(5) Alluvions (alluv) Moraines (mor) Eboulements (eboul) Calcaires (calc) Schistes/grés/quartzites (SchGrQ)	(2) pH H20 (pHeau) pH KCl (pHKCl)	(3) Stagnante (Estagn) Suintante (Esuint) Courante (Ecour)	(1) (Eprof)	(10) Sol nu/vase (%sol) Rochers (%roch) Eau (%eau) Déjections (%excr) Litière (%lit) Muscinale (%musc) Herbacée (%herba) Arbustive (%arbu) Arborée (%arbo) Zone humide (%ZH)	(10 pour S1) cf. Fig. 9 (12 pour S2) cf. Fig. 10	(2) Forêts (PROFOR) Arbres isol./pré-bois (PROPREB)	(2) Forêts (ENFFOR) Arbres isol./pré-bois (ENFPREB)
s0 **s1** **S1**	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x
S2			x			x	x	x	x		

Catégories de variables	Matière organique de surface et variables pastorales						
	Substrats végétaux morts (en décomposition) ou brûlés (charbons)	Degré moyen de décomposition du bois mort	Embousement	Broutage	Piétinement	Embousement détaillé bétail	Embousement autre / faune sauvage
			Pression Pastorale Totale				
Types/unités	(0/1/2/3)	(0/1/2/3)	(0/1/2/3/4)	(0/1/2/3)	(0/1/2/3)	0-4	(0/1/2/3)
(nb.) **Modalités (nom)**	(3) Litière (Lit) Bois mort (BM) Charbons (Char)	(1) (Bdeco)	(1) (EMBT)	(1) (BROUT)	(1) (PIET)	(4) Bovins (BOV) Equins (EQU) Ovins (OV) Suidés (SUI)	(1) (SAU)
			(1) (EMBT+BROUT+PIET = PPT)				
s0 **s1** **S1**	x	x	x	x	x	x / x	x
S2	x	x	x	x	x	x	x

Tableau 12. Paramètres de terrains estimés ou mesurés dans le référentiel Ossau, dans les surfaces S1 et S2 (voire s0 et s1) des 40 sites.

Les paramètres structurels correspondent aux *recouvrements* (exprimés en % de recouvrement dans les surfaces S1 et S2) des différentes *strates de végétation* (muscinale, herbacée, arbustive, arborée) et d'autres éléments visibles de surface : *sol nu/vase, roches affleurantes, eau, déjections, bois mort* et *litière*. Les *surfaces occupées par les zones humides et les tourbières* (exprimées en % de leur recouvrement dans les surfaces S1 et S2) ont aussi été estimées.

La *végétation dominante* a été décrite dans les surfaces S1 et S2 par les indices semi-quantitatifs d'abondance-dominance de Braun-Blanquet (+/0/1/…/5). Ces relevés ont été réalisés en fin de saison de floraison et d'estivage (au même moment que les prélèvements bryophytiques). Ils ne donnent donc qu'une vision partielle de la végétation des relevés (espèce printanières et certaines espèces estivales non recensées) et certains taxa n'ont pas été identifiés au niveau spécifique (ex. Poaceae et Cyperaceae abrouties). La localisation des bryophytes disponibles a conditionné l'emplacement de certains relevés qui peuvent être en position d'interface ou d'écotone et englober des plantes de diverses communautés (ex. Figure 7). C'est notamment le cas des relevés des petites et très petites zones humides, de tailles inférieures à la surface S1 (dans au moins une de leurs dimensions) : les taxa de la zone humide et des communautés végétales adjacentes ont été inventoriés ensemble. Les sites de brûlages sont également hétérogènes, constitués de faciès brûlés (sols mis à nu avec un fort recouvrement en charbons) et de faciès à végétation intacte (Photographies 3a-c).

Afin de répondre à la question de l'influence des communautés forestières sur les spectres non-polliniques, deux paramètres décrivant les relations de proximité et d'enclavement des sites vis-à-vis des premiers arbres et des forêts ont été constitués à partir des distances surfaces s0/premiers arbres isolés et s0/lisières forestières (Figure 8). Ces distances ont été estimées sur le terrain (par mesure, arpentage ou visuellement), dans quatre directions autour de s0 : amont, aval, droite par rapport à l'amont, gauche par rapport à l'amont (tous les sites concernés se trouvant sur des pentes) (Figure 8a). Au-delà de 200 m, les distances devenaient difficilement estimables du fait de la topographie. Pour les sites sans arbres ou sans boisement observés dans un rayon de 200 m, les distances ont été mesurées sous SIG. Pour le codage de la variable de *proximité*, les mesures de terrain ont été moyennées pour chaque site, puis réparties en 8 classes de distances décroissantes (classes 9 à 2; méthode des paliers ; Figure 8b). La classe 1 comprend les sites de distances mesurées sous SIG comprises ente 200 et 500 m (à vol d'oiseau). La classe 0 comprend les sites situés à plus de 2 km du premier arbre (2 à 5,3 Km, à vol d'oiseau), c'est-à-dire tous les sites d'Anéou. L'opération a été réalisée pour les arbres isolés et pour les forêts. Les codes *d'enclavement* (de 0 à 5) sont fonction du nombre de côtés (amont, aval, droite, gauche) des sites pour lesquels des arbres isolés ou des forêts ont été observés dans le rayon de 200 m (Figure 8b) (0 : aucun arbre ou lisière forestière dans un rayon de 200 m ; 1 : arbres ou lisière sur un des côté du site ;… ; 5 : s0 sous des arbres isolés ou en forêt).

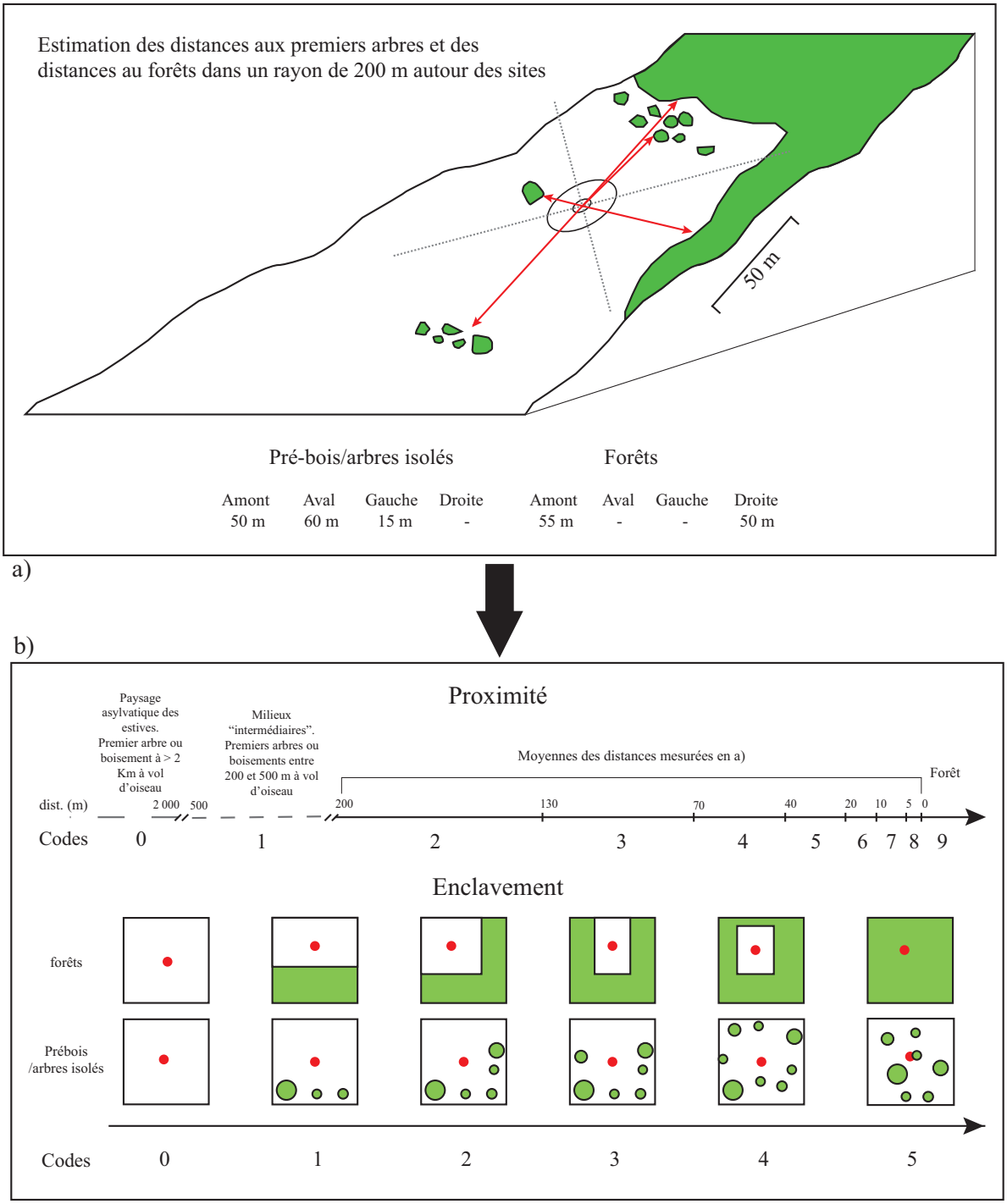


Figure 8. Relations sites / premiers arbres et sites / premières forêts. a) estimation des distances surface de prélèvement s0 / premiers arbres/pré-bois et s0 / premières forêts, dans quatre directions autour de s0 (amont, aval, droite et gauche par rapport à l'amont). b) Les valeurs obtenues sont intégrées en deux variables : *proximité* aux forêts et aux pré-bois (de 0 à 9) et *enclavement* par les forêts et par les pré-bois (de 0 à 5). Les distances mesurées dans la Figure 8a produisent des codes de proximité de 4 et de 4 (premiers arbres/pré-bois et lisières forestières à des distances moyennes respectives de 41,4 m et de 55 m) et des codes

d'enclavement de 3 pour les premiers arbres/pré-bois (arbres isolés sur trois côtés) et de 2 pour les forêts (lisières sur deux côtés). Les codes des sites d'Anéou sont tous de 0 (pas d'arbre à moins de 2 Km, pas de relation d'enclavement).

Les paramètres pastoraux concernent les signes de l'activité du bétail, comme dans le référentiel du Pays Basque (broutage, piétinement, embousement), auxquels sont ajoutées les *particules carbonisées de surface*, liées aux brûlages opérés par les bergers sur des genévriers. La quantité de *litière* et de *bois mort*, et le *degré de décomposition du bois mort,* sont les descripteurs de substrats organiques autres que les déjections pris en compte pour expliquer la distribution des communautés fongiques saprophytes. Ces variables sont codées sur des échelles ordinales allant de 0 à 3, ou 4. *Piétinement* et *broutage* sont codés sur la même grille que dans le référentiel du Pays Basque (échelle ordinale de 0 à 3) et l'*embousement* (total) a été codé sur une échelle ordinale de 0 à 4 (4 étant pour les enclos de brebis). La *Pression Pastorale Totale* (PPT) est la somme de ces trois variables (de 0 à 10). L'embousement a également été déterminé pour chaque type de bétail : embousement par les *ovins* (qui peut inclure les caprins, quelques chèvres sont présentes sur Anéou), les *bovins*, les *équins* et les *porcins* (très peu de crottes ont été observées pour ces derniers). Ces modalités ont été codées sur la même échelle ordinale que l'embousement total, pour les surfaces s0 et s1 séparément ; les codes ont ensuite été combinés pour obtenir une variable (quantitative continue) à l'échelle de S1 (pondérés par la proportion de surface occupée par s0 et par s1 dans S1). Une tentative a été faite pour différencier les déjections produites par le bétail de celles produites par la *faune sauvage*, principalement pour discriminer les déjections des ovins de celles des isards. Ces deux types de crottes n'ont cependant pas pu être différenciés avec certitude : la variable *embousement ovin* englobe l'embousement produit par les isards. Mis à part quelques déjections d'oiseaux ou quelques fécès indéterminés, il n'y a pas eu d'observation attribuable à la faune sauvage (ex. sangliers, marmottes) ; les codes attribués à la variable embousement faune sauvage n'ont jamais excédé la valeur de 1.

II.1.3. Travail en laboratoire et acquisition des données MNP

Les prélèvements bryophytiques de chaque site ont étés amalgamés en un échantillon composite. Quand le volume total était trop important, un sous-échantillon de chaque prélèvement a été extrait. Les bryophytes ont été uniformément hachés (fractions ≤ 1-2 mm ; volumes finaux de 10 à 35 ml par site). L'extraction des palynomorphes a suivi la procédure décrite dans la Partie 2 - III.1.1. . Des marqueurs exogènes (*Lycopodium*) ont été incorporés en début de préparation à raison de 4-5 tablettes par échantillon. Une moyenne de 1005 MNP a été comptée par échantillon (maximum : 3447 ; minimum : 426) et 266 Types ont été différenciés. Afin d'exprimer les données non-polliniques en fonction d'une somme pollinique (%TP), cette dernière a été comptabilisée dans les 40 échantillons par dénombrement des types polliniques de taxa terrestres (dont sont exclus les pollens de Cyperaceae et les spores d'Embryophytes ; analyse D. Galop et F. Mazier).

II.1.4. Traitements statistiques des données

Les paragraphes suivants détaillent les méthodes employées pour le traitement des variables et des données non-polliniques, avec trois objectifs principaux :

1) Examiner la nature et la répartition de l'information non-pollinique dans les sites terrestres et humides.

2) Identifier des indicateurs, ou préciser les qualités d'indicateurs environnementaux de certains MNP, par l'étude de leurs relations avec les variables environnementales. Pour ce faire, des analyses de gradients (indirectes et directes) ont été envisagées.

3) Discriminer les meilleurs indicateurs des activités pastorales parmi les ascospores rattachées à des groupes coprophiles. Ceci a été réalisé par analyses de gradients contraintes par les variables pastorales d'activité du bétail. Les liaisons richesse et diversité de cortèges coprophiles / variables pastorales ont également été testées.

En préalable à cela, l'information floristique a du être résumée (méthode de classification), pour être utilisée comme variable quantitative de végétation. De même, une typologie des sites a été établie à partir des variables environnementales quantitatives (analyses non contraintes et classifications). La typologie des sites a servi à ordonner les sites dans les diagrammes des MNP et à illustrer l'ordination des sites dans les analyses de gradients des données non-polliniques.

Les classifications et les tests statistiques ont été réalisés avec le module XLStat, le logiciels MNITAB et R (R Development Core Team, 2010). Les analyses de gradients ont été réalisées avec le logiciel CANOCO 4 (ter Braak, 1988; ter Braak et Šmilauer, 1997-2002).

II.1.4.1. Végétation et typologie des sites

Groupements de végétation

Pour résumer l'information floristique, les taxa qui ont des profils similaires dans les relevés ont été groupés à l'aide de Classifications Ascendantes Hiérarchique (CAH). Les groupements obtenus seront donc interprétables en termes de connexités entre taxa. 200 taxa ont étés inventoriés dans les 40 sites (Annexe 1). Les relevés des surfaces S1 et S2 sont traités séparément à partir des taxa présents dans au moins deux relevés et qui y prennent au moins une fois une valeur d'abondance-dominance de 1 (i.e. 68 taxa pour les S1, et 106 taxa pour les S2). Les CAH ont été réalisées sur les valeurs d'indices d'abondance-dominance centrées réduites, en utilisant la métrique de la distance euclidienne et la méthode agrégative de Ward. Chaque taxon étant affecté à une classe (groupement de taxa), les différents relevés sont décrits par un ou plusieurs groupements de taxa floristiques. La valeur que prend un groupement pour un relevé est la coordonnée de son barycentre pour ce relevé ; cette coordonnée équivaut à une valeur d'indice

d'abondance-dominance centrée réduite, exprimée sur une échelle continue de valeurs allant de 0 (le relevé n'a pas de taxon dans le groupement) à 5 (forte affinité entre le relevé et le groupement de taxa). Ces valeurs sont utilisées comme variables quantitatives de végétation dans la suite des analyses.

Typologie des sites

Des Analyses en Composantes Principales (ACP) ont été réalisées sur les variables environnementales quantitatives pour identifier les variables redondantes/corrélées entre-elles et pour formaliser la typologie des sites. Les ACP ont été conduites sur des matrices de corrélation, sur les données quantitatives (variables nominales géologiques et des régimes hydrologiques exclues) centrées réduites, pour les S1 et pour les S2. Les variables de proximité et d'enclavement (par les forêts et par les premiers arbres/pré-bois) ont été passivement projetées puisqu'elles intègrent des informations extérieures aux surfaces S1 et S2. Dans une première itération d'ACP des variables des S1, le pH (non mesuré dans les S2) était fortement corrélé au 3^{e} axe (Annexe 2.1) et isolait les sites basiques de brûlages récents, d'enclos de brebis et les sites de la haute vallée sur substrat calcaire. Pour comparer les ordinations produites par les variables des S1 et des S2 de mêmes sites, les valeurs de pH ont été introduites passivement dans l'ordination des S1. Respectivement, 37 et 40 variables quantitatives de même nature ont été utilisées dans les ACP des S1 et des S2. Les surfaces S1 et S2 ont été groupées par des CAH (distance euclidienne, agrégation de Ward) sur leurs scores sur les quatre premiers axes de chaque ordination.

II.1.4.2. Microfossiles non-polliniques

Diagrammes et répartition des Types dans les sites

Les microrestes sont ordonnés dans les diagrammes par groupe d'organismes (champignons, algues et MNP hyalins, thécamoebiens, métazoaires…), par nature et types de spores pour les champignons, et par Ordres/Familles pour les ascospores rattachées à des groupes coprophiles (cf. Tableau 7). Les Types présents dans < 3 échantillons sont considérés comme rares ; ils sont présentés dans les diagrammes mais sont exclus des traitements statistiques. 155 Types sont présents dans ≥ 3 échantillons.

Dans chaque groupe, les Types ont été triés selon qu'ils sont : présents uniquement dans les sites terrestres (spécifiques des milieux terrestres : '*spé. Ter'*), communs aux sites terrestres et aux zones humides ('*communs'*) ou uniquement présents dans les zones humides (spécifiques des zones humides : '*spé. ZH'*). Les relations des Types *communs* vis-à-vis des milieux terrestres (n = 24 sites) et des zones humides (n = 16 sites) ont été précisées par un test sur les médianes, réalisé sur leurs %TP (comparaison entre chaque ensemble de sites, des nombres de fois que les %TP d'un Type sont supérieures ou inférieures à sa médiane générale dans la matrice : tableau de contingence 2 x 2 ; significativité des différences signée par la statistique du χ^2 à 1 ddl, au seuil de 5%). Les Types présents dans au moins 5 échantillons ont été

testés et trois catégories de Types ont été définies : '*communs indifférents'* (Types dans <5 échantillons + Types aux %TP non significativement différentes entre sites terrestres et zones humides), '*communs préf. Ter'* (%TP significativement supérieures dans les sites terrestres) et '*communs préf. ZH'* (%TP significativement supérieures dans les sites zones humides).

Recherche des relations entre MNP et variables environnementales

Les valeurs des MNP ont été log transformées (ln(x) + 1) pour les analyses multidimensionnelles. Le TM-010B a été exclu de la matrice des Types qui comporte donc 154 Types (dans des analyses préliminaires, l'échantillon R13 qui est globalement pauvre en microrestes, présentait un profil particulier en raison d'une plus forte %TP des spores TM-4010B ; Figure 13c). La matrice des variables environnementales est celle des surfaces S1 qui comprend 50 variables (quantitatives, ordinales et qualitatives ; Tableau 12, Figure 8, Figure 9).

Le choix du type d'approximation des relations MNP/sites et MNP/variables environnementales (approches unimodales ou linéaires), a été basé sur la mesure de la longueur du gradient maximal (SD) de la matrice des MNP sur le premier axe d'une 'Detrended Correspondance Analysis' (DCA) (Lepš et Šmilauer, 2003). Le SD est de 3,510, valeur dans la limite supérieure de l'intervalle (2-4 SD) où les deux approches peuvent être employées (Lepš et Šmilauer, 2003). En tenant compte de l'hétérogénéité du matériel étudié, une approche unimodale a été choisie. Une ordination non contrainte (Analyse Factorielle des Correspondances, AFC) a été réalisée pour observer l'allure des gradients principaux de la matrice des 154 Types dans les 40 sites. Les relations entre Types et variables environnementales ont ensuite été recherchées par Analyse Canonique des Correspondances (ACC). En raison du grand nombre de variables environnementales (50 variables >> 40 sites), celles-ci ont été sélectionnées en fonction de leur pouvoir explicatif par la méthode de la 'forward selection', basée sur le test des permutations de Monte Carlo (ter Braak et Verdonschot, 1995; ter Braak et Šmilauer, 1998; Lepš et Šmilauer, 2003). Neuf variables (voir résultats) ont successivement été trouvées significatives (chacune après 999 permutations, au seuil de 5%) dans le modèle corrélatif général. Pour interpréter l'effet de certaines variables positivement corrélées entre-elles, des ordinations partielles ont été réalisées en gardant comme variable(s) explicative(s) la/les variable(s) à tester et en plaçant en covariables les autres variables.

Recherche des relations entre ascospores de groupes coprophiles et variables pastorales

Etant pris pour cible dans la recherche d'indicateurs des activités pastorales, les ascospores rattachées à des groupes coprophiles ont été traitées séparément avec les variables pastorales d'activité du bétail. La matrice comporte 51 Types de spores (présents dans > 3 échantillons). Le SD étant de 3,133, cette matrice a été traitée par ACC (approximation des optimums des Types) et par Analyse de Redondances (RDA ;

approximation des relations linéaires %TP / variables). Dans les deux modèles, la Pression Pastorale Totale (PPT) a été identifiée comme variable significative (parmi d'autres dans la RDA). Ces deux ordinations ont permis d'isoler 22 Types positivement corrélés à la PPT, considérés comme les 'meilleurs indicateurs pastoraux' dans le référentiel. La matrice de ces 22 Types (SD = 1,839) a été soumise à nouveau aux 8 variables pastorales dans une RDA, pour tester si d'autres variables pastorales contribuent à la variation à l'intérieur du cortège des meilleurs indicateurs pastoraux.

La significativité des axes canoniques de toutes les ordinations a été testée par 999 permutations de Monte Carlo (ter Braak et Šmilauer, 1998). Pour préciser les relations entre Types et certaines variables environnementales, des cercles de van Dobben ont été utilisés sur les diagrammes des valeurs *t* des Types (valeurs d'écart-type pondéré, ou *tolérance*, des Types vis-à-vis des variables) (Ter Braak et Looman, 1994). Ceci a permis d'identifier les Types significativement dépendants (positivement/négativement) de l'augmentation des variables sélectionnées (Lepš et Šmilauer, 2003).

%TP, Richesse et Diversité des ascospores de groupes coprophiles

Pour améliorer les possibilités d'interprétation des dynamiques passées des ascospores de groupes coprophiles, la somme des %TP, la Richesse en Types de spores (nombre de Types par échantillon, R) et la Diversité (Indice de Shannon, H') de trois cortèges d'ascospores ont été comparées entre différentes catégories de Pression Pastorale Totale (PPT), d'Embousement Total (EMBT) et de nombre de types de crottes (ou richesse en déjections) dans les surfaces S1. Les trois cortèges ont été définis comme suit.

Le premier cortège est celui des 22 'meilleurs indicateurs pastoraux' identifié dans les analyses contraintes par les variables d'activité du bétail.

La majorité de ces 22 Types sont des Pleosporales, des Sordariales et des Melanosporales (ou supposés), par opposition aux ascospores de Coniochaetaceae et de Xylariaceae (ou supposées), majoritairement non corrélées aux variables d'activité du bétail (voir résultats). En se basant sur cette différence d'ordre taxonomique, l'ensemble des 73 ascospores de groupes coprophiles (51 Types non rares + 22 Types rares) a été scindé en deux 'cortèges généraux' (cf. Figure 13a), sans distinction des degrés de coprophilie individuels :

Le premier cortège général comprend les 44 Types de Pleosporales, de Sordariales et de Melanosporales ;

Le second cortège général comprend les 29 Types de Coniochaetaceae et de Xylariaceae.

L'indice de Shannon (H') a été calculé sur les %TP ($H' = -\Sigma ((ni/N).\ln (ni/N))$ avec ni : %TP du Type i dans l'échantillon, N : somme des %TP des Types du cortège dans l'échantillon). Pour comparer un

minimum de 6 échantillons par catégorie de PPT et d'EMBT, ceux-ci ont été regroupés en 5 catégories de PPT (PPT de 0 ; 1-2 ; 3-4 ; 5-6 ; 7 et 10) et en 3 catégories d'EMBT (EMBT de 0 ; 1 ; 2-4). Les liaisons %TP, Richesse, Diversité / catégories de PPT, d'EMBT, nb. de Types de crottes, ont été testées par un test sur les médianes sur tableaux de contingences (2x3, 2x5 et 2x4 ; statistique du χ^2, à resp. 2, 4 et 3 ddl, au seuil de 5 %). Les différences entre catégories ont ensuite été testées deux à deux, par un test de Mann-Whitney (unilatéral > ou <, au seuil de 5%, 1 ddl). Ne disposant que de 3 sites dans la catégorie '1 type de crotte', les comparaisons inter-catégories ont été faites entre les catégories 0 et 2 types de crottes et le test sur les médianes a été ajusté pour les valeurs manquantes.

II.2. Résultats

II.2.1. Variables environnementales et typologie des sites

II.2.1.1. Groupements de végétation

Les résultats des CAH sont présentés dans les Figures 9 et 10. Le nombre de classes a été arrêté de manière à produire une information suffisamment explicative (ex. éviter un petit nombre de classes produisant des groupements redondants avec la stratification d'échantillonnage et les variables structurelles) mais pas trop diluée (ex. éviter un trop grand nombre de classes et la redondance de groupements de taxa de même significativité écologique). Une brève description des groupements obtenus est donnée ci-dessous.

L'arbre hiérarchique des taxa floristiques des S1 (Figure 9) montre une dichotomie principale en quatre groupes (A à D) décrits par 10 groupements de taxa :

Groupe A : taxa des pelouses pastorales :

1. (P.alpi) : taxa caractéristiques des nardaies (ex. *Nardus stricta, Trifolium alpinum, Plantago alpina, Euphrasia rostkoviana*).
2. (P.med) : taxa herbacés communs aux pelouses pastorales d'Anéou et aux milieux de la haute vallée, avec des indicateurs de la pression pastorale (*Plantago media, Plantago lanceolata, Poa pratensis, Taraxacum officinale*, Asteraceae rosettes).

Groupe B : taxa des milieux pâturés ouverts (pelouses pastorales) et semi-ouverts (pelouses à genévrier, landes à callune et landes à genévrier) :

3. (Junip): taxa caractéristiques des landes à genévriers (ex. *Juniperus communis, Galium verum, G. saxatile*).
4. (Thymus) : petits ligneux (ex. *Erica vagans, Thymus* spp., *H. nummularium*) et taxa herbacés (ex. *Potentilla erecta, Galium verum, Achillea millefolium*) communs aux pelouses pastorales et aux landes pâturées.
5. (Calluna) : taxa caractéristiques des landes à Ericaceae mais aussi présents dans les landines (*C. vulgaris, Vaccinium myrtillus, V. uliginosum*).
6. (Hormin) : taxa dominants dans les facies semi-ouverts des ombrées calcaires de la haute vallée ; *Festuca eskia* est également présente dans les pelouses pastorales d'altitude d'Anéou.

Groupe C : taxa des zones humides et des petites tourbières des milieux ouverts et semi-ouverts :

7. (C.nigra) : taxa des pelouses humides (*Carex glauca*) à marécageuses, plus ou moins inondées (*C. nigra, Trichophorum cespitosa, Caltha palustris*).

8. (Parnass) : large éventail de taxa des zones humides et des petites tourbières, depuis les espèces caractéristiques des associations à Carex de Daval (ex. *C. davalliana, Parnassia palustris*), aux taxa des bords des eaux courantes (*Veronica beccabunga, Mentha longifolia*) et des sourcins (*Pinguicula grandiflora, Primula farinosa*).

Groupe D : taxa des hêtraies, hêtraies-sapinières et mégaphorbiaie :

9. (Ca.raph) : taxa dominants dans la mégaphorbiaie (R26) et également présents dans les sous-bois (excepté *C. raphanifolia*).
10. (Fagus) : taxa caractéristiques des hêtraies sapinières (ex. *F. sylvatica, Abies alba, Galium odoratum, Lysimachia nummularia, Saxifraga umbrosa*) et des lisières et pré-bois (ex. *Rubus fructicosus, Fragaria vesca*).

Pour les taxa floristiques des S2, quatre groupes principaux (A à D) sont décrits par 12 groupements (Figure 10). Beaucoup de taxa des zones humides sont « rétrogradés » dans les groupes de taxa terrestres avec lesquels ils ont été le plus souvent observés.

Groupe A : taxa des milieux pâturés ouverts (pelouses pastorales) et semi-ouverts (pelouses à genévriers, landes à callune et landes à genévrier) :

1. (Hormin) : taxa de différentes strates de végétation des milieux hétérogènes des versants calcaires accidentées de la haute vallée, souvent en ombrées (stands de *Sorbus aria* et *Rosa* spp., et *Deschampsia cespitosa, Horminium pyrenaïcum, Geum pyrenaïcum* dans les renfoncements frais et les combes à neiges).
2. (F.rubra) : cortèges herbacés communs aux pelouses pâturées des estives et de la haute vallée.
3. (Calluna) : petits ligneux et taxa herbacés communs aux pelouses, aux pelouses semi-ouvertes et aux landes à genévriers et à éricacées pâturées.

Groupe B : taxa des milieux forestiers (terrestres et humides), lisières et pré-bois :

4. (Fagus) : taxa des hêtraies-sapinières et de leurs sous-bois.
5. (Lysim) : taxa des sous-bois (ex. *Hepatica nobilis*), de la mégaphorbiaie en forêt (R26 ; ex. *Angelica sylvestris*), des lisières et pré-bois (*H. viridis, Rubus fructicosus*).

Groupe C : taxa des milieux humides, frais et sur-fréquentés par le bétail :

6. (Urtica) : cortège des plantes nitrophiles et rudérales des enclos et reposoirs en périphérie des cabanes.
7. (J.artic) : taxa des environnements humides et pâturés : des pelouses fraiches et des reposoirs (*Poa pratensis, Taraxacum officinale, Rumex acetosa, Ranunculus repens*), des zones humides marécageuses et des bords des eaux pâturés (*J. articulatus, Crepis paluosa, C. raphanifolia, Mentha longifolia*).

Groupe D : taxa des milieux pâturés ouverts et semi-ouverts et zones humides associées :

8. (F.eskia) : taxa des pelouses d'altitude, des environnements acides et faiblement végétalisés.
9. (Nardus) : taxa caractéristiques des nardaies pâturées et des landines (*Vaccinium uliginosum*) des estives ; avec une espèce des petites zones humides correspondantes (*Pinguicula grandiflora*).
10. (Caltha) : taxa des petites zones humides plus ou moins marécageuses des estives et des nardaies adjacentes (*Euphrasia rostkoviana, Carex glauca*).
11. (Erica) : taxa associés aux landes à éricacées de la haute vallée, plus ou moins fraiches et diversifiées.
12. (Briza) : taxa fréquents dans les petites tourbières à Carex de Daval de la haute vallée et des pelouses humides pâturées (ex. *Briza media, Phleum pratense, Plantago media*).

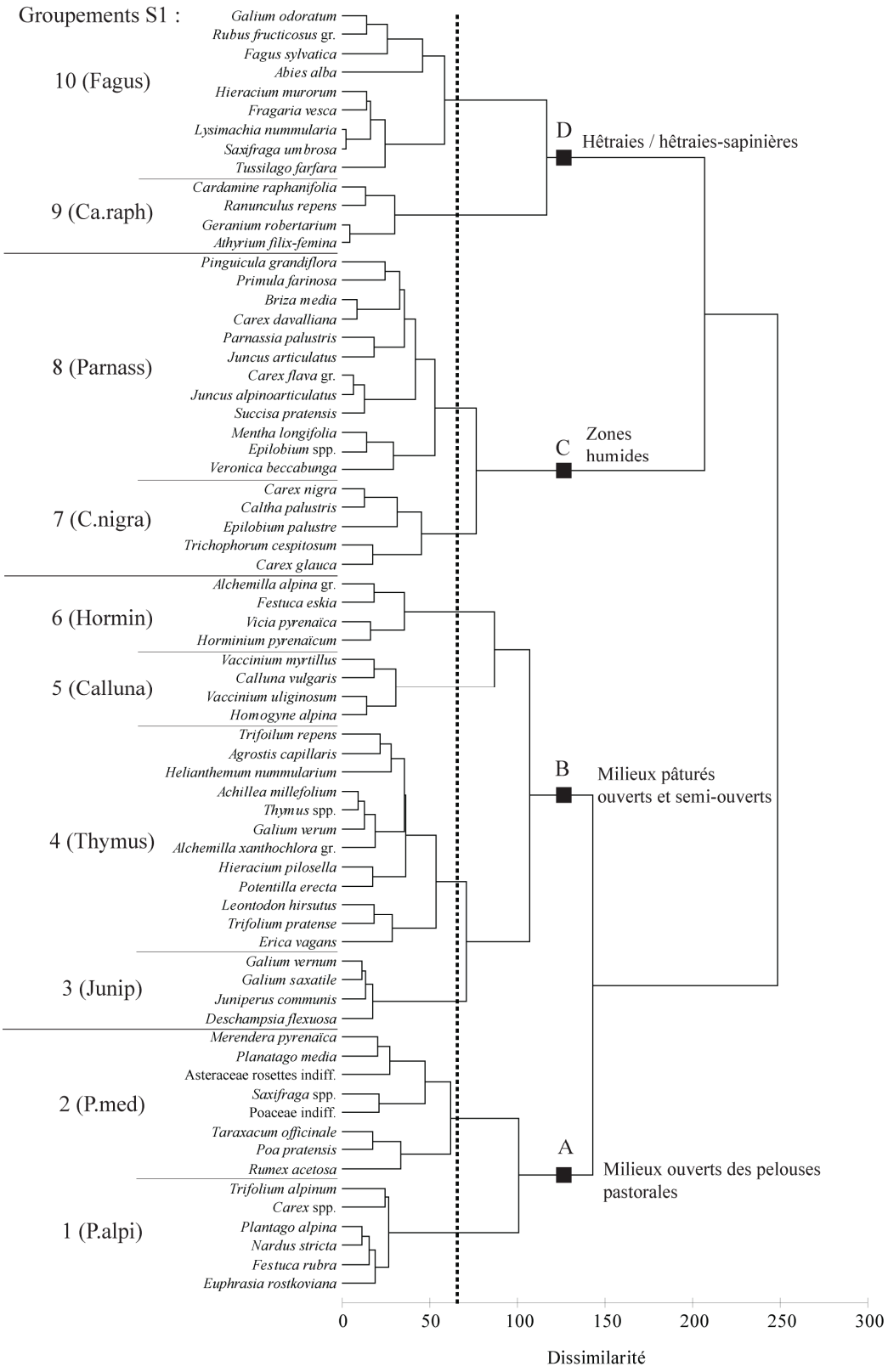


Figure 9. Groupements de végétation (noms de variables entre parenthèses) à partir des taxa dominants dans les relevés des surfaces S1.

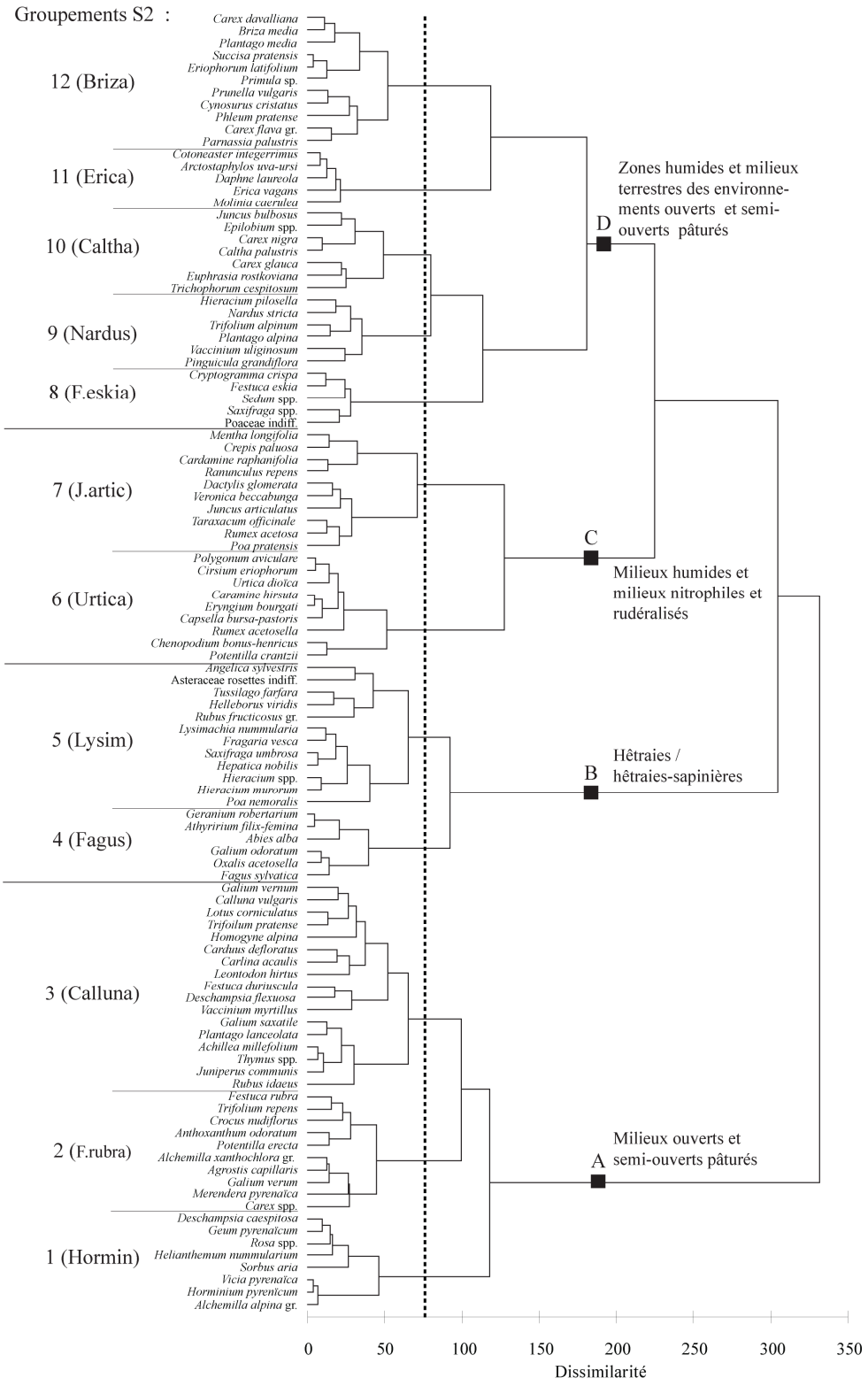


Figure 10. Groupements de végétation (noms de variables entre parenthèses) à partir des taxa dominants dans les relevés des surfaces S2.

II.2.1.2. ACP sur les variables environnementales quantitative et typologie des sites

Dans chaque ACP des variables quantitatives des S1 et des S2 (Figure 11 et Figure 12), la majeure partie de l'information est portée par les deux premiers axes. Les plans 1-3 sont présentés en Annexes 3.2 et 2.3. L'axe 1 de chaque ACP révèle le gradient de fermeture du milieu (ex. variables forestières Fagus, %arbo, BM, Lit), négativement corrélé à la pression pastorale (ex. variables pastorales PPT, BROUT, %excr; Figure 11a, Figure 12a) et oppose les sites d'Anéou à ceux de la haute vallée. Dans chaque cas également, l'axe 2 est positivement corrélé avec les variables décrivant les zones humides (ex. %ZH, %eau, Eprof et groupements de végétation C.nigra, Parnas, Ca.raph pour les S1, Briza et Caltha pour les S2). Les variables pastorales sont fortement corrélées avec les groupements P.alpi et P.media (S1) et Nardus (S2) qui décrivent les pelouses pastorales, au recouvrement herbacé (%herba), à l'exposition Nord, et à l'altitude. Les contextes forestiers et, dans une moindre mesure semi-ouverts (ex. %arbu, *PROPREB,* Calluna, Junip), sont positivement corrélées à la pente (Figure 11a et Figure 12a).

Les variables quantitatives des S1 discriminent clairement les zones humides et les sites terrestres sur l'axe 2 (Figure 11b). La CAH (Figure 11c) produit quatre groupes principaux : zones humides (Zh), milieux forestiers (F), pelouses (P) et environnement semi-ouverts (L). La zone humide R2 (très petite zone humide linéaire à *Carex nigra,* à >2000 m), est classée avec les pelouses du fait de la très faible superficie occupée par le faciès humide dans la surface S1. Les zones humides R17, R12 et R16 (Zh1) correspondent aux trois autres zones humides d'altitude (>2000 m). Le groupe P2 représente les sites d'Anéou où la pression pastorale est très élevée, avec en particulier un embousement ovin maximal ; il comprend les pelouses R11, R8 et R9, pouvant être considérées comme des reposoirs, et les enclos de brebis (R3, R5). Les autres pelouses (P1) incluent trois sites des de la haute vallée (R20, R21 et R35). Le site R20 (pelouse partiellement envahie par le genévrier) a graphiquement plus d'affinités avec les pelouses d'Anéou car la surface S1 ne comprend pas de genévrier. Les sites R21 et R35, respectivement sur des brûlages récents de genévrier et de genévrier et de hêtre dans des pelouses, ont par conséquent plus d'affinité avec les milieux semi-ouverts (R21) et forestiers (R35) (Figure 11b ; Annexe 2.2). Le site R19 (dans une ouverture/clairière en hêtraie), malgré un recouvrement arboréen nul, est classé avec les cinq sites forestiers (F) du fait de la forte quantité de substrats forestiers (BM, Lit, %Lit). Le groupe Zh3 comprend les deux zones humides (R36, tourbière en lisière de hêtraie ; R26, mégaphorbiaie en hêtraie) concernées par le recouvrement arboréen (et les autres variables 'forestières'). Le groupe L1 comprend les landes dominées par les Ericaceae (ex. recouvrement de *Calluna vulgaris* de 4 à 5 ; R40, R37, R30, R31), avec ou sans genévrier (recouvrement de *J. communis* de 0 (R40) à 3 (R31). Le groupe L2 comprend les sites pauvres en Ericaceae et où le genévrier, brûlé ou non, domine dans la surface S1 (R22, R32, R38).

La CAH, sur les scores des sites dans l'ACP des variables des S2, produit cinq groupes principaux (Figure 12c). Les sites terrestres non forestiers de la haute vallée sont regroupés (PL). Le groupe PL1 comprend les S2 qui ont les plus fortes affinités avec les variables de zones humides (Annexe 2.3) : quatre zones humides de la haute vallée et le R38, un site de brûlage à proximité du site de zone humide R39. Le PL2 comprend les autres sites de la haute vallée. On ne peut discriminer plus finement ces environnements ouverts et semi-ouverts de la haute-vallée car ils sont principalement représentés par le groupement Calluna qui regroupe beaucoup de taxa communs aux pelouses, aux landes à Ericaceae et à genévriers (Figure 10). L'ordination le long de l'axe 1 suggère cependant un gradient de fermeture, depuis les surfaces dominées par la végétation herbacée des pelouses (ex. R20, R27, R29), aux surfaces dominées par les landes et/ou les boisements (ex. R40, R31, R32, R22, R39, R38) (Figure 12b ; Annexe 2.3.b). Les quatre zones humides du groupe Zh (R4, R23, R36, R26) représentent les plus grandes tourbières ayant une forte contribution des variables de zones humides dans le rayon de 5 m autour de S1 (voir aussi plan 1-3 en Annexe 2.3). Les R26 et R36 restent graphiquement proches des sites forestiers, le R4 a plus d'affinité avec les sites d'Anéou et le R23 est en contexte ouvert des sites de la haute vallée (Figure 12b). Les autres surfaces S2 de sites de zones humides sont groupées avec les sites terrestres qui les avoisinent. Le groupe En comprend les sites des contextes les plus rudéralisés de la périphérie des cabanes et des enclos, associés aux variables %sol, Urtica, %excr (Annexe 2.3): le R14 (zone humide en bordure d'enclos) et les enclos (R3 et R5). Les S2 des autres sites des zones humides d'Anéou sont classés avec les pelouses pastorales (P).

Les ordinations et les classements des surfaces S1 et S2 de chaque site confirment la stratification initiale et la dichotomie entre sites d'Anéou/de la haute vallée. La Typologie des sites est donnée dans le tableau suivant :

Sites	Groupes S1	Groupes S2	Typologie		Localité
R3	P2	En	Enclos de brebis		Anéou
R5	P2	En			Anéou
R8	P2	P	Pelouses pastorales	Reposoirs	Anéou
R9	P2	P			Anéou
R11	P2	P			Anéou
R15	P1	P			Anéou
R7	P1	P			Anéou
R13	P1	P			Anéou
R20	P1	PL2 – ouvert	Pelouses pastorales à *Juniperus*		Brousset (haute vallée)
R21*	P1	PL2		*Juniperus* brûlé	Brousset (haute vallée)
R35*	P1 – 'lisière'	PL2		*Juniperus*+*Fagus* brûlés	Brousset (haute vallée)
R38*	L2	PL1	*Juniperus* et landes à *Juniperus*	*Juniperus* brûlé	Brousset (haute vallée)
R32*	L2	PL2			Brousset (haute vallée)
R22	L2	PL2			Brousset (haute vallée)
R31	L1	PL2	Landes dominées par les Ericaceae, avec ou sans *Juniperus*		Brousset (haute vallée)
R30	L1	PL2			Brousset (haute vallée)
R40	L1	PL2			Brousset (haute vallée)
R37	L1	PL2			Brousset (haute vallée)
R19	F	F	Clairière en hêtraie		Brousset (haute vallée)
R34	F	F	Hêtraies et hêtraies sapinières		Brousset (haute vallée)
R18	F	F			Brousset (haute vallée)
R24	F	F			Brousset (haute vallée)
R25	F	F			Brousset (haute vallée)
R33	F	F			Brousset (haute vallée)
R2	P1	P	Zones humides des pelouses pastorales	d'altitude (>2000m)	Anéou
R12	Zh1	P			Anéou
R16	Zh1	P			Anéou
R17	Zh1	P			Anéou
R10	Zh2	P			Anéou
R6	Zh2	P			Anéou
R1	Zh2	P			Anéou
R14	Zh2	En		en bordure d'enclos	Anéou
R4	Zh2	Zh			Anéou
R23	Zh2	Zh	Zones humides de la haute vallée ouverts et semi-ouverts		Brousset (haute vallée)
R27	Zh2	PL1			Brousset (haute vallée)
R29	Zh2	PL1			Brousset (haute vallée)
R28	Zh2	PL1			Brousset (haute vallée)
R39	Zh2	PL1			Brousset (haute vallée)
R36	Zh3 – 'lisière'	Zh – 'lisière'	Zone humide en lisière de hêtraie		Brousset (haute vallée)
R26	Zh3 – 'lisière'	Zh – 'lisière'	Zones humide en hêtraie-sapinière		Brousset (haute vallée)

* : brûlages

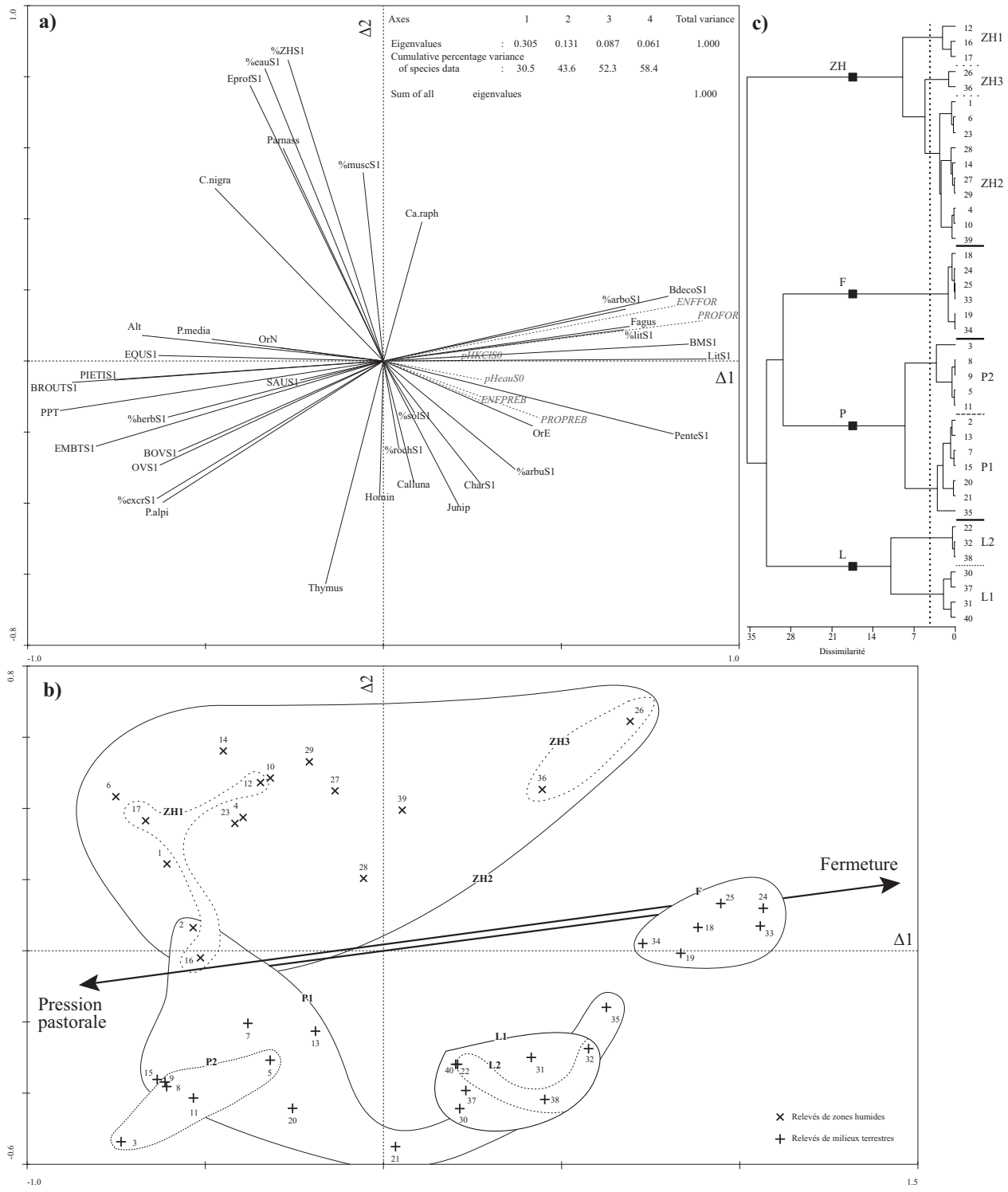


Figure 11. a-b) ACP sur les variables quantitatives des surfaces S1 (plan 1-2 : 43,6 % de la variance totale). a) Ordination des variables. *pHeau, pHKCl, PROFOR, ENFOR, PROPREB, ENFPREB :* variables passivement projetées. b) Ordination des sites. c) Résultat de la CAH sur les scores des sites sur les quatre premiers axes de l'ACP. Les groupes obtenus sont reportés sur l'ordination des sites.

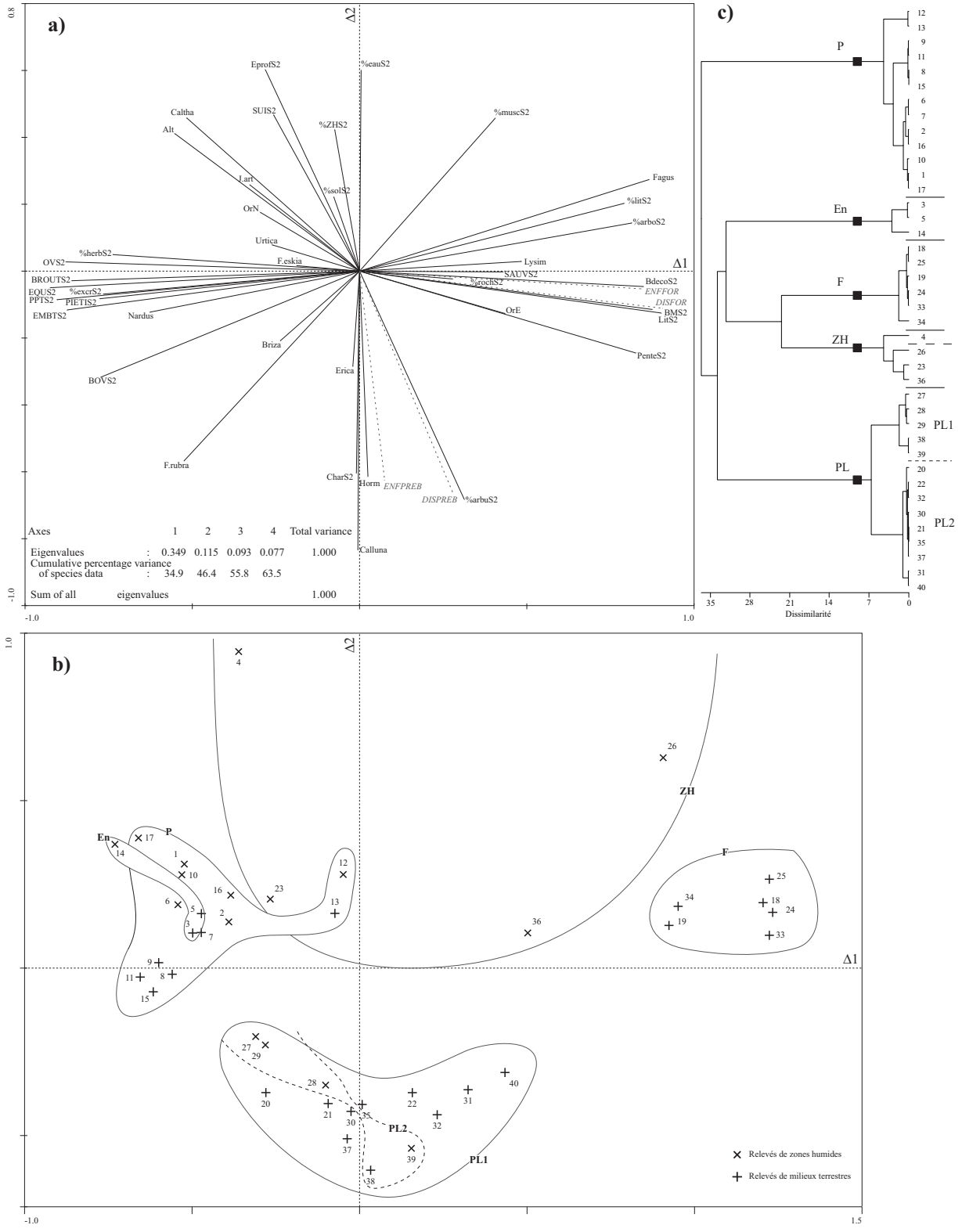


Figure 12. a-b) ACP sur les variables quantitatives des surfaces S2 (plan 1-2 : 46,4 % de la variance totale). a) Ordination des variables. *PROFOR, ENFOR, PROPREB, ENFPREB :* variables passivement projetées. b) Ordination des sites. c) Résultat de la CAH sur les scores des sites sur les quatre premiers axes de l'ACP. Les groupes obtenus sont reportés sur l'ordination des sites.

II.2.2. Microfossiles non-polliniques

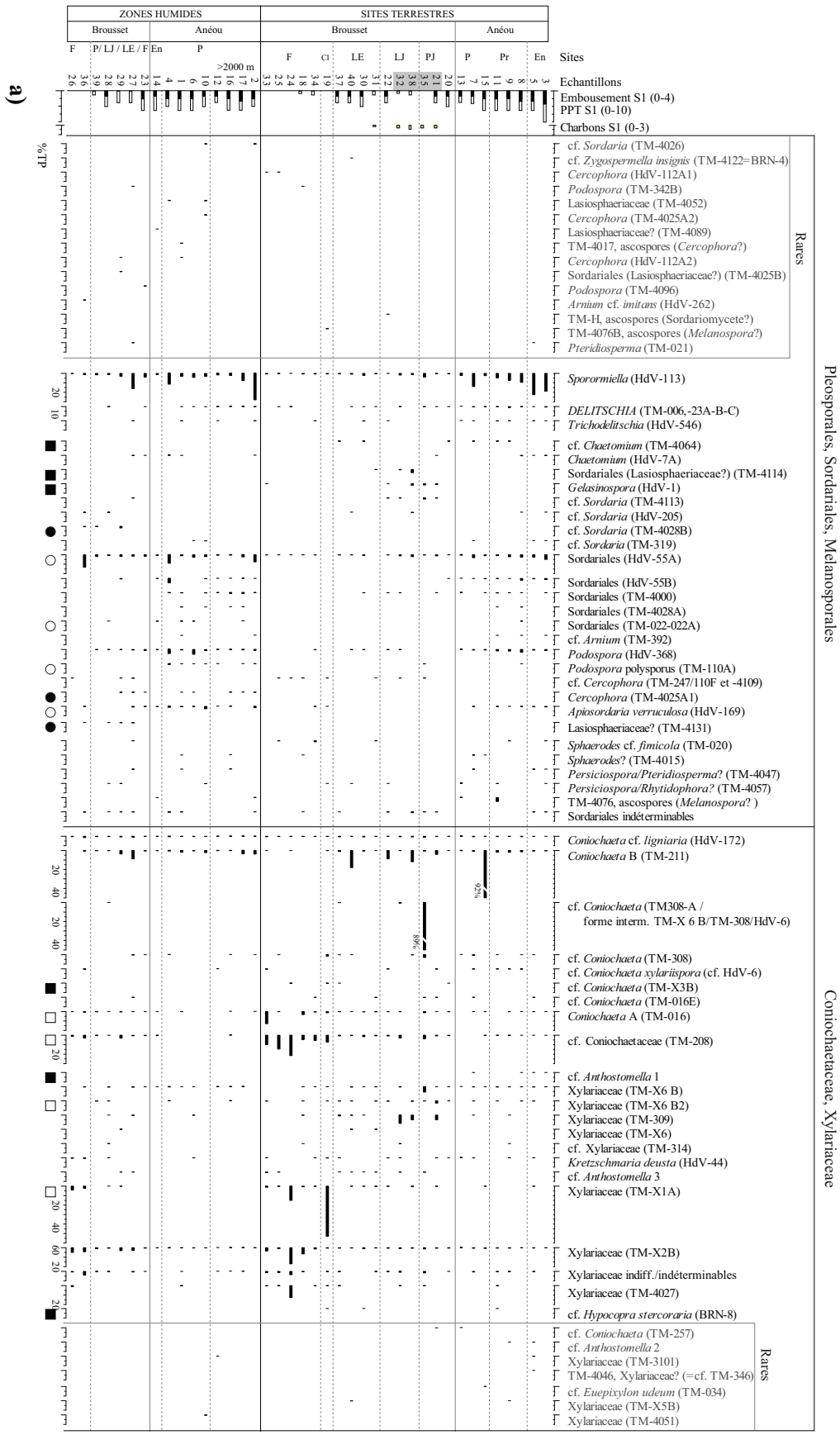
II.2.2.1. Nature et répartition des microfossiles dans les sites

Nature et répartition des Types

Les microrestes fongiques dominent à 80,8 % (et à 76,7 % pour les spores) l'ensemble des microrestes du référentiel (Figure 13a-c, Figure 15), aussi bien dans les zones humides (60,5 % de spores) que dans les milieux terrestres (57,9 % de spores). La moitié des microfossiles sont *communs* aux milieux terrestres et aux zones humides (Figure 14). Ces Types *communs* (à 87,5 % fongiques) comportent peu de Types rares (Figure 14, Figure 15a) et sont pour moitié (52,2 %) *indifférents* vis-à-vis des conditions humides/terrestres (Figure 15b).

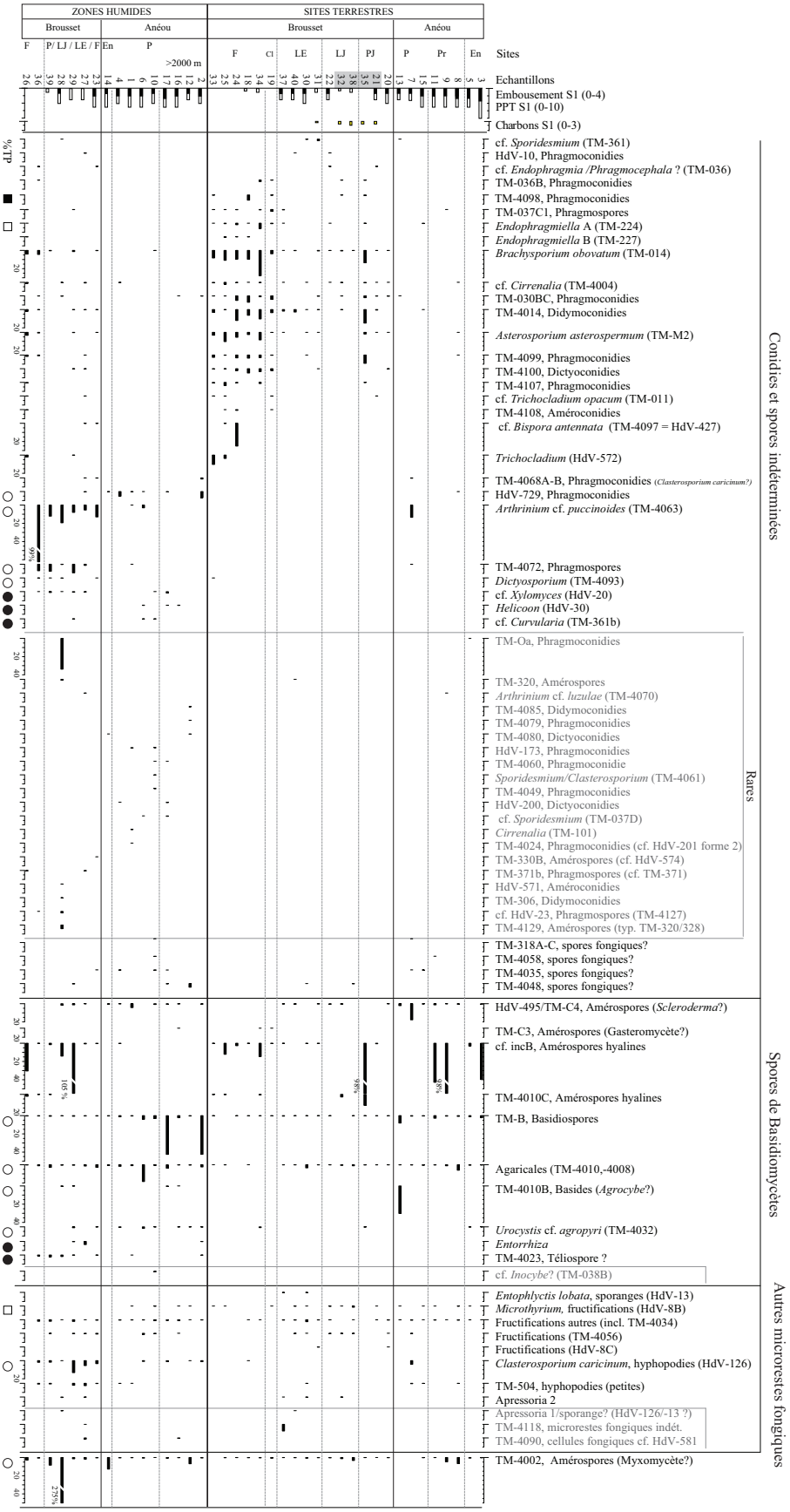
Les Types *spécifiques* (des milieux terrestres ou humides) sont dominés par des Types rares. Les Types *spécifiques* des milieux terrestres, ou ayant des %TP supérieures dans ces milieux, sont les moins nombreux (Figure 15). Un peu plus d'un tiers des microfossiles (83/266 Types) sont *spécifiques* des zones humides, avec une très forte proportion de Types rares (60 Types ; soit 72,3 %). La diversité des groupes d'organismes est plus forte dans les zones humides (Figure 13, Figure 15) qui présentent les plus fortes proportions de MNP non fongiques (Figure 15). Les algues sont spécifiques de ces milieux. La forte proportion de microrestes *spécifiques* des zones humides et leur fort taux de rareté, suggèrent que les milieux humides sont hautement spécifiques (en termes de composition non-pollinique). La catégorie des Types *communs* aux zones humides et aux sites terrestres est au contraire bien représentée (peu de Types rares). Les ordinations sous contraintes, dont sont exclus les Types rares, porteront donc essentiellement sur cette catégorie de microrestes *communs*. La spécificité des zones humides ne pourra pas être traitée de manière précise ; ces milieux seront étudiés sur la base d'une part restreinte de leurs cortèges non-polliniques.

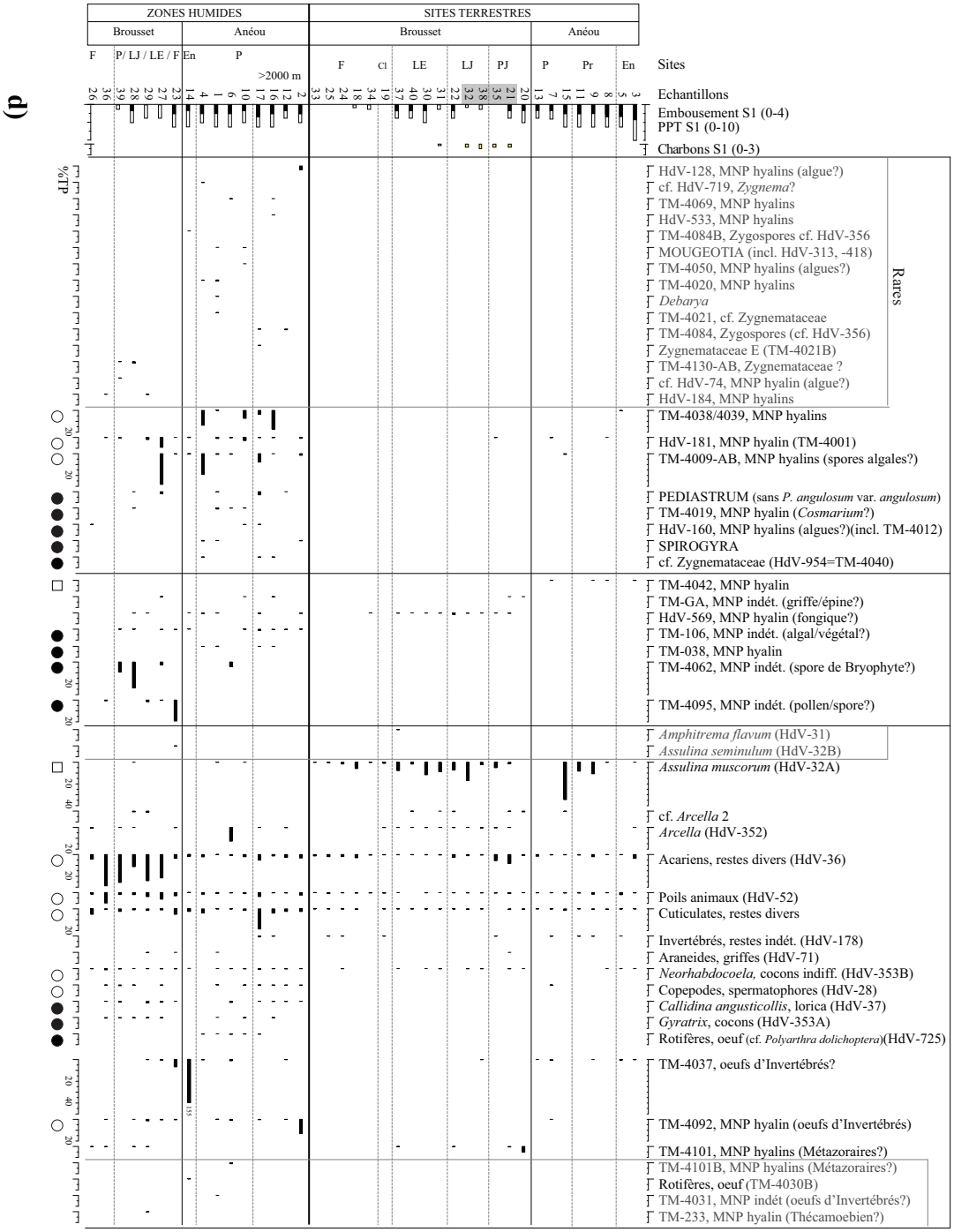
Figure 13 a-d) (pages suivantes). Diagrammes des %TP des microfossiles non-polliniques du référentiel Ossau. a) ascospores de de groupes coprophiles (et supposées). b) Autres ascospores (et supposées). c1-2) Conidies, spores indéterminées, Basidiospores (et supposées), autres microrestes fongiques d) Algues, microrestes hyalins indéterminés, Thécamoebiens, Métazoaires, MNP indéterminés colorés.


a)
ZONES HUMIDES
SITES TERRESTRES
Brousset
Anéou
Brousset
Anéou
F
P/ LJ / LE / F
En
P
>2000 m
F
Cl
LE
LJ
PJ
P
Pr
En
Sites
Echantillons
Embousement S1 (0-4)
PPT S1 (0-10)
Charbons S1 (0-3)
%TP
cf. Sordaria (TM-4026)
cf. Zygospermella insignis (TM-4122=BRN-4)
Cercophora (HdV-112A1)
Podospora (TM-342B)
Lasiosphaeriaceae (TM-4052)
Cercophora (TM-4025A2)
Lasiosphaeriaceae? (TM-4089)
TM-4017, ascospores (Cercophora?)
Cercophora (HdV-112A2)
Sordariales (Lasiosphaeriaceae?) (TM-4025B)
Podospora (TM-4096)
Arnium cf. imitans (HdV-262)
TM-H, ascospores (Sordariomycete?)
TM-4076B, ascospores (Melanospora?)
Pteridiosperma (TM-021)
Rares
Sporormiella (HdV-113)
DELITSCHIA (TM-006,-23A-B-C)
Trichodelitschia (HdV-546)
cf. Chaetomium (TM-4064)
Chaetomium (HdV-7A)
Sordariales (Lasiosphaeriaceae?) (TM-4114)
Gelasinospora (HdV-1)
cf. Sordaria (TM-4113)
cf. Sordaria (HdV-205)
cf. Sordaria (TM-4028B)
cf. Sordaria (TM-319)
Sordariales (HdV-55A)
Sordariales (HdV-55B)
Sordariales (TM-4000)
Sordariales (TM-4028A)
Sordariales (TM-022-022A)
cf. Arnium (TM-392)
Podospora (HdV-368)
Podospora polysporus (TM-110A)
cf. Cercophora (TM-247/110F et -4109)
Cercophora (TM-4025A1)
Apiosordaria verruculosa (HdV-169)
Lasiosphaeriaceae? (TM-4131)
Sphaerodes cf. fimicola (TM-020)
Sphaerodes? (TM-4015)
Persiciospora/Pteridiosperma? (TM-4047)
Persiciospora/Rhytidophora? (TM-4057)
TM-4076, ascospores (Melanospora?)
Sordariales indéterminables
Pleosporales, Sordariales, Melanosporales
Coniochaeta cf. ligniaria (HdV-172)
Coniochaeta B (TM-211)
92%
cf. Coniochaeta (TM308-A /
forme interm. TM-X 6 B/TM-308/HdV-6)
89%
cf. Coniochaeta (TM-308)
cf. Coniochaeta xylariispora (cf. HdV-6)
cf. Coniochaeta (TM-X3B)
cf. Coniochaeta (TM-016E)
Coniochaeta A (TM-016)
cf. Coniochaetaceae (TM-208)
cf. Anthostomella 1
Xylariaceae (TM-X6 B)
Xylariaceae (TM-X6 B2)
Xylariaceae (TM-309)
Xylariaceae (TM-X6)
cf. Xylariaceae (TM-314)
Kretzschmaria deusta (HdV-44)
cf. Anthostomella 3
Xylariaceae (TM-X1A)
Xylariaceae (TM-X2B)
Xylariaceae indiff./indéterminables
Xylariaceae (TM-4027)
cf. Hypocopra stercoraria (BRN-8)
cf. Coniochaeta (TM-257)
cf. Anthostomella 2
Xylariaceae (TM-3101)
TM-4046, Xylariaceae? (=cf. TM-346)
cf. Euepixylon udeum (TM-034)
Xylariaceae (TM-X5B)
Xylariaceae (TM-4051)
Rares
Coniochaetaceae, Xylariaceae

b)
c-1)
ZONES HUMIDES
SITES TERRESTRES
Brousset
Anéou
Brousset
Anéou
F
P/ LJ / LE / F
En
P
>2000 m
F
Cl
LE
LJ
PJ
P
Pr
En
Sites
Echantillons
Embousement S1 (0-4)
PPT S1 (0-10)
Charbons S1 (0-3)
%TP
Rares
TM-4045, Amérospores
TM-4044, Dictyosporse
TM-4067, Phragmoascospores
TM-4105, Amérospores
HdV-733, Amérospores
TM-4124, Amérospores
cf. Lasiosphaeria (cf. HdV-63A)
cf.HdV-16B/C, Phragmoascospores
TM-4086, Phragmoascospores
cf. Scopinella barbata (HdV-343)
TM-4088, Didymoascospores
TM-4005, Phragmospores (ascospores?)
TM-4036, Phragmospores (ascospores?)
TM-N, spores fongiques (ascospores?)
TM-Nb, spores fongiques (ascospores?)
TM-N1, spores fongiques (ascospores?)
TM-4003, Didymoascospores / TM-033?
TM-4104, Phragmoascospores
Splanchnonema foedans (TM-019)
HdV-121, Didymoascospore? (=TM-223)
Geoglossum sphagnophilum (HdV-77A)
TM-334A, Améroascospores
HdV-18, Didymoascospore
Diporotheca rhizophila (HdV-143)
TM-4091, Didymoascospores (cf. HdV-83)
Autres ascospores (et supposées)
Rares
TM-391, Améroascospores
HdV-582, Aménoascospores
cf. Byssothecium circinans (HdV-16A)
cf. Persiciospora (HdV-124)
TM-4033, Phragmoascospores
TM-4066, Phragmospores
TM-305, Améroascospores
TM-108, Amérospores
Valsaria (HdV-263)
TM-4043, Dictyospores
TM-4088b, Didymoascospores
TM-4134, Phragmospores
cf. Monodyctis asperosra (TM-4041)
TM-4077, Didymospores (=TM-033?)
TM-4011, Conidie/chlamaydospore (Glomale?)
cf. Endophragmiella (TM-09A)
TM-4013, Phragmospores
cf. Sporoidesmium (TM-037B)
Tetraploa aristata (HdV-89)
TM-105, Amérospores
cf. Beltraniella/Ellisiospsis (TM-4120)
Arthrinium cf. caricicola (TM-4121)
Arthrinium cf. kamtschaticum (TM-4117)
cf. Annellophora (TM-030)
cf. Spegazzinia (TM-4116 = cf. TM-315)
cf. Brachysporium 3 (TM-031b)
TM-224b/TM-245?, Didymoconidies
TM-4125, Phragmoconidies
TM-4126, Phragmoconidies (cf. TM-4110)
Triposporium elegans (TM-M1)
cf. Papulaspora (TM-4111)
TM-015, spores fongiques
cf. Brachysporium/Brachydesmiella (TM-4110)
Conidies et spores indéterminées
Trichocladium asperum (TM-F)
Curvularia (TM-R)
Glomus (HdV-207)
Arthrinium cf. fuckelii (TM-4102)
cf. Melanographium citrii (TM-111)
cf. Hermatomyces (TM-4103)
TM-037C2, Phragmospores

c-2)


ZONES HUMIDES
SITES TERRESTRES
Brousset
Anéou
Brousset
Anéou
F
P/ LJ / LE / F
En
P
>2000 m
F
Cl
LE
LJ
PJ
P
Pr
En
Sites
Echantillons
Embousement S1 (0-4)
PPT S1 (0-10)
Charbons S1 (0-3)
%TP
cf. Sporidesmium (TM-361)
HdV-10, Phragmoconidies
cf. Endophragmia /Phragmocephala ? (TM-036)
TM-036B, Phragmoconidies
TM-4098, Phragmoconidies
TM-037C1, Phragmospores
Endophragmiella A (TM-224)
Endophragmiella B (TM-227)
Brachysporium obovatum (TM-014)
cf. Cirrenalia (TM-4004)
TM-030BC, Phragmoconidies
TM-4014, Didymoconidies
Asterosporium asterospermum (TM-M2)
TM-4099, Phragmoconidies
TM-4100, Dictyoconidies
TM-4107, Phragmoconidies
cf. Trichocladium opacum (TM-011)
TM-4108, Améroconidies
cf. Bispora antennata (TM-4097 = HdV-427)
Trichocladium (HdV-572)
TM-4068A-B, Phragmoconidies (Clasterosporium caricinum?)
HdV-729, Phragmoconidies
Arthrinium cf. puccinoides (TM-4063)
%66
TM-4072, Phragmospores
Dictyosporium (TM-4093)
cf. Xylomyces (HdV-20)
Helicoon (HdV-30)
cf. Curvularia (TM-361b)
TM-Oa, Phragmoconidies
TM-320, Amérospores
Arthrinium cf. luzulae (TM-4070)
TM-4085, Didymoconidies
TM-4079, Phragmoconidies
TM-4080, Dictyoconidies
HdV-173, Phragmoconidies
TM-4060, Phragmoconidie
Sporidesmium/Clasterosporium (TM-4061)
TM-4049, Phragmoconidies
HdV-200, Dictyoconidies
cf. Sporidesmium (TM-037D)
Cirrenalia (TM-101)
TM-4024, Phragmoconidies (cf. HdV-201 forme 2)
TM-330B, Amérospores (cf. HdV-574)
TM-371b, Phragmospores (cf. TM-371)
HdV-571, Améroconidies
TM-306, Didymoconidies
cf. HdV-23, Phragmospores (TM-4127)
TM-4129, Amérospores (typ. TM-320/328)
Rares
TM-318A-C, spores fongiques?
TM-4058, spores fongiques?
TM-4035, spores fongiques?
TM-4048, spores fongiques?
HdV-495/TM-C4, Amérospores (Scleroderma?)
TM-C3, Amérospores (Gasteromycète?)
cf. incB, Amérospores hyalines
% 101
%56
%85
TM-4010C, Amérospores hyalines
TM-B, Basidiospores
Agaricales (TM-4010,-4008)
TM-4010B, Basides (Agrocybe?)
Urocystis cf. agropyri (TM-4032)
Entorrhiza
TM-4023, Téliospore ?
cf. Inocybe? (TM-038B)
Entophlyctis lobata, sporanges (HdV-13)
Microthyrium, fructifications (HdV-8B)
Fructifications autres (incl. TM-4034)
Fructifications (TM-4056)
Fructifications (HdV-8C)
Clasterosporium caricinum, hyphopodies (HdV-126)
TM-504, hyphopodies (petites)
Apressoria 2
Apressoria 1/sporange? (HdV-126/-13 ?)
TM-4118, microrestes fongiques indét.
TM-4090, cellules fongiques cf. HdV-581
TM-4002, Amérospores (Myxomycète?)
%52
Conidies et spores indéterminées
Spores de Basidiomycètes
Autres microrestes fongiques



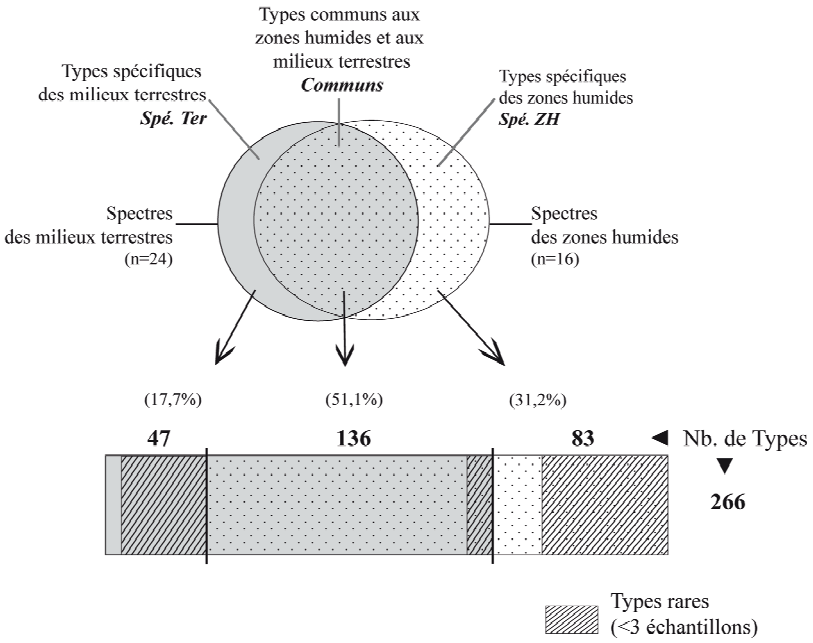
Sites terresres / environnant les zones humides :

Sur *Juniperus/Fagus* brûlés
En : Enclos de brebis
P, Pr : Pelouses, Pelouses-reposoirs
PJ : Pelouses à *Juniperus*
LJ : *Juniperus* / Landes à *Juniperus*
LE : Landes dominées par les Ericaceae, avec/sans *Juniperus*
F : Hêtraies / hêtraies-sapinières
Cl : Clairière (en hêtraie)

Types (non rares) :

● Types *spécifiques* des zones zumides (*Spé. ZH*)
○ %TP significativement supérieures dans les zones humides (*Préf. ZH*)
■ Types *spécifiques* des sites terrestres (*Spé. Ter*)
□ %TP significativement supérieures dans les sites terrestres (*Préf. Ter*)

Figure 14. Répartition des Types dans les spectres de milieux terrestres et de zones humides du référentiel Ossau.



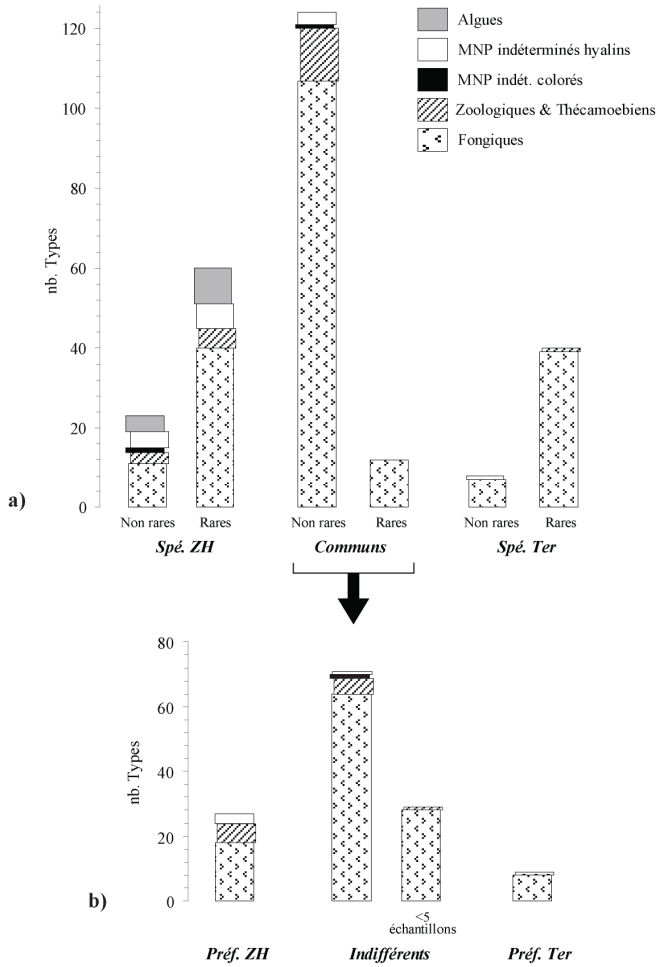


Figure 15. Répartition des Types, par groupes d'organismes, dans les spectres de zones humides et de milieux terrestres. **Rares** : Types dans <3 échantillons. a) ***Spé. ZH*** : uniquement observés dans les zones humides. ***Spé. Ter*** : uniquement observés dans les milieux terrestres. ***Communs*** : observés dans les zones humides et les milieux terrestres. b) Répartition des Types communs d'après le test des médianes sur leurs %TP entre sites terrestres et humides. ***Préf. ZH*** : Types dont les %TP sont significativement supérieurs dans les zones humides. ***Préf. Ter*** : Types dont les %TP sont significativement supérieurs dans les milieux terrestres. ***Indifférents*** : Types dont les %TP ne diffèrent pas significativement entre les deux types de sites + Types communs dans <5 échantillons.

Diagrammes des MNP

Les cortèges modernes du référentiel Ossau sont plus diversifiés que ceux du Pays Basque, même si les identifications ont pu être plus poussées ou détaillées. Ceci est bien illustré par les cortèges de spores de Pleosporales et de Sordariomycetes de groupes coprophiles (Figure 13a) : tous les Types modernes observés au Pays Basque ont été observés en Ossau et de nouveaux Types ont été identifiés.

Les spores de Pleosporales et de Sordariales coprophiles (près d'un tiers des Types ; Figure 13a) sont globalement plus fréquentes et abondantes dans les sites d'Anéou. Les spores de Coniochaetaceae et de Xylariaceae sont dans l'ensemble plus fréquentes dans les milieux intermédiaires. Parmi les Pleosporales et les Sordariales, les Types les plus abondants et fréquents sont *Sporormiella,* les Sordariales HdV-55A, *Podospora* (HdV-368). Les Sordariales HdV-55A, *A. verruculosa*, les Sordariales TM-022+022A et *Podospora* p. (TM-110), sont plus abondants (%TP) dans les zones humides (celles d'Anéou pour les trois derniers Types). cf. *Sordaria* (TM-4028A), les Lasiosphaeriaceae(?)(TM-4131) et *Cercophora* (TM-4025A1) sont spécifiques des zones humides (de la haute vallée). *Gelasinospora*, cf. *Sordaria* (TM-4113) et les Sordariales (TM-4114) sont préférentiellement rencontrées dans les sites à genévriers/genévriers brûlés ; cf. *Coniochaeta* (TM-308A), les Xylariaceae TM-X6B2 et -309 y affichent de plus fortes %TP. *Coniochaeta* A (TM-016), cf. *Coniochaeta* (TM-208), les Xylariaceae TM-X1A, -X2B, les Xylariaceae indiff. sont plus abondantes dans les forêts.

Les autres ascospores (rares pour moitié ; Figure 13b), sont globalement plus fréquentes et abondantes dans les pelouses d'Anéou, les pelouses et les landes à genévriers, et les zones humides. Les ascospores TM-4104 caractérisent les faciès à genévriers. TM-4005, -4036, -N et -Nb, ont des profils similaires dans les pelouses d'Anéou, quelques sites à genévriers et dans les zones humides (surtout celles d'Anéou) ; le TM-4036 est significativement plus abondant dans les zones humides. Les spores HdV-121, TM-334A, HdV-18, TM-4091, *Geoglossum sphagnophilum* (HdV-77A) et *Diporotheca* (HdV-143), ont une forte spécificité pour les zones humides.

Les conidies et autres spores indéterminées (Figure 13c-1-2) sont dans l'ensemble plus fréquentes et abondantes dans les milieux intermédiaires, particulièrement les forêts, et dans les zones humides. Les Types TM-4103, -037C2 et, dans une moindre mesure *Arthrinium* cf. *fuckelii*, marquent les sites à genévriers (Figure 13c-1). Un cortège forestier est composé des Types *Brachysporium obovatum,* TM-4014, *Asterosporium asterospermum,* cf. *Exosporium* (TM-030C), *Endophragmiella* (TM-224), les conidies TM-4099, -4100, -4107 et -037C (Figure 13c-2) et d'autres spores, moins fréquentes et abondantes, sont : *Endophragmiella* (TM-227), cf. *Cirrenalia* (TM-4004), cf. *Trichocladium opacum*, *Trichocladium* (HdV-172), les conidies TM-4108. Ces conidies sont observées, avec de plus faibles %TP, dans les sites (humides ou terrestres) de la haute vallée. Sept Types de conidies sont plus abondants ou spécifiques des zones

humides : HdV-729 (essentiellement à Anéou), *Arthrinium* cf. *puccinioides*, TM-4072, cf. *Dictyosporium* (TM-4093), cf. *Xylomyces* (HdV-201) (essentiellement dans les Milieux Intermédiaires), *Helicoon* (HdV-30), et cf. *Curvularia* (TM-361b).

Les %TP des basidiospores et supposées (Figure13c-2) varient fortement. Beaucoup semblent liés aux zones humides ; *Entorrhiza* et TM-4023 (téliospores ?) sont spécifiques de ces milieux. HdV-495 et TM-B sont absents des sites forestiers ; TM-B présente ses maxima dans les zones humides d'Anéou. *Urocystis* cf. *agropiry* (TM-4032) est plus fréquent dans les zones humides d'Anéou et *Entorrhiza* dans celles de la haute vallée. Les hyphopodies de *Clasterosporium caricinum*, et dans une moindre mesures celles de TM-504, marquent les zones humides de la haute vallée.

Les microrestes d'algues et les MNP hyalins supposés d'origine algale (à 65,2 % rares ; Figure 13d), sont très nettement liés aux zones humides, en particulier celles d'Anéou (ex. TM-4038/4039, -4009, HdV-181, SPIROGYRA, cf. Zygnemataceae (HdV-954) ; Figure 13d). La quasi-totalité (8/10 Types) des microrestes zoologiques sont liés aux zones humides. Les restes d'Acariens et les poils animaux ont de plus fortes %TP dans les zones humides de la haute vallée. Les œufs de rotifères HdV-725 sont spécifiques des zones humides d'Anéou.

Analyse Factorielle des Correspondances

Les trois premiers axes de l'AFC (Figure 16) sont observés ici pour illustrer les gradients principaux de la matrice des 154 Types dans les 40 sites. L'inertie totale (4,155) est essentiellement portée par les deux premiers axes ($\lambda 1 = 0{,}578$; $\lambda 2 = 0{,}422$). L'allure des nuages (effets en 'cloches') indique que des paramètres environnementaux sont combinés sur les axes 1 et 2, et 1 et 3. L'axe 1 reflète un gradient de fermeture net (landes et sites forestiers dans les valeurs positives), négativement corrélé aux conditions humides et à la pression pastorale : par ordre décroissant des valeurs négatives, on observe sur l'axe 1 les zones humides d'Anéou, les zones humides de la haute vallée, les pelouses et enclos d'Anéou. L'axe 2 est positivement lié aux contextes à *Juniperus*, brûlés ou non, et aux landes. Il est négativement corrélé aux milieux forestiers, milieux humides et pelouses pastorales. L'opposition entre conditions de brûlages et forêts et zones humides, suggère un degré d'hygrométrie, partagé avec l'axe 1. L'axe 3 ($\lambda 3 = 0{,}281$) oppose la plupart des zones humides de la haute vallée (valeurs positives) aux zones humides, pelouses-reposoirs et enclos d'Anéou, milieux les plus pâturés (valeurs négatives). L'interprétation de cet axe est plus délicate mais il semble en partie refléter un gradient de pression pastorale, en contexte ouvert/semi-ouvert et humide (forêts en position centrale et associées à l'axe 1).

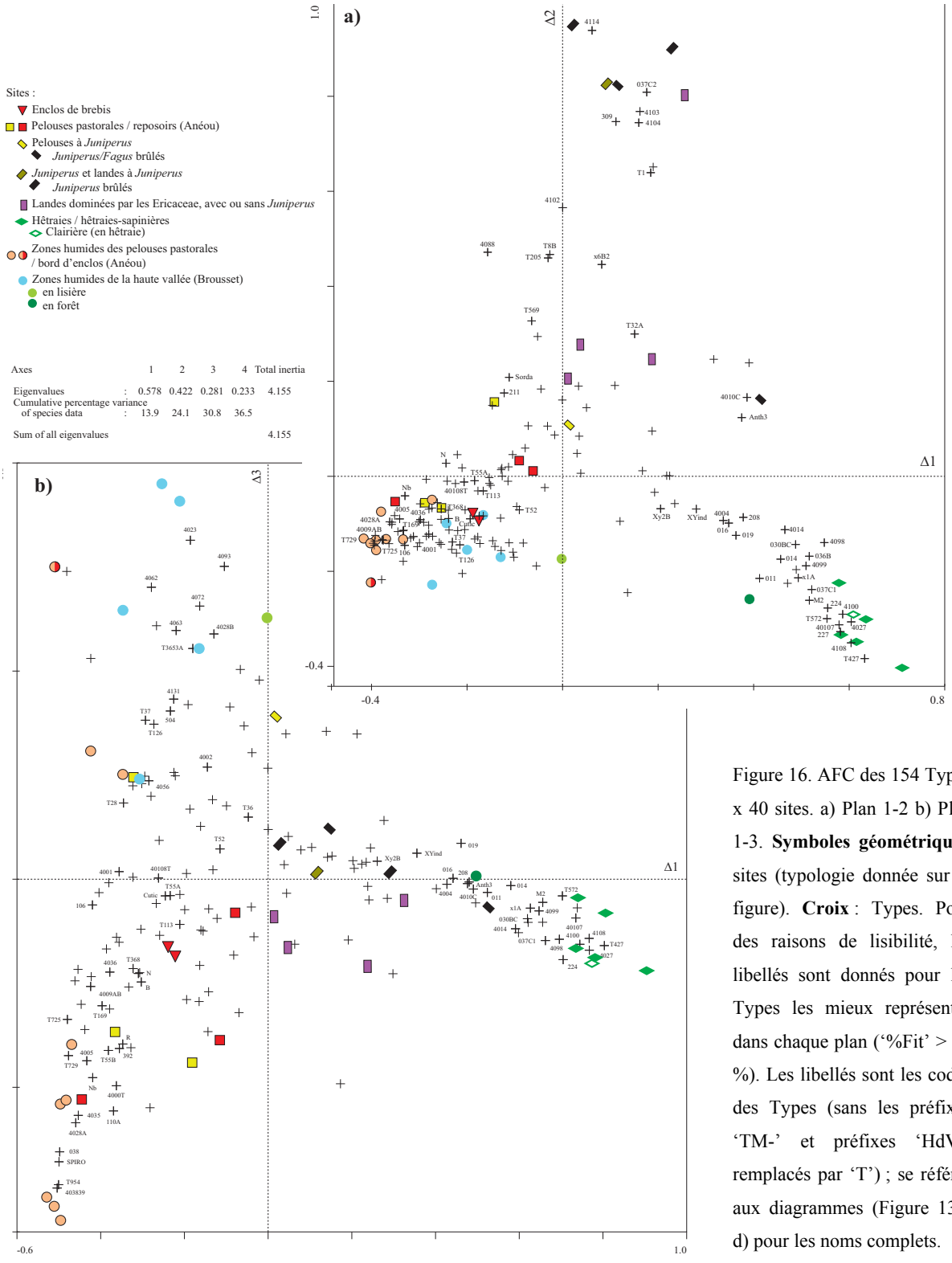


Figure 16. AFC des 154 Types x 40 sites. a) Plan 1-2 b) Plan 1-3. **Symboles géométrique** : sites (typologie donnée sur la figure). **Croix** : Types. Pour des raisons de lisibilité, les libellés sont donnés pour les Types les mieux représentés dans chaque plan ('%Fit' > 15 %). Les libellés sont les codes des Types (sans les préfixes 'TM-' et préfixes 'HdV-' remplacés par 'T') ; se référer aux diagrammes (Figure 13a-d) pour les noms complets.

Abréviations des Types sans codes : **Delits**: *DELITSCHIA* (TM-006,-23A-B-C) ; **Sorda**: Sordariales indéterminables ; **XYind**: Xylariaceae indiff./indéterminables. **Anth1**: cf. *Anthostomella* 1; **Anth3**: cf. *Anthostomella* 3; **Entor**: *Entorrhiza*; **FRUCT**: Fructifications autres (incl. TM-4034); **SPIRO**: SPIROGYRA ; **cfArc** : cf. *Arcella* 2; **Cutic**: Cuticulates, restes divers.

II.2.2.2. Relations microfossiles / variables environnementales

Les diagrammes et l'AFC ont révélé des assemblages de MNP par types de sites (ex. zones humides, pelouses, faciès à genévriers, forêts), par localités de sites (Anéou/Brousset) et/ou par nature humide ou terrestre des sites ; les gradients dominants identifiés étant la fermeture du milieu *vs* ouverture et pression pastorale, hygrométrie, conditions de brûlage et/ou les faciès à genévriers. Les analyses sous contraintes sont employées pour rechercher quelles variables environnementales expliquent au mieux ces gradients et pour affiner notre compréhension de la valeur indicatrice des microfossiles associés. Rappelons que les variables employées sont celles des surfaces S1, de 1,5 m de rayon, mis à part les quatre variables de proximité et d'enclavement par les forêts / pré-bois, qui dépassent cette échelle 'locale'.

Analyse Canonique des Correspondances

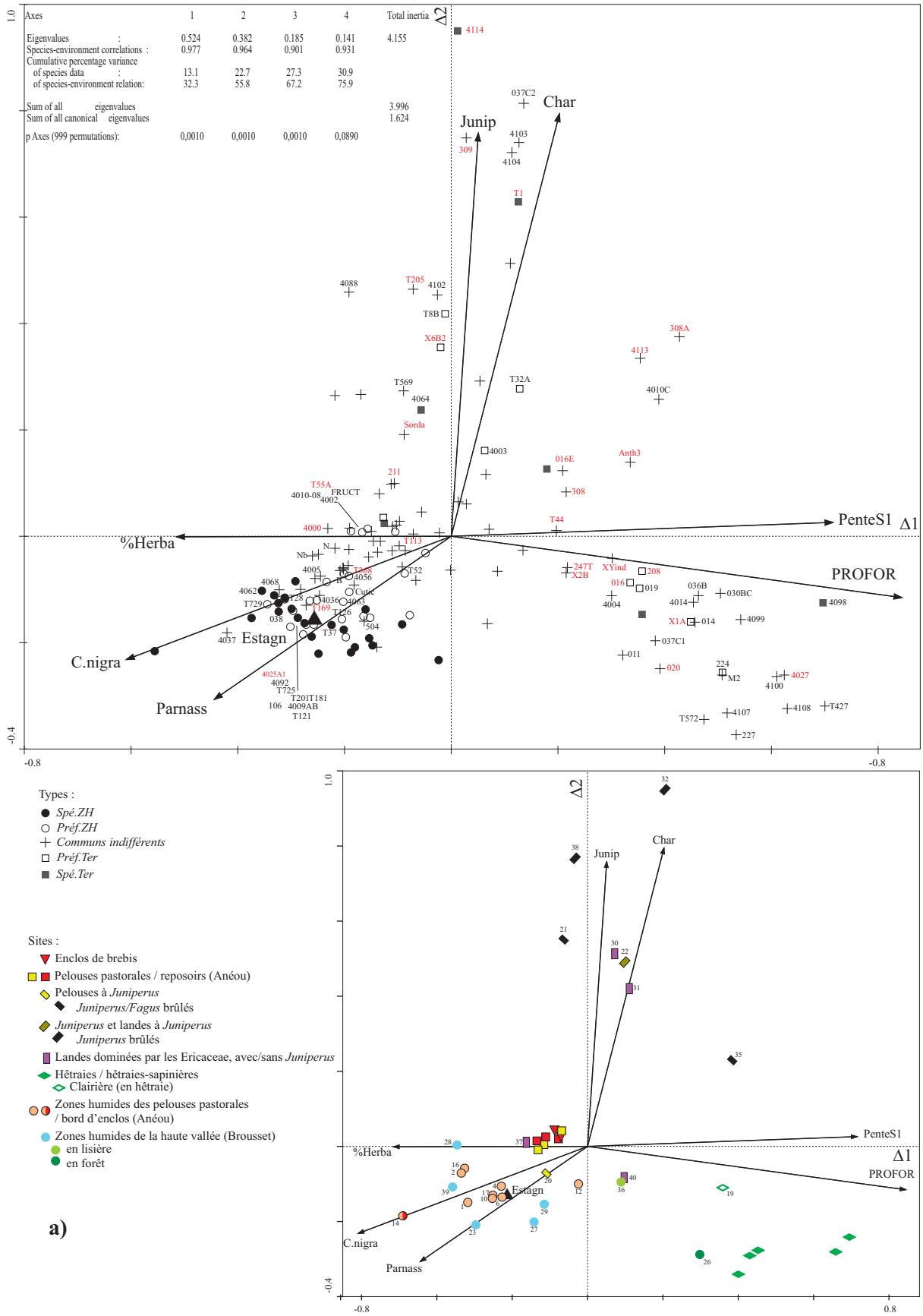
Neuf variables environnementales sont significatives dans l'ordination des 154 Types dans les 40 échantillons. Ces variables sont, par ordre décroissant de variance expliquée (λa) (** : p <0,0050 ; * : p < 0,0500) : **PROFOR**** (proximité de s0 à la forêt) > **Char**** (recouvrement en particules carbonisées) > **Parnass**** (groupement de 12 taxa) > **Junip**** (groupement de 4 taxa) > **Estagn**** (présence d'eau stagnante) > **Calc*** (substrat rocheux calcaire) > **Pente*** (pente en degrés) > **%Herba*** (% de recouvrement de la strate herbacée) > **C.nigra*** (groupement de 5 taxa) (détails sur ces variables dans les Tableau 12, Figure 8, Figure 9 et Figure 10). La variable Calc (inertie : 0,159, positivement corrélée aux axes 1 et 2 et représentant les sites terrestres de la haute vallée du Brousset, à dominante calcaire) a été placée en covariable, étant donné que nous ne souhaitons pas mesurer l'effet du substrat calcaire sur la répartition des Types. L'ordination (ACC partielle : ACCa, Figure 17) est observée sur les trois premiers axes significatifs (p = 0 ,0010). L'organisation générale des sites et des Types est très similaire à celle obtenue passivement par AFC (Figuer 16) : les variables environnementales expliquent bien les gradients majeurs de la matrice des Types.

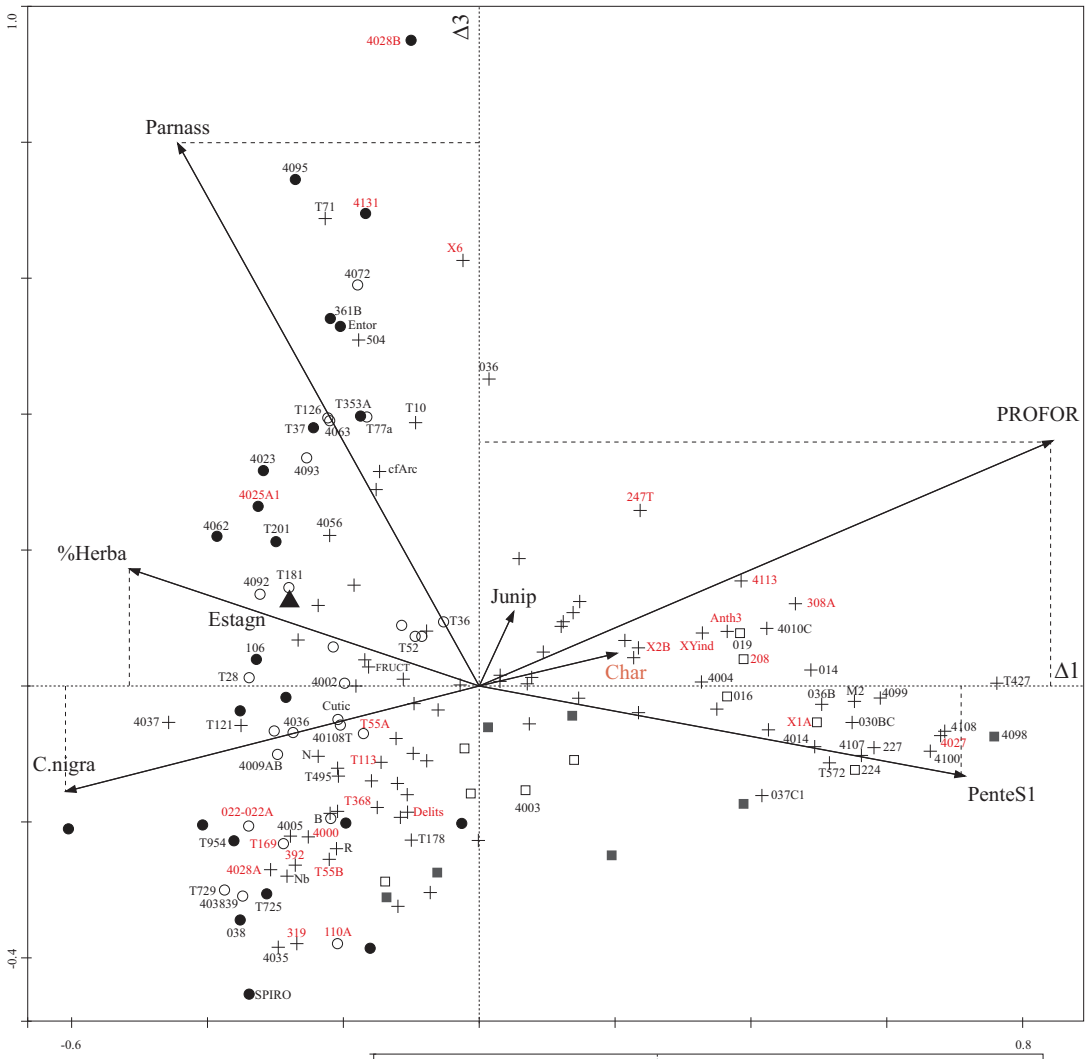
Le gradient principal est expliqué par la proximité aux forêts (PROFOR) et la pente, variables positivement corrélées à l'axe 1 (r = 0,8731 et r = 0,7688) et corrélées entre-elles (r = 0,6464). Cet axe est négativement corrélé à C.nigra, %Herba, Estagn et Parnass (r de -0,6056 à -0,4355). L'axe 1 traduit un gradient de fermeture, négativement corrélé aux conditions humides et ouvertes, et donc en partie à la pression pastorale (cf. Figure 11a-b ; Annexe 2.2). L'axe 2 est positivement corrélé aux variables Char et Junip (resp. r = 0,7735 et r = 0,7331), opposées aux variables représentant les zones humides (Estagn, Parnass, C.nigra) et PROFOR. L'axe 2 sépare les sites brûlés et les landes des autres sites humides et forestiers. Ces oppositions suggèrent à nouveau un gradient d'hygrométrie. L'axe 3 est fortement corrélé au groupement Parnassia (r = 0,7219) et, plus faiblement, à la proximité aux forêts (r = 0,3439) et à l'eau stagnante (r = 0,2253). Ceci suggère un gradient positif vers les sites humides, ou frais, les moins pâturés.

Les valeurs négatives de l'axe 3 sont faiblement négativement corrélées à C.nigra et à la pente (r = -0,1423 et r = -0,1312). Le groupement C.nigra est la variable des zones humides qui est la plus corrélée aux variables pastorales (Figure 11a-b ; Annexe 2.2) ; elle décrit les zones humides les plus pâturées, en particulier les pelouses humides et marécageuses d'Anéou. L'axe 3 oppose les zones humides de la haute vallée (valeurs positives) aux sites les plus pâturés d'Anéou (zones humides, pelouses et enclos). Il semble donc en partie négativement corrélé à la pression pastorale, en contexte humide essentiellement. Les sites terrestres ouverts pâturés (pelouses et enclos) et les Types correspondants, se trouvent dans les valeurs médianes de la variable C.nigra, et proches de l'origine. Les Types les plus associés, ou spécifiques des zones humides, s'observent dans les fortes valeurs des variables C.nigra et Parnassia.

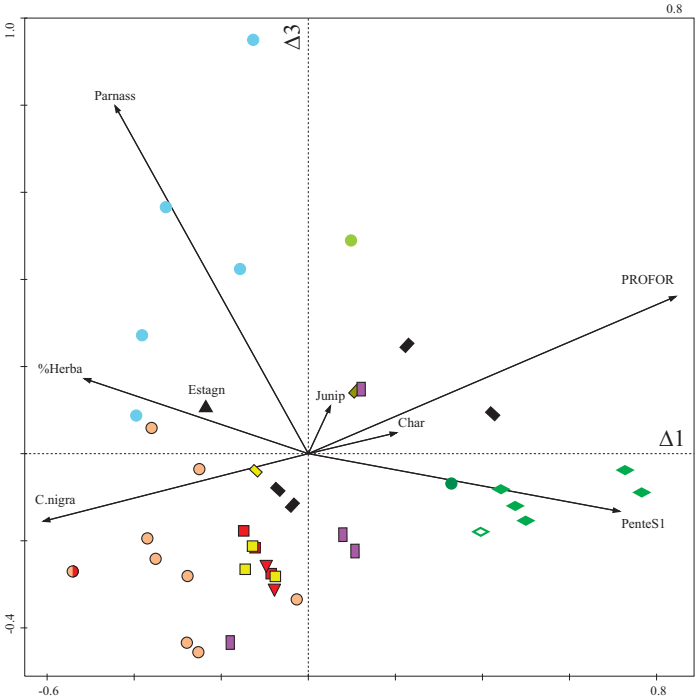
Le fort gradient hygrométrique (trois variables de zones humides), reflète le poids des Types (non rares) qui différencient les sites humides des sites terrestres. L'ordination des sites humides et terrestres sur de mêmes gradients est imputable aux Types communs entres sites terrestres et humides, en particulier ceux des contextes ouverts (ex. sites humides et terrestres d'Anéou dans le plan 1-3). Les variables pastorales (ex. embousement, piétinement, embousements spécifiques…) ne sont pas sélectionnées dans ce modèle corrélatif général ; les variables %herba, C.nigra, Parnassia et PROFOR, résument 'implicitement' les conditions de pâturage.

Figure 17a-b (pages suivantes). ACC partielle (ACCa) : 154 Types x 40 sites x 8 variables explicatives et une covariable (Calcaire ; non illustrée). a) Plan 1-2. b) Plan 1-3. Ordinations séparées ('biplot scaling') pour les Types (haut) et les sites (bas). Centroïdes des Types indiqués par des **croix, ronds** ou **carrés**, en fonction de leur *spécificité* / *préférence / indifférence* pour les sites terrestres et humides (détails dans la Figure 15). Pour des raisons de lisibilité, les **Libellés** sont donnés pour les Types les mieux représentés dans chaque plan ('%Fit' > 8 %). **Libellés rouges** : Ascospores rattachées à des groupes coprophiles. Variables quantitatives représentées par des **vecteurs.** Variable qualitative représentée par un **triangle** (centroïde). Typologie des sites représentée par des **symboles géométriques** (légende sur la Figure).


Axes 1 2 3 4 Total inertia
Eigenvalues : 0.524 0.382 0.185 0.141 4.155
Species-environment correlations : 0.977 0.964 0.901 0.931
Cumulative percentage variance
of species data : 13.1 22.7 27.3 30.9
of species-environment relation: 32.3 55.8 67.2 75.9
Sum of all eigenvalues 3.996
Sum of all canonical eigenvalues 1.624
p Axes (999 permutations): 0,0010 0,0010 0,0010 0,0890
Δ2
Δ1
Char
Junip
PenteS1
PROFOR
%Herba
Estagn
C.nigra
Parnass
Types :
Spé.ZH
Préf.ZH
Communs indifférents
Préf.Ter
Spé.Ter
Sites :
Enclos de brebis
Pelouses pastorales / reposoirs (Anéou)
Pelouses à Juniperus
Juniperus/Fagus brûlés
Juniperus et landes à Juniperus
Juniperus brûlés
Landes dominées par les Ericaceae, avec/sans Juniperus
Hêtraies / hêtraies-sapinières
Clairière (en hêtraie)
Zones humides des pelouses pastorales / bord d'enclos (Anéou)
Zones humides de la haute vallée (Brousset)
en lisière
en forêt
a)


Δ3
Δ1
Parnass
PROFOR
%Herba
Estagn
Junip
Char
C.nigra
PenteS1
4028B
4095
T71
4131
X6
4072
361B
Entor
504
036
T126
T353A
T10
T37
4063
T77a
4023
4093
cfArc
4025A1
247T
4062
T201
4056
4092
T181
4113
308A
Anth3
4010C
T36
X2B
XYind
019
208
106
T52
FRUCT
T28
4002
4004
014
T427
Cutic
016
036B
M2
4099
4037
T121
4036
T55A
X1A
030BC
4108
40108T
4014
4107
227
4027
4098
4009AB
N
T113
4100
T572
224
T495
4003
037C1
T368
Delits
022-022A
B
4005
4000
T954
T169
T178
R
392
4028A
Nb
T55B
T729
403839
T725
038
319
110A
4035
SPIRO
1.0
-0.4
-0.6
0.8

b)


Δ3
Δ1
Parnass
PROFOR
%Herba
Estagn
Junip
Char
C.nigra
PenteS1
1.0
-0.4
-0.6
0.8

Charbons et genévriers

Bien que leur corrélation ne soit pas forte dans l'ACC (r = 0,3330), Char et Junip sont des variables liées : la variable Char est dépendante de la variable Junip, puisque tous les sites brûlés sont sur des genévriers (Photographies 3a-c). Leurs effets conditionnels ont été déterminés en réalisant trois ACC partielles (les autres variables sont placées en covariables) ayant respectivement pour variable(s) explicative(s) : Char et Junip, Junip (Char en covariable additionnelle), Char (Junip en covariable additionnelle) (Tableau 13). Une fois déduit l'effet des autres variables significatives de l'ordination, Char et Junip expliquent ensemble 10,373 % de la variance totale et chacune en explique plus de 4%. Un pourcentage faible (1,685 %) de la variation leur est commun. Ont peut donc chercher quels Types de microfossiles dépendent de la quantité de charbons (conditions de brûlage) et du groupement Junip. Les valeurs *t* des Types et les cercles de van Dobben ont été utilisés à cet effet dans l'ACC partielle utilisant Char et Junip comme variables explicatives (Figure 18).

Photographies 3. Exemples des sites de brûlages de genévriers. Brûlages récents (R38 et R21) (gauche et centre) et brûlage ancien (R32, dans une lande à genévrier) (droite).

ACC partielle a1	ACC partielle a2	ACC partielle a3	
Char, Junip	Junip	Char	Variable(s) explicative(s)
	4,155		λ totale
2,803	2.540	2,565	Σ λ ordination
0,431	0,168	0,193	Σ λ canoniques
0,0010	0,0010	0,0010	*p* (modèle)
10,373 %	**4,043 %**	**4,645 %**	% expliqué (de λ totale)
	1,685 %		% non expliqué

Tableau 13. Décomposition de la variance pour les variables quantitatives Junip et Char dans l'ACCa.

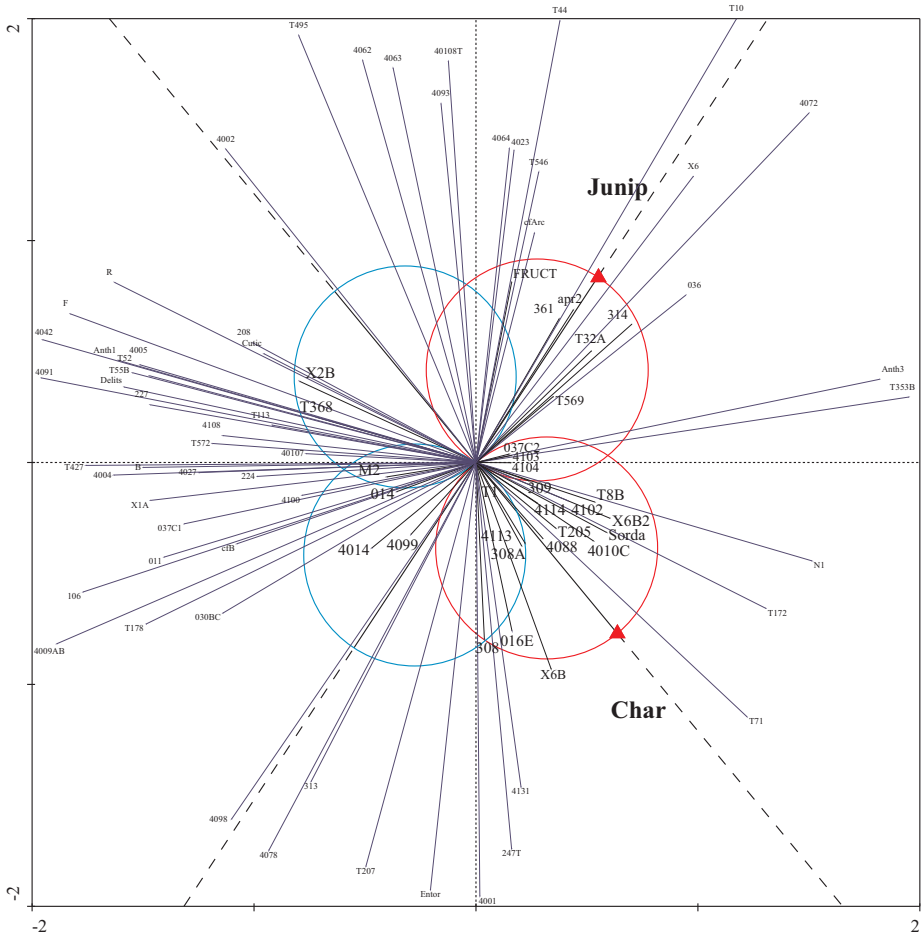


Figure 18. Diagramme des valeurs *t* des Types et cercles de van Dobben pour les variables quantitatives Char et Junip dans l'ACC partielle ACCa1 (Tableau 13). Echelle de représentation réduite aux valeurs -2 < *t* < 2 sur les deux axes. Les Types dont les vecteurs des valeurs *t* se terminent dans les cercles tracés (dans les valeurs positives/négatives par rapport à l'origine du diagramme) pour une variable, sont considérés comme significativement dépendants (positivement/négativement) de l'augmentation de cette variable (Lepš et Šmilauer, 2003).

Les indicateurs de conditions de brûlage les plus fiables se trouvent parmi les Types dépendants de la variable Char et indépendants de la variable Junip, ou présentant des coefficients de régressions négatifs pour cette variable. Les microfossiles répondants à ces critères sont tous d'origine fongique, essentiellement des Sordariomycetes : *Gelasinospora* (HdV-1), cf. *Sordaria* (TM-4113), les Sordariales TM-4114, les Xylariaceae TM-309, cf. *Coniochaeta* (TM-308A et 308), les Xylariaceae TM-X6B2 (les Xylariaceae TM-X6B ont des valeurs *t* en limite de cercle), les Sordariales indiff./indét. et cf. *Coniochaeta* (TM-016E). *Sordaria* (HdV-205) et les ascospores TM-4088 sont liées à Char mais ne sont présentes que dans un échantillon de sites brûlés (R38 ; Figure 13a) et par conséquent ne peuvent être prises en compte. Les spores (Basidiospores?) TM-4010C, *Arthrinium* cf. *fuckelii* (TM-4102) et les Fructifications (HdV-8B) semblent également favorisées par les brûlages.

II.2.2.3. Relations ascospores de groupes coprophiles / variables pastorales

Ordinations contraintes par les variables pastorales d'activité du bétail

Une ACC a été réalisée sur la matrice des 51 ascospores rattachées à des groupes coprophiles (pour rappel SD = 3,133) en testant la significativité des 8 variables pastorales d'activité du bétail (Figure 19 ; ACCd). La Pression Pastorale Totale (PPT**) est sélectionnée comme seule variable pastorale significative qui explique le gradient dominant des 51 Types ; elle est positivement et significativement corrélée à l'axe 1 (p = 0,0010). 22 Types se trouvent dans les valeurs positives de cet axe et proches de celui-ci. Ce sont essentiellement des Dothideomycetes, des Melanosporales et des Sordariales (dont une Coniochaetaceae, *Coniochaeta* B). Une Xylariaceae (cf. *Anthostomella* 1) est présente dans ce cortège. Ces Types ont des optimums dans des valeurs de PPT de 4 à 7 environ. Les résultats des valeurs *t* et des cercles de van Dobben (Types en rouges et en bleu sur la figure) montrent que les Types aux optimums élevés (i.e. PPT > 5) ne sont pas tous dépendants de la PPT (leurs proportions dans les échantillons n'augmentent pas significativement avec une augmentation de la PPT), comme le TM-4076 (*Melanospora* ?) (optimum proche de 7) ou cf. *Chaetomium* (TM-4064) et cf. *Sordaria* (TM-319) (optimums de 5-6). *Sporormiella*, les Sordariales HdV-55A ou *Coniochaeta* B, sont au contraire significativement positivement influencés par l'augmentation de la PPT mais ont des optimums inférieurs, de 4-5. Cf. *Hypocopra stercoraria* (BRN-8), les Lasiosphaeriaceae TM-4131, les Sordariales indiff./indéterm. et les Xylariaceae TM-X6, proches de l'origine, soit sont mal représentées dans cette ordination, soit possèdent des optimums moyens pour la pression pastorale.

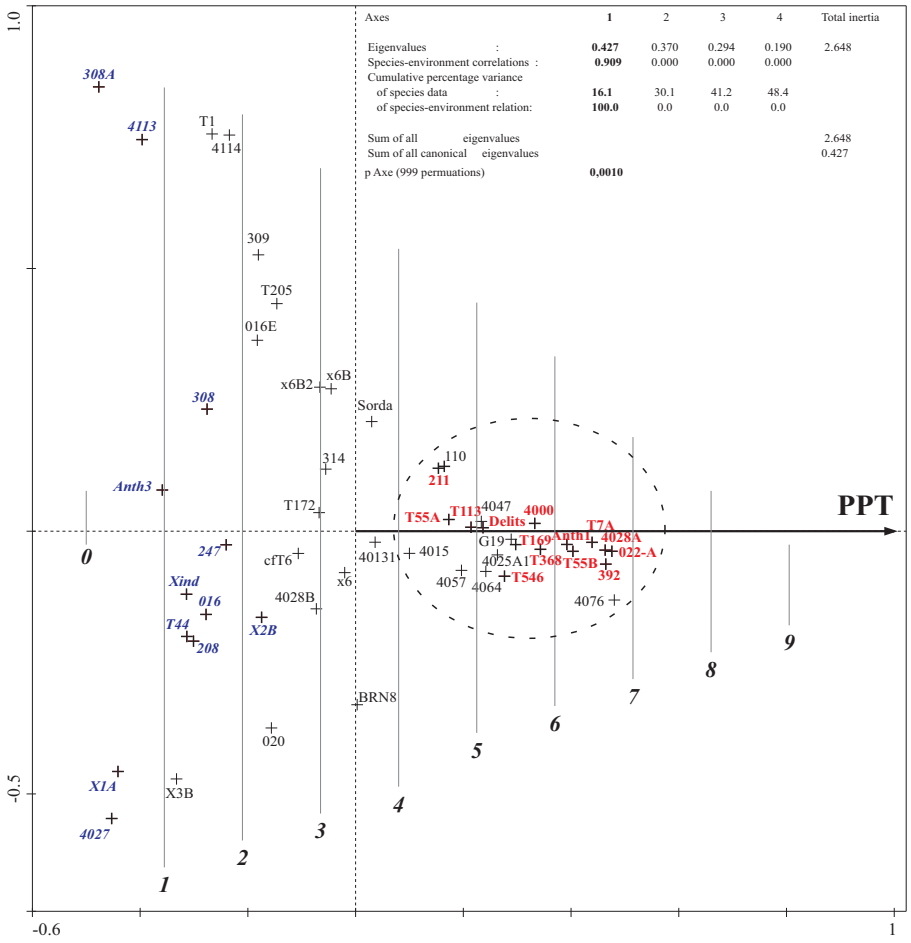


Figure 19. Représentation des Types sur le plan 1-2 de l'ACC (ACCb) des 51 ascospores de groupes coprophiles x 40 sites x variable PPT (Pression Pastorale Totale). Isolignes (obtenues dans CanoDraw) : valeurs de PPT d'après l'ordination des sites. Types en rouge / bleu : Types significativement positivement / négativement 'dépendants' de la PPT, d'après lecture de leurs valeurs *t* sur les cercles de van Dobben (Figure non présentée).

Les mêmes matrices de Types et de variables ont été traitées dans une RDA, modèle qui suppose une relation linéaire entre %TP et variables d'activité du bétail. Trois variables sont significatives dans l'ordination des 51 Types (RDAa, Figure 20) : la Pression Pastorale Totale (PPT**), qui explique à nouveau la majeure partie de la variance, le piétinement (PIET*) et l'embousement par les bovins (BOV*). Les deux premiers axes sont significatifs (p = 0,0010 et p = 0,0110) et les trois variables sont positivement corrélées entre-elles dans le plan 1-2. L'axe 1 est fortement corrélé à la PPT (r = 0,8213) et au piétinement (r = 0,6434), et dans une moindre mesure à l'embousement bovin (r = 0,4989). L'axe 2, qui porte une faible partie de la variance (λ= 0,058), est négativement corrélé à l'embousement bovin (r = -0,3684) et au piétinement (r = -0.2242). Cet axe représente dans les valeurs négatives les sites les plus intensivement piétinés et pâturées par les bovins (reposoirs, pelouses, landes et zones humides). Les 22 Types associés à la PPT dans l'ACCd (Figure 19), sont ici retrouvés positivement corrélés à l'axe 1. *Coniochaeta* B se distingue de ces Types de part sa forte corrélation à la variable BOV. *Sporormiella* et *Podospora* (HdV-368) ont les coefficients de corrélation linéaires les plus élevés pour la PPT. Les %TP de *Podospora* (HdV-368) sont également fortement corrélés à l'embousement bovin.

La matrice des 22 Types (SD = 1,839) les mieux corrélés aux variables d'activité du bétail dans les ordinations précédentes (à la PPT en particulier), a été traitée par RDA (RDAb, Figure 21) pour rechercher si, parmi les 8 variables d'activité du bétail, certaines continuent d'expliquer des variations au sein de ce cortège des meilleurs indicateurs de pression pastorale. L'embousement total (EMBT**) et l'embousement bovin (BOV*) ont été trouvés significatifs. Les deux premiers axes sont significatifs (resp. p = 0,0010 et p = 0,0060). La majeure partie de la variance est portée par le premier axe qui est très positivement corrélé à la variable EMBT (r = 0,6940). La variable BOV, plus corrélée à l'axe 2 (r = 0,4573), isole à nouveau *Coniochaeta* B. Cette ordination permet d'ordonner les 22 meilleurs indicateurs pastoraux en fonction du degré de corrélation linéaire de leurs %TP avec l'embousement total. *Sporormiella* et *Podospora* (HdV-368) sont les Types les plus fortement corrélés à cette variable. Les corrélations sont les plus faibles pour les ascospores des Melanosporales, ou supposées, cf. *Sphaerodes* (TM-4015), TM-4057 (*Persiciospora/Rhytidospora* ?) et TM-4047 (*Persiciospora/Pteridiosperma* ?).

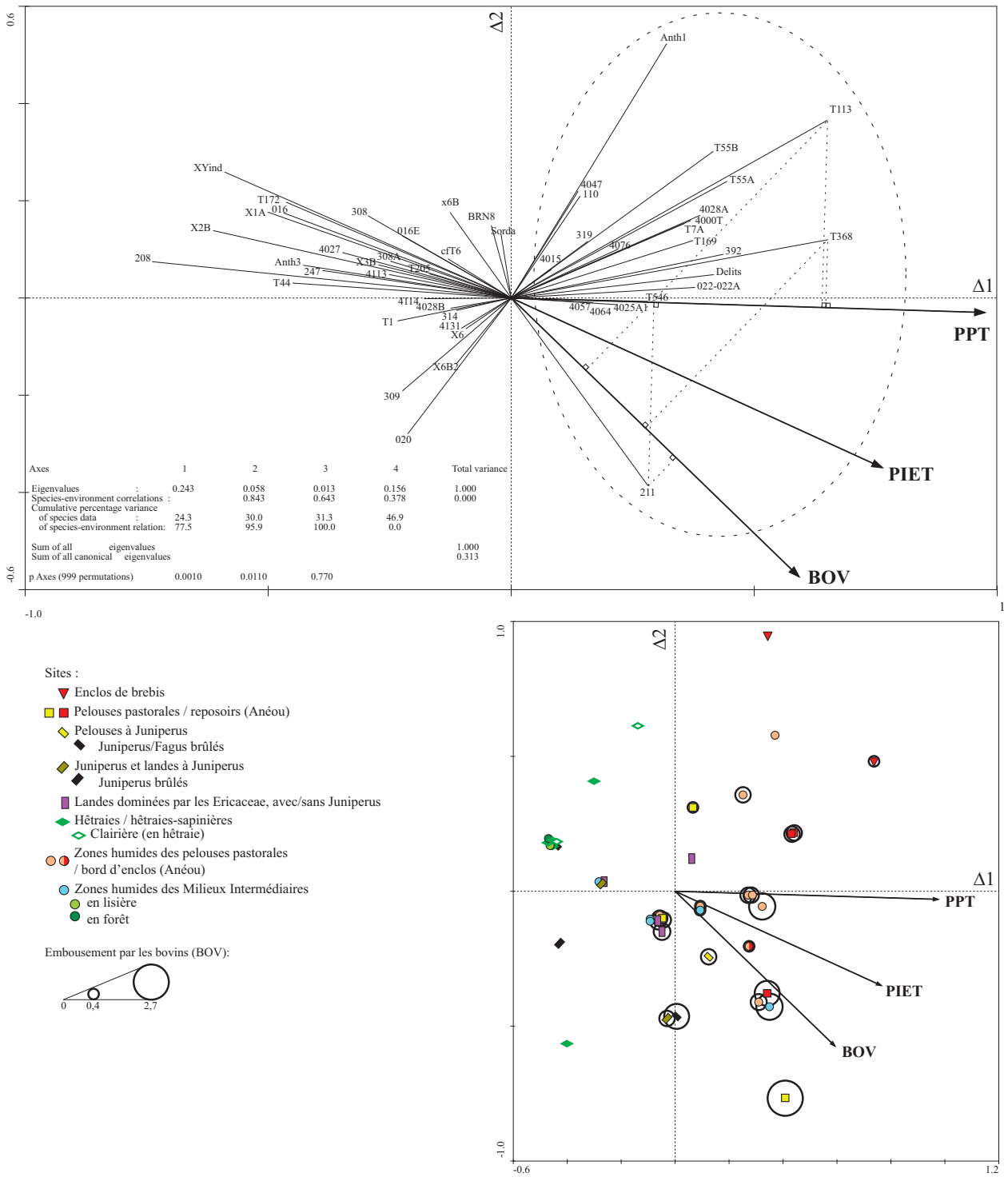


Figure 20. Représentation des Types (haut) et des sites (bas) dans le plan 1-2 de la RDA (RDAa) des 51 ascospores de groupes coprophiles x 40 sites x 3 variables (Pression Pastorale Totale (PPT), piétinement (PIET), embousement bovin (BOV)).

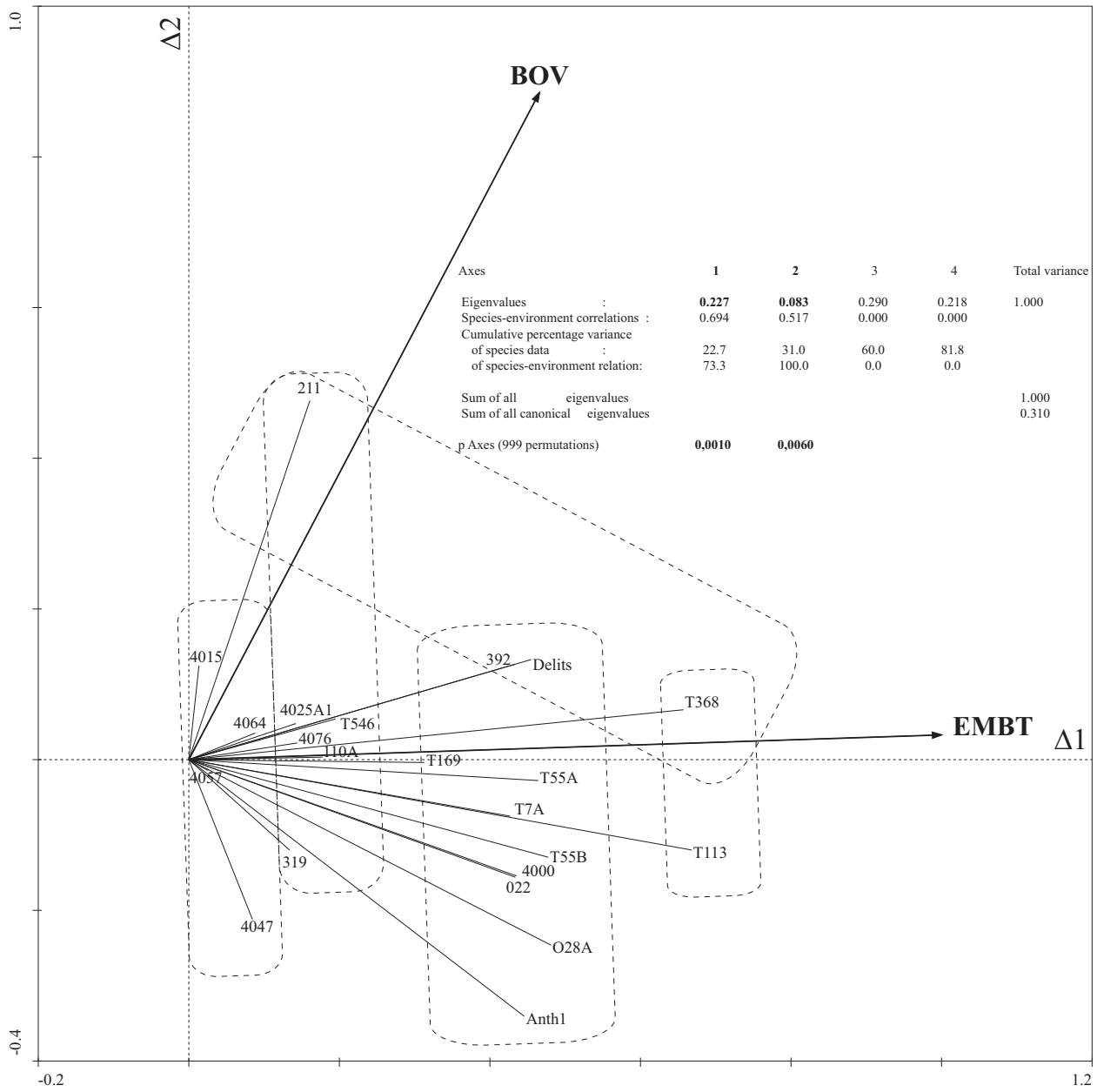


Figure 21. Représentation des Types sur le plan 1-2 de la RDA (RDAb) des '22 meilleurs indicateurs pastoraux' x 40 sites x 2 variables (embousement total (EMBT), embousement bovin (BOV)).

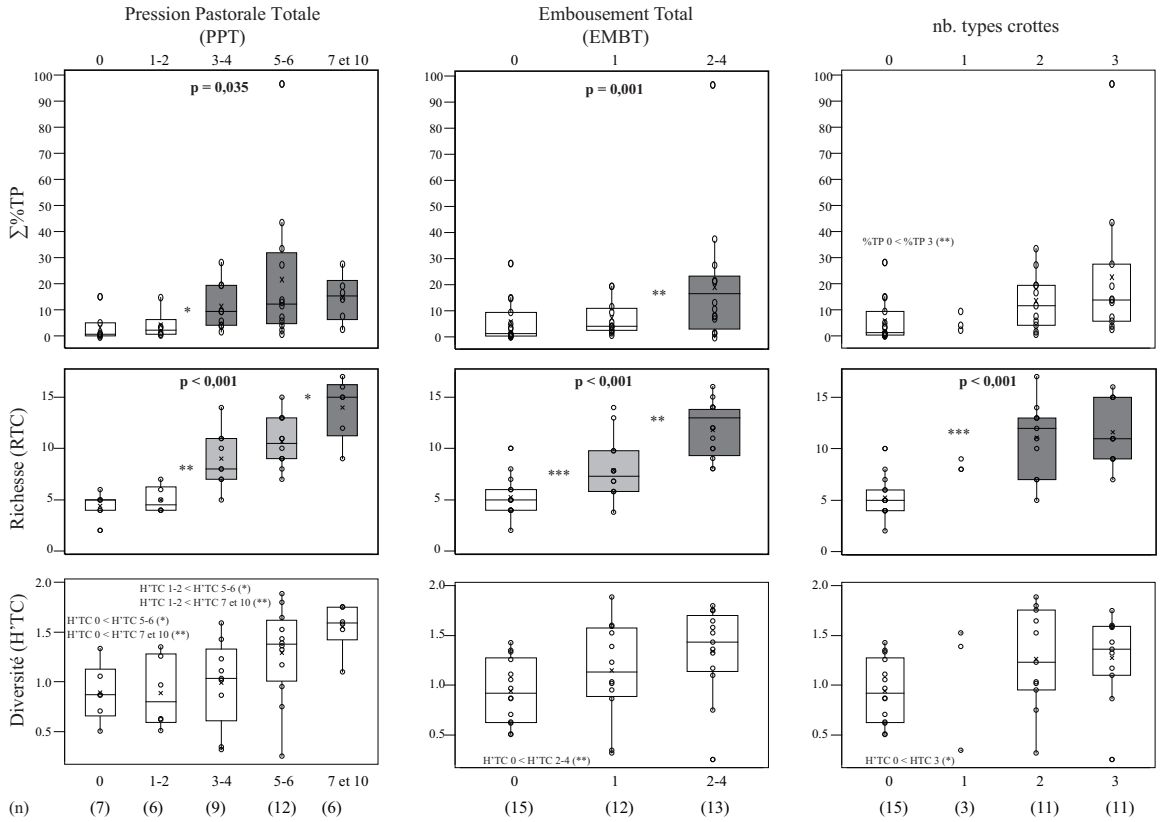
Relations somme des %TP, Richesse et Diversité de cortèges d'ascospores de groupes coprophiles / variables pastorales

En accord avec les résultats de la RDAb, la somme des %TP des 22 meilleurs indicateurs pastoraux est positivement liée à la Pression Pastorale Totale (PPT) et à l'embousement total (EMBT) des surfaces S1 (Figure 22 a). La liaison avec le nombre de types de crottes (ou richesse en déjections) n'est pas significative ; les différences ne sont significatives qu'entre S1 non embousées et S1 présentant les trois types de déjections (ovins, bovins et équins). La Richesse en Types Coprophiles (RTC) du cortège est plus fortement liée aux trois paramètres pastoraux que ne l'est la somme de leurs %TP : le nombre de Types augmente plus nettement et plus de différences inter-catégories sont observées, en particulier pour la PPT et l'EMBT. La diversité (indice de Shannon, H'TC) du cortège, bien que d'allure croissante avec l'augmentation des trois paramètres, n'est liée à aucun d'eux ; les différences ne sont significatives qu'entre catégories maximales et minimales.

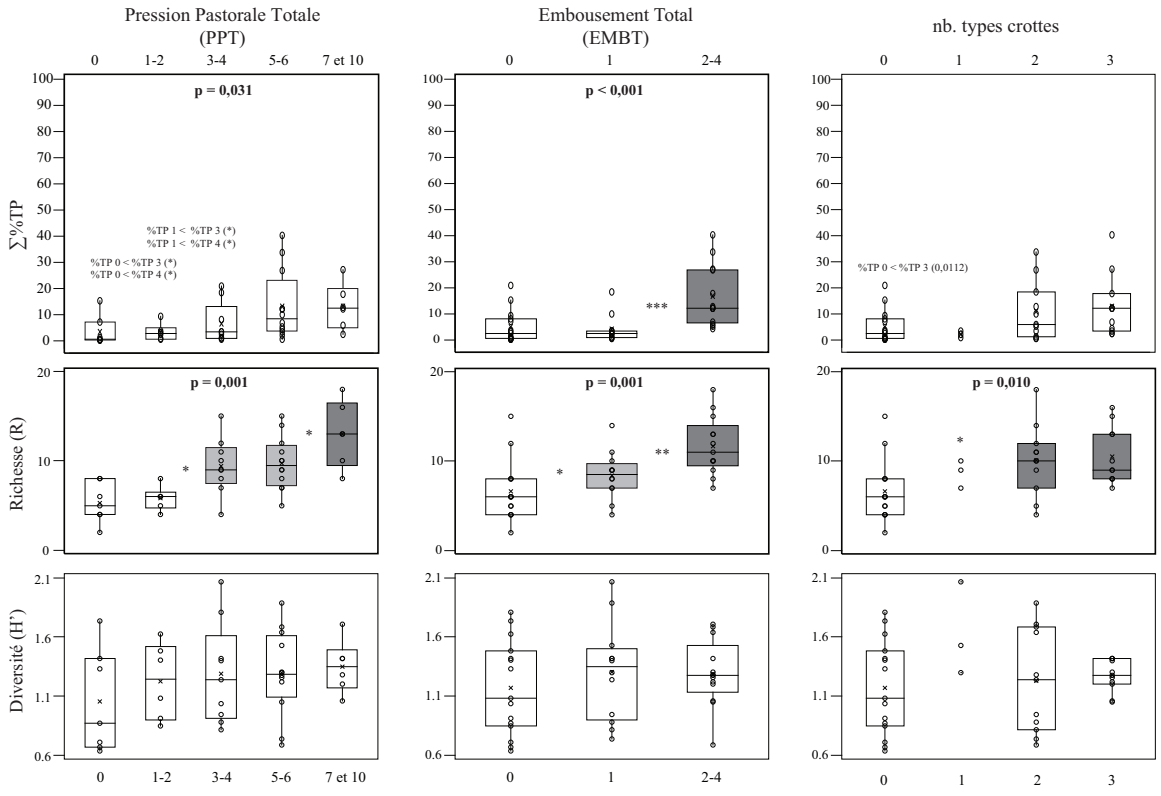
Le cortège complet des 44 Types de Pleosporales, Melanosporales et Sordariales contient les indicateurs les plus probants d'activité du bétail : il comprend 20 Types du cortège des 22 meilleurs indicateurs pastoraux ; les autres Types sont des spores rares dans le référentiel et des spores non corrélées aux paramètres d'activité du bétail (ex. spores associées aux brûlages). La somme des %TP des Types de ce cortège 'englobant' est significativement liée à l'EMBT (Figure 22b) et plus fiablement à la PPT (les différences ne sont significatives qu'entre catégories non consécutives). La richesse en Types est positivement liée aux trois paramètres, mais avec des distributions moins distinctes que pour le cortège des meilleurs indicateurs pastoraux.

Le cortège complet des 29 Types de Coniochaetaceae et de Xylariaceae contient les spores de Sordariomycetes les moins probantes à l'indication de la présence de bétail : il n'inclue que deux des Types du cortège des 22 meilleurs indicateurs pastoraux (*Coniochaeta* B et cf. *Anthostomella* 1). Les %TP de ce cortège (Figure 22 c) montrent une relation significativement négative avec les trois paramètres pastoraux. La richesse du cortège semble également décroitre avec l'augmentation de ces paramètres, mais la liaison n'est pas significative ; les différences ne sont significatives qu'entre catégories maximales et minimales. La diversité des Coniochaetaceae et des Xylariaceae ne change pas avec les modalités de pression pastorale ou d'embousement.

a) Cortège des '22 meilleurs indicateurs pastoraux'



b) Pleosporales, Melanosporales et Sordariales (44 Types)



c) Coniochaetaceae et Xylariaceae (29 Types)

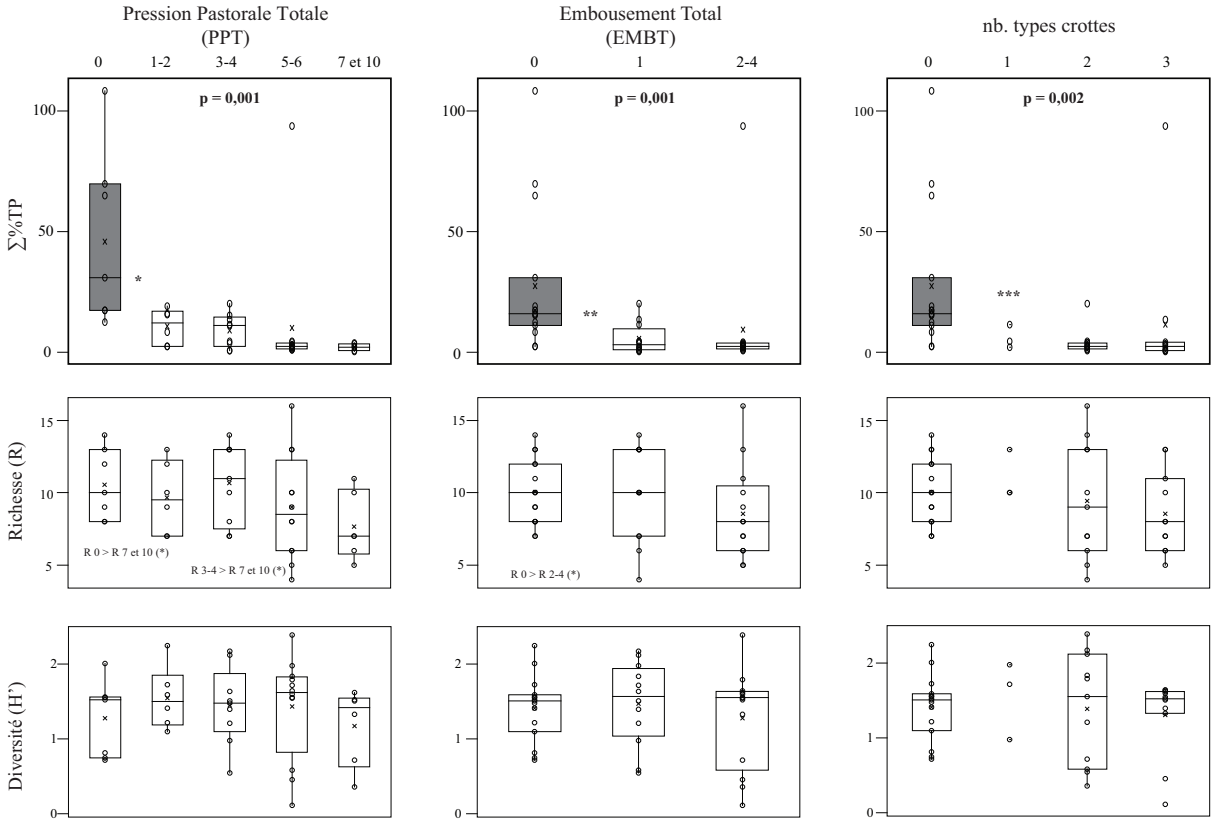


Figure 22 a-c). Distributions (boîtes interquartiles ; croix : moyennes) des %TP, de la Richesse (R) et de la diversité (indice de Shannon, H') de cortèges d'ascospores de groupes coprophiles par catégories de Pression Pastorale Totale, d'Embousement Total et de richesse en types de crottes. a) Cortège des 22 meilleurs indicateurs pastoraux (d'après les ordinations contraintes par les variables pastorales d'activité du bétail). b) Cortège complet des 44 Types d'ascospores de Pleosporales, Melanosporales et Sordariales (Types rares et non rares). c) Cortège complet des 29 Types d'ascospores de Coniochaetaceae et de Xylariaceae (Types rares et non rares). Significativité du test sur les médianes (sur l'ensemble des catégories) donnée en haut de diagramme (ex. **p = 0,001**) si la liaison est significative ($p < 0,05$). Différences significatives entre catégories consécutives (test de Mann-Whitney) indiquées par les changements de couleurs des boîtes (***blanc / gris moyen / gris foncé***) et notées ***** si $p < 0,0500$, ****** si $p < 0,0100$ et ******* si $p < 0,0010$. Les différences significatives entre catégories non consécutives sont précisées sur les graphiques.

II.3. Discussion

II.3.1. Gradients et cortèges de microrestes dans les espaces pastoraux du Haut-Ossau

Les Types *communs* aux sites terrestres et humides représentent la moitié de l'information moderne. Les spectres de milieux terrestres et humides ont donc été étudiés sur un même plan d'analyse. Ceci est d'autant plus justifié que la moitié des Types *communs* semblent *indifférents* (pas de différence significative des %TP) vis-à-vis des conditions humides/terrestres (Figure 15, Figure 13) et que ces Types sont associés à tous les gradients dans les ordinations (Figure 16, Figure 17). La compréhension de leur valeur indicatrice nécessite de prendre en compte leur présence dans les deux types de milieux. Toutefois, les relations de *préférence/indifférence* pour les contextes humides et terrestres ont été établies sur la base des %TP, et non du nombre de sites où les Types ont été observés, ce qui aurait probablement dégagé d'autres microrestes plus fréquents en contexte humide que terrestre, et inversement.

L'interprétation des gradients est basée sur des éléments de portées spatiales différentes. La typologie des sites résume les descripteurs quantitatifs acquis dans la surface totale des sites (de S1+S2, r = 6,5 m, soit env. 133 m²). La majoritié des variables environnementales (analyses directes) représentent des conditions 'locales' (ou stationnelles ; dans S1, r = 1,5 m) et quatre d'entre elles représentent les relations des sites aux boisements/premiers arbres sur de plus grandes distances (de 0 à > 2 Km).

Dans les diagrammes (Figure 13) et l'ordination passive (AFC ; Figure 16), des assemblages de Types, à forte dominante fongique, se démarquent par types de sites : forêts, landes/faciès à genévriers brûlés ou non, pelouses/enclos et zones humides. Ces résultats sont concordants avec ceux du Pays Basque (Partie 3 - I.2.1.), notamment avec le gradient dominant d'ouverture lié à la pression pastorale et porté par des spores fongiques aériennes (Figure 16 ; Figure 17). A la différence du Pays Basque cependant (Carte 3 p 58), les faciès de fermeture se trouvent dans les sites de la haute vallée du Brousset, principalement sur calcaires, isolés des sites d'Anéou (Carte 4) qui sont situés plus en altitude et répartis sur des substrats à dominante acide. Certaines précautions doivent donc être prises pour ne pas sur-interpréter les différences entre les assemblages non-polliniques des deux localités.

Dans le modèle corrélatif général (ACCa, Figure 17), des variables environnementales acquises à des échelles spatiales différentes (8 variables stationnelles et la proximité aux forêts) sont significatives dans l'ordination des microfossiles et expliquent relativement bien les gradients dominants des MNP (Figure 16). On peut ainsi conclure à la valeur indicatrice 'locale' (à l'échelle spatiale fixée) des microrestes associés aux variables stationnelles (groupements Parnass et C.nigra, eau stagnante, recouvrement herbacé, groupement Junip, recouvrement en particules carbonisées). La proximité aux forêts (PROFOR) semble au

contraire expliquer une influence non ‘locale’ de la distance aux boisements sur les assemblages non-polliniques, en association avec les conditions de pente (point discuté plus bas).

Au vu de ces premiers éléments, le schéma d’hypothèse de travail (Figure 5) peut être adapté (Figure 23) en tenant compte de la répartition des microrestes dans les zones humides et les sites terrestres, et des gradients dominants rattachés à des types de sites et à des variables environnementales (ACCa ; Figure 17).

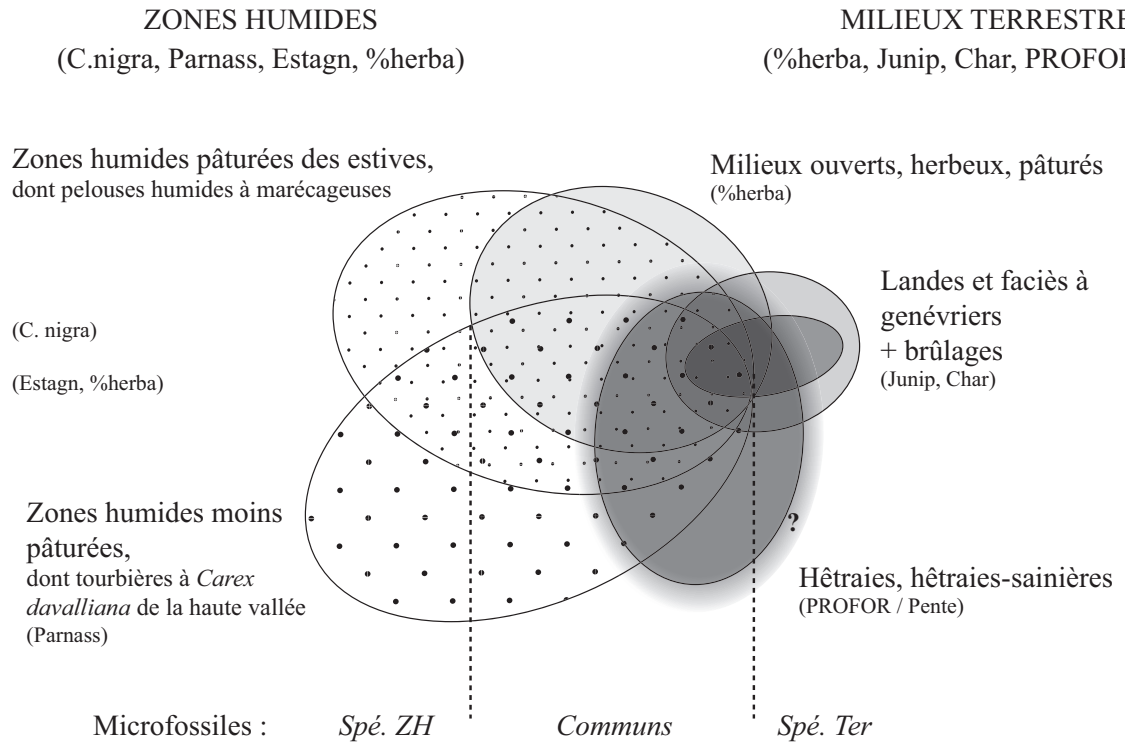


Figure 23. Représentation schématique des gradients dominants des spectres non-polliniques de sites terrestres (surfaces grisées) et de sites humides (surfaces pointillées) dans le référentiel Ossau. Les variables associées aux gradients dans l’ACCa sont indiquées entre parenthèses.

II.3.1.1. Cortèges fongiques forestiers – distance aux forêts

Le cortège forestier est dominé, comme au Pays Basque, par des conidies d'anamorphes parasites ou saprophytes communs sur substrats forestiers (*Brachysporium obovatum*, *Endophragmiella*, *Asterosporium asterospermum*, *Bispora antennata*, cf. *Trichocladium opacum, Trichocladium*) et par de nombreuses conidies indéterminées (TM-030BC, -037C1, -4014, -4098, -4099, -4100, -4107, -4108) (Figure 13c-2, Figure 16). Les Xylariaceae TM-X1A et -4027 font également partie de ce cortège (Figure 13a, Figure 16). Tous ces Types de spores sont listés dans le Tableau 14. Une de nos questions était de savoir si la présence de ces spores dans des sites non forestiers pouvait être interprétée en termes de distance de ces sites aux forêts.

Leur présence, en plus faibles quantités (Figure 13a, c-2), dans les sites non forestiers de la haute vallée (à ≤ 500 m à vol d'oiseau des premiers boisements), et leur quasi-absence des sites d'Anéou (à > 2 km des premiers arbres), est un premier élément de validation de cette hypothèse. Ensuite, c'est la proximité aux forêts (PROFOR) qui explique le plus fort gradient dans la matrice des Types (Figure 17), et non les variables stationnelles décrivant les contextes et les substrats forestiers (ex. recouvrement arboréen, quantité et décomposition du bois mort, recouvrement en litière, etc.) : la proximité aux forêts explique la présence de spores de taxa forestiers dans les sites non forestiers de la haute vallée. La pente (fortement corrélée à la proximité aux forêts) jouerait un rôle (gravitaire, vents ascendants ?) sur la dispersion des spores ou des substrats forestiers auxquels sont associés les champignons. La significativité de ces deux variables peut cependant être induite par la nature du terrain où les sites forestiers se trouvent sur les plus fortes pentes et où les landes se développent préférentiellement à leur contact. Un moyen d'estimer plus précisément l'effet de la pente et de la distance aux forêts sur les assemblages non-polliniques serait d'étudier spécifiquement la distribution des spores forestières en fonction de la distance et de la position amont / aval / latérale des boisements (informations disponibles mais non exploitées dans le cadre de ce travail). Ainsi, ces résultats montrent que la présence dans les sites non forestiers de conidies et d'ascospores associées aux hêtraies est liée à la présence de boisements dans les environnements adjacents (ici, dans les sites de la haute vallée) et, probablement, que leurs proportions dans les échantillons augmentent avec le rapprochement aux lisières et les conditions de pente.

Enfin, il faut remarquer que les spectres de mégaphorbiaie en hêtraie (R26), d'ouverture/clairière en hêtraie (R19) et de genévrier+hêtre brûlés (R35), montrent de fortes affinités avec les assemblages forestiers (Figure 16, Figure 17). Ces trois sites ont en commun une forte quantité de bois mort dans S1 (codes de 3) ; les R19 et R35 ont un recouvrement arboréen localement nul et sont à une distance minimale des lisières de 8 m, tandis que le R26 possède un recouvrement local arboréen de 19 % et se situe à 2 m de la première lisière. La proximité immédiate de boisements au point de ramassage (2-8 m), ou la présence locale de

substrats (ex. bois mort) et de taxa floristiques forestiers isolés (ex. *Fagus* brûlé), induisent donc un signal fongique proche de celui des contextes strictement forestiers.

D'autres spores associées aux hêtraies (Figure 16, Figure 13a, c) ont des optimums légèrement inférieurs pour la proximité aux forêts (Figure 17) car elles sont plus communes dans les sites non forestiers : *Splanchononema foedans, Coniochaeta* A, les Xylariaceae indiff. et TM-X2B, cf. Coniochaetaceae TM-208 et *Cirrenalia* TM-4004. On peut penser, soit que ces spores sont produites en contexte forestier et dispersent plus que les précédentes (en particulier les petites Coniochaetaceae et Xylariaceae), soit qu'elles sont produites par des espèces aux spectres écologiques plus larges, ce qui expliquerait leurs occurrences à Anéou.

Cortège fongique des contextes forestiers (hêtraies/hêtraies-sapinières) :		
Xylariaceae TM-X1A	Phragmoconidies TM-030BC	
Xylariaceae TM-4027	Phragmospores TM-037C1	
Brachysporium obovatum (TM-014)	Didymoconidies TM-4014	
Endophragmiella A (TM-224)	Phragmoconidies TM-4098	
Endophragmiella B (TM-227)	Phragmoconidies TM-4099	Forestiers
Asterosporium asterospermum (TM-M2)	Dictyoconidies TM-4100	
cf. *Bispora antennata* (TM-4097 = HdV-427)	Phragmoconidies TM-4107	
cf. *Trichocladium opacum* (TM-011)	Améroconidies TM-4108	
Trichocladium (HdV-572)		
Splanchononema foedans (TM-019)	Xylariaceae TM-X2B	Forestiers, mais plus communs que les précédents en contexte ouvert
Coniochaeta A (TM-016)	cf. Coniochaetaceae TM-208	
Xylariaceae indiff.	*Cirrenalia* (TM-4004)	

Tableau 14.

Dans le référentiel du Pays Basque, *Kretzschmaria deusta* était assez peu fréquent et peu abondant, mais clairement associé aux hêtraies. En Ossau, les observations de *K. deusta* se limitent à quelques occurrences, plus fréquentes dans les sites non forestiers. Cet agent de la 'pourriture molle blanche' du bois (Rogers et Ju, 1998) est reconnu particulièrement commun sur *Fagus* en Grande-Bretagne (Dennis, 1981; Cannon *et al.,* 1985). Les arbres fragilisés par un stress physiologique, ou les racines blessées, sont plus sensibles aux attaques du champignon (ex.Schmidt, 2006; Giuliana *et al.,* 2008). Une hypothèse serait que *K. deusta* parasite (en Ossau tout du moins) les arbres des lisières ou isolés, fragilisés par l'activité du bétail. Ceci pourrait expliquer la présence des ascospores dans les sites non forestiers de la haute vallée mais les observations de *K. deusta* dans 5 sites d'Anéou ne peuvent être la conséquence que d'un transport sur des distances dépassant 2 Km.

D'autres spores présentent des optimums moyens pour les variables de proximité aux forêts et les groupements Junip (Figure 17a) ou Parnass (Figure 17b). Les ascospores *Cercophora* (TM-247/110F+-4019) et *Anthostomella* 3 présentent de claires préférences pour les sites de la haute vallée et semblent favorisés par le rapprochement aux forêts. On trouve également cf. *Sordaria* (TM-4113), les Coniochaetaceae TM-308A, -308, -016E et les amérospores TM-4010C, qui sont aussi liées aux particules carbonisées (Figure 18) et seront par conséquent traitées ci-après.

II.3.1.2. Cortèges fongiques associés aux brûlages

Les Types dépendants du recouvrement en particules carbonisées et indépendants du groupement Junip (Figure 18) sont essentiellement des Sordariales, Coniochaetaceae et des Xylariaceae (listés dans le Tableau 15). Les Types cf. *Sordaria* 4113, Sordariales 4114 et *Gelasinospora* montrent une relation très claire aux brûlages car ils sont quasi-absents des sites non brûlés. L'association de *Gelasinospora* aux contextes brûlés est bien documentée dans les sédiments tourbeux Holocènes (van Geel, 1978; Yeloff *et al.,* 2007). *Gelasinospora* était associé aux hêtraies dans le référentiel du Pays Basque alors qu'il n'est observé en Ossau que dans un échantillon de hêtraie (Figure 13a). Ces résultats 'contradictoires' reflètent certainement la mixité des préférences trophiques du genre composé d'espèces lignicoles, carbonicoles et coprophiles (Lundqvist, 1972; Krug *et al.,* 2004).

Les autres spores montrant une dépendance à la quantité de particules carbonisées (Figure 18) sont plus communes dans le reste du référentiel (Figure 13a), comme les Xylariaceae TM-309, -X6B2, et -X6B (morphologiquement proches ; cf. Volume 2) et surtout les *Coniochaeta* TM-308A, -308 et -016E, favorisées par le rapprochement aux forêts (Figure 17a) suggérant que ces trois derniers Types représentent des espèces saprophytes sur des substrats ligneux, brûlés ou non. Il faut cependant noter les difficultés de détermination dans le référentiel[15] du Type *Coniochaetaceae* TM-308A, morphologiquement proche des Types *Coniochaetaceae* TM-308, *Coniochaeta xylariispora* (HdV-6) et des Xylariaceae TM-X6B (cf. Volume 2). Par ailleurs, *C. xylariispora* a été rapporté associé à des niveaux riches en particules carbonisées en contexte tourbeux par López-Sáez *et al.* (1998; 2002), Blackford *et al.* (2006) et Yeloff *et al.* (2007). Dans le référentiel, ce Type n'est pas associé aux brûlages mais il est assez peu fréquent et surtout, il n'a pas été identifié avec certitude (noté cf. *Coniochaeta xylariispora* (cf. HdV-6)). Ainsi, en dépit des incertitudes d'identification et de délimitation de Types chez les Coniochaetaceae et les Xylariaceae, le groupe composé des spores TM-309/-X6B2/(-X6B?)/-308A/-308 et -016E, peut être pris dans son ensemble comme représentatif d'espèces plus ou moins communes dans les environnements ouverts et semi-ouverts,

[15] Et, de manière générale, la difficulté de différentiation des petites ascospores de Xylariaceae et de Coniochaetaceae (cf. Volume 2).

certaines étant plus fréquentes à proximité des boisements (disponibilités en substrats ligneux ?), mais toutes favorisées par les conditions de brûlages où elles produisent de plus fortes proportions de spores.

Il en est de même pour les spores TM-010C, qui sont elles plus clairement associées aux hêtraies (Figure 16, Figure 17). L'association des fructifications de *Microthyrium* (HdV-8B) aux particules carbonisées concorde en partie avec les résultats de Yeloff *et al.* (2007). Dans leur étude, le Type présentait des distributions contradictoires en étant dans un site (BB core) plus abondant dans les niveaux les plus secs (profondeur de nappe à > 20 cm) et positivement corrélé aux macrorestes de *Calluna vulgaris* et aux particules carbonisées et, dans un second site (DK core), plus abondant dans les niveaux les plus humides (profondeur de nappe de 0-5 cm). Les auteurs concluaient que des espèces de préférences écologiques différentes sont regroupées dans le Type *Microthyrium* (Yeloff *et al.,* 2007). L'association des conidies d'*Arthrinium* cf. *fuckelii* (TM-4102) aux contextes brûlés est aussi probablement secondaire, liée à la dynamique post-brûlage de la végétation, car le genre *Arthrinium* comprend de nombreuses espèces parasites de monocotylédones et *A. fuckelii* est décrit sur *Carex* (Ellis, 1971; Ellis et Ellis, 1985). Enfin, l'association des Sordariales indéterminables aux sites brûlés doit être rattachée au fait que les échantillons de ces sites comprenaient beaucoup de microrestes altérés par l'action du feu.

Cortège fongique des sites brûlés :	
Gelasinospora (HdV-1) cf. *Sordaria* (TM-4113) Sordariales TM-4114	Marqueurs locaux de brûlage
Xylariaceae TM-309	Fortement favorisé par les brûlages
Xylariaceae TM-X6B2 (Xylariaceae TM-X6B?)	Favorisés par les brûlages
cf. *Coniochaeta* (TM-308A et -308) *Coniochaeta* (TM-016E)	Favorisés par les brûlages et par la proximité aux forêts
Amérospores (Basidiospores?) TM-4010C *Microthyrium* (HdV-8B) *Arthrinium* cf. *fuckelii* (TM-4102)	Potentiellement indirectement favorisés par les brûlages : conditions localement sèches, sols mis à nu, végétation de recolonisation…?

Tableau 15.

II.3.1.3. Cortèges fongiques associés aux taxa du groupement Junip et aux faciès à Juniperus communis

Parmi les Types 'dépendants' du groupement Junip (Figure 18), deux groupes se distinguent (Tableau 16). Les Types du premier groupe (MNP hyalins HdV-169, cf. *Sporidesmium* TM-361, Appressoria 2, Fructifications indiff., Xylariaceae TM-314), sont observés dans tous types de sites et ne montrent pas de préférence pour les sites où *Juniperus communis* domine le couvert végétal (i.e. landes et pelouses à genévriers ; Figure 13a,b,d), suggérant qu'ils sont associés à un ou plusieurs des taxa du groupement Junip (i.e. *J. communis, Galium verum, G. saxatile, Deschampsia flexuosa*).

Les Types de spores du second groupe (cf. *Hermatomyces* (TM-4103), les phragmospores TM-037C2, -4104) sont au contraire caractéristiques des sites localement dominés par le genévrier (Figure 13b, c-1), suggérant *J. communis* comme hôte ou substrat préférentiel pour les champignons producteurs de ces spores. Si les trois Types de spores sont aussi positivement liés aux particules carbonisées (Figure 18), c'est certainement parce que les quatre sites de brûlages se trouvent uniquement dans des pelouses ou des landes à genévriers. Les ascospores TM-4104 ressemblent aux spores des Pleosporales *Herpotrichia juniperi* (Duby) Petr, ou *Kriegeriella minuta* (M.E. Barr) Arx & E. Müll (voir Volume 2), toutes deux décrites par Ellis et Ellis (1985) sur *Juniperus.* Ceci étaie une relation directe entre le Type TM-4104 et la présence locale de *J. communis*.

Types associés aux taxa du groupement Junip :	
HdV-569, MNP hyalin (spores fongiques?) cf. *Sporidesmium* (TM-361) Appressoria 2 Fructifications indiff. Xylariaceae TM-314	Possible relation avec la présence locale de *J. communis, Galium verum, G. saxatile* ou *Deschampsia flexuosa*
Cortège des faciès à *Juniperus communis* (brûlés ou non) :	
cf. *Hermatomyces* (TM-4103) TM-037C2, Phragmospores TM-4104, Phragmoascospores	Caractéristiques des pelouses et des landes à genévriers : parasites/saprophytes sur *Juniperus* ?

Tableau 16.

II.3.1.4. Cortèges non-polliniques des milieux ouverts et des zones humides

Milieux ouverts

Les spectres non-polliniques des zones humides (excepté la mégaphorbiaie en hêtraie et, dans une moindre mesure, la zone humide en lisière) ont une forte affinité avec les sites terrestres ouverts d'Anéou (pelouses et enclos ; Figure 16), en association avec le recouvrement herbacé (Figure 17) qui est lié à la pression pastorale en contexte terrestre. De nombreux Types, *communs* aux sites terrestres et humides, ont leurs optimums dans ces conditions et peuvent être considérés comme de potentiels indicateurs de conditions localement ouvertes, en contexte pâturé (Tableau 17).

Cortèges des contextes terrestres ou humides dominés par la strate herbacée pâturée :	
Spores fongiques TM-N, -Nb, -4005, (-4036 ?)	Basidiospores TM-B
Trichocladium asperum (TM-F)	cf. *Scleroderma* (HdV-495)
Curvularia (TM-R)	Spores fongiques (?) TM-4035
Fructifications indifférenciées (incl. TM-4034)	Œufs d'invertébrés (?) TM-4037
Hyphopodies TM-504	+ La majorité des Pleosporales et des Sordariales de groupes coprophiles : *Sporormiella, Delitschia, Podospora* HdV-368, Sordariales gr. HdV-55, *A. verruculosa*, cf. *Arnium* TM-392, etc…
Agaricales TM-4010/08	

Tableau 17.

Cette liste de Types suggère un cortège composite, avec des microrestes directement liés à l'activité du bétail (ex. spores de coprophiles) et d'autres liés aux conditions d'ouverture et à la strate herbacée importante (ex. *Curvularia*, parasite graminicole (Kiffer et Morelet, 1997)). Ces résultats confirment aussi les observations faites au Pays Basque pour les basidiospores TM-B, Agaricales TM-4010 et cf. *Scleroderma* ; les Types TM-B et TM-4010 sont cependant plus abondants dans les zones humides, à la différence du Pays Basque. C'est également le cas des spores TM-4036, qui sont observées avec les spores TM-N, -Nb et -4005 (Figure 13) (il se peut que ces quatre Types aient des relations taxonomiques d'après des critères morphologiques ; cf. Volume 2).

Zones humides

En ce qui concerne les microrestes spécifiques (*Spé.ZH*) ou plus abondants (*Préf. ZH*) dans les zones humides, l'AFC (Figure 16b) et l'ACC (Figure 17b) produisent des ordinations sensiblement différentes avec, dans l'ACC, une dichotomie plus marquée entre les zones humides de la haute vallée et celles d'Anéou. Les variables environnementales prises en compte ici n'expliquent donc pas de manière optimale

la distribution des microrestes des zones humides. Il faut également tenir compte du fort taux de rareté des microfossiles *spécifiques* des zones humides (Figure 14), rappelant qu'une part importante de l'information de ces milieux ne peut être discutée. Nous nous en tiendrons donc à des assemblages généraux, listés dans le Tableau 18 (page suivante), avec :

1) Les microfossiles caractéristiques des tourbières de la haute vallée, dont les tourbières à *Carex davalliana,* qui sont aussi les moins pâturées et les plus proches des boisements (Tableau 18.1) (valeurs positives de l'axe 3 qui est positivement corrélé au groupement de taxa Parnass, plus faiblement à la proximité aux forêts et faiblement à la présence d'eau stagnante et au recouvrement herbacé).

2) Les microfossiles de contextes plus pâturés et plus humides (Tableau 18.2) (valeurs négatives et plus proches de l'axe 1 qui est négativement corrélé au groupement de taxa C. nigra, à la présence d'eau stagnante, au recouvrement herbacé, et plus faiblement au groupement Parnass).

Les MNP indéterminés HdV-181, TM-4092 et -106 ainsi que les spermatophores de copépodes et l'hyphomycète aquatique cf. *Xylomyces* (HdV-201) semblent avoir plus d'affinité avec la présence d'eau stagnante (épaisseur d'eau < 5cm, et généralement sur de faibles étendues).

Les spores TM-4036, HdV-121 et les spores hyalines TM-4009AB présentent une forte affinité avec le groupement C. nigra, suggérant des préférences pour les sites où la végétation est dominée par les taxa de pelouses humides (*Carex glauca, Trichophorum cespitosum*) et de pelouses humides à marécageuses, plus ou moins inondées (*C. nigra, Epilobium palustre*, *Caltha palustris*).

3) Les microfossiles des petites zones humides d'Anéou, parmi lesquels se trouvent certainement les microrestes les plus influencés par le pâturage (listés dans le Tableau 18.3) (valeurs négatives de l'axe 3 qui est très faiblement négativement corrélé au groupement C. nigra et à la pente, et où s'ordonnent les sites terrestres pâturés selon un gradient d'ouverture et de pression pastorale).

Les zygospores de SPIROGYRA et cf. Zygnemataceae HdV-954 reflètent probablement les conditions de trophisme élevé de ces milieux humides les plus pâturés.

Se greffe à ce groupe le plus grand nombre de microfossiles *communs* aux sites terrestres et humides d'Anéou et de microfossiles *indifférents* vis-à-vis des conditions humides/terrestres, dont les coprophiles.

Tableau 18 (page suivante). Microfossiles des zones humides.

1. Microfossiles des tourbières les moins pâturées, dont les tourbières à *C. davalliana* sur calcaire :		
MNP hyalin TM-4095	cf. *Curvularia* TM-361B	Lasiosphaeriaceae ? TM-4131
Griffes d'Araneides (HdV-71)	*Entorrhiza*	cf. *Sordaria* (TM-4028B)
Phragmospores TM-4072	Hyphopodies TM-504	
2. Microfossiles des zones humides plus pâturées :		
MNP hyalin HdV-181 MNP hyalins (œufs d'invertébrés ?) TM-4092 MNP indéterminé TM-106 Phragmoconidies HdV-201 Spermatophores de copépodes (HdV-28)	Favorisés par la présence d'eau stagnante (<5 cm profondeur)	
Phragmoascospores TM-4036 MNP hyalins (spores ?) 4009AB Didymospores HdV-121	Potentiellement caractéristiques des pelouses humides à marécageuses (acides)	
Agaricales TM-4010-08 Sordariales HdV-55A Cuticulates, restes divers Œufs d'invertébées (?) TM-4037	+ Types des contextes ouverts et pâturés favorisés par les conditions humides	
3. Microfossiles des petites zones humides en contexte ouvert très pâturé (pelouses pastorales) :		
SPIROGYRA MNP hyalin TM-038 Phragmoconidies HdV-729 MNP hyalins TM-4038-39 Œufs de rotifères HdV-725 cf. Zygnemataceae HdV-954	Spécifiques ou très caractéristiques de ces conditions très humides pâturées (eutrophes ?)	
Sordariales (TM-022-022A) *Podospora* p. (TM-110A) *Apiosordaria verruculosa* (HdV-169)	+ Sordariales coprophiles ayant des préférences pour les contextes humides	
Curvularia TM-R Spores fongiques (?) TM-4035 Spores TM-4005, -N, -Nb Basidiospores TM-B	+ Spores fongiques des contextes ouverts et pâturés	
cf. *Sordaria* (TM-319) Sordariales TM-4028A Sordariales TM-4000 Sordariales HdV-55B cf. *Arnium* (TM-392)	+ Sordariales coprophiles communes dans les contextes pâturés (humides ou non)	

II.3.2. Ascospores de groupes coprophiles et indicacteurs pastoraux

Le référentiel du Pays Basque avait permis de discuter des 'degrés de coprophilie' des Types d'ascospores de genres coprophiles en comparant leurs distributions entre les sites caractérisés par une pression pastorale nulle à faible et ceux présentant une pression pastorale importante. La confrontation dans ce référentiel d'un spectre plus large de spores de groupes coprophiles (51 Types non rares, incluant les Xylariaceae) avec un plus grand nombre de variables pastorales, a nécessité une approche par analyse de gradients. Les relations de ces ascospores avec les gradients de fermeture, d'ouverture et d'humidité, et avec les brûlages, ont été abordées dans le chapitre précédent. Nous nous intéressons ici aux Types favorisés par l'activité du bétail. Les principaux résultats obtenus pour les 51 Types dans ce référentiel sont condensés dans le Tableau 19 (p 138) et sont mis en regard de ceux obtenus au Pays Basque.

II.3.2.1. Indicateurs de l'activité du bétail et de l'embousement local

Dans deux modèles utilisant les variables pastorales d'activité du bétail, l'un unimodal (ACCb, Figure 19) et l'autre linéaire (RDAa, Figure 20), un cortège de 22 Types de spores est identifié comme étroitement lié à la Pression Pastorale Totale (PPT). Ce cortège est composé de Pleosporales, de la majorité des Sordariales, d'une Coniochaetaceae et d'une Xylariaceae ; ce sont les indicateurs les plus probants d'activité du bétail dans le référentiel (cortège des '22 meilleurs indicateurs pastoraux'). L'ACCb et les RDAa et b (Figure 20 ; Figure 21) montrent que ces Types n'ont pas tous les mêmes optimums pour la Pression Pastorale Totale (i.e. approximation des niveaux de pression pastorale où les Types sont optimalement représentés) et qu'ils sont plus ou moins fortement corrélés (corrélations linéaires %TP/variables) avec cette Pression Pastorale Totale, l'embousement total, l'embousement bovin et le piétinement. Les Types de spores du cortège des meilleurs indicateurs pastoraux sont donc influencés de diverses manières par l'activité du bétail à une échelle locale (pour rappel, fixée à un rayon de 1 à 1,5 m). Les résultats synthétisés dans le Tableau 19 permettent d'ordonner les Types du cortège en fonction notamment de leurs optimums pour la pression pastorale, de leur 'dépendance' à cette variable et de leurs corrélations avec l'embousement total. Ainsi, des assemblages se dégagent, depuis les indicateurs les plus robustes de la présence de bétail (dépendants de la PPT, fortement corrélés à l'embousement, fréquents et abondants), jusqu'aux Types les moins corrélés à la pression pastorale ou à l'embousement, qui sont aussi les moins fréquents.

Parmi les 12 Types significativement 'dépendants' de la PPT (Figure 19) et les plus fortement corrélés à l'embousement total, *Sporormiella, Podospora* HdV-368 et les Sordariales HdV-55A sont les plus fréquents et abondants (Figure 13) et par conséquent les indicateurs du cortège les plus robustes de la présence locale de bétail. Ce résultat est semblable à celui du Pays Basque, même si les Sordariales du Groupe HdV-55 ont été différenciées ici. Les autres spores du groupe HdV-55 potentiellement observées au

Pays Basque (i.e. Sordariales HdV-55B, TM-4000, -4028A = HdV-55 indiff.), sont ici majoritairement corrélées à la pression pastorale et à l'embousement (Figure 20, Tableau 19). Il en est de même pour les Sordariales TM-022-022A (i.e. Sordariales TM-022A, cf. *Sordaria* TM-022 et -4026), qui ont des optimums très élevés pour la pression pastorale et sont fortement corrélées à l'embousement. Par contre, les trois Types cf. *Sordaria* HdV-205, TM-4028B et -4113 (= HdV-205 indiff., aussi dans le groupe HdV-55) ne semblent pas liés à l'activité du bétail et présentent des réponses différentes vis-à-vis des brûlages et des conditions humides/terrestres (Tableau 19). Ainsi, si on exclut les spores morphologiquement proches de cf. *Sordaria* HdV-205 (cf. *Sordaria* HdV-205, TM-4028B, -4113), les résultats montrent que les nombreux Types de Sordariales du groupe HdV-55 sont majoritairement représentatifs d'espèces coprophiles ; les plus communes étant ici celles du Type HdV-55A. Ceci confirme les qualités de marqueur coprophile du groupe hétérogène HdV-55 et permet aussi de comprendre pourquoi il est l'un des plus fréquents et abondants dans les analyses palynologiques. Il semble pertinent de continuer à différencier les trois Types de spores cf. *Sordaria* HdV-205, TM-4028B et -4113, et de ne pas les inclure avec les autres Types du groupe HdV-55.

Les différences d'optimums pour la pression pastorale, les fréquences d'observations (Tableau 19) et les profils des Types dans les diagrammes (Figure 13a), suggèrent que le cortège des coprophiles augmente en nombre de Types avec l'augmentation de la pression pastorale. Ceci est très bien illustré dans la Figure 22a où la richesse en Types de spores du cortège (nombre de Types de spores ; RTC) est très significativement et positivement liée à la pression pastorale et à l'embousement total. Les différents Types de spores décrivent donc des gradients de pression pastorale et d'embousement plus ou moins longs. Par exemple, *Sporormiella* est observée sur le plus long gradient de pression pastorale (PPT de 0 à 10, dans tous les échantillons ; Figure 13a), tandis que *Podospora* apparaît dans le cortège à de plus forts niveaux de pression pastorale (moins fréquent et optimum de 5). Les Sordariales TM-022-022A, -4028A, -HdV-55B, *Chaetomium* et cf. *Arnium*, moins fréquents et aux optimums de pression pastorale plus élevés (6), complètent ensuite le cortège dans les contextes les plus pâturés.

En fin de cortège, les Types cf. *Chaetomium* TM-4064, les Melanosporales *Persiciospora/Pteridiosperma*(?), *Persiciospora/Rhytidospora*(?) et *Sphaerodes*(?) TM-4015, très peu fréquents et abondants (Figure 13a), montrent une préférence claire pour les contextes les plus pâturés (optimums élevés) mais ne sont que très faiblement corrélés à l'embousement total et à la pression pastorale (Figure 20). Les Melanosporales (excepté pour le genre *Rhytidospora* (Krug *et al.,* 2004)) et *Chaetomium* ne sont pas des groupes à dominante coprophile. *Chaetomium* est un genre mixte, d'espèces généralement peu spécialisées saprophytes sur une grande variété de substrats (von Arx *et al.,* 1986; Doveri, 2004). Certaines espèces des genres *Melanospra*, *Persiciospora, Rhytidospora* et *Sphaerodes* sont observées sur les déjections, mais ces genres comprennent beaucoup d'espèces terricoles, mycoparasites, phytoparasites

ou encore saprophytes sur débris végétaux (Doveri, 2004; Bell, 2005; Vujanovic et Goh, 2009). Ces éléments et nos résultats suggèrent donc que les Types cf. *Chaetomium* TM-4064 et les Melanosporales *Persiciospora/Pteridiosperma*(?), *Persiciospora /Rhytidospora*(?) et *Sphaerodes*(?) TM-4015, sont probablement indirectement liés à l'activité du bétail (i.e. non coprophiles) ; relation secondaire dont la nature reste cependant difficile à déterminer.

Il peut en être de même pour le Type cf. *Anthostomella* 1, présent dans les pelouses et les enclos d'Anéou (Figure 13a) et fortement corrélé à la pression pastorale et à l'embousement (Tableau 19). Les Xylariaceae du genre *Anthostomella* ne sont cependant pas décrits comme coprophiles, les principaux genres coprophiles de Xylariaceae étant *Hypocopra*, *Podosordaria, Poronia* ou *Wawelia* (Richardson et Walting, 1982; Rogers *et al.,* 1997; Doveri, 2004; Krug *et al.,* 2004; Bell, 2005). Parmi ces genres, nous n'en avons trouvé aucun qui produise des spores similaires à cf. *Anthostomella* 1 (cf. Volume 2). Par ailleurs, beaucoup d'*Anthostomella* décrites en Europe sont parasites, souvent sur des plantes herbacées (Francis, 1975). Deux hypothèses se dégagent : une mauvaise identification des spores (mais cela n'expliquerait pas pour autant l'écologie du Type), ou une association secondaire du Type, par exemple en parasite, sur des taxa herbacés favorisés par le pâturage (ex. plantes rudérales ou nitrophiles).

Dans le référentiel du Pays Basque, nous avions suggéré que *Coniochaeta* B représentait une ou des espèces ayant des préférences d'habitat pour les milieux semi-ouverts (landes à Ericaceae et fougeraies) mais sans pouvoir statuer sur leur(s) degré(s) de coprophilie. Ceci avait conduit à ne pas placer *Coniochaeta* B dans le groupe des meilleurs indicateurs pastoraux (Cugny *et al.,* 2010). En Ossau, *Coniochaeta* B semble bien associé à la pression pastorale (Tableau 19, Figure 19) mais il se distingue à nouveau des autres Types du cortège par sa très forte corrélation avec l'embousement bovin, avec des valeurs très variables et plus importantes dans les landes à Ericaceae et les faciès à *Juniperus* (pelouses et landes ; Figure 13a). Les landes et les fougeraies du Pays Basque étaient préférentiellement pâturées par les brebis alors qu'en Ossau, les landes et les faciès à genévriers sont proportionnellement plus embousées par les bovins. La Figure 20 montre toutefois que l'embousement bovin peut-être important sur certains sites d'Anéou et que *Coniochaeta* B leur est associé. Ces éléments restent donc complexes à interpréter. Ils confirment une préférence de *Coniochaeta* B pour les contextes peu à moyennement pâturés (faible compétiteur inter-spécifique ?), potentiellement pour les zones semi-ouvertes de landes et/ou avec un embousement bovin important. Davantage d'observations sont nécessaires pour définir la part de préférence d'habitat (landes) et/ou de substrat (déjections bovines) dans cette distribution.

Préférences de substrat - embousement par les bovins

Coniochaeta B n'est pas le seul Type à présenter des corrélations positives avec l'embousement bovin. *Podospora* HdV-368 et, dans une moindre mesure, *DELITSCHIA* et cf. *Arnium* (HdV-392), sont plus fortement corrélés à l'embousement bovin que les autres Types du cortège (Figure 21). Ceci s'accorde avec les observations faites pour *Podospora* HdV-368 par van Leeuwen (2006) dans un référentiel réalisé dans les Alpes Suisses. Ces résultats méritent certainement plus d'observations car le gradient de 'type de bétail' s'accompagne d'un certain changement d'habitat (cf. ci-dessus), mais ils sont suffisants pour inciter à porter une attention particulière aux dynamiques passées de ces quatre Types de spores pour la caractérisation et l'identification de changements dans les pratiques pastorales.

Préférences d'habitats – zones humides* vs *milieux terrestres

Ce référentiel nous permet principalement d'aborder la question des préférences d'habitats des coprophiles pour les contextes humides / terrestres. Beaucoup de Sordariales montrent des préférences claires pour les zones humides en y étant plus abondantes (Sordariales HdV-55A, TM-022-22A, *Podospora* p., *A. verruculosa,* pour les coprophiles) ou spécifiques (*Cercophora* TM-4025A1). Ceci semble expliquer pourquoi les Types *Podospora* p. et cf. *Sordaria* TM-022 n'ont pas été observés dans le référentiel du Pays Basque, essentiellement constitué d'échantillons de sites terrestres, alors qu'ils sont présents dans les séquences sédimentaires tourbeuses du même terrain (Sourzay et Occabe, cf. Cugny *et al.* (2010) et Partie 4).

Nous n'avons pas testé les différences de richesse en Types de spores du cortège des meilleurs indicateurs pastoraux entre les deux types d'habitats mais le diagramme suggère une plus forte richesse dans les zones humides (Figure 13a). Il faut également noter que la majorité des Types rares de Sordariales a été observée dans les zones humides. Cette préférence d'habitat concorde avec les résultats de Nyberg et Persson (2002) qui ont trouvé, en Suède, une richesse spécifique en Ascomycètes coprophiles supérieure sur les déjections d'élan déposées sur les tourbières en comparaison à celles placées dans des forêts de pin et d'épicéa. Les déjections de zones humides étaient aussi celles qui avaient le plus faible contenu en eau. L'impact des insectes coprophages, plus marqué dans les déjections au fort contenu en eau et en forêt, a été mis en avant par les auteurs pour expliquer ces différences (Nyberg et Persson, 2002).

Les Coniochaetaceae et les Xylariaceae montrent une tendance inverse, avec beaucoup de spécificité ou de préférence pour les sites terrestres (Figure 13a). Ceci est probablement en partie lié au fait que les contextes forestiers comprennent peu d'échantillons de zones humides.

Richesse et diversité

Il a été vu précédemment que l'augmentation de la pression pastorale et de l'embousement s'accompagne de l'arrivée de nouveaux Types de spores dans le cortège. Il est surtout important de noter que si les fréquences cumulées (Σ %TP) des 22 meilleurs indicateurs pastoraux sont significativement positivement liées à l'augmentation de la pression pastorale et de l'embousement total, la richesse en Types de spores reflète plus significativement et plus finement (plus de différences significatives entre catégories de PPT et d'embousement) l'augmentation de ces paramètres (Figure 22a). La richesse en Types de spores semble donc être un meilleur indicateur du degré d'embousement local que ne l'est l'abondance totale des spores.

Enfin, la richesse en Types augmente également significativement avec la richesse en déjections (nombre de types de crottes), liée à la diversité du bétail qui a laissé des déjections dans l'espace local. Une certaine réserve s'impose cependant sur la caution à porter à ce résultat pour deux raisons : d'abord, nous ne disposons que de trois échantillons où un seul type de crotte était présent dans la surface S1 ; ensuite, nous ne prenons pas ici en compte l'augmentation conjointe de l'embousement total avec le nombre de types de crottes (ce point n'a pas été testé par manque de temps). Un protocole expérimental serait nécessaire afin de mesurer les effets respectifs de la disponibilité totale en substrats (embousement total) et de la richesse des substrats (nombre de types de crottes) sur les assemblages de spores coprophiles.

Ces résultats montrent que la palynologie permet de détecter les tendances connues d'augmentation de la richesse en espèces coprophiles avec l'augmentation de la disponibilité totale en substrats et, potentiellement, de leur diversité (Krug *et al.,* 2004).

Tableau 19 (page suivante). Principaux résultats obtenus pour les ascospores de groupes coprophiles dans les deux référentiels. **Groupes coprophiles du Pays Basque** : **1** : indicateurs les plus robustes du pâturage (positivement liés à la Pression Pastorale Totale (PPT), fréquents et abondants) ; 1 Types positivement liés à la PPT mais moins abondants et fréquents (apparaissent dans les conditions les plus pâturées). 2 : Types non, ou négativement, liés à la pression pastorale. **Ossau** : les valeurs chiffrées ont été obtenues par projection des centroïdes des Types (AAC), ou des pointes des vecteurs des Types (RDA), sur les vecteurs des variables afin d'ordonner les Types en fonction de leurs optimums et de leurs degrés de corrélation avec les variables. Pour la proximité aux forêts, seuls les Types ayant des scores positifs sur la variable ont été pris en compte. Pour les variables pastorales, les chiffres correspondent à une approximation de valeur de la variable (obtenue dans Canoco). **+/-** : pour les Types significativement positivement/négativement dépendants de l'augmentation d'une variable, d'après lecture des valeurs *t* sur les cercles de van Dobben (pour les variables PPT, Char, Junip, BOV). ● : Type *spécifique* des zones humides ; ○ : *préférence* pour les zones humides (%TP significativement supérieures) ; ■ : Type *spécifique* des sites terrestres ; □ : *préférence* pour les sites terrestres (%TP significativement supérieures). Une indication de la fréquence d'observation des Types est donnée en % des échantillons de chaque référentiel : * : Type observé dans 7,5 à 14 % des échantillons ; **: 15 à 23 % ; ***: 25 à 50 % ; ****: 60 à 85 % ; *****: 90 à 100 %.

Types de spores		Partie 3. I Fig. 3, 4, 5	Partie 3. II Fig. 19	Fig. 21		Fig. 18	Fig. 17a	Fig. 13a		Commentaires
		Groupes coprophiles Pays Basque + fréquences observations + type végétation	Optimum Pression Pastorale Totale (0-6)	Corrélation embousement total (1-3)	Corrélation embousement bovin (1-3)	Char / Junip (+/-)	Optimum Proximité Forêts (1-5)	Spécificité/préférence sites humides/terrestres	Fréquences observations	
Sporormiella	**HdV-113**	**1** *****	**4 +**	**3**	1				*****	Excellents indicateurs de l'embousement En contexte moyennement (HdV-113) à fortement (HdV-368) pâturé
Podospora	**HdV-368**	**1** *****	**5 +**	**3**	**1,25**				****	
Sordariales	**HdV-55 A**	**a1** *****	**4 +**	**2,5**	1			○	*****	Bons indicateurs de l'embousement en contexte moyennement à fortement pâturé
Sordariales	**TM-4000**		**5 +**	**2,5**	0,5				***	
Apiosordaria verruculosa	**HdV-169**	1 ***	**5 +**	**2**	0,75			○	***	
Delitschia		1 ***	**5 +**	**2,5**	**1,25**				****	
Sordariales	**HdV-55 B**	a	**6 +**	**2,5**	0,75				***	Moins fréquents Bons indicateurs de l'embousement en contexte très fortement pâturé
Chaetomium	**HdV-7a**	1 ***	**6 +**	**2,5**	0,75				**	
Sordariales	**TM-022+-022A**		**6 +**	**2,5**	0,5			○	**	
Sordariales	**TM-4028 A**		**6 +**	**2,5**	0,5				**	
cf. ***Arnium***	**TM-392**		**6 +**	**2,5**	**1,25**				*	
Trichodelitschia	HdV-546	**1 ?** *****	**5 +**	1,5	0 ,75				***	En contexte moyennement à fortement pâturé
***Coniochaeta* B**	TM-211	**2** ***** **/landes?**	**4 +**	1,5	**1,5 +**				*****	En contexte peu à moyennement pâturé. Lié à l'embousement bovin et/ou préférences d'habitat ?
Cercophora	TM-4025 A1		**5**	1,5	0,75			●	**	Peu fréquents En contexte moyennement à très fortement pâturé
Podospora polysporus	TM-110		**4**	1,5	0,75			○	**	
Melanospora ?	TM-4076		**6**	1,5	0,75				*	
cf. ***Sordaria***	TM-319		**5**	1,5	0,25				*	
cf. ***Chaetomium***	TM-4064		**5**	1	0,5			■	**	Peu fréquents En contexte moyennement à fortement pâturé Ne semblent pas coprophiles
***Persiciospora / Pteridiosperma* ?**	TM-4047		**5**	1					**	
***Persiciospora / Rhytidospora* ?**	TM-4057		**4**	1	0,5				**	
Sphaerodes ?	TM-4015		**4**	1	0,75		1		*	
cf. ***Anthostomella*** ?			**6 +**	2,5	0,25 -			■	*	Coprophile ?
Lasiosphaeriaceae ? (*Cercophora* ?)	TM-4131 A/B		3					●	*	Trop peu d'observations ou pas de relation claire aux sites ou aux variables
cf. *Sordaria*	TM-4028 B		2					●	*	
cf. *Cercophora*	TM-247/-110F+4109		1 –				2		***	
Cercophora	HdV-112 indiff.	2*** hêtraies							*	
Sphaerodes cf. *fimicola*	TM-020+-020B TM-020	*	2		1		3		**	
Pteridiosperma	TM-021	*							*	
TM-H, ascospores (Sordariomycete?)		*							*	
Sordariales indéterminables		2 ***	3			C+			***	
cf. *Sordaria*	HdV-205		2			C+			**	
Gelasinospora	HdV-1	2*** hêtraies	1			**C+** J-	1	■	*	Forestier/carbonicole
Sordariales	TM-4114		1			**C+**		■	*	Liés aux brûlages
cf. *Sordaria*	TM-4113		0 –			**C+** J-	3		*	
Xylariaceae	TM-309		2			**C+** (J+?)			***	Fortement favorisé par les brûlages
Xylariaceae	TM-X6 B		3			(C+?)	1		****	Favorisés par les brûlages
Xylariaceae	TM-X6 B2		2		1	**C+**		□	***	
cf. *Coniochaeta*	TM-016 E		2			**C+**	2		**	Favorisés par les brûlages mais aussi par le rapprochement aux forêts
cf. *Coniochaeta*	TM-308 A		0 –			**C+** J-	3		*	
cf. *Coniochaeta*	TM-308		1 –			**C+** J-	2		***	
Xylariaceae	TM-X6		3						*	Trop peu d'observations ou pas de relation claire aux sites ou aux variables
Xylariaceae	TM-314 A		3			J+	1		*	
Coniochaeta cf. *ligniaria*	HdV-172	2 ****	2						*****	Ubiquiste
cf. *Coniochaeta xylariispora*	cf. HdV-6		2				1		**	
cf. *Hypocopra stercoraria*	BRN-8		3				2	■	*	
cf. *Coniochaeta*	TM-X3 B		1				3	■	*	
Kretzschmaria deusta	HdV-44	**** hêtraies	1 –				2		****	Forestier / lisières ? transports
Xylariaceae	TM-X2 B		2 –			C-	2		*****	Forestiers peuvent être communs dans les sites non forestiers
cf. *Anthostomella* 3			0 –				3		***	
Coniochaeta A	TM-016	2***hêtraies	1 –				3	□	****	
cf. *Coniochaeta?*	TM-208		1 –				3	□	****	
Xylariaceae indiff. petites (Pays Basque)		***** hêtraies								
indiff./indéterminables (Ossau)			1 –				3		****	
Xylariaceae	TM-X1A		0 –				4	□	***	Forestiers
cf. Xylariaceae	TM-4027		0 –				5		***	

Cortège des milieux pâturés

Cortège des sites brûlés

II.3.2.2. Cortèges généraux

Les référentiels n'étant pas exhaustifs, on ne peut pas toujours disposer d'informations sur la valeur indicatrice de tous les Types de spores observés à l'état fossile (i.e. certaines spores fossiles supposées coprophiles non observées ou rares dans les référentiels). Il peut donc être utile de disposer, en complément des considérations précédentes, de critères plus généraux pour la délimitation des cortèges coprophiles fossiles. Les tendances générales des ascospores de groupes coprophiles dans le référentiel montrent que les 51 Types se scindent en deux ensembles taxonomiques (cortèges généraux) avec, d'un côté, les Pleosporales, les Melanosporales et les Sordariales (**Groupe 2** ; 44 Types), qui comprennent la majorité des 'meilleurs indicateurs pastoraux' ; et, d'un autre côté, les Coniochaetaceae et les Xylariaceae (**Groupe 3** ; 29 Types) qui sont dans l'ensemble favorisées par les substrats forestiers et/ou par les brûlages (Tableau 14 ; Tableau 15 ; Tableau 19). Les relations des %TP cumulées, de la richesse en Types de spores et de la diversité avec la PPT, l'embousement total et la richesse en Types de crottes, de ces deux cortèges généraux (Figure 22b et c) sont comparées à celles des 22 meilleurs indicateurs pastoraux (Figure 22a).

Les %TP du cortège des Pleosporales augmenté de toutes les Melanosporales et de toutes les Sordariales restent liés à la pression pastorale totale et à l'embousement, mais beaucoup plus faiblement que pour le groupe des meilleurs indicateurs pastoraux. C'est le nombre de Types de spores de ce cortège permet de discriminer plus clairement les différents degrés de pression pastorale et d'embousement (et peut-être de richesse en déjections). Les corrélations négatives entre les %TP et la richesse en Types du cortège des Coniochetaceae et des Xylariaceae avec les trois paramètres pastoraux reflètent bien les préférences trophiques mixtes, majoritairement non coprophiles, qui dominent dans ce groupe.

Ainsi, l'utilisation conjointe des %TP de ces deux assemblages définis sur la base de critères taxonomiques est informative et permet d'opposer un signal à dominante coprophile (sensiblement réduit en rapport à celui des meilleurs indicateurs postoraux), à un signal à dominante non coprophile, qui est fortement augmenté dans les contextes non pâturés forestiers (Tableau 15) et brûlés (Tableau 14). Le nombre de Types de spores est ici aussi un indice important et complémentaire de l'étude des %TP, peut-être même plus judicieux.

La diversité (indice de Shannon, calculé sur la base des %TP) n'est significativement liée à aucun des paramètres pastoraux pour les trois cortèges (elle est d'allure croissante avec l'augmentation des trois paramètres pour le cortège des meilleurs indicateurs pastoraux mais ne présente des différences significatives qu'entre catégories maximales et minimales). La diversité des cortèges, telle qu'elle a été estimée ici, est probablement influencée par les effets de dominance de certains Types (fortes %TP), suggérant des assemblages peu équitables.

II.3.3. Valeur indicatrice spatiale des microrestes – éléments de réflexion

L'allure des nuages dans les ordinations indirectes et directes (Figure 16, Figure 17) ont montré que les paramètres environnementaux qui président à la distribution des microfossiles sont fortement liés entre-deux. En particulier, il a été difficile d'isoler strictement les effets des gradients d'hygrométrie, d'ouverture et de pression pastorale. Ceci peut indiquer que des processus liés à l'écologie des organismes producteurs des microrestes et/ou à la dispersion des microrestes interfèrent à différentes échelles spatiales, induisant des gradients liés (ex. hygrométrie/ouverture/pression pastorale) entre cortèges non-polliniques de sites distants.

La question de la dispersion des spores fongiques forestières a été abordée de manière directe, en mesurant/estimant la distance des points de prélèvement aux premiers boisements. Le cortège de spores caractéristiques des forêts, dont une partie a pu être identifiée et relève d'un assemblage écologique cohérent d'anamorphes saprophytes ou parasites sur des substrats forestiers (ex. arbres, écorce, bois mort, brindilles, litière, etc. ; Tableau 14), illustre bien l'existence de phénomènes de transport, des substrats ou des spores (II.3.1.1.). Une étude plus poussée de ce cortège est nécessaire pour estimer les distances d'influence des boisements sur les sites non forestiers (humides ou non) et le rôle de la pente dans ce processus.

La comparaison entre spectres de zones humides et de sites terrestres a permis de compartimenter l'information à l'échelle des zones humides du référentiel, en séparant Types *spécifiques* de ces milieux, donc localement produits, et Types également observés en contexte terrestre. Pour ces derniers Types *communs* aux milieux humides et aux milieux terrestres, très abondants dans le référentiel, la nature des processus en jeu a des implications différentes pour l'interprétation de l'information fossile issue de petites tourbières : marqueurs des conditions écologiques locales mais indifférents vis-à-vis des conditions humides/terrestres *vs* microfossiles dont la présence dans les sédiments est conditionnée par les écosystèmes terrestres adjacents. La distribution de certaines spores fongiques *communes* aux sites terrestres et humides se fait par localité des sites (Anéou/haute vallée), comme les Pleosporales et les Sordariales de groupes coprophiles ou les spores TM-4005, TM-N, TM-Nb, plus fréquentes et abondantes dans les sites terrestres et humides d'Anéou, et les Coniochaetaceae, les Xylariaceae et le cortège des spores forestières, dans les sites humides et terrestres de la haute vallée (Tableau 14, Tableau 15, Tableau 17, Tableau 18). Sans présumer ni de l'écologie ou de la mobilité des organismes producteurs, ni des processus de dispersion des microrestes, ceci signifie qu'une part de l'information non-pollinique des petites zones humides est commune à celle des milieux terrestres adjacents. Récemment, Gelorini *et al.* (2011), dans une étude de spectres non-polliniques modernes de grands lacs africains, sont arrivés au constat que l'évaluation quantitative de ces processus était freinée par la difficulté de différencier microrestes aquatiques et

microrestes terrestres issus de transports (en particulier pour les champignons), combinée à la diversité biologique des assemblages non-polliniques considérés (Gelorini *et al.,* 2011). La question de la représentativité spatiale des MNP (et surtout des spores fongiques) est donc complexe, dans les petites zones humides montagnardes comme dans d'autres contextes sédimentaires et biogéographiques. Le protocole établi ici ne permet pas de répondre complètement à cette question mais quelques remarques peuvent être formulées, en particulier pour les assemblages de Types les mieux identifiés sur le plan taxonomique.

Le plus fort degré de Types communs entre zones humides et sites terrestres a été observé dans le cirque d'Anéou, entre les petites zones humides de l'estive et les pelouses pastorales. Rappelons que les zones humides et les tourbières échantillonnées dans ce référentiel sont de petites tailles (de rayon souvent < 6,5 m). A Anéou, certaines zones humides linéaires sont très petites (inférieures à 1,5 m dans une de leurs dimensions) et donc plus petites que la tourbière de Lalagüe (à laquelle les résultats du référentiel seront appliqués), dont la largeur maximale est de 6 m pour une longueur de 20 m. Ces petites zones humides entretiennent donc d'importants liens de proximité avec les milieux terrestres adjacents, ce qui pourrait expliquer le fort taux des Types qu'elles ont en commun avec les pelouses. La question du transport ou de l'indifférence vis-à-vis des conditions humides ou terrestres est difficile à discuter pour les nombreux Types indéterminés (Tableau 17), comme pour les spores TM-N, -Nb, -4005 qui sont très communes. Ces Types semblent associés aux conditions localement dominés par la strate herbacée (Figure 17) mais il se peut aussi que les assemblages fongiques des pelouses contribuent à la composition des mycocœnoses des petites zones humides du cirque, composées de mycètes plus ou moins spécifiques de ces milieux (Dooley, 1970). Les *préférences* du TM-4036 pour les zones humides (Figure 13b) suggèrent au contraire une production locale, plus importante en contexte humide que terrestre.

La réponse parait plus claire pour les Ascomycètes de groupes coprophiles (Figure 13a) car nous connaissons leur statut trophique dominant. Sans exclure la possibilité de transports d'ascospores depuis les sites terrestres vers les zones humides, les résultats ont montré que le signal coprophile a une forte composante locale, avec des réponses très significatives vis-à-vis des variables locales d'activité du bétail (cf. II.3.2.1.). Ceci semble cohérent, d'une part parce que les déjections sont présentes aussi bien dans les sites terrestres qu'humides et d'autre part, parce que les spores des coprophiles (stricts en particulier) dispersent sur d'assez courtes distances (i.e. adhésion des spores à la végétation pâturée autour des déjections ; cf. Partie 1 – II.2). Les préférences d'habitat qu'affichent certains Types de Sordariales pour les zones humides (cf. II.3.2.1) vont également dans ce sens.

II.4. Conclusions

Dans l'ensemble, les spectres non-polliniques de la haute vallée d'Ossau sont beaucoup plus diversifiés que ceux observés au Pays Basque. Ceci peut être mis en lien avec la diversité des substrats et de la végétation qui caractérisent cette vallée (Hourcade *et. al*, 1978) et la différencient du massif d'Iraty.

La comparaison entre spectres issus de petites zones humides et tourbières et spectres issus d'écosystèmes terrestres adjacents a permis une première compartimentation de l'information non-pollinique montrant :

1. Bien qu'une étude poussée n'a pu être envisagée pour les zones humides (fort taux de rareté de leurs microrestes), les cortèges non-polliniques de ces milieux sont très spécifiques et diversifiés (champignons, algues, métazoaires et de nombreux indéterminés).

2. Une part importante (env. 50 %) de l'information non-pollinique des zones humides est partagée avec celle des écosystèmes terrestres environnants. Les processus en jeu (transports des microrestes / écologie des organismes producteurs) ne peuvent pas toujours être mis en évidence mais les résultats montrent que les spectres non-polliniques de petites zones humides d'altitude ne sont pas déconnectés des milieux terrestres environnants.

Ce référentiel montre qu'il sera méthodologiquement possible d'étudier les cortèges non-polliniques spécifiques et locaux de petites zones humides et tourbières d'altitude en l'isolant de la part d'information partagée avec les habitats terrestres adjacents.

Cortèges coprophiles

En ce qui concerne les Ascospores de groupes coprophiles, les résultats sont dans l'ensemble très concordants avec ceux obtenus au Pays Basque, notamment pour les indicateurs les plus robustes de la présence de bétail (*Sporormiella*, Sordariales gr. HdV-55 et *Podospora* HdV-368), fréquents, abondants et très significativement corrélés à l'augmentation de la Pression Pastorale Totale et de l'embousement local.

L'approche par analyses de gradients a permis d'identifier 22 Types de spores (non rares) dépendants ou positivement corrélés à l'activité du bétail. Ces Types, plus ou moins fréquents et abondants, se répartissent sur des gradients de pression pastorale et d'embousement plus ou moins longs, leur nombre augmentant avec l'élévation de ces paramètres.

La différentiation d'un plus grand nombre de Types de spores (notamment chez les Sordariales) est utile car elle a permis de tester le caractère coprophile de différents Types de spores inclus dans des groupes plus larges (ex. Sordariales du Groupe HdV-55). Elle contribue aussi à estimer la richesse des cortèges coprophiles (nb. de Types de spores), un indice important, plus précis et fort probablement plus judicieux

que les abondances totales (somme des %TP), pour indiquer l'évolution de la pression pastorale totale et de l'embousement local.

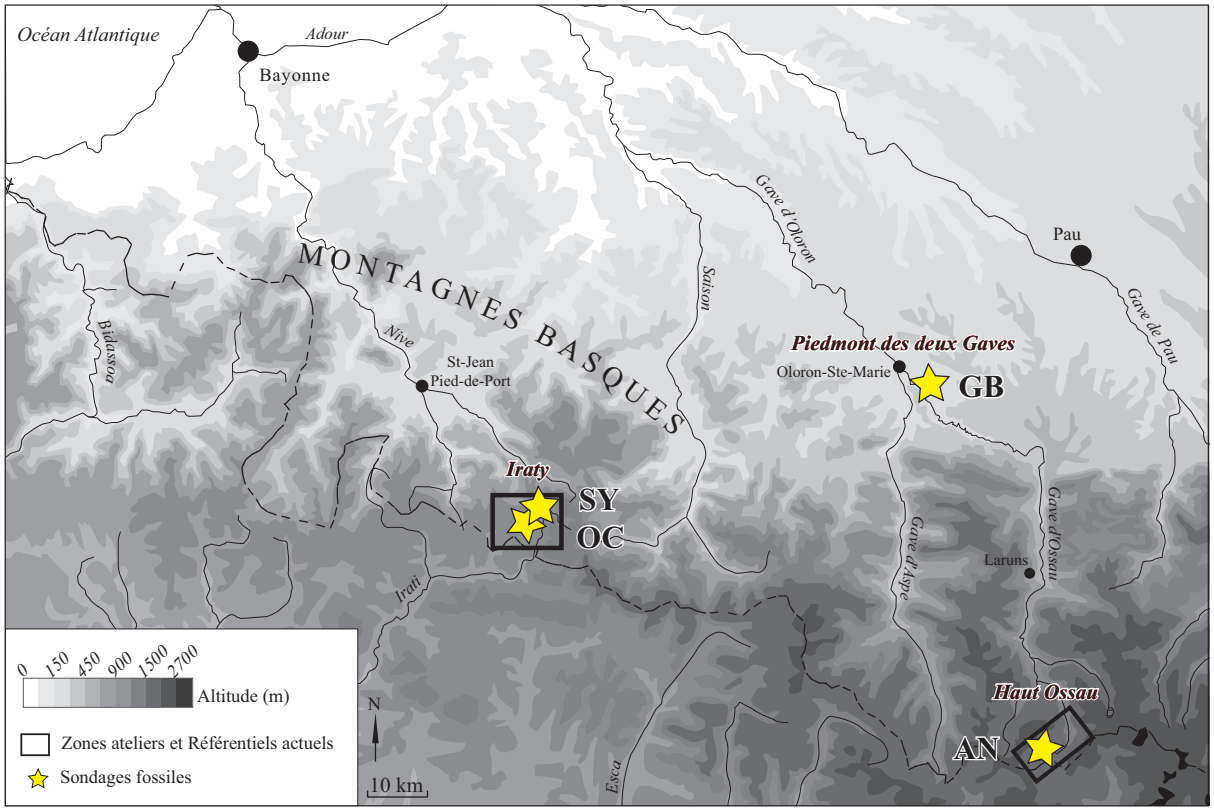
Sans exclure les possibilités de transports de spores sur de plus longues distances, les Types coprophiles ont une valeur indicatrice fortement locale, avec des réponses très significatives aux variables d'activité du bétail estimées ici dans un rayon de 1 à 1,5 m (i.e. rayon de 1 m autour d'une zone de prélèvement de 0,5 m de rayon).

Certains Types de spores, en particulier *Coniochaeta* B, affichent des préférences pour les déjections bovines. Ces résultats, issus d'observations de terrain, nécessitent d'être confirmés par une approche expérimentale afin de contrôler les autres paramètres influençant la structure et la composition des mycocœnoses coprophiles, tels que les milieux de déposition. Il en est de même avec la richesse en déjections qui pourrait avoir un effet positif sur les %TP des spores et sur la richesse en Types des cortèges.

Les assemblages coprophiles diffèrent entre contextes humides et terrestres : un certain nombre de Sordariales coprophiles affichent des préférences (plus fortes %TP) pour les zones humides (Sordariales HdV-55A, Sordariales TM-022-022A, *Apiosordaria verruculosa, Podospora* p.), voire semblent spécifiques de ces milieux (*Cercophora* TM-4025A1). Ceci s'accorde avec l'idée de Yeloff *et al.* (2007) selon laquelle l'évolution des conditions hydrologiques locales en contexte tourbeux doit être prise en considération dans l'interprétation de données fongiques fossiles en terme d'anthropisation des milieux. Ces résultats indiquent aussi que les zones humides et les tourbières sont très propices à l'étude des Ascomycètes coprophiles ; élément crucial dans la perspective d'études paléoenvironnementales de ces milieux.

Partie 4 - Approche fossile

Dans cette partie, sont présentés les résultats des analyses du matériel non-pollinique de quatre séquences tourbeuses prélevées dans le massif d'Iraty au Pays Basque (Occabe et Sourzay), sur le piedmont (Gabarn) et dans la haute vallée d'Ossau (Lalagüe) (Carte 5).



Carte 5. Localisation des quatre sondages dans les Pyrénées Occidentales. OC : Occabe ; SY : Sourzay ; GB : Gabarn ; AN : Lalagüe (Anéou).

L'objectif est d'estimer l'utilité des MNP et des acquis des référentiels dans l'étude de la longue durée des activités pastorales. Pour ce faire, les données non-polliniques seront confrontées à d'autres sources d'informations paléoécologiques telles que l'histoire de la végétation (analyses polliniques, D. Galop) ou des feux (pour Gabarn ; Rius *et al.,* 2009), ainsi qu'aux principales sources d'informations relatives à l'occupation humaine, à l'archéologie pastorale en particulier (Iraty et Haut-Ossau) (Galop *et al.*, 2000; Galop *et al.*, 2001a; Galop *et al.*, 2002; Galop *et al.*, 2004; Calastrenc et Lemaitre, 2010; Calastrenc *et al.*, 2010; Le Couédic, 2010; Rendu *et al.*, in press).

Les sites sélectionnés illustrent deux grands cas de figure, depuis le piedmont (Gabarn), siège d'activités agro-pastorales, jusqu'aux zones d'altitude (Iraty et Haut-Ossau), essentiellement marquées par le pastoralisme. L'enjeu principal est d'utiliser les MNP comme unique traceur des dynamiques environnementales locales des sites sondés ; les études des macrorestes végétaux, sédimentologiques ou encore géochimiques n'étant pas envisagées ici. L'application des référentiels actuels sera privilégiée dans les séquences d'Iraty et de l'Ossau, secteurs où les 'analogues' actuels ont été acquis et correspondent aussi aux plus petits sites tourbeux. Le site de Gabarn, choisi pour sa position en contexte de piedmont, diffère également des précédents de par sa nature : il s'agit d'une grande tourbière ombrotrophe d'une superficie de plus de quatre hectares. L'interprétation des spectres non-polliniques de cette séquence fera donc essentiellement appel à la littérature qui documente les cortèges non-polliniques de ces écosystèmes (ex. van Geel, 1978; Kuhry, 1985 ; cf. Partie 1).

Les référentiels ont permis d'identifier les Types de spores et les cortèges les plus probants de l'indication de la charge en bétail et en déjections dans des contextes pastoraux d'altitude actuels (estives), lesquels sont caractérisés par la présence saisonnière d'un bétail relativement diversifié (ovins, bovins, équins et rares porcins). Notre postulat est que cette vision palynologique des mycocoenoses coprophiles contemporaines est héritée d'une longue histoire naturelle et pastorale. C'est pourquoi l'étude des dynamiques coprophiles privilégiera la recherche de seuils et de changements dans les tendances et la composition des assemblages coprophiles fossiles, pris comme de possibles témoins des étapes dans l'histoire des activités pastorales.

I. Matériels et méthodes

I.1. Aspects généraux

I.1.1. Datations et chronologies

La chronologie des quatre séquences est basée sur un total de trente datations radiocarbones AMS. Les dates ont été calibrées en âges calendaires (cal. BP) avec le logiciel Calib.5.0.1 (Stuiver et Reimer, 1993), à deux sigmas d'erreur (2 σ) par rapport à la courbe de référence Intacl 04 (Reimer *et al.,* 2004). Les modèles d'extrapolation des âges seront précisés pour chaque séquence sédimentaire. Dans le texte et sur les figures, les dates sont exprimées en années cal. BP (0 cal. BP étant pour 1950) et en années cal. AD/BC, en complément pour les périodes historiques.

I.1.2. Dynamiques fossiles des cortèges coprophiles et autres marqueurs d'activités humaines

I.1.2.1. Cortèges d'ascospores de groupes coprophiles

Pour l'étude des dynamiques coprophiles, trois groupes de Types de spores ont été constitués sur la base des résultats des deux référentiels (Partie 3 – II.3.2, p 134, et Tableau 19, p 138). Ces cortèges diffèrent donc sensiblement de ceux utilisés par Cugny *et al.* (2010) pour l'interprétation de la séquence de Sourzay (basés sur les résultats du référentiel du Pays Basque uniquement). Pour rappel, ces cortèges, répartis en trois Groupes, sont les suivants :

Groupe 1 : cortège des '22 meilleurs indicateurs pastoraux' tels qu'identifiés dans les référentiels. Ce groupe est composé de Types de spores de Pleosporales (*Sporormiella, Delitschia, Trichodeltschia*), de nombreuses Sordariales (Sordariaceae et Lasiosphaeriaceae essentiellement), de quelques Melanosporales (et supposées) et d'une Coniochaetaceae (*Coniochaeta* B). Cf. *Anthostomella* 1 n'est pas placé dans ce groupe compte tenu d'une possible relation secondaire aux contextes intensivement pâturés (parasite de plantes herbacées ?; Partie 3. II).

Groupe 2 : cortège général, composé de toutes les Pleosporales, Sordariales et Melanosporales, observées ou non dans les environnements actuels :

- Pleosporales, Sordariales et Melanosporales du Groupe 1 des 'meilleurs indicateurs pastoraux' ;

- Sordariales et Melanosporales sans affinités coprophiles dans les référentiels (ex. Types du genre *Cercophora*) ou qui n'ont pu être prises en compte dans les traitements statistiques par manque d'observations ;

- Sordariales et Melanosporales nouvellement identifiées dans les séquences fossiles et pour lesquelles nous n'avons pas d'indication sur leurs degrés de coprophilie.

Groupe 3 : second cortège général, composé de tous les Types de Coniochaetaceae et de Xylariaceae, observés ou non dans les environnements actuels. Dans les référentiels, ces ascospores étaient majoritairement non favorisées par les activités pastorales et plus abondantes dans les environnements forestiers ou brûlés. *Coniochaeta* B, placé dans le Groupe 1, n'est pas pris en compte dans ce Groupe.

I.1.2.2. Richesse en Types des cortèges

En complément de l'étude des abondances des spores fossiles (%TP), la **richesse en Types des trois cortèges** a été prise en compte. Pour exprimer cet indice à partir des données fossiles, la somme pollinique totale (TP) s'est avérée être la seule base de calcul possible (cf. Partie 2 - III.2. , p 51) : la richesse 'absolue' (i.e. nombre de Types de chaque cortège / échantillon) a été ramenée à un nombre de Types / 100 grains de pollen.

I.2. Massif d'Iraty

I.2.1. Tourbière d'Occabe

La Tourbière d'Occabe (OC) se situe à 1300 m d'altitude dans le bassin de Sourzay, dans le cirque glaciaire d'Occabe (Viers, 1960) sur le versant Nord-Est du Pic d'Occabe (Figure 25). D'une superficie d'environ 1100 m², la tourbière comble un creusement d'origine glaciaire. Elle est en partie alimentée par un petit sourcin et elle est actuellement drainée par un captage destiné à l'alimentation en eau des cayolars installés en contrebas. Au moment du sondage, la végétation était dominée par *Molinia caerulea* ssp. *caerulea, Erica tetralix, Calluna vulgaris, Viola palustris, Parnassia palustris*, *Narthecium ossifragum, Carex flacca* et *Potentilla erecta*. Le plateau d'Occabe qui surplombe la tourbière est un vaste espace pastoral dont l'ancienneté est attestée par la présence de nécropoles de l'Âge du Fer (Blot, 1993, 1995) et de structures archéologiques pastorales dont la plus ancienne est datée de l'Âge du Bronze (Rendu et Campmajo, 2004). La hêtraie du bois de Sourzay ceinture actuellement le site et un sentier pastoral, qui relie le bassin et le col de Sourzay au sommet d'Occabe, passe à proximité.

Une carotte de 345 cm de profondeur a été extraite en 1999. Seule la partie holocène de la séquence est prise en compte ici. Les analyses des MNP ont été arrêtées en raison de la pauvreté du sédiment en microfossiles en deçà du niveau 167 cm (env. 10500 cal. BP). Entre 345 cm et 154 cm, la stratigraphie montre une succession de phases de remplissage (sables, sédiments argilo-détritiques, argiles) alternant avec des couches de sédiments organiques / tourbes. La base de la section analysée est composée de sables fins (167-165 cm) et de sédiments argileux (165-154 cm). Ces couches sont surmontées de tourbe (indifférenciée) jusqu'au sommet (154-0 cm).

La chronologie est basée sur 7 dates 14C AMS (Tableau 20) réalisées sur sédiment total. La date de 9390 ± 30 BP à 202 cm de profondeur, a été introduite dans le modèle pour ne pas extrapoler les âges en deçà du dernier niveau daté de la section analysée. Compte-tenu du caractère homogène du sédiment dominé par la tourbe sur cette section, un modèle type *spline* (fonction 'multi-polynomiale') a été choisi et réalisé avec R (version 2.11.1 ; R Development Core Team, 2010), selon le code 'Clam'(Blaauw, 2010) qui prend en compte l'intégralité des distributions des probabilités des dates calibrées par un fonctionnement itératif (les âges estimés pour chaque niveau sont les moyennes pondérées des itérations à ces niveaux). 10 000 itérations ont été réalisées, en rejetant toutes les itérations produisant des inversions d'âges et avec l'option *mixed-effect* de Heegaard *et al.* (2005), qui ajoute pour le calcul de l'intervalle de confiance une incertitude inter-échantillons sur les relations datations/stratigraphie.

Les microfossiles non-polliniques ont étés analysés tous les 5 cm environ tandis que l'analyse pollinique a été conduite tous les 2,5 cm. Les diagrammes pollinique et non-pollinique ont été zonés

séparément en s'appuyant sur des classifications contraintes par la stratigraphie ('CONISS', Grimm, 1987) menées sur les valeurs de comptages. Les types polliniques de taxa locaux et aquatiques et présents dans < 3 échantillons et/ou jamais > 1 occurrence par échantillon n'ont pas été pris en compte. Pour les MNP, ce sont les Types présents dans un seul échantillon et/ou jamais > 1 occurrence par échantillon qui n'ont pas été pris en compte pour la zonation.

OC (1999 ; 43°02'27.09"N – 1°06'19.30"O ; 1300 m)				
Codes labo.	**Matériel daté**	**Profondeur (cm)**	**Ages ^{14}C BP**	**Intervalles âges cal BP à 2 σ**
GifA-100158	Tourbe	28,5-29,5	570 ± 60	510-660
GifA-99614	Tourbe	64,5-65,5	3560 ± 50	3700-3980
GifA-100159	Tourbe	78-79	3780 ± 80	3930-4410
GifA-99616	Tourbe	104,5-105,5	7570 ± 60	8200-8520
GifA-100157	Tourbe	114,5-115,5	8420 ± 90	9140-9550
GifA-99617	Tourbe	152,5-153,5	9220 ± 70	10240-10560
GifA-99619	Tourbe	201,5-202,5	9390 ± 100	10290-11070

Tableau 20. Datations radiocarbones de la séquence d'Occabe (OC) pour la section 0-202,5 cm. Les âges retenus pour les niveaux datés sont les moyennes pondérées des âges échantillonnés par le modèle (dans l'intervalle de probabilité des dates calibrées à 2 σ).

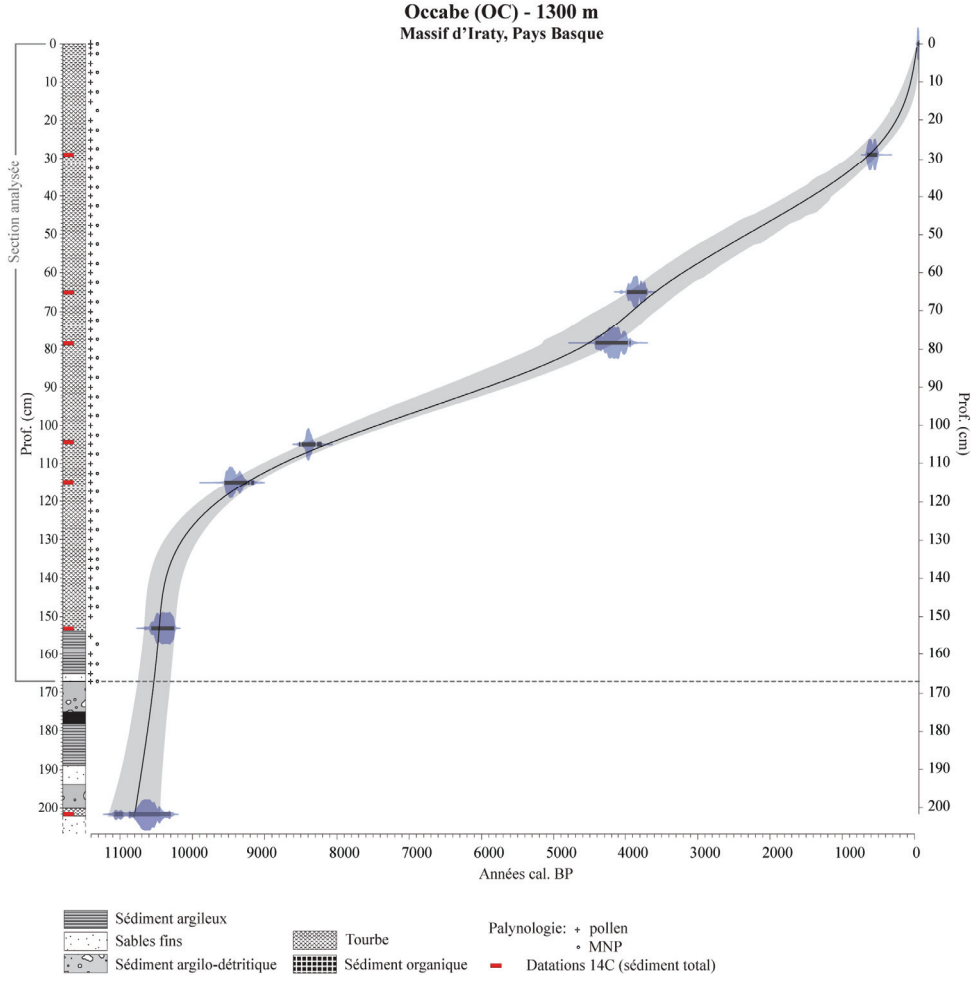


Figure 24. Stratigraphie, résolution d'analyse, résultats des datations radiocarbones et modèle d'âge de la séquence d'Occabe.

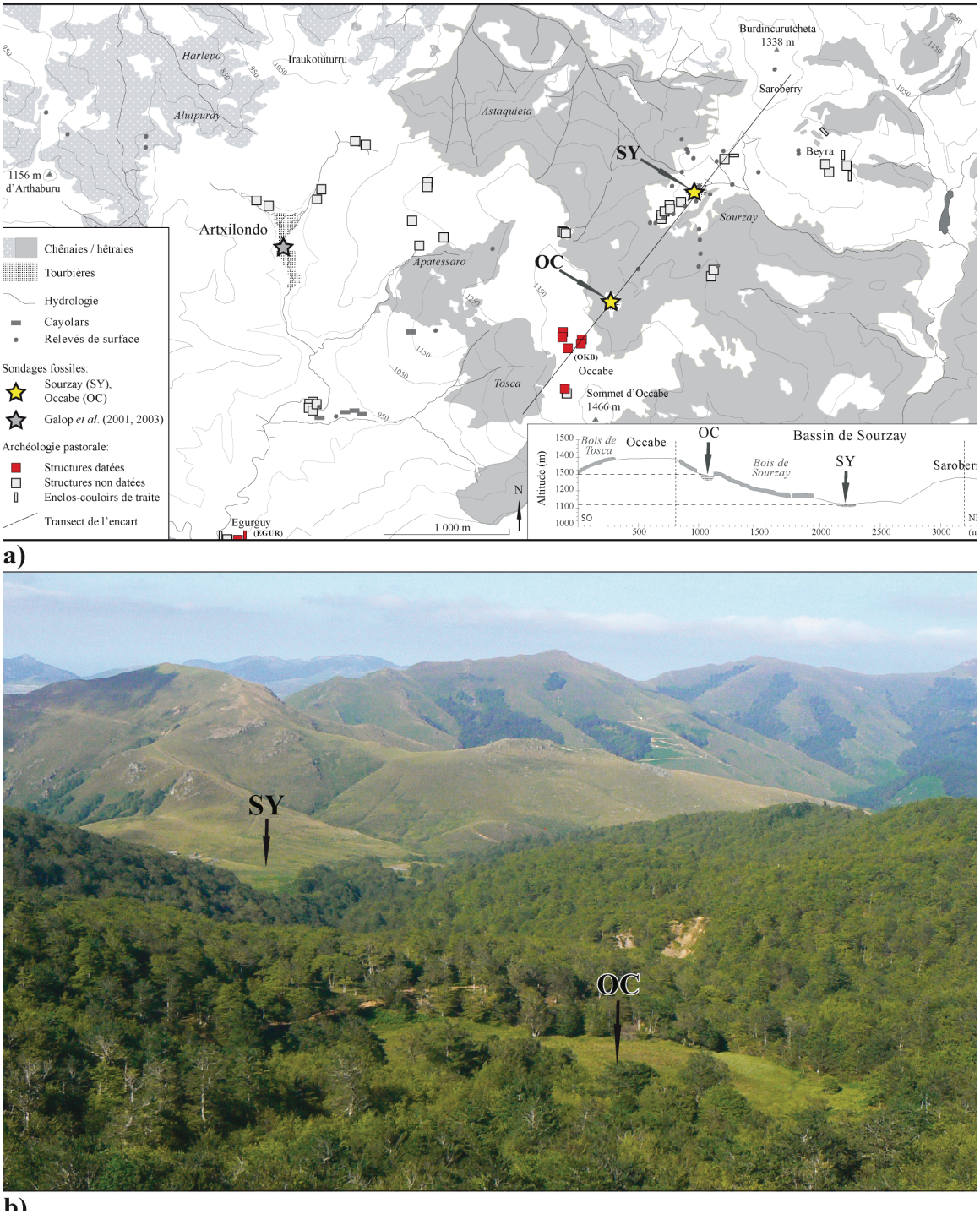


Figure 25a-b. a) Localisation des sondages palynologiques et des structures archéologiques pastorales dans la zone atelier du massif d'Iraty (Galop *et al.,* 2004; Rendu et Campmajo, 2004; Mazier *et al.,* 2009). SY : Sourzay. OC : Occabe. b) Bassin de Sourzay vu depuis la crête d'Occabe (Cliché F. Mazier, Juillet 2010).

I.2.2. Tourbière de Sourzay

La tourbière de Sourzay (SY) se situe à moins de 2,3 km et en aval de la tourbière d'Occabe, à 1130 m d'altitude. Il s'agit d'un placage paratourbeux de pente qui occupe, sur une superficie inférieure à 1 ha, le bas du versant Ouest du vallon pastoral de Sourzay (Figure 10). Son alimentation est mixte, en partie par les ruissellements et par des sourcins ; le ruisseau de Sourzay naît en contrebas de la tourbière. La végétation, au moment du sondage, était dominée par *Eriophorum angustofolium*, *Juncus acutiflorus*, *Molinia caerulea* ssp. *caerulea*, *Erica tetralix* et *Calluna vulgaris*. La tourbière est jouxtée par des pelouses pâturées et quelques éléments de landes à callune et à ajonc (*C. vulgaris*, *U. Europaeus ;* Partie 3 - I.). Elle se situe en aval de l'espace forestier dont les premières lisières sont distantes de 150 à 200 m environ du point de sondage (Figure 10).

Une carotte de 57 cm a été extraite en 2000 à l'aide d'un carottier russe (diam. 5 cm). Les quatre centimètres de la base (57-53 cm) sont composés de sédiment argilo-tourbeux et sont surmontés, jusqu'au sommet, de tourbe homogène. Cinq datations 14C AMS ont été réalisées sur sédiment total (Tableau 21). Les âges ont étés estimés pour tous les niveaux du profil par interpolation linéaire entre les probabilités médianes des dates calibrées à 2 σ (Mazier *et al.,* (2009)). Les intervalles de confiance ont été calculés avec le code 'Clam' (Blaauw, 2010) dans R en réalisant 10 000 itérations rejetant tous les modèles produisant des inversions d'âges.

Les analyses palynologiques ont été réalisées sur 27 échantillons à une résolution de 2 cm en moyenne. Le niveau 57 était stérile en microfossiles non-polliniques.

SY (2000 ; 43°02'56.47"N – 1°05'47.30"O ; 1130 m)					
Codes labo.	**Matériel daté**	**Profondeur (cm)**	**Ages ^{14}C BP**	**Intervalles âges cal BP à 2 σ**	**Prob. âges medians cal BP retenus**
Vera-2552	Tourbe	11-13	moderne	-	-
Poz-13477	Tourbe	18.5-19,5	180 ± 30	0-300	180
Poz-6340	Tourbe	26,5-27,5	300 ± 30	295-460	387
Vera-2553	Tourbe	31-32	400 ± 35	320-515	467
Poz-13478	Tourbe	38,5-39,5	755 ± 30	665-730	689
Beta-167161	Limon organique	54-56	1980 ± 40	1825-2035	1931

Tableau 21. Datations radiocarbones de la séquence de Sourzay (SY). Entre parenthèses : année du sondage ; coordonnées GPS. Les âges retenus pour les niveaux datés sont les probabilités médianes des dates calibrées à 2 σ.

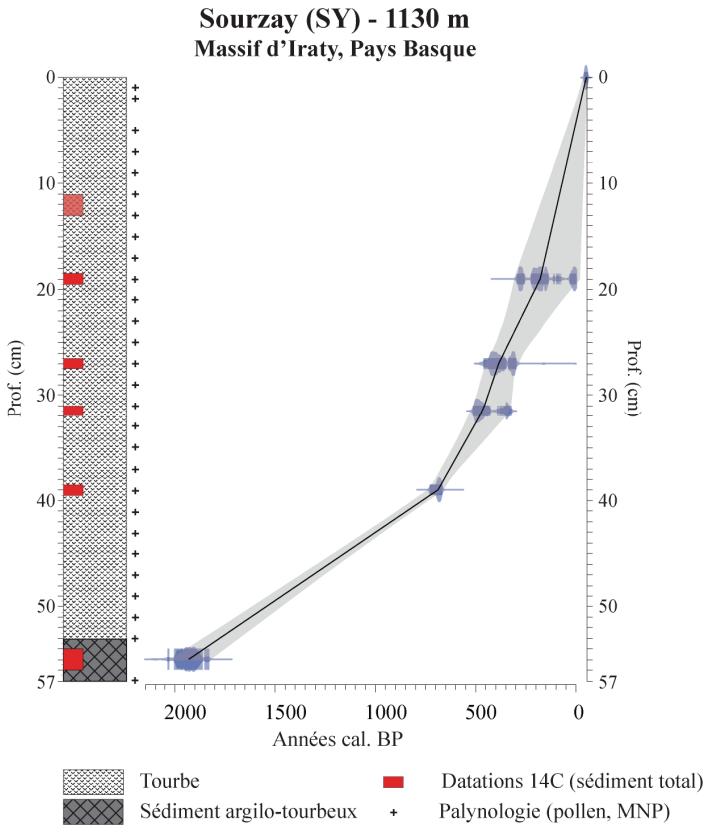


Figure 26. Stratigraphie, résolution d'analyse, résultats des datations radiocarbones et modèle d'âge de la séquence de Sourzay.

Pour la sélection de types polliniques indicateurs d'activités humaines, nous nous basons sur les travaux de Mazier *et al.* (2006, 2009) qui ont calibré les signatures polliniques en relation avec les activités pastorales dans le bassin de Sourzay. Deux groupes de types polliniques ont été identifiés : des '*Indicateurs Polliniques d'Activités Humaines Régionaux*' (IPAHR) et des '*Indicateurs Polliniques Pastoraux Locaux*' (IPPL). Les IPAHR (Cerealia type, *Secale*, Chenopodiaceae, *Urtica, Rumex, R. acetosa/acetosella* type, *Artemisia, Plantago, P. lanceolata, P. major/media*) correspondent à des pollens de taxa associés aux activités humaines à une échelle régionale. Les IPPL (*Cirsium* type, Asteroideae, Cichorioideae, *Stellaria*, *Potentilla* type, *Gallium* type, Rubiaceae, Ranunculaceae) reflètent les taxa localement associés aux activités pastorales dans le secteur de Sourzay (Mazier *et al.,* 2006; Mazier *et al.,* 2009). Ces cortèges ont été appliqués à la séquence pollinique d'Occabe (incluse dans la zone d'acquisition du référentiel pollinique), à partir de 3500-4000 cal. BP environ, quand la végétation du bassin devient la plus comparable avec la configuration actuelle (i.e. développement et dominance de *Fagus* dans les boisements du massif d'Iraty ; cf. II.1.1.1.).

I.2.3. Archéologie pastorale à Iraty

L'occupation de la montagne Basque est très ancienne et le pastoralisme l'est également. En témoigne la grotte de Mikelauen-Zilo, située 450 m d'altitude sous le col d'Irau, à quelques kilomètres de la zone atelier, et où les premiers signes d'occupation à des fins pastorales sont datés du Néolithique Moyen (Marembert, 2000; Marembert *et al.*, 2002). Si un Tumulus est daté du Néolithique Final à Irau (Blot, 1995), c'est entre l'Âge du Bronze et l'Âge du Fer que les vestiges archéologiques sont les plus nombreux : réoccupation de la grotte bergerie de Mikelauen-Zilo au Bronze Moyen pour le parcage de porcs, structure pastorale du Bronze Final et édification de monuments funéraires du Bronze Final à l'Âge du Fer, sur le massif d'Occabe (Blot, 1995; Marembert *et al.*, 2002; Rendu et Campmajo, 2004). Pour les périodes postérieures, les fouilles archéologiques ont mis en évidence, sur le sommet d'Occabe et dans le bassin d'Artxilondo, des sites pastoraux (abris sous roche, cabanes, enclos-couloirs de traite) de l'Antiquité Tardive, du Haut Moyen Âge, du Moyen Âge central et de l'Epoque Moderne (Rendu et Campmajo, 2004). Le bassin de Sourzay comporte quant à lui huit sites (en 16 structures, dont des enclos-couloirs de traite) non encore datés (Galop *et al.*, 2004). Les sites pastoraux inventoriés dans la zone atelier sont représentés sur la Carte 3.

I.3. Haute vallée d'Ossau, cirque d'Anéou

I.3.1. Tourbière de Lalagüe

La tourbière de Lalagüe (AN) est située dans la partie centrale du cirque d'Anéou à 1789 m d'altitude, sur un replat abrité dit de Lalagüe, du nom de la cabane pastorale qui l'occupe actuellement (Carte 6, Photographie 1). Le replat se trouve en aval du secteur des cabanes la Glère, qui concentre la majorité des structures pastorales (voir ci-après) et qui forme une sorte de couloir, large de 100 à 200 m, orienté Est/Ouest, montant dans le cirque vers le Plaa de la Gradillère. Ce 'couloir' est délimité au Sud par un ruisseau torrentiel qui coule à une dizaine de mètres en contrebas. Au Sud du ruisseau, le cirque est fermé par les vastes massifs calcaires de la Pène de la Glère et du Pic d'Anéou, culminants à plus de 2300 m. Le secteur de la Glère et une partie du replat de Lalagüe, sont flanqués au Nord par une barre calcaire de 70 m de hauteur maximum (1941 m d'altitude), prolongement du Pic de la Gradillère dans le cirque. Entre ces grandes masses calcaires, les secteurs de la Glère et de Lalagüe reposent sur un substrat acide schisto-gréseux (culms ; Ternet *et al.,* 2004a). La partie Est du replat est délimitée par une petite butte calcaire d'une dizaine de mètres de hauteur. Cette butte, qui se trouve à une centaine de mètres de la tourbière, a été exploitée pour l'extraction du fluor aux 19^{e} et au 20^{e} siècles (Beyrie et Kammenthaler (2005) *in* Le Couédic (2010)). Ainsi abrité, le replat de Lalagüe s'ouvre principament au Sud/Sud-Est, sur le col du Pourtalet qui donne vers la large vallée de Sallent de Gallego (Rio Gallego) sur le versant Sud Espagnol.

D'une très petite surface (<120 m^2 ; 6 × 20 m), la tourbière comble une dépression allongée qui précède l'entrée d'un gouffre (doline ; Photographie 1), probablement associée à une ligne de faille entre les formations calcaires et schisto-gréseuses sous-jascentes et qui est localement recouverte par des effondrements (calcaires ?) (Ternet *et al.,* 2004a). La tourbière est de type soligène, alimentée par les ruissellements et les eaux de fonte. Elle correspond à une pelouse marécageuse périodiquement inondée à *Carex nigra* et *Juncus filiformis*. *Veronica scutellata* (partie plus centrale), *Poa pratensis* et *Trifolium repens* (plus en périphérie) sont également bien représentés. *Juncus bulbosus* et *Callitriche* sp. caractérisent respectivement les zones plus envasées et plus durablement inondées. Quelques petites buttes à sphaignes se développent sur les parties inclinées descendant dans la doline, avec *Caltha palustris*, *Parnassia palustris* et *Epilobium* spp. Cette tourbière a fait l'objet du prélèvement de surface R 4 dans le référentiel Ossau (Partie 3. II). Le contexte immédiat est très pastoral : l'actuelle cabane pastorale se trouve à une centaine de mètres de la tourbière et trois enclos de brebis l'encadrent (à 40 m au Nord, à 100 m au Nord-Ouest et à 150 m au Sud-Ouest). Le petit talus qui la ceinture donne sur des nardaies riches pâturées et des zones de reposoir sur-piétinées (ex. *Cirsium eriophorum, Rumex acetosa, R. acetosella, Polygonum aviculare*).

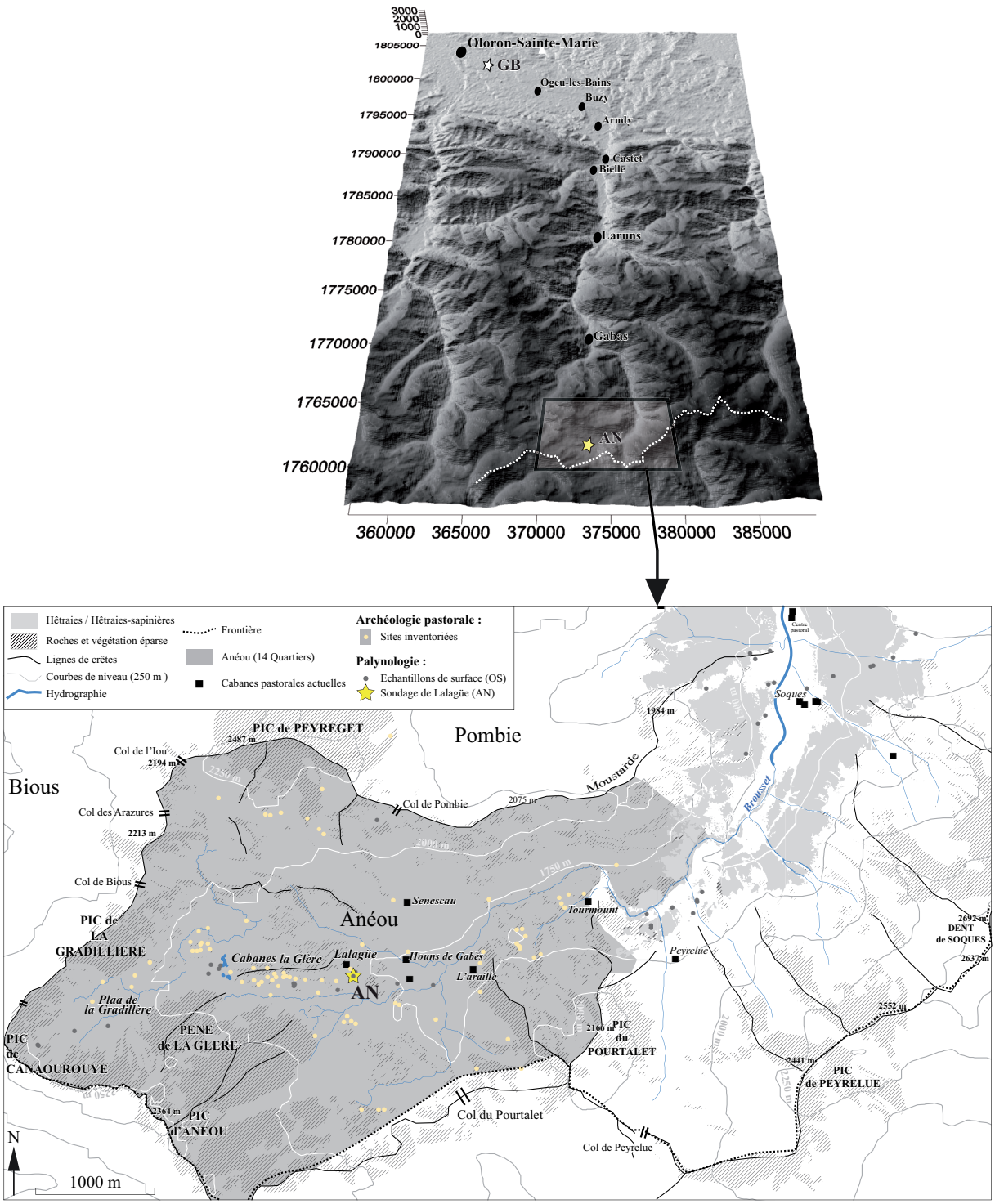


Figure 27. a) Zone d'étude dans la haute vallée d'Ossau. b) 'Zone atelier' dans le cirque d'Anéou : localisation du sondage dans la tourbière de Lalagüe (AN) et des sites inventoriés sur l'estive par les campagnes d'archéologie pastorales, d'après Rendu *et al.* (in press) et Le Couédic (2010).

Une carotte de 116 cm a été extraite au carottier russe (5 cm diam.) en Octobre 2008. La stratigraphie (Figure 28) montre une base limono-argileuse entre 116 et 112 cm, surmontée d'une couche argilo-tourbeuse entre 112 et 101 cm. Au dessus, la stratigraphie est composée de tourbes, plus ou moins fibreuses et décomposées.

Six prélèvements, de 0,5 ou de 1 cm d'épaisseur, ont été effectués pour les datations radiocarbones, sur sédiment total dans un premier temps (Tableau 22). La datation réalisée à 114-115 cm indique que la séquence documente les deux derniers millénaires. En raison d'un chevauchement des dates obtenues pour les niveaux 100,5-101 cm et 92,5-93 cm, des prélèvements de macrorestes ont été réalisés pour préciser la chronologie. Ces prélèvements ont révélé que la base de la séquence, pauvre en macrorestes végétaux, comprenait une forte concentration de racines et radicelles de *Carex,* suggérant un rajeunissement de la datation réalisée à 100,5-101 cm. Les dates obtenues sur les macrorestes, à 109-110 cm et à 98-99 cm (Tableau 22), ont confirmé cette hypothèse de rajeunissement et conduit à rejeter la datation à 770 ± 30 BP du niveau 92,5-93 cm (Figure 28). Le modèle d'âge a été établi avec le code 'Clam' (Blaauw, 2010) dans R, par interpolation linéaire entre les niveaux datés, les âges utilisés étant les moyennes pondérées de tous les modèles passant à ces niveaux (après 10 000 itérations rejetant tous les modèles donnant des inversions d'âges) qui définissent l'intervalle de confiance.

AN (2008 ; 42°48'48.33"N – 0°25'47.59"O ; 1789 m)					
Codes labo.	**Matériel daté**	**Profondeur (cm)** ***(poids sec mg)***	**Ages ^{14}C BP**	**Intervalles âges cal BP à 2 σ**	**Médianes cal BP**
Poz-31441	Tourbe fibreuse peu décomposée	25 - 26	101,87 ± 0.33	30 - 255	126
Poz-31442	Tourbe fibreuse peu décomposée	45 - 46	240 ± 35	0 - 430	287
Poz-31443	Tourbe fibreuse décomposée	66,5 - 67	390 ± 30	320 - 510	463
Poz-31440	Tourbe fibreuse décomposée	92,5 - 93	795 ± 30	670 - 755	711
Poz-35612	*Sphagnum* spp. (tiges et feuilles); Graines : Cyperaceae incl. *Eriophorum* (2+1/2), *Viola*-type (1/2), *Urtica*-type (2), indét. (2) ; fragments de cuticule de coléoptères	98-99 *(< 3 mg)*	1190 ± 50	980 - 1260	1117
Poz-31444	*Tourbe très décomposée**	*100,5-101*	*770 ± 30*	*670 - 735*	*698*
Poz-35613	Graines : *Potentilla* (2x1/2), Cyperaceae (9), *Viola*-type (2x1/2), indét. (1) ; *Sphagnum* spp. (env. 20 feuilles) ; fragment de bois (1x2 mm) ; fragments de cuticule de coléoptères	109-110 *(14 ± 4 mg)*	1875 ± 30	1725 - 1880	1821
Poz-27284	Limon gris	114-115	2105 ± 30	1995 - 2150	2070

Tableau 22. Datations radiocarbones de la séquence de Lalagüe (AN). * *date rejetée (voir texte)*. Les âges retenus pour les niveaux datés sont les moyennes pondérées des âges échantillonnés par le modèle (dans l'intervalle de probabilité des dates calibrées à 2 σ).

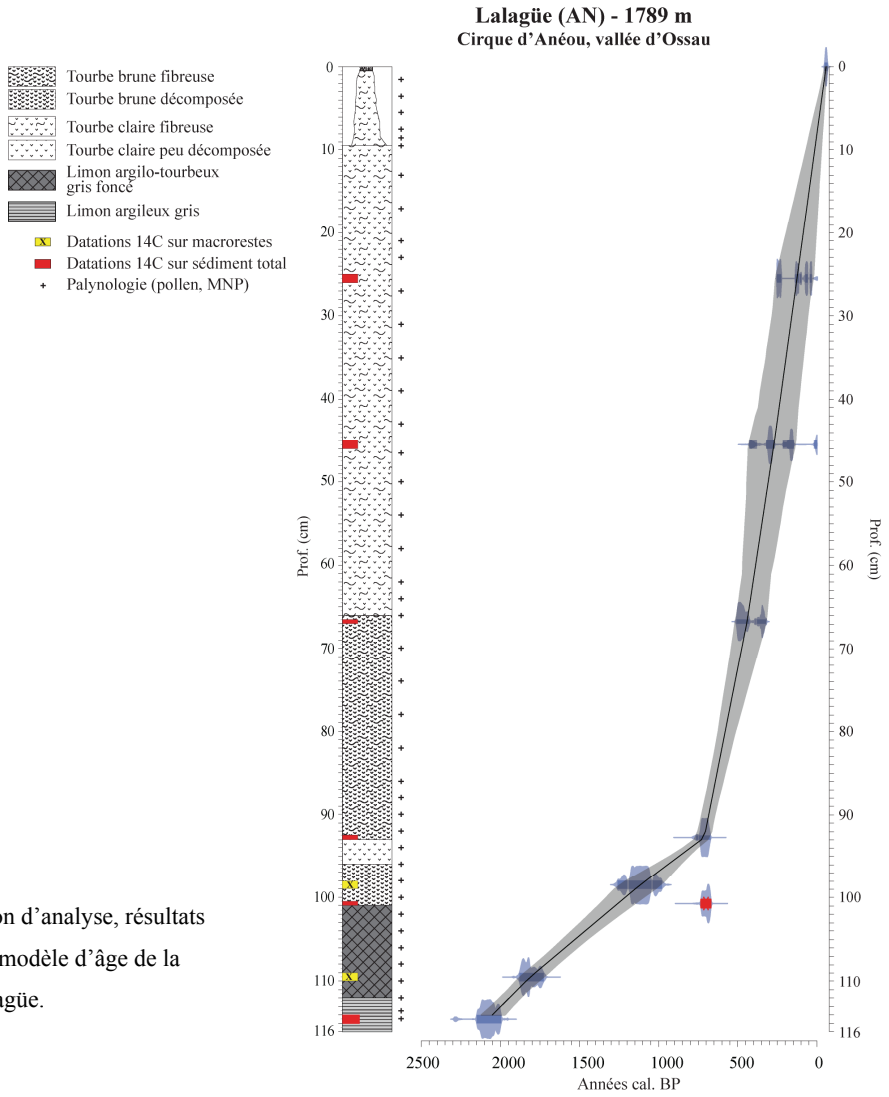


Figure 28. Stratigraphie, résolution d'analyse, résultats des datations radiocarbones et modèle d'âge de la séquence de Lalagüe.

Quarante deux prélèvements ont été réalisés tous les deux centimètres pour la palynologie (pollens et MNP), excepté sur les 10 cm sommitaux qui ont été débités tous les 1 cm. Des spores exotiques de *Lycopodium* (Stockmarr, 1971) ont été incorporées en début de préparation, à raison de 4 ou 5 tablettes par échantillon. La partie basale, entre 116-85 cm, a été analysée à la résolution de 2 cm tandis que sur la section 85-10 cm la résolution d'analyse est de 4 cm en moyenne (Figure 28). Cinq échantillons ont été analysés sur les 10 cm sommitaux. Les diagrammes pollinique et non-pollinique ont été zonés séparément en s'appuyant sur des classifications contraintes par la stratigraphie ('CONISS', Grimm, 1987) menées sur les valeurs de comptages. Les palynomorphes rares (présents dans < 3 échantillons et/ou jamais > 1 occurrence par échantillon) n'ont pas été pris en compte pour les zonations, ainsi que les types polliniques de taxa locaux et aquatiques pour le diagramme pollinique.

La sélection des types polliniques indicateurs d'activités humaines et pastorales dans le secteur d'Anéou ne peut être basée sur les données acquises par Mazier *et al.* (2006), valables pour les massifs acides et boisés de moyenne montagne d'Iraty (Mazier *et al.,* 2006). En l'absence de travaux de calibration des signaux polliniques en Haut-Ossau, la liste des indicateurs polliniques d'anthropisation traditionnels (Behre, 1981, 1986; Hicks, 1988) a été adaptée à partir de nos connaissances du terrain (relevés floristiques du référentiel Ossau, Partie 3 - II.1.2.2.).

Indicateurs Polliniques d'Anthropisation	
Cerealia t.	Cultivées
Secale	
Avena/Triticum t.	
Cannabis/Humulus	
Chenopodiaceae	Apophytes
Urtica	
Polygonum aviculare	
Rumex	
Rumex acetosa / acetosella t.	
Artemisia	
Cirsium t.	
Asteroideae	
Cichorioideae	
Brassicaceae	
Stellaria	
Potentilla t.	
Plantago	
P. lanceolata	
P. major/media	
P. alpina t.	
Galium t.	
Rubiaceae	
Ranunculaceae	

Tableau 23. Liste des types polliniques indicateurs d'anthropisation (IPA) de la séquence Lalagüe.

La séquence de Lalagüe se trouvant à proximité immédiate de structures archéologiques pastorales, il nous a paru intéressant d'isoler, en complément du cortège des apophytes (Tableau 23), un cortège de types polliniques de taxa les plus caractéristiques des pelouses pastorales sur ce terrain (*Plantago alipna* type, Asteroideae, Cichorioideae, *Potentilla* type) et un cortège de types polliniques de taxa nitrophiles et rudéraux, favorisés dans les contextes très anthropisés des pourtours des cabanes et des enclos (*Urtica,* Chenopodiaceae, *Polygonum aviculare*, *Cirsium* type, Brassicaceae).

Photographie 1. Départ des troupeaux à Lalagüe (vue depuis le col de Pombie (Nord/Nord-Est), Juillet 2008). La tourbière est dans le quart supérieur gauche de l'image.

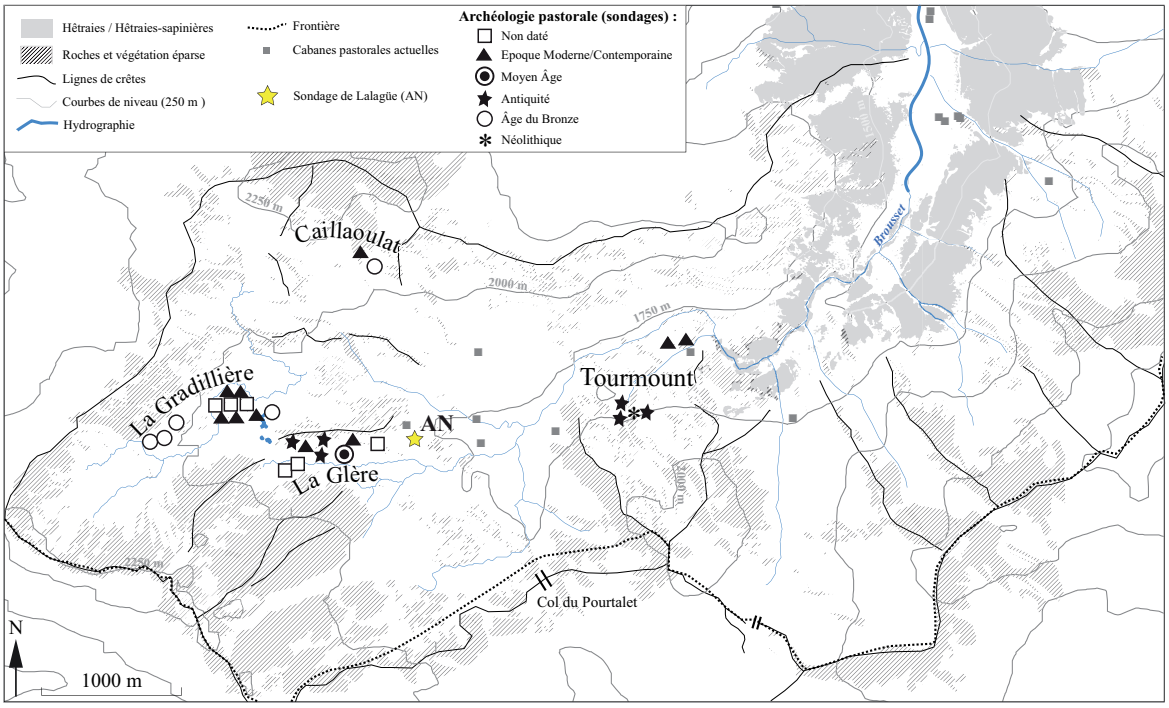
I.3.2. Archéologie pastorale dans le cirque d'Anéou

Les campagnes d'archéologie pastorale menées depuis 2004 dans le cirque d'Anéou[16] ont recensé 268 structures archéologiques (dont des structures pastorales de type abris, cabanes, enclos, couloirs de traite) réparties en 81 ensembles (Le Couédic, 2010; Rendu *et al.,* in press) (Figure 27). Les structures sont particulièrement concentrées dans quatre secteurs de l'estive (dont les noms correspondent aux noms des *cujalas*, ou *cayolars*, acuels), à savoir, d'Est en Ouest : Tourmount, la Glère, Caillaoulat et la Gradillière (Carte 6).

Les sondages effectués sur 27 structures dans les quatre secteurs ont révélé trois principales périodes d'occupation du cirque : l'Âge du Bronze (cinq sites, sur les parties les plus élevées, >1900 m), l'Antiquité Tardive/début du Haut Moyen Âge et l'Epoque Moderne/Contemporaine (Le Couédic, 2010; Rendu *et al.,* in press). Trois structures (deux enclos et un habitat) sont datées de l'Âge du Fer dans le secteur des cabanes la Glère. C'est dans ce secteur que se concentre le plus grand nombre de structures pastorales (59 structures de type abris, cabanes, enclos, couloir de traite) et que se trouve la plus grande

[16] Par C. Rendu, C. Calestrenc et M. Lecouédic dans le cadre de l'atelier « *Archéologie pastorale* » du PCR « *Dynamiques sociales, spatiales et environnementales dans les Pyrénées Centrales* » (SRA Aquitaine) dirigé par C. Rendu et D. Galop.

entité de l'estive (entité 32, comprenant 13 structures ; Calastrenc et Lemaitre, 2010; Calastrenc *et al.*, 2010). Des quatre secteurs, la Glère est aussi le plus proche (juste en amont) du replat de Lalagüe où a été réalisé le carottage pour la palynologie ; l'entité 32 se trouve à 500 m en amont de la tourbière. Outre la présence de structures de l'Âge du Fer, le secteur de la Glère est exceptionnel car il documente l'Antiquité Tardive et la période Médiévale, avec l'entité 32 en particulier. Les fouilles récentes (Calastrenc et Lemaitre, 2010; Calastrenc *et al.,* 2010) ont révélé que cette entité a connu une première occupation durant le 2^{e} Âge du Fer. Un grand bâtiment (habitat de 70 m², sans enclos) a ensuite été édifié à l'Antiquité Tardive (env. 200-550 cal. AD). Durant une troisième période d'occupation, importante et continue (env. 700-1400 cal. AD), le site a connu d'importantes restructurations et une probable évolution fonctionnelle des bâtiments (Calastrenc et Lemaitre, 2010; Calastrenc *et al.,* 2010).



Carte 6. Représentation synthétique des datations obtenues sur les sondages des structures archéologiques à Anéou d'après Rendu *et al.* (in press) et Le Couédic (2010).

Le replat de Lalagüe, sur lequel se trouve la tourbière, comporte deux structures non encore datées (Le Couédic, 2010). La première (structure 383), à 200 m au Sud-Ouest de l'actuelle cabane Lalagüe, correspond probablement à un eclos de grande taille. La seconde, à 50 m au Sud de la cabane, serait un couloir de traite d'une trentaine de mètres de long ; la cabane Lalagüe pourrait avoir été construite sur l'emplacement d'une ancienne structure d'habitat associée à cet enclos. Enfin, à 300 m au Nord et en contrebas de la tourière, se trouve un ensemble (ensemble 165) composé d'une cabane et d'un enclos attenants (Le Couédic, 2010).

I.4. Piedmont des deux Gaves

I.4.1. Tourbière de Gabarn

La tourbière de Gabarn (GB) se situe à 300 m d'altitude à proximité de la confluence des Gaves d'Aspe et d'Ossau, au Sud-Est d'Oloron-Sainte-Marie (Oloron ; Figure 29). Cette tourbière s'est développée sur les alluvions du chenal Pléistocène du Gave d'Ossau dont le cours actuel se situe au Sud, à 70 m en contrebas. Gabarn a été intégralement exploitée pour l'extraction de la tourbe. En 1987, elle couvrait une superficie de 118 ha[17] pour un diamètre d'environ 400/500 m. Au moment du sondage (2002), la partie non-encore exploitée correspondait à une tourbière bombée (ombrotrophe) dominée par *Calluna vulgaris* et était en cours de colonisation par le bouleau (*Betula pendula*). Des boisements d'aulnes et de bouleaux (*Alnus glutinosa, B. pendula*) la ceinturaient en partie, en mélange avec quelques chênes (*Quercus robur*). Ces derniers dominent les boisements de feuillus très morcelés environnants, dont *Fagus sylvatica* n'est pas absent. Actuellement, des futaies de hêtres sont localisées à 6 km à l'Ouest (commune d'Oloron), 5,6 km au Nord et 4,3 km au sud (sur le front Pyrénéen)[18]. Le parcellaire autour de la tourbière est partagé entre zones de cultures (maïsiculture essentiellement), prairies de fauches, pâturages (bovins principalement) et habitations (Figure 29c-d).

Une carotte de 4 m de profondeur a été extraite du centre de la tourbière à l'aide d'un carottier Russe (8 cm diam.). Entre 400 et 312 cm de profondeur, les argiles marron clair (400-370 cm) et gris clair (370-312 cm) étaient stériles en palynomorphes et en microcharbons. La base de la section analysée, entre 312 et 238 cm de profondeur, est constituée d'une succession d'argiles gris foncé (312-286 cm), de sédiment argilo-organique (286-260) et de limons tourbeux (260-238 cm). Le reste de la séquence (238-0 cm) est composé de tourbes : tourbes fibreuses brun foncé (238-130 cm) surmontées d'une passée de tourbe limoneuse (130-119 cm) puis, jusqu'au sommet, six couches alternées de tourbes fibreuses claires et de tourbes fibreuses plus foncées (Figure 30).

La chronologie est basée sur neuf dates 14C AMS réalisées sur sédiment total (Tableau 24). Le modèle d'âge est celui établi par Rius *et al.* (2009) d'après la procédure de régression *mixed-effect* de Heegaard *et al.* (2005), utilisant les probabilités médianes des dates calibrées à 2 σ. Les âges ont été extrapolés linéairement sur les 14 cm basaux de la section analysée en se basant sur le taux de sédimentation estimé sur la section 298-247 cm (Figure 30).

[17] Source : Inventaire National du Patrimoine Naturel, consultation en ligne le 25.11.2010
[18] Source : Institut Forestier National, consultation en ligne le 26.11.2010

Les analyses polliniques et des MNP ont été conduites sur 77 échantillons prélevés tous les 4 cm environ, de 312 cm à 8 cm de profondeur. Le niveau 224 cm était stérile en MNP. La somme pollinique exclue les taxa locaux dont les types polliniques *Alnus,* Ericaceae, *Calluna* et *Erica tetralix*. Les diagrammes pollinique et non-pollinique ont été zonés séparément en s'appuyant sur des classifications contraintes par la stratigraphie (CONISS) menées sur les valeurs de comptages excluant les palynomorphes rares (présents dans < 3 échantillons et/ou jamais > 1 occurrence par échantillon) et les types polliniques de taxa locaux.

GB (2002 ; 43°10'16.00"N – 0°33'22.00"O ; 300 m)						
Codes labo.	**Matériel daté**	**Profondeur (cm)**	**Ages ^{14}C BP**	**Intervalles âges cal BP à 2 σ**	**Médianes cal BP**	**Ages retenus cal BP**
Poz-7527	Tourbe	54-55	875 ± 35	700-910	784	824
Poz-7528	Tourbe	110-111	1860 ± 35	1715-1875	1795	1860
Poz-7533	Tourbe	146-147	2515 ± 35	2470-2740	2590	2622
Poz-7534	Tourbe	176-177	3025 ± 35	3080-3345	3242	3261
Poz-13087	Tourbe	189-190	3245 ± 35	3390-3560	3463	3459
Poz-13088	Tourbe	206-207	3500 ± 35	3650-3870	3772	3825
Poz-13089	Tourbe	223-224	3880 ± 40	4160-4420	4317	4291
Poz-13090	Séd. argilo-organique	246-247	4240 ± 35	4650-4865	4826	4825
Poz-15871	Argile	297 -298,5	6420 ± 40	7275-7420	7356	7394

Tableau 24. Datations radiocarbones de la séquence de Gabarn (GB). Les âges retenus pour les niveaux datés sont ceux renvoyés par le modèle d'extrapolation des âges (cf. texte).

I.4.2. Cadre archéologique sur le piedmont des deux Gaves

En comparaison aux deux zones atelier d'Iraty et d'Anéou, le cadrage archéologique du secteur de Gabarn est beaucoup plus diffus et ne concerne pas les sites pastoraux à proprement parler. Une dizaine de sites archéologiques (funéraires ou d'habitat) antérieurs à l'Antiquité ont été recensés sur le piedmont et les basses vallées d'Aspe et d'Ossau (Blanc *et al.,* 2006) (Figure 29, p165). Ils documentent essentiellement le Néolithique Final, le Bronze Acien et Moyen et l'Âge du Fer (18 datations radiocarbones et deux estimations chronologiques sur mobilier céramique). La ville d'Oloron (*LLuron*) était une agglomération importante à l'époque Antique, sur la voie romaine qui reliait les cités situées au Nord du Gave de Pau à l'Espagne, en passant par la vallée d'Aspe. Il y a cependant peu de sites antiques sur le piedmont des deux Gaves (deux villas au nord de *Lluron*) ; les villas, fermes et établissement pastoraux antiques se se concentrent au Nord et à l'Est du Gave de Pau, dans le Vic-Bihl et sur le piedmont bigourdan (Plana-Mallart, 2006).

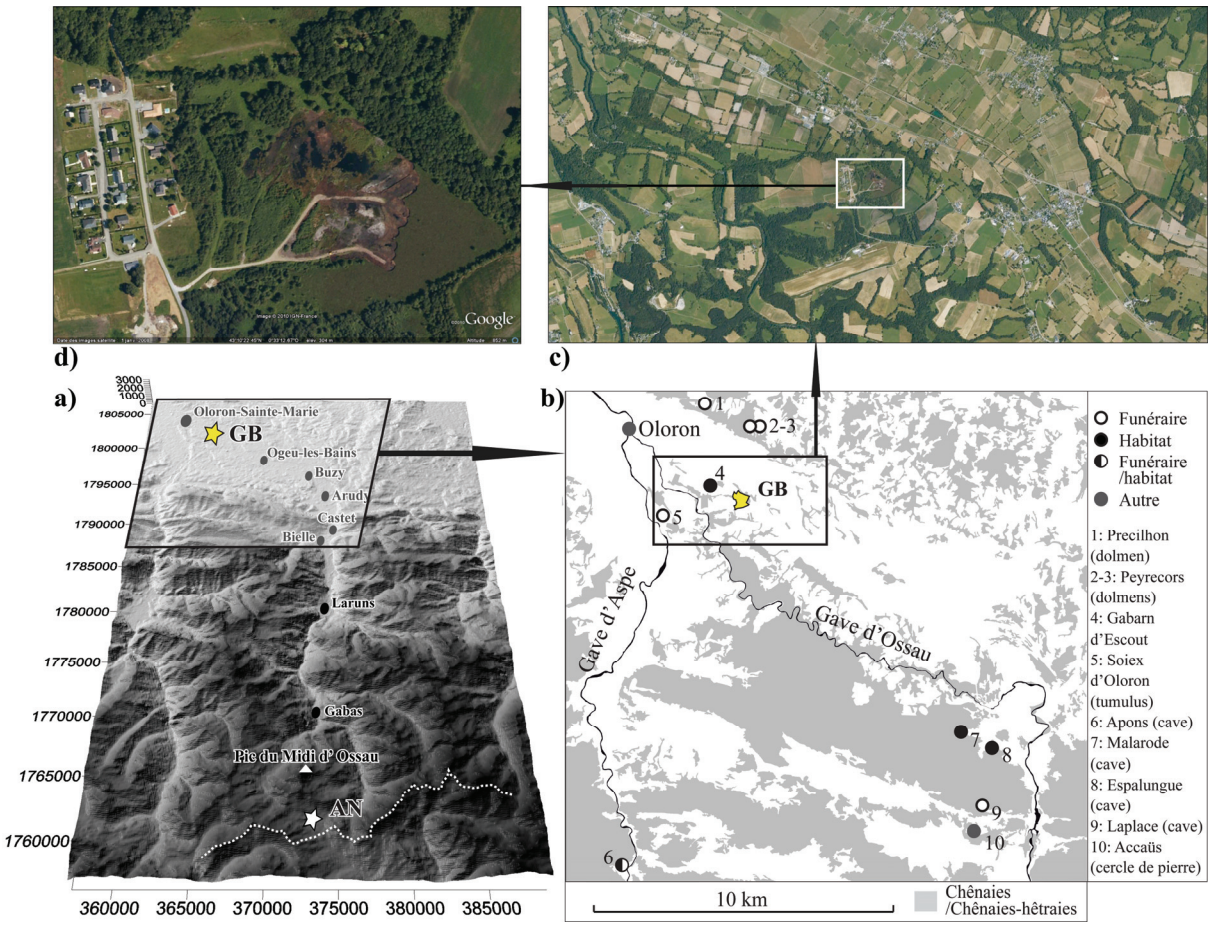


Figure 29. Localisation de la tourbière de Gabarn (a-d) et des sites archéologiques datés (b, d'après Rius *et al.* (2009) d'après Blanc *et al.* (2006)) sur le piedmont et dans les basses vallées des Gaves d'Aspe et d'Ossau. Images satellites du parcellaire autour de Gabarn (c) et de la tourbière en cours d'exploitation en 2008 (d).

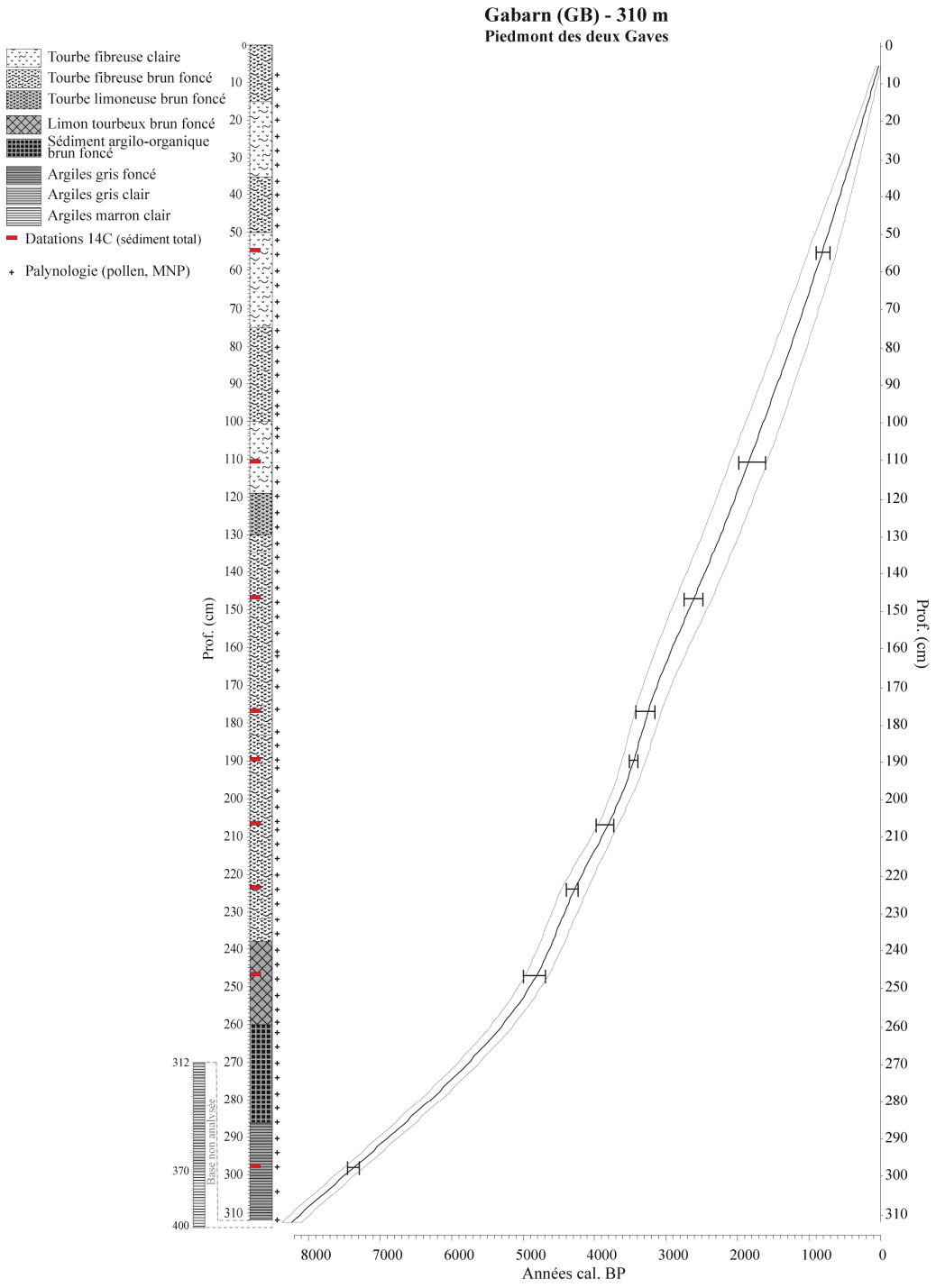


Figure 30. Stratigraphie, résolution d'analyse, résultats des datations radiocarbones et modèle d'âge de la séquence de Gabarn

II. Résultats et interprétations

II.1. Massif d'Iraty : les enregistrements de Sourzay et d'Occabe

II.1.1. Résultats et interprétations

Les diagrammes polliniques simplifiés des séquences d'Occabe (OC) et de Sourzay (SY) sont présentés dans les Figure 31 et Figure 34. Les diagrammes des MNP sont présentés dans les Figure 32 et Figure 35. Les Figures 33 et 36 illustrent, pour chaque séquence, les tendances synthétiques (sommes des %TP et richesse en Types) des trois cortèges d'ascospores de groupes coprophiles (Groupes 1, 2 et 3). Ces tendances sont mises en regard de courbes polliniques sélectionnées dont celles des indicateurs d'activités humaines et pastorales : les IPAHR (Indicateurs Polliniques d'Activités Humaines Régionaux) et les IPPL (Indicateurs Polliniques Pastoraux Locaux), identifiés par Mazier *et al.* (2006) pour ce terrain. Les IPAHR[19] correspondent à des pollens de plantes associées aux activités humaines à une échelle régionale et les IPPL[20] reflètent les plantes localement associées aux activités pastorales dans le secteur de Sourzay (Mazier *et al.,* 2006; Mazier *et al.,* 2009). Dans la séquence OC, une courbe additionnelle des IPPL a été réalisée en excluant les types polliniques *Potentilla* t. et Ranunculaceae ; les plantes correspondantes (ex. *Potentilla*) étant susceptibles d'avoir été fortement représentées dans la végétation de la tourbière. Une description des diagrammes est donnée dans le Tableau 25 pour OC et dans le Tableau 26 pour SY.

II.1.1.1. Occabe

- ***Résultats***

[19] IPAHR : Cerealia type, *Secale*, Chenopodiaceae, *Urtica, Rumex, R. acetosa/acetosella* type, *Artemisia, Plantago, P. lanceolata, P. major/media*.
[20] IPPL : *Cirsium* type, Asteroideae, Cichorioideae, *Stellaria*, *Potentilla* type, *Gallium* type, Rubiaceae, Ranunculaceae.

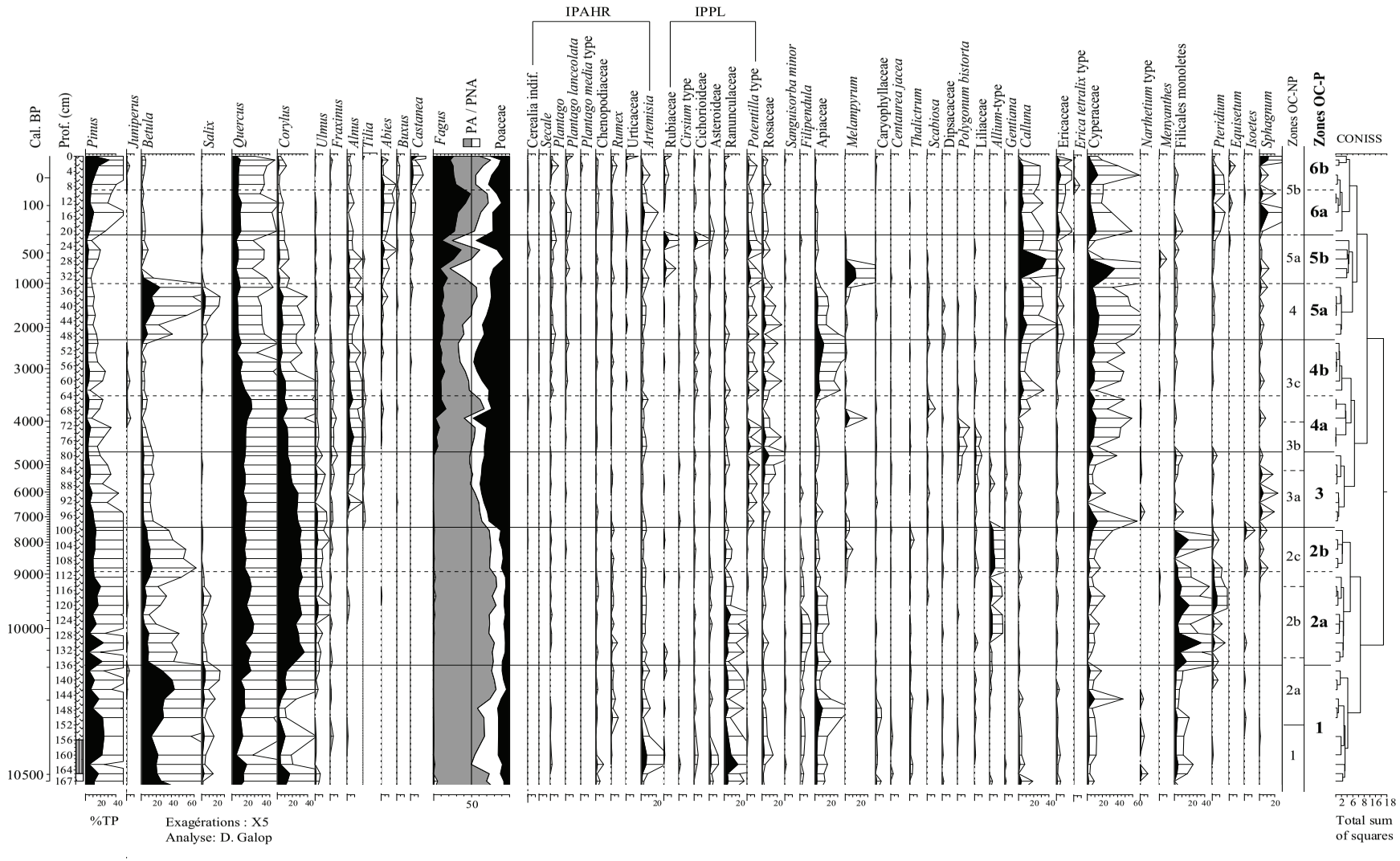


Figure 31. Diagramme pollinique simplifié de la séquence OC, en %TP. Les zones du diagramme des MNP (zones OC-NP, Figure suivante) sont reportées sur les courbes des taxa locaux et potentiellement locaux. IPAHR : Indicateurs Polliniques d'Activités Humaines Régionales) et IPPL (Indicateurs Polliniques Pastoraux Locaux) d'après Mazier *et al.* (2006 ; 2009).

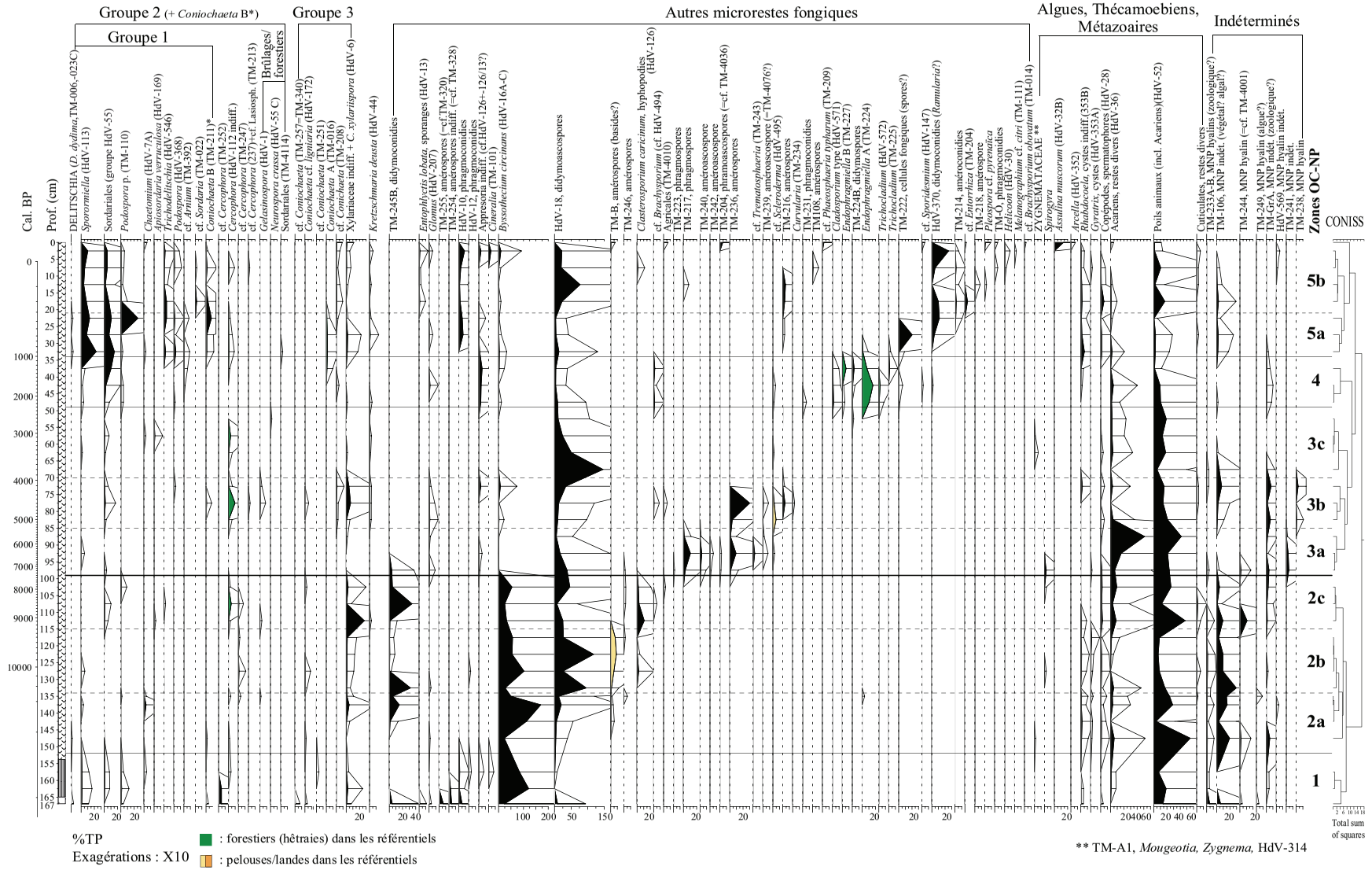


Figure 32. Diagramme des microfossiles non-polliniques de la séquence OC.

Dynamiques coprophiles

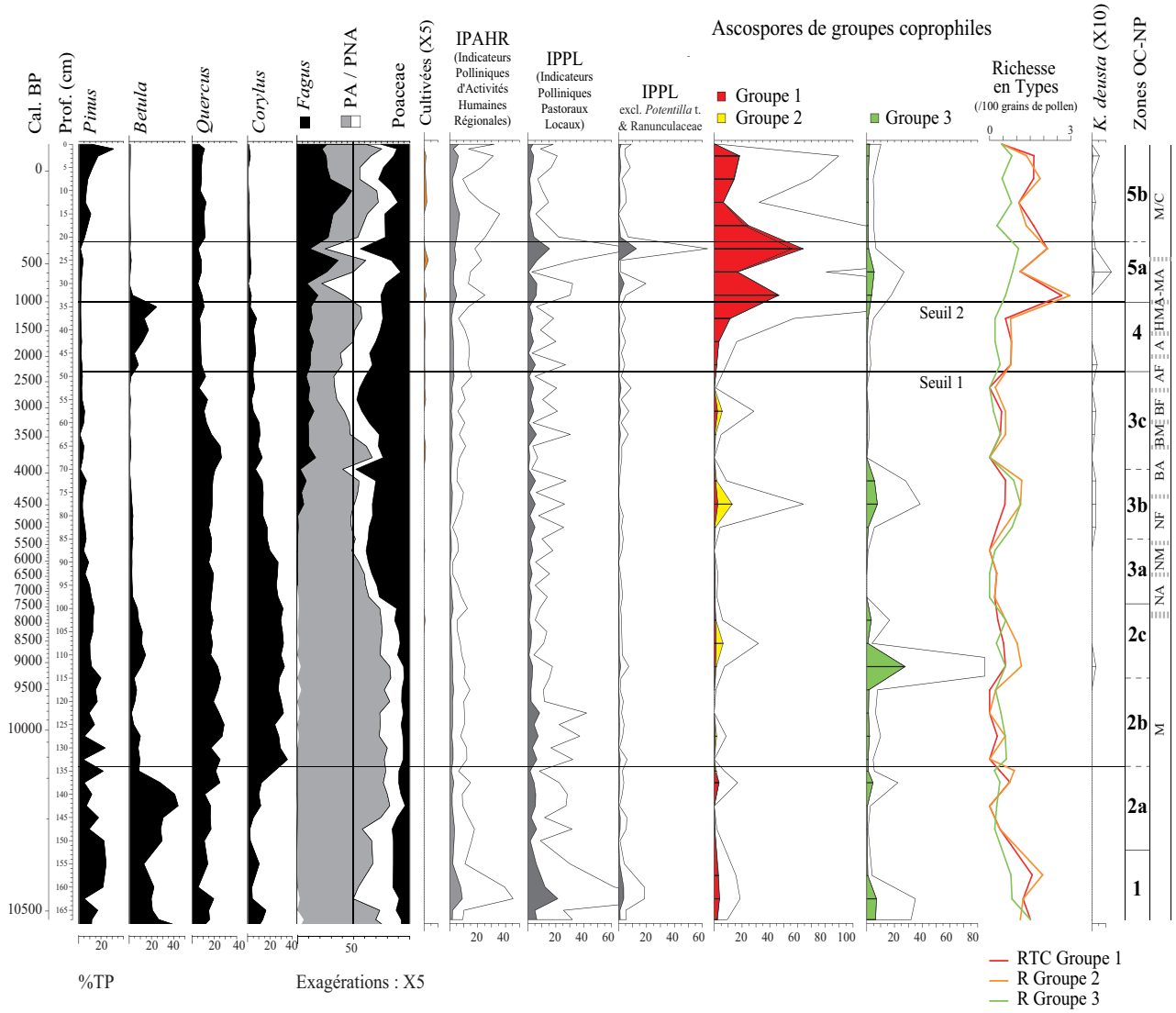


Figure 33. Dynamiques des Types de spores de groupes coprophiles (sommes des %TP et richesse en Types) et courbes de polliniques synthétiques de la séquence OC (Échelle stratigraphique).

Pollen (Figure 31) Zones OC-P	MNP (Figures 32 et 33) Zones OC-NP
1 : 167-136 cm / env. 10500-10300 cal. BP PA augmente et atteint >80%, dominé par *Betula* qui augmente. *Pinus* à 10-25% et *Quercus* à 5-20%. *Corylus* <15%. *Salix* <5% Faibles valeurs des Ericaceae et de *Calluna*. Herbacées dominantes : *Artemisia* (qui régresse), Apiaceae, Ranunculaceae, Rosaceae, Cyperaceae, Filicales monolètes. Autres herbacées : *Filipendula,* Caryophyllaceae, Asteroideae, Cichorioideae, *Chenopodium*, *Rumex*. Fin de zone : *Betula* régresse à 20%. Les Ericaceae et *Calluna* sont moins fréquentes. Occurrences de *Juniperus* et *Ulmus.* Transition : chute de *Betula.* Hausse de *Salix* ; *Pinus, Corylus, Pteridium*.	**1 : 167-152 cm** (3 niveaux) / **env. 10500-10450 cal. BP** *Byssothecium circinans* et les poils animaux dominent. Autres Types fongiques : TM-245, *Entophlyctis lobata*, *Glomus*, TM-254, -255, Occurrences de HdV-10, -12, *Cirrenalia*. Présence des MNP hyalins TM-106, -233. Coprophiles du Groupe 1 fréquents dont *Sporormiella*, Sordariales gr. HdV-55 et *Podospora* p. Groupe 2 : faibles valeurs des *Cercophora* (TM-252, HdV-112). Groupe 3 : occurrences de *Coniochaeta* TM-340, -251, HdV-172 et plus de Xylariaceae+*C. xylariispora*. Transition : Types précités régressent ou disparaissent. HdV-18, les Acariens et les poils animaux augmentent.
2a : 136-111 cm / Env. 10300-9000 cal BP PA stable à 75-90% ; *Corylus* (25-35%) et *Quercus* (20-30%) dominent. *Pinus* passe d'env. 30% à 20%. Faibles valeurs de *Salix* et d'*Ulmus.* Occurrences répétées/continues de *Fagus.* Occurrences de *Juniperus,* Ericaceae et *Calluna*. *Pteridium* oscille entre 5% et 35%. Poaceae oscillent entre 5% et 10%. Autres herbacées : *Allium* augmente avec les Cyperaceae et *Pteridium.* Valeurs élevées de Filicales monolètes sur toute la zone. Régression des Ranunculaceae et *Filipendula* sur les derniers niveaux. Fin de zone : *Betula* augmente ; *Pinus* et *Quercus* régressent.	**2a : 152-134 cm** (4 niveaux) / **env. 10450-10250 cal. BP** *B. circinans*, les poils animaux et TM-106 dominent. HdV-18 se développe. *Rhabdocoela, Gyratrix*, et Copépodes régulièrement présents. A 142,5 cm : forte hausse de *B. circinans,* avec les Xylariaceae indiff.+*C. xylariispora* et TM-245. Premières occurrences des spores TM-B. Moins de coprophiles qu'en 1. Occurrences de Types des trois groupes : *DELITSCHIA* et *Coniochaeta* (TM-340, HdV-172) puis *Sporormiella, Podospora* p., *Chaetomium*, *Cercophora* (HdV-112, TM-247), *Gelasinospora*. Transition : chute de *B. circinans,* augmentation des spores HdV-18, TM-245 et du TM-106.
2b : 111-99 cm / env. 9000-7400 cal BP PA ~75% ; *Corylus* domine (~30%). Valeurs supérieures de *Betula* (de 15% à <10%) ; Valeurs inférieures de *Pinus* (10% à 15%) ; *Quercus* stable (15-20%). Occurrences répétées de *Fagus* et de *Fraxinus*. Ericaceae et *Calluna* ponctuelles. Poaceae à >10% et augmentent. *Allium* t. à >5%. Valeurs basses continues de *Melampyrum*, *Artemisia*, Rosaceae, Apiaceae, Caryophyllaceae, *Thalictrum*, Dipsacaceae, Liliaceae, *Sphagnum*. Réduction de *Filipendula* et *Pteridium*. Cyperaceae et Filicales monoletes augmentent. Transition: *Pinus, Corylus, Betula*, Ranunculaceae, Apiaceae régressent. Interruption de *Salix, Allium* t. Hausse des Poaceae et Cyperaceae.	**2b : 134-115 cm** (4 niveaux) / **env. 10250-9300 cal BP** Ascspores HdV-18 et *B. circinans* dominent ; leurs maxima alternent. Réduction des poils animaux, Acariens et du TM-106. Spores TM-B bien représentées. *C. caricinum* apparaît. *Rhabdocoela*, *Gyratrix* et copépodes toujours présents. Conidies TM-245 abondantes dans le premier niveau puis régressent. Les Xylariaceae+*C. xylariispora* à des valeurs basses. Très peu de Types des Groupes 1 et 2. Transition : hausse des Xylariaceae+*C. xylariispora*, *C. caricinum*, poils animaux, Acariens, et des MNP hyalinsTM-106, -244.
	2c : 115-99 cm (3 niveaux) / **env. 9300-7400 cal BP** Valeurs réduites de HdV-18 et *B. circinans*. Première occurrence de *K. deusta,* à l'optimum des Xylariaceae+*C. xylariispora* (112,5 cm) suivi de celui des conidies TM-245. Interruption progressive de la courbe des Turbellariés. Hausse des copépodes, Acariens et des poils animaux. Plus de Types des Groupes 1 (avec les premières occurrences d'*A. verruculosa* et *Trichodelitschia)* et 2, dans de faibles valeurs sauf pour *Cercophora* HdV-112 indiff. Xylariaceae+*C. xylariispora* dominent le Groupe 3. Transition : Hausse de *Spirogyra*. Réduction de *C. caricinum*, HdV-18, TM-106. Interruption/recul des courbes de *B. circinans*, conidies TM-245B, Xylariaceae+*C. xylariispora*.
3 : 99- 79 cm / env. 7400-4600 cal BP PA régresse de 75% à ~50%. *Quercus* (20%) et *Betula* (5%) restent stables. Régression de *Pinus* (de 15% à 5%) et de *Corylus* (de 30% à 15%). *Alnus* augmente. *Fagus* réapparait au sommet de la zone. Occurrences continues des Ericaceae et de *Calluna*. Poaceae atteignent ~40% à 88 cm. Autres herbacées	**3a : 99-84** (3 niveaux) / **env. 7400-5200 cal BP** Acariens et poils animaux dominent. Réduction progressive de HdV-18. Arrêt de l'enregistrement des conidies TM-245. Apparition des spores fongiques TM-217, -240, -242, -204, -236, -239, cf. *Trematosphaeria,* cf. *Scleroderma*. Occurrences de *Glomus*. Ascospores des Groupes 1, 2 et 3 à minima. Transition : Arrêt des courbes de TM-217, -240. Forte réduction des poils animaux et des Acariens. Hausse des Xylariaceae+*C. xylariispora,*

dominées par *Potentilla* et Rosaceae. *Melampyrum, Artemisia,* Apiaceae, *Gentiana*, Liliaceae en continu.
Réduction des Cyperaceae ; hausse de *Sphagnum*.
Transition : *Fagus, Artemisia*, *P. bistorta* augmentent ; réduction sensible de *Pinus*, *Betula* ; arrêt des Filicales monolètes et *Pteridium*.

4a : 79-64 cm / env. 4600-3600 cal BP
Quercus domine. *Fagus* passe de >5% à >15%.
Recul de *Corylus* et *Betula*. *Alnus* <10%. Occurrences d'*Abies*.
Cyperaceae plus abondantes.
Courbes continues des Chenopodiaceae et *Rumex*.
Avant 70 cm : *Potentilla*, Rosaceae, *P. bistorta*, Liliaceae abondants. **A 70 cm** : PA chute à 40% / la baisse de *Corylus, Fagus, Pinus, Betula* et la hausse des Poaceae et *Melampyrum* (5%).
Après 70 cm : PA remonte à 65% ; *Fagus* atteint 15%, *Quercus* 25%. *Juniperus,* puis *Buxus* se apparaissent. Poaceae régressent légèrement et *Calluna* augmente. Cerealia indiff. sur deux niveaux consécutifs. Courbe de *P. lanceolata* continue.
Transition : recul de *Quercus, Pinus*, *Betula, Artemisia*. Hausse de *Calluna, Potentilla,* Rosaceae, Cichorioïdeae, Apiaceae.

4b : 64-49 cm / env. 3600-2300 cal BP
PA chute de 50% à <35% pet la baisse de *Quercus* et *Corylus*. *Ulmus, Fraxinus, Alnus* diminuent plus sensiblement. *Calluna* est abondante. Occurrences de *Juniperus*.
Poaceae atteignent 55% à mi-zone (55 cm).
Autres herbacées dominées par Apiaceae, Cyperaceae, Rosaceae et *Potentilla*.
Hausse et courbe continue des Cicorioïdeae, Asteroïdeae, *Plantago, P. lanceolata, Rumex*, Chenopodiaceae. Première occurrence d'Urticaceae et de *Secale*. *Pteridium,* monolètes et *Sphagnum* à nouveau présents.
Transition : forte hausse de *Betula, Salix*, Cyperaceae, *Calluna* ; légère pour *Fagus* et les Ericaceae. Apiaceae et Poaceae régressent.

5a : 49-34 cm / env. 2300-1000 cal BP
Fortes valeurs de *Betula* (>5-25%) + *Salix* (5%). *Fagus* (10-15%) domine AP. *Abies* en continu et augmente (reste <5%).
Ericaceae bien représentées ; *Calluna* atteint 10%.
Cyperaceae plus abondantes ;
Poaceae et Apiaceae régressent.
IPPL et IPAHR : mêmes taxa qu'en 4b, avec *Artemisia* mieux représenté.
Première occurrence de *P. media* type.
Melampyrum est fréquent.

Transition 5a/5b : *Betula* et Apiaceae chutent. Hausse de *Fagus, Abies*.
Forte hausse de *Melampyrum*, Cyperaceae et IPPL (*Artemisia, Potentilla*).

5b : 34-21 cm / env. 1000-300 cal BP
Abies se développe. *Ulmus* et *Fraxinus* ponctuels.
1) Forte chute de *Fagus, Quercus, Betula, Corylus* : PA tombe à 20%. Hausse de *Melampyrum,* Cyperaceae, *Potentill*a, puis des Rubiaceae et de *P. lanceolata*. Forte

Glomus, cf. *Scleroderma* et du TM-GrA.

3b : 84-70 (3 niveaux) / **env. 5200-4000 cal BP**
Hausse des ascospores HdV-18, de TM-106 et -2A. Réduction des Acariens, des poils animaux et des Copépodes. *Rhabdocoela* indiff. dans le dernier niveau. Restent du cortège fongique apparu en 3a : TM-239, -236 et HdV-495. Agaricales (TM-4010), cf. *Brachysporium* (cf. HdV-494) et *Curvularia* (TM-234) en milieu de zone (77,5 cm). Reprise et faibles valeurs de *B. circinans* et *Cirrenalia* (TM-101). *Glomus* décline sensiblement.
Sordariales gr. HdV-55, *Cercophora* HdV-112, cf. *Coniochaeta* TM-208, Xylariaceae+*C. xylariispora* et *K. deusta* sur toute la zone. A 77,5 cm : *Coniochaeta* B, *Gelasinospora, Cercophora* TM-213, *Coniochaeta* HdV-172. Premières occurrences de *Podospora* HdV-368 dans le dernier niveau à 72,5 cm.
Transition : interruption des courbes des coprophiles et de tous les autres Types fongiques de la zone, sauf HdV-18 qui augmente fortement. Réduction/interruption de TM-106, -GrA, -238.

3c : 70-49 cm (4 niveaux) / **env. 3950-2300 cal BP**
HdV-18 passe de son maximum à des valeurs très basses. Quelques Zygnemataceae et Copépodes en début de zone.
Mis à part une occurrence de cf. *Scleroderma* et de faibles valeurs de spores du Groupe 1 (*Sporormiella,* Sordariales gr. HdV-55, *Chaetomium, A. verruculosa*, *Cercophora* HdV-112, *N. crassa*) et des Xylariaceae+*C. xylariispora* et *K. deusta*, pas d'autres Types fongiques.
Pour la première fois depuis la zone 1, les %TP cumulées des Groupes coprophiles 1 et 2 dépassent celles du Groupe 3.

4 : 49-34 cm (3 niveaux) / **env. 2300-1000 cal BP**
Zone marquée par le cortège fongique : *Cladosporium* type, *Endophragmiella* A et B, TM-224B, cf. *Brachysporium, Trichocladium* (HdV-572, TM-225).
Les poils animaux régressent. Reprise de *Rhabdocoela*. TM-Gr2A en continu. *B. circinans* réapparait, avec les appressoria indiff.
Spores TM-222, -231, HdV-370 (*Ramularia* ?), *Glomus,* cf. *Scleroderma* ponctuelles.
Pour la première fois depuis la zone 1, la richesse des Groupes 1 et 2 dépasse celle du Groupe 3. Les %TP du Groupe 1 augmentent graduellement / Sordariales gr. HdV-55. Enregistrement régulier de *Sporormiella* et de *Podospora* p.
Transition : régression/arrêt de *Cladosporium* type, *Endophragmiella, Trichocladium* TM-225, cf. *Brachysporium*. Hausse des Types du Groupe 1, de *Cercophora* HdV-112, *Coniochaeta* A, HdV-18, TM-222 et *Rhabdocoela*.

5a : 34-21 cm (3 niveaux) / **env. 1000-300 cal BP**
Valeurs très basses de HdV-18 et *B. circinans*. Réapparition et hausse des conidies HdV-10 et HdV-370 (*Ramularia* ?). Les Copépodes réapparaissent et sont bien représentés avec *Rhabdocoela*. Le TM-GA disparaît et le TM-106 se développe à nouveau. Minimum pour les poils

augmentation des IPPL. 2) forte hausse de *Calluna ;* régression des Cyperaceae. *Fagus* atteint 30% ; *Quercus, Alnus, Abies* et *Pinus* augmentent : PA atteint 60%. Nouvelle occurrence de Cerealia. 3) (denier niveau) nouvelle chute de *Fagus* (10%) et des autres arbres. Pic des Poaceae, Rubiaceae et *Cirsium*. Hausse de *Plantago*. Optimum des IPPL. Transition 5b/6a : *Pinus, Quercus, Fagus, Abies*, Ericaceae, Cyperaceae, Filicales monolètes et *Pteridium* augmentent. Régression des Poaceae et des LPPI régressent ; les IPAHR augmentent.	animaux. Deux maxima (à 32,5 cm et 22,5 cm) des %TP et de la richesse des Groupes 1 et 2. Tous les Types du Groupe 1 sont présents sauf *A. verruculosa* et cf. *Sordaria* TM-022. *Sporormiella* et les Sordariales gr. HdV-55 dominent. Plus fortes valeurs de *K. deusta*, des Xylariaceae+*C. xylariispora* et des spores TM-222 lors du recul des coprophiles (27,5 cm). Transition : hausse des spores HdV-18, TM-216 et des Copépodes, *Rhabdocela*, poils animaux, TM-106. Réduction de HdV-10. Réduction des %TP des Groupes 1 et 2.
6a : 21-9 cm / env. 300-50 cal BP *Fagus* passe de >25% à ~50% => PA atteint >60%. *Quercus* ~10%. *Corylus* et *Alnus* régressent. *Pinus* et *Abies* augmentent sensiblement. *Calluna,* Ericaceae,et *Pteridium* et *Sphagnum* bien représentés. Poaceae régressent à l'optimum de *Fagus* et d'*Abies*. Autres herbacées dominées par les apophytes : *Artemisia, Potentilla, Plantago, P. lanceolata*. Maximum des IPAHR et minimum des IPPL en milieu de zone. Tendence inverse en fin de zone. Transition: Chute de *Fagus*. *Pinus, Quercus, Abies, Castanea,* Rosaceae augmentent. IPPL et IPAHR régressent légèrement.	**5b : 21-0 cm** (5 niveaux) / **env. 300 cal BP – actuel** *Rhabdocoela,* Copépodes, restes d'Acariens et TM-106 déclinent graduellement. HdV-10 présent. Occurrences de *K. deusta* et cf. *Coniochaeta* TM-208. Hausse sensible des Xylariaceae+*C. xylariispora*. Forte hausse de HdV-18 en début de zone. Apparition des spores fongiques TM-214, cf. *Entorrhiza,* puis TM-218, -217, *Pleospora*. Déclin de HdV-370 (*Ramularia* ?). Les %TP et la richesse des Groupes 1 et 2 déclinent en début de zone. Elles augmentent légèrement ensuite (2,5 et 7,5 cm), puis tombent à minima dans le dernier niveau. cf. *Sordaria* TM-022 apparaît. Les Types du Groupe 3 ont des tendances asynchrones de celles des précédents.
6b : 9-0 cm / Env. 50 cal BP - actuel PA/PNA passe de 55% à 75% / *Pinus* (atteint >30% à 1 cm). Légère hausse de *Castanea, Fraxinus*, *Corylus*, *Betula. Quercus* ~10% ; Régression de *Fagus* (dominant mais passe de >30% à <25%) et *Abies.*. IPPL et IPAHR augmentent jusqu'à 2,5 cm / *Plantago, P. lanceolata, Rumex, Artemisia,* Rubiaceae. Hausse de *Juniperus, Buxus*, Ericaceae, Cyperaceae, *Pteridium*, Filicales monolètes. *Erica tetralix* t. en continu. Derniers niveaux : La majorité de ces taxa régressent. *Fagus, Castanea,* Poaceae, Urticaceae, *Papaver,* Rubiaceae et *Sphagnum* plus abondants dans le spectre de surface.	Finde de zone (7,5 - 0 cm) : recul de HdV-18. Forte hausse de HdV-370 (*Ramularia* ?). Apparition de *Helicoon*, TM-O et *Melanographium* cf. *citri.* Surface : déclin des Types précités, sauf : *Chaetomium*, cf. *Coniochaeta* TM-208, Xylariaceae+*C. xylariispora, cf. Sporidesmium,* TM-O et *Pleospora*. Occurrence de TM-B, -204, cf. *Phaerosphaeria tipharum*, *B. obovatum* et des thécamoebiens *Assulina muscorum* et *Arcella*.

Tableau 25. Description des enregistrements polliniques et non-polliniques de la séquence d'Occabe.

- ***Interprétations des zones OC***

OC-NP1 et -NP2 : env. 10500 - 7400 cal. BP

Ces zones correspondent à la transition entre un environnement dominé par le pin et le bouleau en mélange avec le chêne (OC-P1 ; NP-1 et NP2a), à un environnement plus fermé dominé par la chênaie-corylaie (PC-P2 ; NP2b, -2c). Ce changement est marqué par le développement rapide de *Corylus*, vers 10300 cal. BP (10500 - 10050 cal. BP d'après le modèle d'âges).

Les zones OC-NP1 et NP2a, très dilatées (env. 200 ans / 33 cm), terminent un épisode détritique important (Figure 24 p 150). Peu de MNP semblent correspondre aux conditions de sédimentation de la zone NP2a, composée de sables fins (167-165 cm) et d'argiles (165-154 cm) : il n'y a pas d'algues, peu de Types de conditions humides/aquatiques, *Byssothecium circinans* est dominant et les spores fongiques HdV-10 et -12 sont enregistrées. Ces trois Types fongiques sont normalement associés à des conditions tourbeuses plutôt sèches (*B. circinans*) à très sèches (HdV-10) (van Geel, 1978). Ces spores ont pu être déposées par colluvionnement, depuis des zones tourbeuses déjà en place sur les bordures du site. Les valeurs des ascospores de coprophiles du Groupe 1 (*Sporormiella*, Sordariales gr. HdV-55, *Podospora* p.) sont relativement importantes dans les niveaux argileux de la zone NP1 comparativement aux zones suivantes (NP2a-c ; Figure 32, Figure 33). Une fréquentation du site par la faune sauvage est tout à fait envisageable dans ces environnements encore relativement ouverts. Cependant, la réduction des fréquences de ces spores dans la partie tourbeuse suivante (NP2b) incite à penser que les ruissellements ont pu les concentrer dans les argiles. D'une autre part, la réduction des spores de coprophiles de la zone NP2b accompagne une forte hausse des valeurs du bouleau, ce qui pourrait signifier que le site est désormais boisé et moins attractif ou accessible pour la faune sauvage. Par la suite (NP2a), les conditions tourbeuses s'installent dans un contexte relativement humide (MNP indét. TM-106, Copépodes), possiblement avec *Molinia* comme pourrait l'indiquer *B. circinans* (van Geel, 1978).

Jusqu'à 7400 cal. BP environ (zones NP2b-c), la dominance de *B. circinans* suggère la permanence de conditions plutôt mésotrophes. Bien que leurs pourcentages soient faibles, les Cyperaceae se développent peu à peu localement, comme pourraient l'indiquer les ascospores HdV-18 et *Clasterosporium caricinum*, Types respectivement associés à *Eriophorum* et à *Carex* (van Geel, 1978; Pals *et al.*, 1980). Durant la zone NP2b, les conditions locales sont toujours relativement humides (*Filipendula*, Ranunculaceae, TM-106, *Gyratrix, Rhabdocoela*, Copépodes). Le couvert forestier se densifie (*Corylus* et *Quercus*) mais une certaine ouverture autour du site semble reflétée par la bonne représentation des spores TM-B et la réduction des ascospores de Xylariaceae+*C. xylariispora* lors du recul de *Betula* et, dans une moindre mesure, de *Salix*. Les fougères (représentées par les Filicales monolètes et *Pteridium*) se développent, comme cela a été observé ailleurs à la même période (Jalut *et al.*, 1988), et ceinturent probablement la tourbière. Par la suite

(NP2c), le retour du bouleau en périphérie du site semble confirmé par la hausse des Xylariaceae indiff + *C. xylariispora*. Une occurrence de Poaceae de type Cerealia est enregistrée en fin de zone (102,5 cm), soit vers 7912 cal BP (7650 – 8150 cal. BP). Cet évènement résulte probablement de la production de graminées sauvages car, même si la Néolithisation est précoce sur le versant sud du Pays Basque, les premiers signaux tangibles d'activités humaines n'y apparaissent pas en altitude avant 7400 – 7200 cal. BP (Galop, 2006).

OC-NP3 : Néolithique ancien – Âge du Fer (env. 7400 - 2300 cal BP)

Vers 7400 cal. BP environ, le milieu tend à s'ouvrir (PA descend à 50%) en même temps que les boisements se diversifient et s'enrichissent en chêne (*Quercus* reste à des valeurs stables tandis que *Corylus* entame une courbe décroissante). Les Poaceae qui se développent fortement (> 40%) remplacent probablement les fougères autour et, peut-être, sur la tourbière. Un changement important s'opère également dans les cortèges non-polliniques, mais les microrestes recensés sont peu informatifs sur la nature de ces modifications : le cortège fongique *B. circinans*, ascospores HdV-18 et *C. caricinum* laisse la place dans à un cortège de restes fongiques indéterminés et sans analogues actuels (spores TM-217, -240, -243, -204, -236, -239, -216). Une seconde occurrence de Cerealia type est enregistrée vers la fin du Néolithique Moyen (6200 – 5270 cal BP ; OC-P3, fin de zone NP3a), attestant de l'existance probable d'activités agricoles à plus basse altitude. Les données polliniques ne montrent cependant pas de signe évident de modification du couvert végétal localement, si ce n'est une très légère réduction des courbes de *Corylus* et de *Pinus*, et des occurrences de *Plantago, Rumex* et de Rubiaceae.

Dans la zone NP3b, le couvert forestier se modifie progressivement : *Corylus* et *Betula* se raréfient et *Fagus* entame son développement vers 4500 cal BP. Entre 5000 et 4000 cal. BP environ, soit entre la fin du Néolithique Final et la transition avec l'Âge du Bronze, plusieurs Types d'ascospores de groupes coprophiles sont enregistrés de manière simultanée et sur plusieurs niveaux. Comme dans la zone NP2c, les Types du Groupe 1 (Sordariales gr. HdV-55, *Podospora* HdV-368, *Coniochaeta* B) sont sous-représentés par rapport aux Types de spores de *Cercophora* (HdV-112, TM-247, -213), à *Gelasinospora* et aux Types du Groupe 3 (*Coniochaeta cf. ligniaria*, cf. *Coniochaeta* TM-208, Xylariaceae indiff.+*C. xylariispora, K deusta*). Cet assemblage, composé de Type liés à l'embousement, aux contextes forestiers et/ou aux contextes brûlés dans les référentiels, est assez comparable, qualitativement et quantitativement, à ceux des zones précédentes : il peut donc tout aussi bien refléter une dynamique naturelle du site (déjections de la faune sauvage, bois mort, branches…), qu'un impact anthropique combinant défrichements et pâturage (bois mort, brûlages, faune domestique). On note dans les données polliniques une légère augmentation des armoises. C'est au même moment que les Chenopodiaceae, *Rumex* et *Plantago lanceolata* deviennent plus fréquents dans l'enregistrement. Ces quelques signaux polliniques pourraient donc indiquer des activités humaines non loin du site, mais les signaux coprophiles et saprophytes ne permettent pas de le confirmer.

A la transition entre les zones NP3b et NP3c, vers 4000 cal. BP (Bronze Ancien), les premiers indices d'impact humain sur le couvert végétal local deviennent plus nets : recul de PA, de *Corylus* et de *Fagus*, pic de *Melampyrum* (Innes et Simmons, 2000; Galop *et al.*, 2003b). Le développement consécutif de *Juniperus* et de *Calluna*, associé la hausse des Poaceae et des Indicateurs Polliniques Pastoraux Locaux (IPPL), attestent du développement d'activités pastorales dans les environs de la tourbière et ce, jusqu'à l'Âge du Fer. Autour de 3000 cal BP (Bronze Final), un ensemble d'ascospores de groupes coprophiles est enregistré. Elles sont peu nombreuses et peu abondantes et *Cercophora* (HdV-112) reste le Type le plus abondant dans le Groupe 2. Toutefois, les fréquences des Types du Groupe 1 (Sordariales gr. HdV-55, *Chaetomium, A. verruculosa*) dépassent pour la première fois celles du Groupe 3 (Figure 33). Ainsi, si qualitativement (rapport Groupe 1/Groupe 3) cet assemblage suggère avec moins d'ambigüité que dans les zones précédentes une fréquentation de la tourbière par des herbivores, le signal quantitatif (%TP et richesse) ne diffère toujours pas des tendances précédentes. Il est donc à nouveau difficile d'affirmer que les activités pastorales attestées par la palynologie ont concerné la tourbière d'Occabe au Bronze Final.

OC-NP4 : Fin de l'Âge du Fer – Haut Moyen Âge (env. 2300-1000 cal BP)

Cette zone est caractérisée par le fort développement de *Betula* et de *Salix*. Cette dynamique semble avoir concerné le site puisqu'elle s'accompagne d'un cortège fongique d'anamorphes forestiers identifiés dans les référentiels (*Endophragmiella* A et B, *Trichocladium* HdV-572), auxquels s'ajoutent les didymospores TM6224B, cf. *Brachysporium* (cf. HdV-494), *Cladosporium* type (HdV-571) et *Trichocladium* TM-225. Comparativement aux précédentes (fin de la zone OC-P1 et OC-P2b), cette avancée de *Betula* s'accompagne d'un cortège fongique caractéristique qui renforce l'hypothèse d'une implantation de la boulaie sur la tourbière ou, tout du moins, très proche du point de sondage. Parallèlement, le début de la zone NP4 correspond à un premier seuil dans les dynamiques coprophiles qui est caractérisé par le début de la courbe continue de *Sporormiella, Podospora* p. et des Sordariales gr. HdV-55, et par une richesse en Types des Groupes 1 et 2 qui dépasse celle du Groupe 3. Ces éléments convergent pour indiquer une augmentation de la quantité de déjections déposées sur le site et, par conséquent, sa fréquentation par des troupeaux. L'augmentation des valeurs des Sordariales gr. HdV-55, l'arrivée d'*Arnium* et les valeurs plus élevées de *Sporormiella* en fin de zone, suggèrent que la charge en bétail augmente entre la fin de l'Âge du Fer et la Fin du Haut Moyen Âge. Paradoxalement, les IPPL n'augmentent pas durant cette période. La présence du bouleau sur la tourbière peut avoir fait écran à la déposition pollinique, et expliquer ce déphasage entre les deux proxys. Le chêne continue de se raréfier dans les boisements au profit du hêtre aux côtés duquel le sapin devient plus fréquent.

OC-NP5 : Haut Moyen Âge – Epoque Contemporaine (env. 1000 cal. BP - actuel)

Un assèchement du site et le développement local de *Calluna* sont attestés par la hausse de *Sphagnum*, de *B. circinans*, suivie du développement des spores HdV-10 ; la tourbière prend sa physionomie actuelle (i.e. tourbière élevée, riche en molinie et en Ericaceae). La transition entre les zones NP4 et 5a, que l'estimation chronologique situe entre le Haut Moyen Âge et le Moyen Âge, marque un second seuil dans la dynamique des ascospores de coprophiles : forte hausse des %TP de *Sporormiella* et amorce des courbes continues de la majorité des ascospores du Groupe 1, qui se traduit par une forte hausse de la richesse en Types. Les données polliniques indiquent une période de forte pression anthropique marquée par d'importantes modifications du couvert forestier associées à une forte pression pastorale (les IPPL atteignent leurs fréquences maximales). Les courbes des arbres, des IPPL et des champignons coprophiles décrivent deux grandes phases d'augmentation de la pression pastorale : la première se situe au début du Moyen Âge, et la seconde au début de l'Epoque moderne. Ces phases sont entrecoupées d'une période de recul durant laquelle le hêtre se développe fortement, accompagné du sapin. Les défrichements de la première phase d'emprise (baisse des valeurs de *Fagus* et de *Quercus*, suivi d'une forte hausse de *Melampyrum*), ont certainement concerné le site (chute de *Betula,* de *Salix* et disparition des spores du cortège forestier). La disparition de la boulaie sur la tourbière a pu améliorer la déposition pollinique, et induire ainsi la hausse des IPPL et des IPAHR perçue par la suite.

Un fort recul de la pression pastorale est reflété par les coprophiles (%TP et richesse) et par les IPPL dans la zone NP5b. Il s'accompagne d'une forte régénération de la hêtraie, qui marque certainement la mise en place du paysage actuel autour de la tourbière, c'est-à-dire son enferment par la hêtraie monospécifique.

II.1.1.2. Sourzay

- ***Résultats***

Zones SY	Prof. (cm)	Ages cal. AD	Pollen (Figure 34)	MNP (Figure 35, Figure 36)
1	53-38	Env. 175-1300	PA <50%, dominé par *Fagus* (env. 10%-15%); *Quercus* et *Corylus* ont des valeurs constantes. *Abies* augmente très légèrement. *Sphagnum*, les Apiaceae et les Cyperaceae sont bien représentées. Transition 1/2 marquée par l'augmentation nette des fréquences de *Fagus* et des Cyperaceae.	Les poils animaux et les restes d'Acariens dominent. A l'exception de *Glomus* et de HdV-495, les champignons sont peu représentés ; rares spores de HdV-18, *Bysothecium circinans* HdV-16, TM-B et de coprophiles. Quelques Zygnemataceae et spermatophores de copépodes. Le Type inconnu TM-I augmente en fin de zone.
2	38-30	Env. 1300-1510	PA toujours <50% ; *Fagus* atteint 20%, *Juniperus* et les IPPL augmenent. Les fréquences de *Sphagnum* diminuent tandis que celles des Cyperaceae atteigent leur maximum en début de zone. Transition SY2/3a marquée par une forte hausse de *Fagus*, une légère augmentation d'*Abies, Pteridium* et d'*Erica tetralix* t. et par la baisse des valeurs des Apiaceae et des Cyperaceae.	Augmentation nette des Types fongiques, en particulier des coprophiles du Groupe 1. Mis à part *Chaetomium* et *Delitschia,* tous les Types de groupes coprophiles sont représentés, dominés par *Sporormiella* et les Sordariales HdV-55A. *Glomus*, HdV-18, *Clasterosporium caricinum*, *Kretzschmaria deusta*, TM-108, TM-N, le TM-I et les cocons de *Rhabdocoela* sont régulièrement présents.
3a	30-26	Env. 1510-1600	PA >55% quand *Fagus* atteint son optimum (>30% ; 29 cm). Il décline ensuite fortement. *Abies* augmente. Les Apiaceae, les Cyperaceae et *Sphagnum*sont à des valeurs très basses. Les IPAHR, IPPL, *Juniperus* et les Cyperaceae augmentent en fin de zone.	Les fréquences des coprophiles, excepté celles d'*A. verruculosa*, chutent dans le spectre 29 cm. Premières occurrences d'*Entophlyctis lobata*. *Sporormiella,* les Sordariales HdV-55A et -55B, HdV-18 and *C. caricinum* augmentent en fin de zone tandis que les spores TM-108, TM-N et TM-O régressent.
3b	26-20	Env. 1600-1750	Les Poaceae tombent à 20% et les taxa arboréens stagnent autour de 50%. *Fagus* passe d'env. 10% à 15% tandis que les autres arbres sont stables ou décroissent (*Corylus, Abies*). Les Ericaceae, *Calluna, E. tetralix* type et *Pteridium* sont bien représentés. IPAHR et IPPL ont des valeurs plus élevés qui diminuent légèrement à 23 cm quand *Fagus* et les Poaceae augmentent.	*C. caricinum* et TM-108 diminuent tandis que HdV-18 et les coprophiles augmentent. *Sporormiella,* les Sordariales HdV-55A, -55B, et *Podospora* (HdV-368 et TM-110) sont relativement bien représentés. Les valeurs de l'ensemble de ces Types diminuent à la transition 3b/4 tandis que les Copépodes et *E. lobata* augmentent.
4	20-12	Env. 1750-1850	*Fagus, Abies* et *Quercus* augmentent et PA >55%. Les Poaceae sont à 10%-15%. Les IPPL atteignent leur minima; les IPAHR sont à des valeurs constantes. Maximum pour les Ericaceae. *Calluna, Juniperus* et *Pteridium* sont toujours bien représentés. Les Cyperaceae restent à des valeurs constantes (env. 15%).	Fréquences minimales pour les coprophiles (zone 1 mise à part). Premières occurrences de *Coniochaeta* B TM-211. HdV-18 atteint ses fréquences maximales en fin de zone (>100%TP). Transition 4/5 : les coprophiles des Groupes 1 et 2 augmentent ; HdV-18 décroit brutalement ; *K. deusta*, les Xylariaceae indiff. et *E. lobata* régressent légèrement.
5a	12-6	Env. 1850-1930	PA constant (env. 55%) tandis que les IPPL augmentent (env. 5%). *Quercus* est stable. *Fagus*, les IPPL, *Calluna, Pteridium* et les Cyperaceae déclinent en fin de zone tandis que les IPAHR augmentent.	Les fréquences des augmentent fortement en particulier *Sporormiella* et les sordariales HdV-55A. HdV-18 décroit régulièrement à des valeurs très basses, ainsi que les Copépodes et *Rhabdocoela. Glomus, B. circinans*, TM-O et *Cirrenalia* apparaissent et/ou augmentent.
5b	6-1	Env. 1930-1990	PA reste stable autour de 55% avec des valeurs constantes de *Quercus*. *Fagus* chute dans le spectre 5 cm alors que les IPPL, *E. tetralix* t. et *Betula* augmentent. Les IPAHR, les Ericaceae et *Calluna* sont à des valeurs plus basses. *Pteridium* est à son minima. *Abies* disparaît dans les niveaux supérieurs. *Fagus* augmente et oscille (15%-20%).	Hausse des valeurs de *Sporormiella* et des Sordariales HdV-55A. Les autres Types du Groupe 1 sont absents ou à de très faibles valeurs. *Coniochaeta* TM-211 n'est plus enregistré. Faibles valeurs pour le HdV-18 ; augmentation marquée de TM-O et *Helicoon.* Légère hausse des Xylariaceae indiff., *K. deusta*, *Cirrenalia* et *E. lobata* dans les niveaux supérieurs de la carotte.

Tableau 26. Description des enregistrements polliniques et non-polliniques de la séquence de Sourzay (zonation commune).

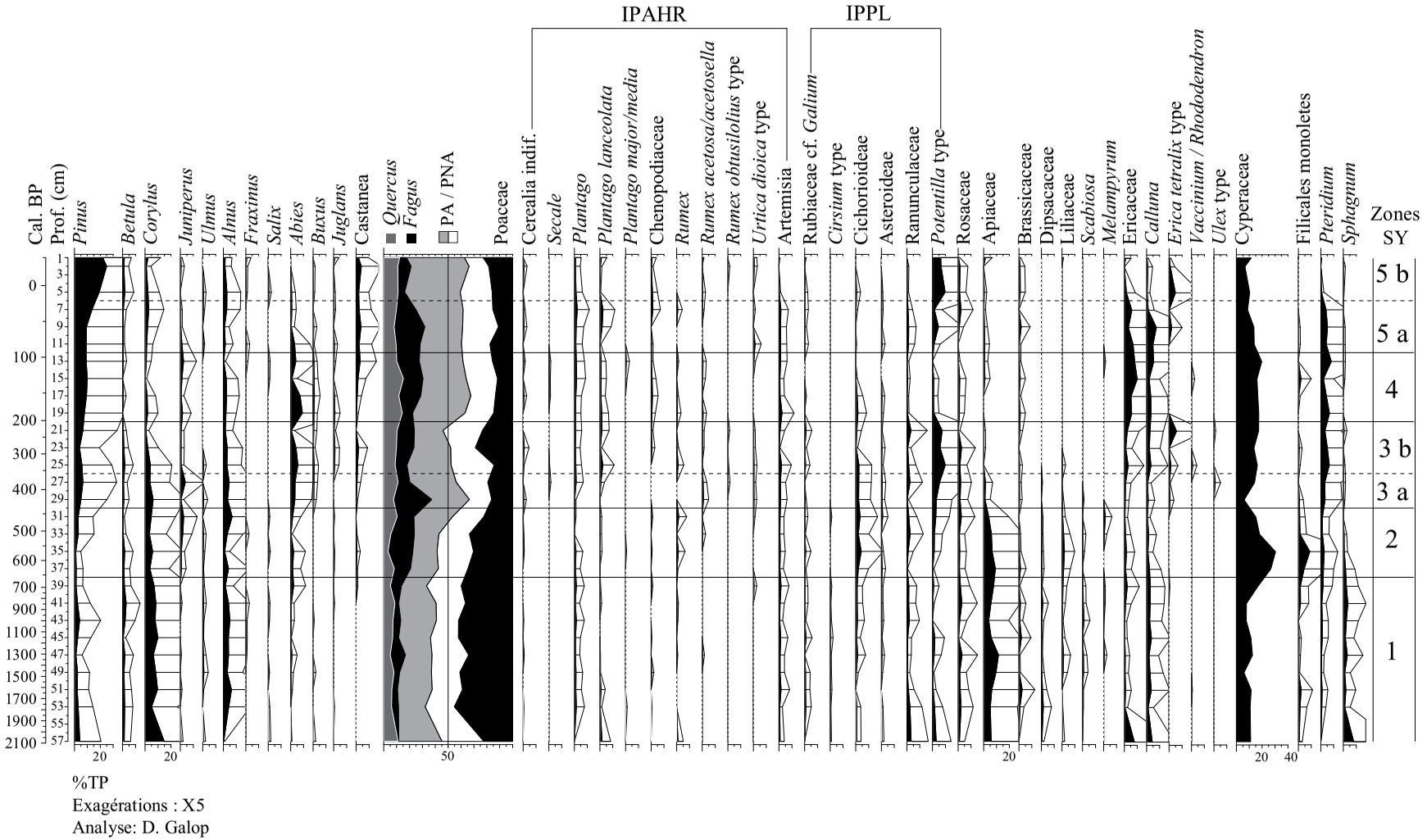


Figure 34. Diagramme pollinique simplifié de la séquence SY (en %TP). Courbes des IPAHR et des IPPL d'après Mazier *et al.* (2006 ; 2009).

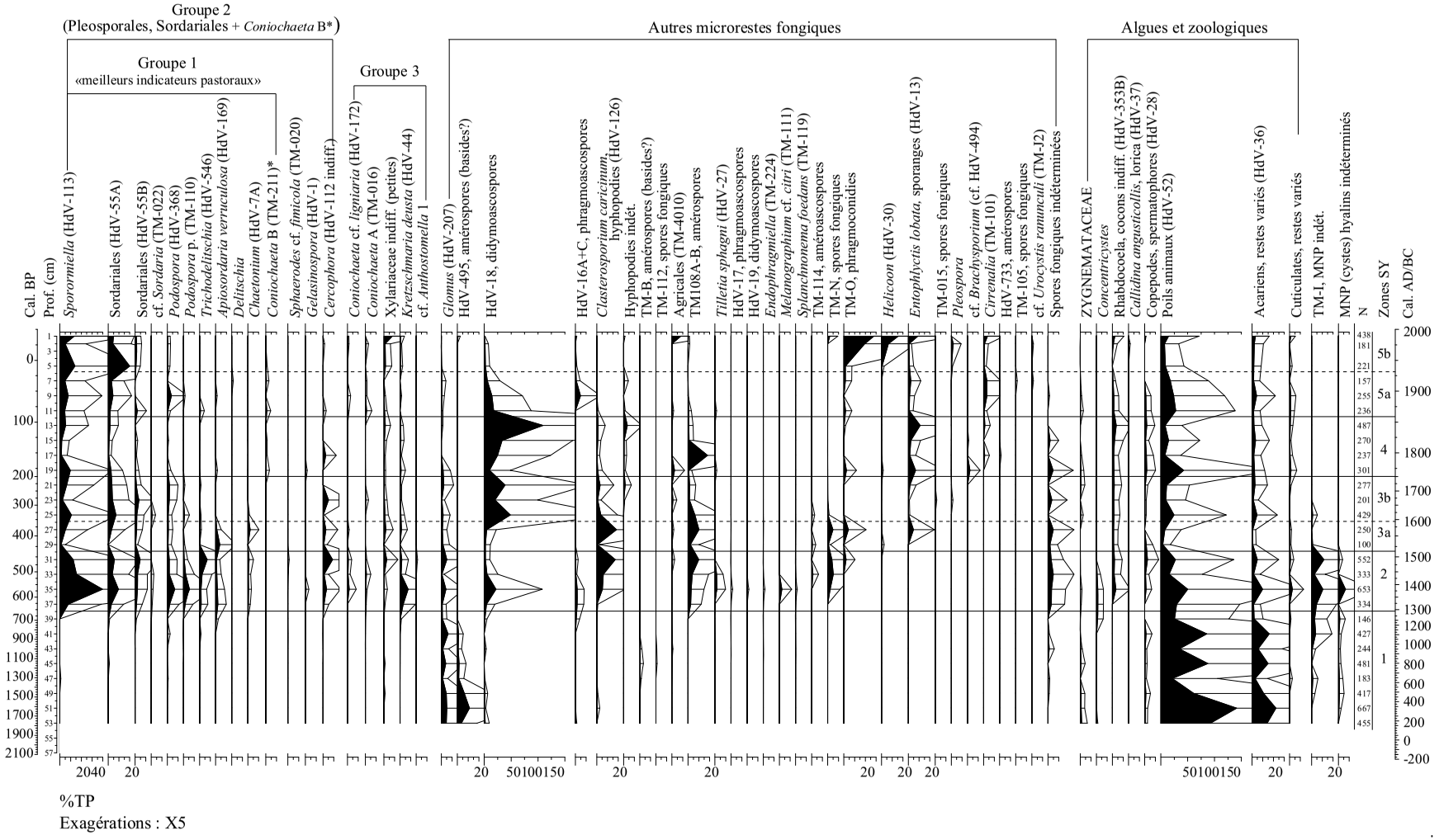


Figure 35. Diagrammes des microfossiles non-polliniques de la séquence SY (en %TP).

Dynamiques coprophiles

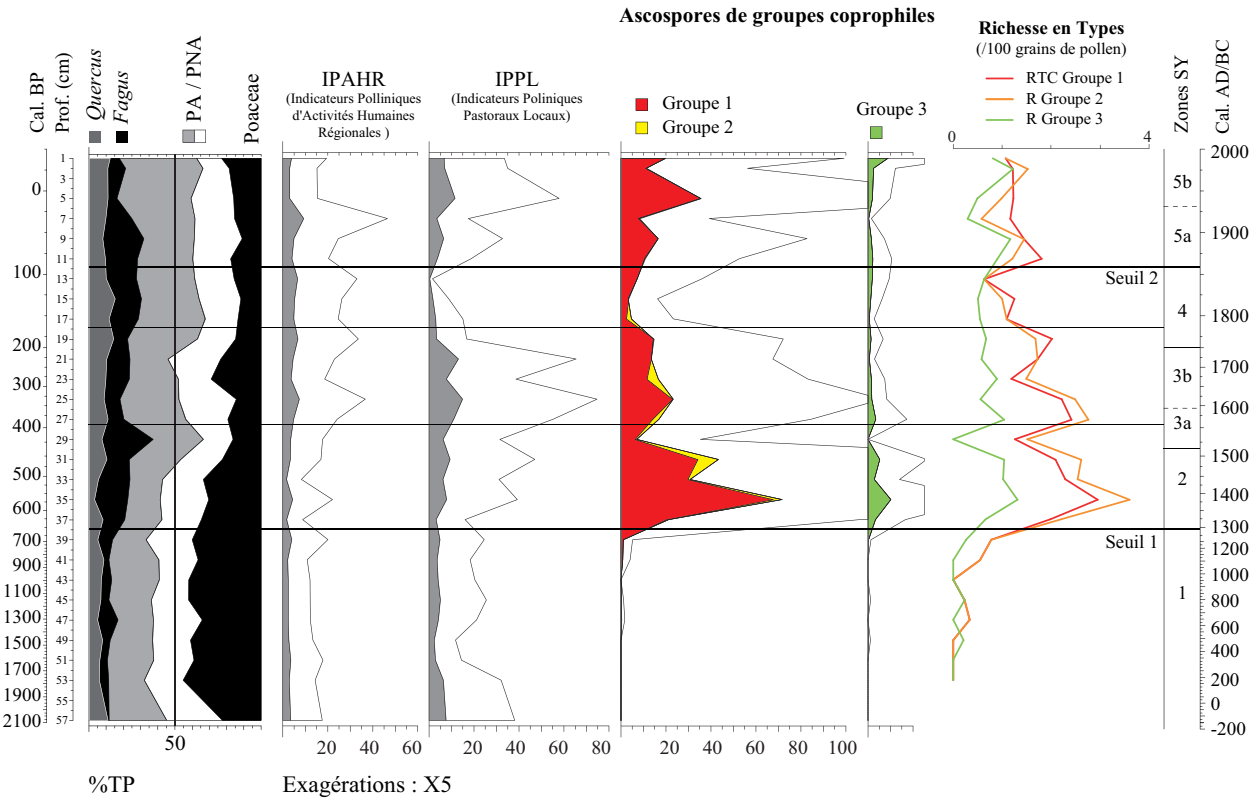


Figure 36. Courbes synthétiques des Types de spores de groupes coprophiles (sommes des %TP et richesse en Types) et polliniques de la séquence SY (échelle stratigraphique).

- ***Interprétations des zones SY***

SY1: Période Antique – Moyen Âge (env. 175 cal. BC -1280 cal AD)

Les données polliniques suggèrent un environnement ouvert (PA<50%) et pâturé (Graminées IPPL ; Figure 34, Figure 36). L'enregistrement non-pollinique est par contre difficile à interpréter en raison de la très faible quantité de microrestes (Figure 35). Les conditions locales semblent avoir été relativement humides (*Sphagnum,* Apiaceae, Cyperaceae, *Scabiosa,* quelques Zygnemataceae et spermatophores de copépodes), ce qui pourrait avoir limité le développement de certains champignons et la fréquentation du site par le bétail (pas de déposition de déjections). Bien que l'eau ne puisse stagner sur cette tourbière de pente, des phénomènes de ruissellement ont pu avoir lieu, comme semblent le montrer les chlamydospores de *Glomus* (van Geel *et al.*, 1989b). Cependant, la très forte proportion de restes très résistants d'Acariens et de poils animaux (Type où ont aussi été placées les des soies d'Acariens) semble refléter la forte concentration

sédimentaires qui caractérise cette zone (env. 78 ans / cm), indiquant ainsi une préservation sélective des MNP. Ces éléments incitent à considérer l'enregistrement non-pollinique de cette zone avec réserve.

SY2 : Fin du Moyen Âge – début de l'Epoque Moderne (env. 1280-1510 cal. AD)

Un changement dans les conditions de sédimentation et un assèchement du site sont suggérés par la réduction des spores de Zygnemataceae, le développement des Cyperaceae (dont la présence locale est confirmée par *C. caricinum*), de *B. circinans* et de *Concentricystis* (Grenfell, 1995; Carrión et Navarro, 2002). Les conditions de production et/ou de préservation des microrestes sont probablement meilleures et de nombreux Types fongiques apparaissent en même temps. Alors que la hêtraie se développe (forte hausse de *Fagus* en début de zone), la courbe des IPPL suggère que la pression de pâturage augmente. Les coprophiles des Groupes 1 et 2, qui affichent leurs maximums de %TP et de richesse dans cette zone (Figure 36), confirment la forte charge pastorale. Ils ne permettent cependant pas de discuter de l'évolution ce cette charge par rapport aux périodes précédentes puisque le premier seuil indiqué sur la Figure 36 reflète le changement dans les conditions de sédimentation et/ou de préservation des spores, et non une augmentation du signal coprophile. *K. deusta*, *Coniochaeta* A, potentiellement *Cercophora* HdV-112, *Splanchnonema foedans* et *Endophragmiella* A (spores du cortège forestier dans les référentiels) confirment l'existence de boisements non loin de la tourbière. Les spores TM-N et -O seraient quant-à elles liées à des contextes herbeux ou de landes sur et/ou autour de la tourbière.

SY3 : Epoque Moderne (env. 1510-1740 cal. AD)

Vers 1530 cal. AD (29 cm), le recul simultané des coprophiles (excepté *A. verruculosa*) et des IPPL indique une baisse de la pression pastorale dans le bassin et les environs de la tourbière. Cette réduction de la pression pastorale entraîne une régénération de la forêt (*Abies* et *Fagus*), alors que le contexte régional semble marqué par une expansion des activités humaines (augmentation des IPAHR). Par la suite, entre 1550 et 1750 cal AD environ (SY3b), le secteur est à nouveau fréquenté par les troupeaux (hausse des IPPL et des coprophiles des Groupes 1 et 2), et les hêtraies environnantes font à nouveau l'objet d'ouvertures (recul de *Fagus*). Les deux proxys (IPPL et coprophiles) donnent toutefois une image différente en terme de pression pastorale : les IPPL atteignent leur optimum dans cette zone tandis que les %TP et la richesse des Types coprophiles régressent par rapport à la zone précédente (SY2), suggérant que la charge pastorale était plus importante à fin du Moyen Âge. Un léger déclin des activités humaines régionales et locales est enregistré durant la seconde moitié du XVII^{e} siècle par les IPAHR et les IPPL. La richesse en Types coprophiles des Groupe 1 et 2 et *Sporormiella* suivent bien cette tendance mais la bonne représentation des Sordariales HdV-55, et surtout de *Podospora* HdV-368, permettent de penser que le site est toujours fréquenté par du bétail, probablement moins abondant. Le changement dans les proportions de *C. caricinum*

et des ascospores HdV-18 suggèrent une évolution dans la composition de la flore du site, avec un développement d'*Eriophorum* et une réduction des *Carex.*

SY4 : Fin de l'Epoque Moderne – Epoque Contemporaine env. 1740-1850 cal. AD

La chute des valeurs des coprophiles (%TP et richesse des Groupes 1 et 2) et des IPPL indiquent qu'une forte réduction de la fréquentation du site et de ses environs intervient dans la première moitié du XIX^{e} siècle. Cette réduction de la pression pastorale s'accompagne d'une nouvelle régénération de la forêt (*Fagus* et *Abies*), d'un développement des landes (Ericaceae, *Calluna*) et probablement d'une stabilisation des sols, comme pourrait l'indiquer l'arrêt de la courbe de *Glomus* (arrêt de phénomènes érosifs transportant les spores du sol dans la tourbière). Les fortes valeurs des ascospores HdV-18 indiquent qu'*Eriophorum* est toujours bien représenté dans la végétation de la tourbière, tandis que les valeurs sensiblement plus élevées des Copépodes et d'*Entophlyctis lobata* suggèrent respectivement que les conditions sont plus humides et plus oligotrophes (van Geel *et al.*, 1981; Kuhry, 1985). C'est dans cette période de forte réduction de charge pastorale et de développement des landes que *Coniochaeta* B apparaît à Sourzay. Ceci n'est pas sans rappeler les observations faites pour ce Type dans les référentiels, où il n'était pas associé aux contextes les plus pâturés et était plus abondant dans les landes à Ericaceae.

SY5 : Epoque Contemporaine (env. 1850-1990 cal. AD)

Cette zone correspond à une troisième grande phase d'occupation du bassin à des fins pastorales qui démarre dans la deuxième moitié du XIX^{e} siècle (SY5a). La pression pastorale semble se renforcer au début du XX^{e} siècle (plus forte hausse des IPPL, des %TP des coprophiles des Groupes 1 et 2, des Poaceae et recul de *Juniperus,* de *Calluna,* des Ericaceae, de *Pteridium* et de *Fagus* ; SY5b). La hausse des valeurs *d'Erica tetralix* dans cette phase de recul des autres taxa de landes, suggère que la plante se développe sur la tourbière, ce qui semble en bon accord avec les conditions locales, plus sèches, indiquées par le recul d'*E. lobata*, des Copépodes et par la réapparition de *B. circinans*. Enfin, il faut noter que si les %TP du Groupe 1 (dominé par *Sporormiella* et les Sordariales HdV-55A) et des IPPL indiquent de manière synchrone une augmentation de la pression pastorale dans le bassin, la richesse en Types du Groupe 1 tend à indiquer le contraire : celle-ci suit une tendance décroissante, entamée dans la zone SY2.

II.1.2. Histoire pastorale sur le versant Nord d'Occabe

Les séquences d'Occabe et de Sourzay, respectivement situées en amont et au fond du vallon de Sourzay, documentent la longue histoire de ce petit bassin versant à des échelles temporelles et avec des résolutions chronologiques et analytiques différentes. A Occabe, la chronologique comporte une grande marge d'incertitude (Figure 24) et la résolution d'analyse des MNP (tous les 5 cm en moyenne), n'autorise pas une mise en corrélation fine avec les signaux polliniques (analysés tous les 2,5 cm en moyenne). Nous nous en tiendrons donc à de grandes tendances pour les périodes antérieures à l'Antiquité, époque à partir de laquelle la séquence de Sourzay offre une chronologie plus précise des dynamiques environnementales et pastorales dans le bassin. Afin de comparer les deux séquences pour les périodes historiques, la périodisation de l'enregistrement d'Occabe s'est appuyée sur celle de Sourzay en se basant sur les tendances des principaux taxa arboréens communs aux deux séquences (phases A, B, C, D et E sur la Figure 38).

Les résultats montrent l'existance de deux périodes clés, articulées autour de l'Âge du Fer, période à laquelle la fréquentation de la tourbière d'Occabe par les troupeaux devient évidente.

Sur la période courant du Néolithique Final à l'Âge du Fer, les ascospores de groupes coprophiles de la séquence d'Occabe ont livré peu d'éléments permettant de discuter l'histoire des activités pastorales. Deux phases d'enregistrements d'ascospores de groupes coprophiles (Groupes 1 et 2) ont été difficiles à interpréter en raison de leurs fortes similitudes avec les enregistrements pré-Néolithiques (Figure 32). Durant la première de ces phases, qui se situe vers la fin du Néolithique Final et à la transition avec l'Âge du Bronze (env. 5000 et 4000 cal. BP ; **OC-NP3b**), les assemblages ne diffèrent ni qualitativement ni quantitativement de ceux du début de l'Holocène et le Groupe 2 est dominé par les *Cercophora* (HdV-112, TM-213, -237). La seconde phase, au Bronze Final (vers 3000 cal. BP ; **OC-NP3c**), voit une plus forte représentation des Types du Groupe 1 en rapport aux Types du Groupe 3, mais l'enregistrement ne diffère quantitativement pas des enregistrements précédents et, *Cercophora* HdV-112 reste le Type le plus abondant. Or, ces deux phases sont postérieures ou contemporaines de périodes d'occupation humaine attestées localement ou régionalement par l'archéologie (Blot, 1995 ; Marembert, 2000; Marembert *et al.*, 2002 ; Rendu et Campmajo, 2004) et par la palynologie (Galop *et al.*, 2001b; Galop *et al.*, 2003a; Galop, 2006).

Dans l'enregistrement pollinique de la tourbière voisine d'Artxilondo (localisée sur la Figure 25), les premiers signes d'anthropisation apparaissent dès le Néolithique Ancien, vers 7150 cal. BP (Galop, 2006). La première phase de déforestation de la chênaie y est enregistrée à la fin du Néolithique Moyen (5950-5450 cal. BP) (Galop, 2000a) tandis qu'à la même période, non loin du bassin d'Artxilondo, les premières évidences archéologiques d'activités d'élevage sont détectées dans la grotte de Mikelauen-

Zilo (Marembert, 2000; Marembert *et al.*, 2002) (Figure 37). Enfin, la présence d'un tumulus à Irau (Blot, 1995) confirme l'occupation du secteur entre le Néolithique Final et le Bronze Ancien, période où sont enregistrées les ascospores de groupes coprophiles dans la zone **OC-NP3b** de la séquence d'Occabe (Figure 37).

La période 4000-3650 cal. BP (Bronze Ancien), marque un tournant dans l'occupation du versant Nord des Pyrénées, avec une accentuation des défrichements et des activités pastorales enregistrés à toutes les altitudes (Galop, 1998; Carozza *et al.*, 2005; Galop *et al.*, 2007; Carozza et Galop, 2008). Si la séquence pollinique d'Artxilondo ne montre pas de signe évident de fréquentation pastorale à cette période (Galop *et al.*, 2007), celle d'Occabe s'inscrit dans cette dynamique (importante phase de défrichement débutant vers 4000 cal. BP, suivie d'indices polliniques attestant d'activités pastorales). Par la suite, au Bronze Moyen, alors que la grotte bergerie de Mikelauen-Zilo sert au parcage de suidés (Marembert *et al.*, 2002), les enregistrements polliniques d'Occabe attestent d'ouvertures du milieux (*Quercus,* et dans une moindre mesure *Fagus*) et d'une intensification de la fréquentation pastorale (hausse des Poaceae et des IPPL). La courte phase d'enregistrement de Types du Groupe 1 dans la zone **OC-NP3c** (Bronze Final) est postérieure de ces signaux et semble contemporaine de l'occupation d'un abri sous roche et de l'édification des premiers monuments funéraires sur le sommet d'Occabe et dans le bassin d'Artxilondo (Blot, 1995; Rendu et Campmajo, 2004) (Figure 38).

Ces éléments replacent donc les enregistrements d'Occabe dans un contexte déjà anthropisé par les premiers pasteurs Néolithiques et d'accentuation de la pression pastorale par les sociétés de l'Âge du Bronze et du Fer sur le massif d'Occabe. Ils posent par conséquent la question de la signification des assemblages de spores de groupes coprophiles observés durant ces périodes, et plus particulièrement pour les ascospores du genre *Cercophora*. Deux hypothèses peuvent être formulées :

1) La première hypothèse serait que ces enregistrements sont liés à des activités humaines et pastorales. Dans ce cas, les signaux fongiques ne peuvent être différenciés des enregistrements « naturels » précédents et sont sans analogues actuels. Cela signifierait, d'une part, que les premières introductions d'animaux domestiques n'auraient pas modifié de manière perceptible par la palynologie les mycocœnoses saprophytes et coprophiles sur la tourbière et, d'autre part, que les espèces produisant les spores des Types *Cercophora* (HdV-112 indif. et TM-247) pourraient avoir été favorisées par la présence de déjections, ce qui n'est pas le cas dans les environnements actuels des montagnes Basques et d'Ossau (cf. Parie 3.I et 3.II). En d'autres termes, les clés interprétatives établies sur la base des référentiels seraient ici inopérantes pour déceler les premiers signes d'activités pastorales.

2) La seconde hypothèse serait, qu'en conformité avec les acquis des référentiels, les assemblages d'ascospores de groupes coprophiles sont d'origine naturelle, c'est-à-dire en relation avec les déjections de

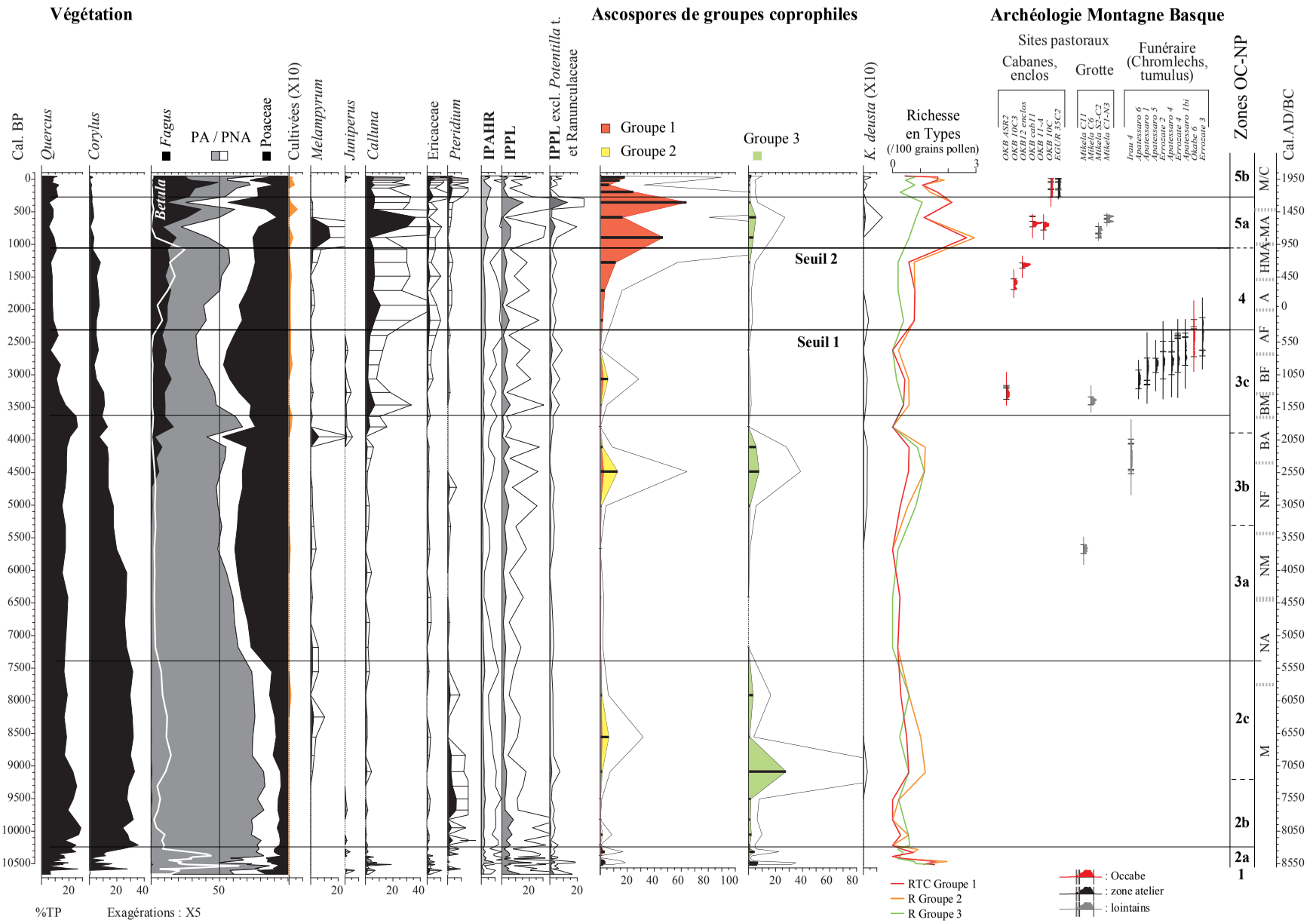
la faune sauvage ou d'autres matériaux organiques en décomposition (ex. substrats ligneux provenant des boisements voisins). La tourbière n'aurait donc pas, ou très peu, été fréquentée par les troupeaux lors des phases d'implantation et d'accentuation de la pression pastorale sur le massif d'Occabe (en particulier durant l'Âge du Bronze). Dans cette hypothèse, les conditions écologiques de tourbière n'auraient peut-être pas été propices à sa fréquentation par les animaux (ex. trop humide ou dangereuse), mais les enregistrements non-polliniques fournissent peu d'éléments pour qualifier ces conditions (peu de MNP ou Types indéterminés dans les zones NP3b et NP3c). On peut aussi penser que le contexte dans lequel se situe la tourbière d'Occabe, dans un petit vallon, sous une crête et en exposition Nord, n'était pas attractif en comparaison au plateau d'Occabe et au bassin d'Artxilondo voisins, plus vastes et au relief peu accidenté. Ce point rejoindrait les conclusions de Mazier *et al.* (2009) concernant l'évolution historique de la pression pastorale dans le bassin de Sourzay : ce petit bassin aurait été un espace marginal, utilisé à des fins pastorales lorsque la charge en bétail ne pouvait être soutenue par les grands pâturages voisins du Plateau d'Occabe et du bassin d'Artxilondo (Mazier *et al.*, 2009).

Il est difficile de trancher entre ces deux hypothèses et une comparaison avec d'autres enregistrements holocènes, tels que celui de Gabarn, et avec d'autres études portant sur les mêmes périodes seront nécessaires pour aborder ces questions.

C'est durant l'Âge du Fer que la fréquentation de la tourbière d'Occabe devient évidente et continue (hausse des %TP totales des Types du Groupe 1, principalement des Sordariales gr. HdV-55 ; **OC-NP4)**. L'augmentation de la pression pastorale qui y est enregistrée entre la fin de l'Antiquité et le Haut Moyen Âge (augmentation des ascospores du Groupe 1 à la fin de la zone **OC-NP4**), pourrait être en relation avec l'installation d'une cabane (OKB10C3) et d'un enclos (OKB12) sur le sommet d'Occabe (Figure 37 ; Figure 38). A cette période, la tourbière d'Occabe était cernée, et probablement colonisée, par une boulaie (cf. courbes de *Betula* et des spores d'anamorphes forestiers ; Figure 38) alors que le fond du vallon de Sourzay était relativement ouvert (Figure 38) et occupé par une mosaïque de végétation comprenant des landes et des pelouses humides extensivement pâturées (Mazier *et al.* 2009).

La boulaie et les boisements situés aux abords de la tourbière d'Occabe ont fait l'objet d'un déboisement au début du Moyen Âge (fin de la phase A : chute de *Betula,* puis de *Quercus* et *Fagus*) qui s'est accompagné d'une forte augmentation de la charge pastorale sur la tourbière (la quasi-totalité des Types coprophiles du Groupe 1 sont enregistrés).

Figure 37 (page suivante). Ascospores de groupes coprophiles et principales courbes polliniques de la séquence OC (échelle chronologique). Probabilités des datations des sites archéologiques pastoraux (zone atelier et montagne Basque) calibrées à 2 σ, d'après Blot (1989, 1995), Marembert *et al.* (2002), Rendu et Campmajo (2004), Mazier *et al.* (2009).


Végétation
Ascospores de groupes coprophiles
Archéologie Montagne Basque
Cal. BP
Quercus
Corylus
Fagus
PA / PNA
Poaceae
Cultivées (X10)
Melampyrum
Juniperus
Calluna
Ericaceae
Pteridium
IPAHR
IPPL
IPPL excl. Potentilla t. et Ranunculaceae
Groupe 1
Groupe 2
Groupe 3
K. deusta (X10)
Richesse en Types (/100 grains pollen)
Sites pastoraux
Cabanes, enclos
Grotte
Funéraire (Chromlechs, tumulus)
Zones OC-NP
Cal.AD/BC
Betula
Seuil 2
Seuil 1
%TP
Exagérations : X5
RTC Groupe 1
R Groupe 2
R Groupe 3
: Occabe
: zone atelier
: lointains

A Sourzay, ce déboisement est peu perceptible et les IPPL n'augmentent pas de manière aussi marquée qu'à Occabe (les MNP, mal préservés, ne permettent pas de discuter de cette période). Ceci suggère que la pression pastorale s'intensifie au début du Moyen Âge dans la partie haute du vallon et/ou sur le plateau d'Occabe alors que le fond du vallon de Sourzay reste pâturé de manière extensive. Cette hypothèse semble accréditée par les données archéologiques qui montrent que cette phase d'ouverture et de mise en pâture de la partie haute du bassin est synchrone de l'installation de sites pastoraux sur le plateau d'Occabe (OKBcab11 et OKB11A ; Figure 38), situé juste au dessus de la tourbière.

Dans une étude antérieure, Mazier et al. (2009) ont croisé approches polliniques modernes et fossiles, microfossiles non-polliniques, archéologie et sources historiques pour décrire de manière fine et exhaustive les évolutions du couvert végétal en relation avec les activités pastorales dans le bassin de Sourzay. Nous ne reviendrons pas ici en détail sur cette étude mais en rappellerons les points à mettre en relation avec les grandes tendances décrites par les ascospores de groupes coprophiles. Ces dernières et les IPPL, indiquent à Sourzay (à Occabe les phases B et C ne sont représentées que par un spectre de MNP, donc difficilement discutables), trois phases principales d'augmentation de la pression pastorale dans le bassin, entrecoupées de deux phases de recul centrées sur 1500-1550 cal. AD et 1750-1830 cal. AD. On pourrait penser que ces phases de réduction de la fréquentation pastorale à Sourzay puissent être en relation avec la péjoration climatique du 'Petit Âge Glaciaire' (Büntgen *et al.*, 2008; Millet *et al.*, 2009; Morellón *et al.*, 2009; Guiot *et al.*, 2010), dont l'existence et l'impact ont été localement mis en évidence par l'étude dendroclimatique des hêtres d'Iraty (Bourquin-Mignot et Girardclos, 2001). Toutefois, la première phase de recul des activités pastorales dans le bassin s'inscrit dans un contexte de croissance de la démographie et des activités humaines qui a marqué le XVI^{eme} siècle dans les montagnes Basques (Goyhenetche, 2001; Legaz, 2005) ; croissance qui est également bien reflétée par les indicateurs polliniques régionaux d'activités humaines (IPAHR). Dans ce contexte, la déprise pastorale du bassin de Sourzay a été expliquée par un changement dans la gestion des espaces pastoraux, privilégiant d'autres secteurs que celui de Sourzay (Mazier *et al.* 2009). La seconde phase de recul des activités pastorales serait quant-à elle liée à des conflits territoriaux et militaires entre la France et l'Espagne et/ou à des conflits d'usage entre activités forestières et pastorales (Brocas et Legaz, 2005; Mazier *et al.,* 2009). Ce seraient donc des faits politiques et socio-économiques qui auraient prioritairement présidé au recul du pastoralisme dans le bassin, et non seulement les contraintes climatiques. Les épisodes froids et humides du Petit Âge Glaciaire ont probablement eu des effets limités sur les activités pastorales dans cette zone de moyenne montagne soumise à une forte pression anthropique.

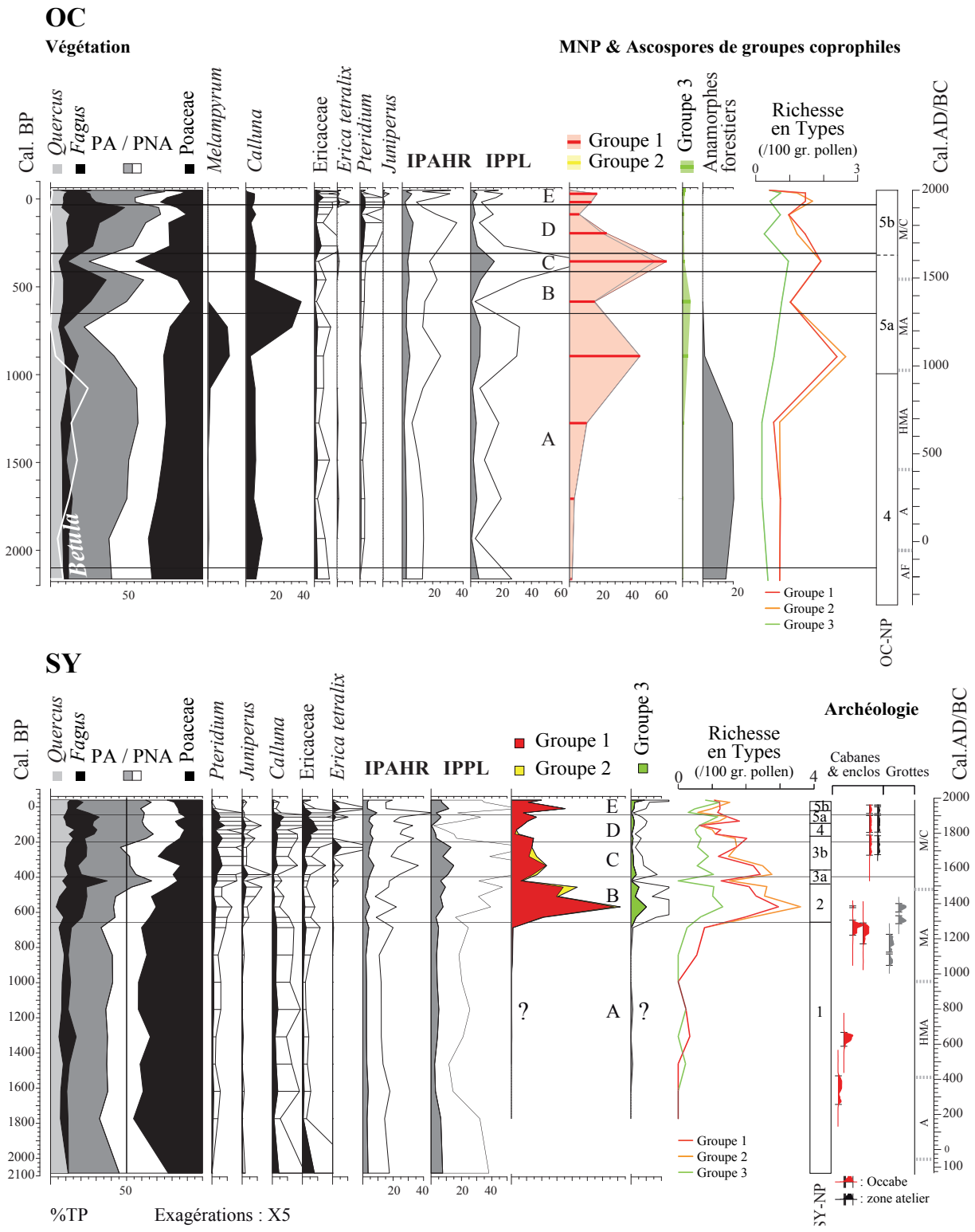


Figure 38. Ascospores de groupes coprophiles et principales courbes polliniques des séquences SY et OC sur les deux derniers millénaires (échelle chronologique). Les zones A, B, C, D et E délimitent les phases communes aux deux séquences. Probabilités des datations des sites archéologiques pastoraux (zone atelier et montagne Basque) calibrées à 2 σ, d'après Marembert *et al.* (2002), Rendu et Campmajo (2004), Mazier *et al.* (2009).

II.2. Cirque d'Anéou : séquence de Lalagüe

II.2.1. Résultats et interprétations

La tourbière de Lalagüe est le plus petit des quatre sites sondés (6x20 m), située à proximité immédiate de structures archéologiques pastorales dont certaines, en amont de la tourbière, ont été fouillées et datées (Calastrenc et Lemaitre, 2010; Calastrenc *et al.*, 2010; Le Couédic, 2010; Rendu *et al.*, in press). Ce petit site étant en position d'abri, nous pouvons penser que les spectres sont fortement locaux (Jacobson et Bradshaw, 1981; Sugita, 1993, 1994). Des apports régionaux ne peuvent toutefois être exclus, notamment depuis le versant Sud de la chaîne via les flux estivaux venant d'Espagne et passant par le col du Pourtalet (Hourcade *et. al*, 1978) vers lequel le replat de Lalagüe est le plus largement exposé. Coprophiles et signaux polliniques porteront donc une image fortement locale des dyanmiques pastorales sur le replat de Lalagüe, que nous pourrons tenter de mettre en relation avec la chronologie de ces sites archéologiques environnants. Les diagrammes pollinique et non-pollinique sont présentés respectivement dans la Figure 39 et la Figure 40. Une description en est donnée dans le Tableau suivant (Tableau 27). La Figure 41 présente les courbes synthétiques des ascospores de Groupes coprophiles (%TP et richesse) et des principaux types polliniques.

- ***Résultats***

Pollen Zones AN-P (Figure 39)	MNP Zones AN-NP (Figure 40)
1a : 114,5-93 cm - Env. 125 cal. BC-1200 cal. AD PA/PNA à des valeurs Extrêmement basses et décroit de 20% à 12% env. *Pinus*, très faiblement représenté, décroit sensiblement (de 10-15% à <10%). *Abies, Fagus, Betula, Corylus* et *Quercus* sont <5%. Occurrences de *Salix, Sorbus, Juniperus*, *Calluna, Vaccinium/Rhododendron.* Poaceae autour de 50%. Cyperaceae autour de 15%. Autres herbacées dominées par les Apiaceae, Ranunculaceae, *Plantago, P. alpina* t., Dipsacaceae, *Scabiosa.*	**1a : 114,5-105 cm -Env. 125 cal. BC-300 cal. AD** Relativement peu de MNP. Faibles valeurs de cf. *Scleroderma* (HdV-495/TM-C3), cf. *Agrocybe* (TM-4010B), Hyphopodies TM-504, *Sporormiella, A. verruculosa*, Sordariales HdV-55 indiff., *Coniochaeta* B. Occurrences de Zygnemataceae et des MNP hyalins TM-4009AB, HdV-181.
1b : 93-76 cm – Env. 1200-1400 cal. AD PA/PNA régresse légèrement (10% en fin de zone) Réduction sensible de *Pinus, Corylus* et *Betula.* *Abies* et *Fagus* augmentent en début de zone, puis régressent (à partir de 86 cm). Occurrences de *Salix, Sorbus, Juniperus*, *Calluna, Vaccinium/Rhododendron.* Les Poaceae atteignent à 60% en fin de zone. Les Cyperaceae atteignent 25% en fin de zone Plus fortes valeurs de *Plantago* et *P. alpina*. Légère hausse des Fabaceae. Réduction de *Rumex*, Dipsacaceae, *Scabiosa,* Apiaceae.	**1b : 105-91 cm – Env. 300 – 1250 cal. AD** Arrivée/légère hausse de HdV-729, TM-503, HdV-200, Fructifications indiff. *Spirogyra* et TM-4009AB augmentent sensiblement et décroissent en fin de zone. Occurrences de Zygnemataceae (ZYGNEMA, MOUGEOTIA, cf. HdV-74, TM-517), MNP hyalins (TM-4038/39, -038, cf. HdV-182, TM-4130, cf. HdV181), *Rhabdocoela, Callidina angusticollis,* Copépodes. Légère hausse de *Sporormiella*, *Podospora*, *A. verruculosa*, Sordariales gr. HdV-55, *Coniochaeta* B. La majorité de ces courbes régressent à 100-98 cm.
	1c : 91-76 cm – Env. 1250-1400 cal. AD Fructifications indiff., HdV-729 et TM-4009 augmentent (pic à 88 cm) ; HdV-200 régresse. Hausse de TM-N, -Nb puis -4005 et -4036. Forte augmentation de *Sporormiella* (début de zone), puis *Coniochaeta* B., puis *A. verruculosa*. Sordariales plus fréquentes.
1c. 76-63 cm – Env. 1400-1540 cal. AD PA/PNA atteint 20% (fin de zone). Légère hausse d'*Abies* et *Pinus*. Valeurs basses de *Fagus* et *Quercus* et surtout de *Betula* et *Corylus.* Réduction des Poaceae en fin de zone. Cyperaceae ~20% et à 35% en fin de zone. Augmentation de *R. acetosa/acetosella* t., Chenopodiaceae, Urticaceae, *Plantago lanceolada*, Fabaceae. Baisse sensible de *P. alpina* t., Apiaceae, Caryophyllaceae, *P. media, Galium,* Rubiaceae. Ces taxa augmentent à la **transition 1c/2a** avec *Artemisia,* Urticaceae, *P. lanceolata*, Cichorioideae, Ericaceae et *Fagus*. Forte hausse des Cyperaceae.	**2a: 76-60 cm – Env. 1400-1560 cal. AD** Forte hausse des PEDIASTRUM et *P. angulosum* var. *angulosum.* Apparition de *Chloromonas* cf. *nivalis* et de *Scenedesmus.* Ce dernier augmente en fin de zone avec SPIROGYRA. cf. *Persiciospora* HdV-124 arrive et augmente fortement avec HdV-729. Hausse de TM-4092, Cuticulates, *Rhabdocoela, Gyratrix*. TM-B, -N, -Nb, -4005, -4036 et -503 bien représentés. Coprophiles dominés par *Sporormiella*, puis Sordariales HdV-55-55A, *A. verruculosa, Podospora* HdV-368, *Coniochaeta* B. Sordariales de la zone 1c toujours présentes
2a. 63-45 cm – Env. 1540-1680 cal. AD PA/PNA ~15% avec *Pinus* ~10%. *Abies, Fagus, Quercus* <5%. Occurrences de *Betula, Salix, Corylus, Alnus* et *Buxus*. Occurrences/faibles valeurs de *Juniperus*, Ericaceae, *Calluna*, *Pteridium.* Poaceae augmentent sensiblement (restent < 50%). Cyperaceae augmentent et >50% en fin de zone. Autres herbacées dominées par les Apiaceae, Ranunculaceae, *Plantago*, *P. alpina.* Bonne représentation des Chenopodiaceae, Urticaceae, *Artemisia, P. lanceolata, Potentilla* t., Asteroideae, Cichorioideae, Rosaceae, Dipsacaceae …	**2b: 60-45 cm – Env. 1560-1680 cal. AD** Optimum de *Scenedesmus* (54 cm). Réduction des PEDIASTRUM, *C.* cf. *nivalis*, Fructifications indiff. et TM-503 régressent. HdV-729 régresse après un pic à 58 cm, suivi d'un pic de cf. *Persiciospora* HdV-124. Réduction des hyphopodies *C. caricinum* et TM-504 (fin de zone)**.** HdV-18 augmente (fin de zone). *Sporormiella* à des valeurs sensiblement inférieures. Autres Sordariales du Groupe 1 moins fréquentes. Plus d'occurrences des Coniochaetaceae et Xylariaceae TM-208, -016, TM-X2B, Xylariaceae indiff. et *K. deusta.*
2b. 45-25 cm – Env. 1680-1825 cal. AD **Début de zone (avant 33 cm):** PA/PNA passe de 20% à 10%. *Abies* régresse. Les Poaceae atteignent >50%, puis régressent fortement. Hausse des Chenopodiaceae, puis des Urticaceae, Brassicaceae, Asteroideae, Cichorioideae. Les Cyperaceae passent de >60% à 50%. **Après 33 cm** : PA/PNA à 20-25%. Hausse de *Pinus* (10%),	**3a: 45-22 cm – Env. 1680-1850 cal. AD** Valeurs fluctuantes des spores TM-N, -Nb, -4005 et -4036. Ce dernier devient dominant *Scenedesmus* et PEDIASTRUM à des valeurs réduites. Dernières occurrences de *C.* cf. *nivalis*. Hausse forte de HdV-729, intercalée de l'optimum de cf. *Persiciospora* HdV-124 (39-27 cm). HdV-18 présent avant et après cet optimum.

Fagus, Buxus, *Corylus, Juniperus*, Ericaceae. *Quercus* régresse. Les Poaceae passent de <40% à >45%. Les Cyperaceae atteignent 90% (31 cm). Plus forte représentation des Ranunculaceae et des Apiaceae. Régression faible pour *Plantago*, *P. alpina ;* marquée pour les Rubiaceae, *Rumex*, *Cirsium* t.	Reprise des courbes de cf. *Xylomyces* et TM-4068 en fin de zone Plus fortes représentation des Cuticulates, *Rhabdocoela*, Cladocères. Occurrences de Copépodes, *Gyratrix,* et des (œufs/cystes ?) TM-4092, -520, -4031. Valeurs fluctuantes mais globalement plus basses des coprophiles, sauf pour *Sporormiella* ; Moins d'occurrences des Sordariales des Groupes 1 et 2.
2c. 25-15 cm – Env. 1825-1900 cal. AD PA/PNA autour de 20%. Pinus à 10% env. Hausse de *Quercus* (reste <5%), *Abies, Betula, Corylus, Alnus*. Réduction des Ericaceae et *Juniperus*. Poaceae augmentent >50%. Cyperaceae régressent fortement de 60% à <45%. Chute marquée en milieu de zone (23-22 cm) des Chenopodiaceae, *Artemisia,* Ranunculaceae, *Plantago media* t, *P. alpina* t., *Potentilla* t., et des Cyperaceae. Valeurs inchangées ou plus élevées de *Plantago, Rumex acetosa/acetosella* t., *Potentilla* t. et *Pteridium.* **Transition 2c/3** : Augmentation de PA/PNA avec *Pinus, Fagus, Quercus* et *P. alpina* t. Baisse de *Plantago* et des Cyperaceae ; arrêt de la courbe d'*Artemisia.*	**Après 33 cm** : *Sporormiella* et *Podospora* HdV-368 régressent sensiblement ; *A. verruculosa*, *Chaetomium* HdV-7A, Sordariales TM-319, *Coniochaeta* B augmentent. Ces Types régressent en fin de zone. Occurrences répétées de Coniochaetaceae et Xylariaceae. **3b : 22-11,5 cm – Env. 1850-1925 cal. AD** Chute marquée et continue de HdV-729 ; cf. *Persiciospora* HdV-124 à des valeurs très réduites. HdV-18, cf. *Xylomyces*, TM-4068 et TM-200 marquent la zone. Scenedesmus et PEDIASTRUM à minima. Peu de Zygnemataceae excepté SPIROGYRA. Moins de microrestes zoologiques qu'en 3a Réduction plus marquée des coprophiles qui ont leurs valeurs les plus basses (excepté zones 1a-b).
3. 15-1,5 cm – Env. 1900 cal. AD-actuel PA/PNA augmente progressivement (de 25% à 35%) avec *Pinus* (>15%), *Fagus* et *Quercus* (>5% chacun).	**4 : 11,5-1,5 cm – Env. 1925 cal. AD - actuel**
Niveaux 8,5 à 5,5 cm : trois niveaux où les très fortes valeurs de Poaceae (>60% à 93%) faussent l'enregistrement des autres palynomorphes. Ces niveaux ne sont pas pris en compte	
Hausse de *Calluna* puis réduction en fin de zone. Poaceae ~50%. Forte chute des Cyperaceae (30% à 15%), *Plantago*, *P. alpina* t., Apiaceae. Bonne représentation/augmentation des Ranunculaceae, Urticaceae, Brassicaceae.	HdV-729 continue de décroitre. Arrêt de HdV-18. Hausse marquée de cf. *Persiciospora* HdV-124 et TM-4009. Hausse de TM-4068, -4036 , Fructifications indiff. Augmentation de TM-4038/4039. Forte hausse des coprophiles du groupe 1 (*Sporormiella*, Sordariales HdV-55-55A, *Podospora* HdV-368, *Podospora* p. Sordariales TM-022 indiff, *Coniochaeta* B…).

Tableau 27. Descriptions des zones polliniques et non-polliniques de la séquence AN.

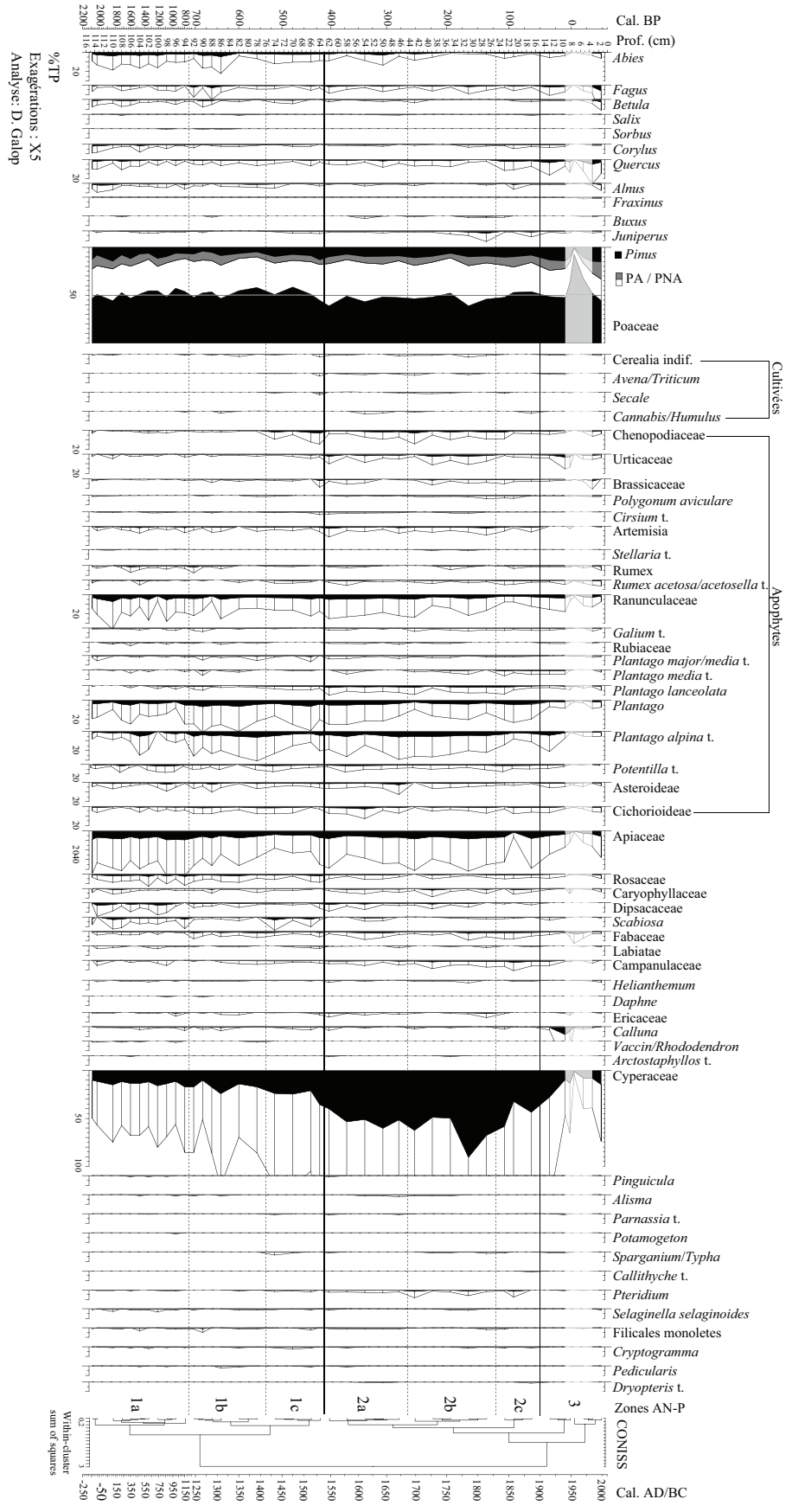


Figure 39. Diagramme pollinique simplifié de la séquence AN (%TP).

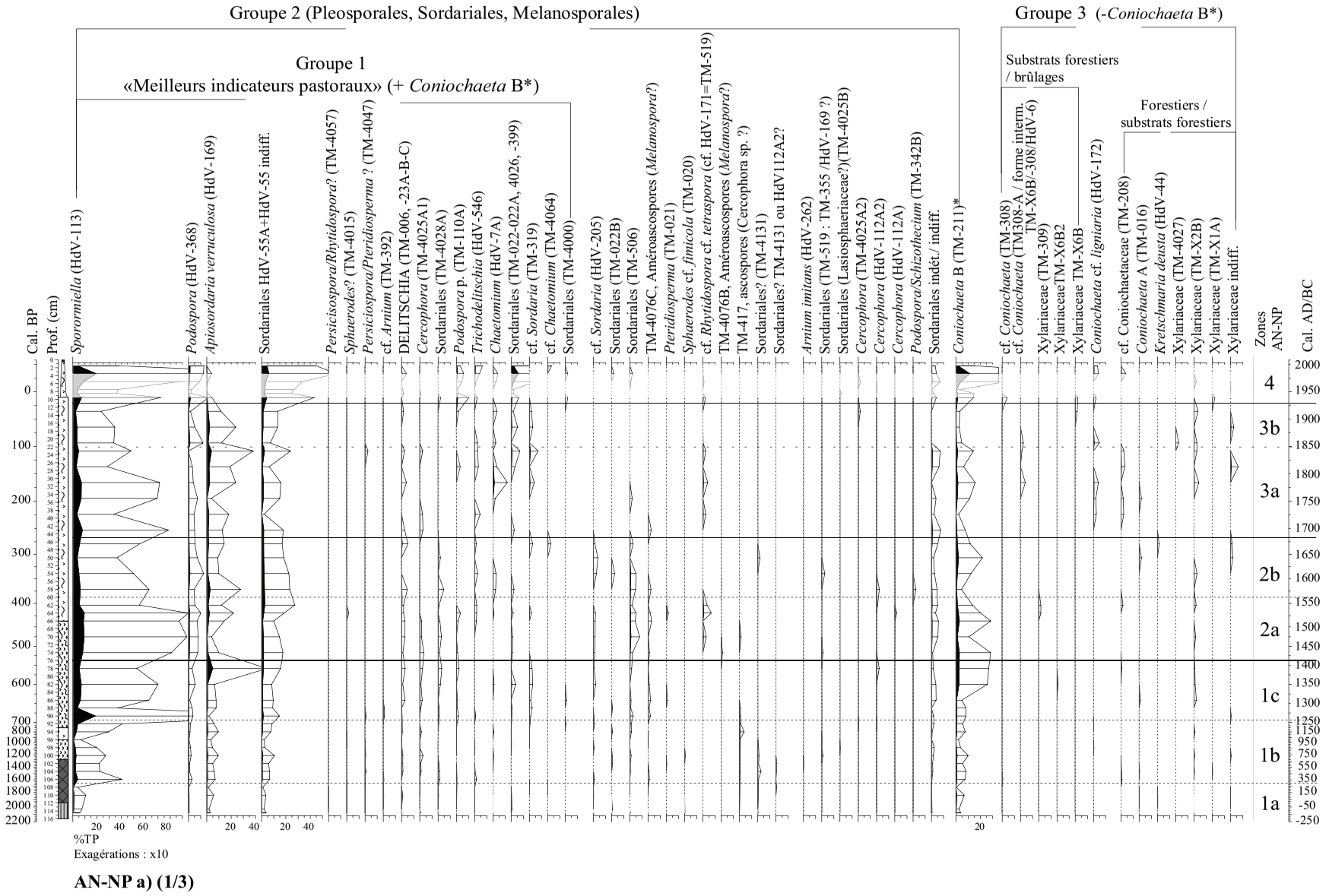
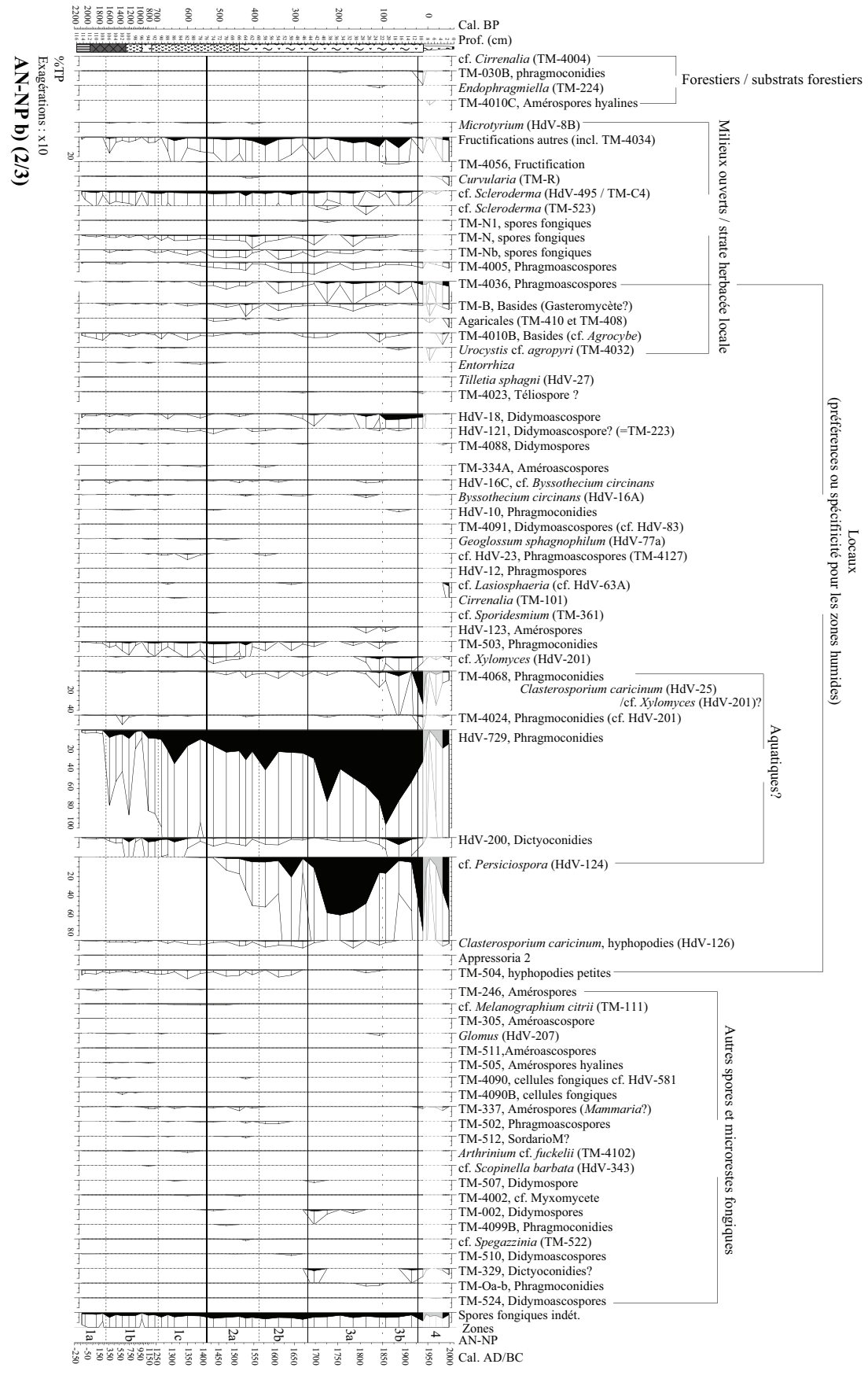
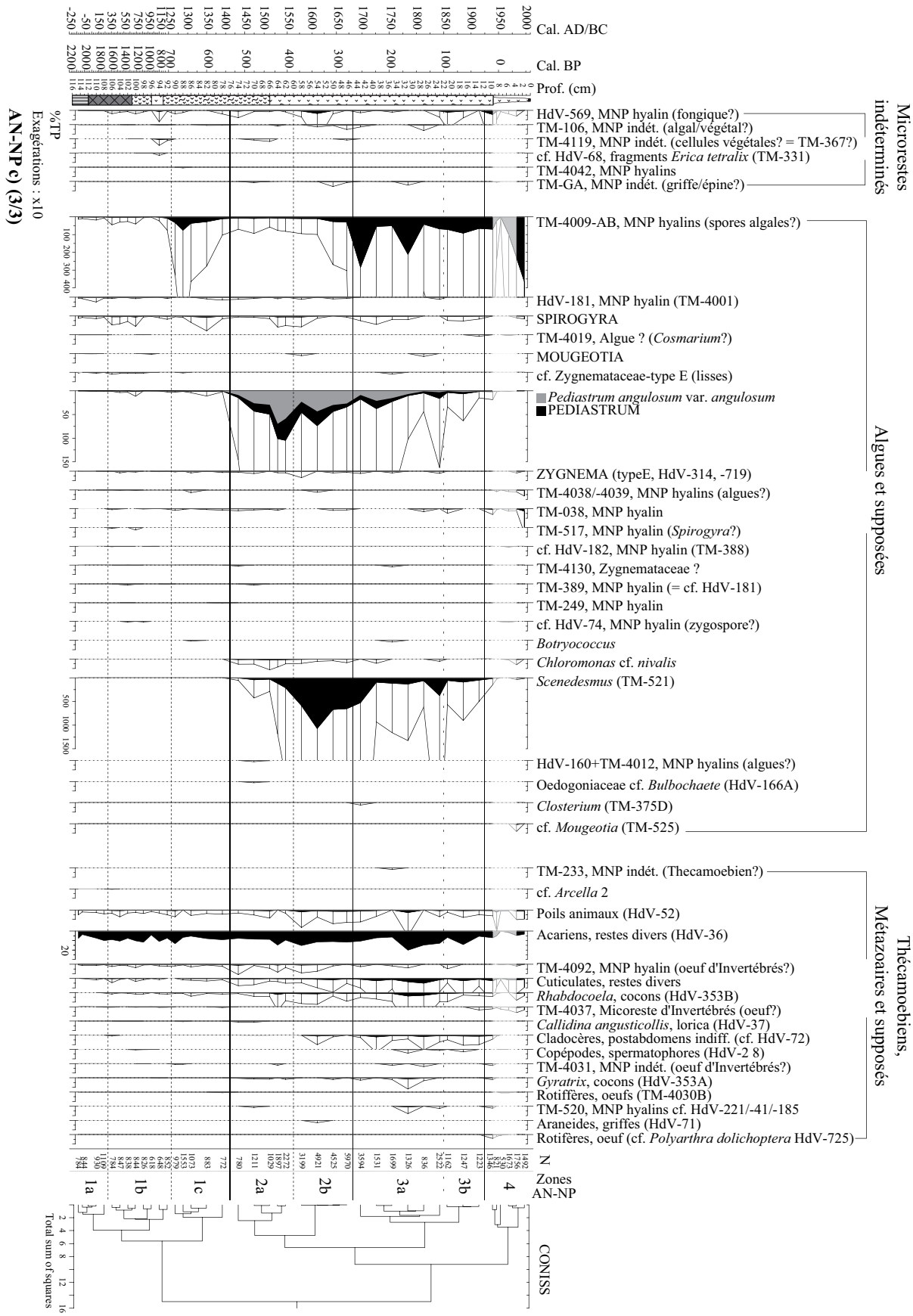


Figure 40 a-c. Diagramme des microfossiles non-polliniques de la séquence AN (%TP).


AN-NP b) (2/3)
%TP
Exagérations : x10
Cal. BP
Prof. (cm)
cf. Cirrenalia (TM-4004)
TM-030B, phragmoconidies
Endophragmiella (TM-224)
TM-4010C, Amérospores hyalines
Forestiers / substrats forestiers
Microtyrium (HdV-8B)
Fructifications autres (incl. TM-4034)
TM-4056, Fructification
Curvularia (TM-R)
cf. Scleroderma (HdV-495 / TM-C4)
cf. Scleroderma (TM-523)
TM-N1, spores fongiques
TM-N, spores fongiques
TM-Nb, spores fongiques
TM-4005, Phragmoascospores
TM-4036, Phragmoascospores
TM-B, Basides (Gasteromycète?)
Agaricales (TM-410 et TM-408)
TM-4010B, Basides (cf. Agrocybe)
Urocystis cf. agropyri (TM-4032)
Milieux ouverts / strate herbacée locale
Entorrhiza
Tilletia sphagni (HdV-27)
TM-4023, Téliospore ?
HdV-18, Didymoascospore
HdV-121, Didymoascospore? (=TM-223)
TM-4088, Didymospores
TM-334A, Améroascospores
HdV-16C, cf. Byssothecium circinans
Byssothecium circinans (HdV-16A)
HdV-10, Phragmoconidies
TM-4091, Didymoascospores (cf. HdV-83)
Geoglossum sphagnophilum (HdV-77a)
cf. HdV-23, Phragmoascospores (TM-4127)
HdV-12, Phragmospores
cf. Lasiosphaeria (cf. HdV-63A)
Cirrenalia (TM-101)
cf. Sporidesmium (TM-361)
HdV-123, Amérospores
TM-503, Phragmoconidies
cf. Xylomyces (HdV-201)
TM-4068, Phragmoconidies
Clasterosporium caricinum (HdV-25)
/cf. Xylomyces (HdV-201)?
TM-4024, Phragmoconidies (cf. HdV-201)
HdV-729, Phragmoconidies
HdV-200, Dictyoconidies
cf. Persiciospora (HdV-124)
Aquatiques?
Clasterosporium caricinum, hyphopodies (HdV-126)
Appressoria 2
TM-504, hyphopodies petites
Locaux
(préférences ou spécificité pour les zones humides)
TM-246, Amérospores
cf. Melanographium citrii (TM-111)
TM-305, Améroascospore
Glomus (HdV-207)
TM-511,Améroascospores
TM-505, Amérospores hyalines
TM-4090, cellules fongiques cf. HdV-581
TM-4090B, cellules fongiques
TM-337, Amérospores (Mammaria?)
TM-502, Phragmoascospores
TM-512, SordarioM?
Arthrinium cf. fuckelii (TM-4102)
cf. Scopinella barbata (HdV-343)
TM-507, Didymospore
TM-4002, cf. Myxomycete
TM-002, Didymospores
TM-4099B, Phragmoconidies
cf. Spegazzinia (TM-522)
TM-510, Didymoascospores
TM-329, Dictyoconidies?
TM-Oa-b, Phragmoconidies
TM-524, Didymoascospores
Spores fongiques indét.
Autres spores et microrestes fongiques
Zones
1a
1b
1c
2a
2b
3a
3b
4
AN-NP
Cal. AD/BC


AN-NP c) (3/3)
%TP
Exagérations : x10
Cal. AD/BC
Cal. BP
Prof. (cm)
Microrestes indéterminés
HdV-569, MNP hyalin (fongique?)
TM-106, MNP indét. (algal/végétal?)
TM-4119, MNP indét. (cellules végétales? = TM-367?)
cf. HdV-68, fragments Erica tetralix (TM-331)
TM-4042, MNP hyalins
TM-GA, MNP indét. (griffe/épine?)
Algues et supposées
TM-4009-AB, MNP hyalins (spores algales?)
HdV-181, MNP hyalin (TM-4001)
SPIROGYRA
TM-4019, Algue ? (Cosmarium?)
MOUGEOTIA
cf. Zygnemataceae-type E (lisses)
Pediastrum angulosum var. angulosum
PEDIASTRUM
ZYGNEMA (typeE, HdV-314, -719)
TM-4038/-4039, MNP hyalins (algues?)
TM-038, MNP hyalin
TM-517, MNP hyalin (Spirogyra?)
cf. HdV-182, MNP hyalin (TM-388)
TM-4130, Zygnemataceae ?
TM-389, MNP hyalin (= cf. HdV-181)
TM-249, MNP hyalin
cf. HdV-74, MNP hyalin (zygospore?)
Botryococcus
Chloromonas cf. nivalis
Scenedesmus (TM-521)
HdV-160+TM-4012, MNP hyalins (algues?)
Oedogoniaceae cf. Bulbochaete (HdV-166A)
Closterium (TM-375D)
cf. Mougeotia (TM-525)
Thécamoebiens, Métazoaires et supposés
TM-233, MNP indét. (Thecamoebien?)
cf. Arcella 2
Poils animaux (HdV-52)
Acariens, restes divers (HdV-36)
TM-4092, MNP hyalin (oeuf d'Invertébrés?)
Cuticulates, restes divers
Rhabdocoela, cocons (HdV-353B)
TM-4037, Micoreste d'Invertébrés (oeuf?)
Callidina angusticollis, lorica (HdV-37)
Cladocères, postabdomens indiff. (cf. HdV-72)
Copépodes, spermatophores (HdV-2 8)
TM-4031, MNP indét. (oeuf d'Invertébrés?)
Gyratrix, cocons (HdV-353A)
Rotifères, oeufs (TM-4030B)
TM-520, MNP hyalins cf. HdV-221/-41/-185
Araneides, griffes (HdV-71)
Rotifères, oeuf (cf. Polyarthra dolichoptera HdV-725)
N
Zones AN-NP
1a
1b
1c
2a
2b
3a
3b
4
CONISS
Total sum of squares

Dynamiques coprophiles

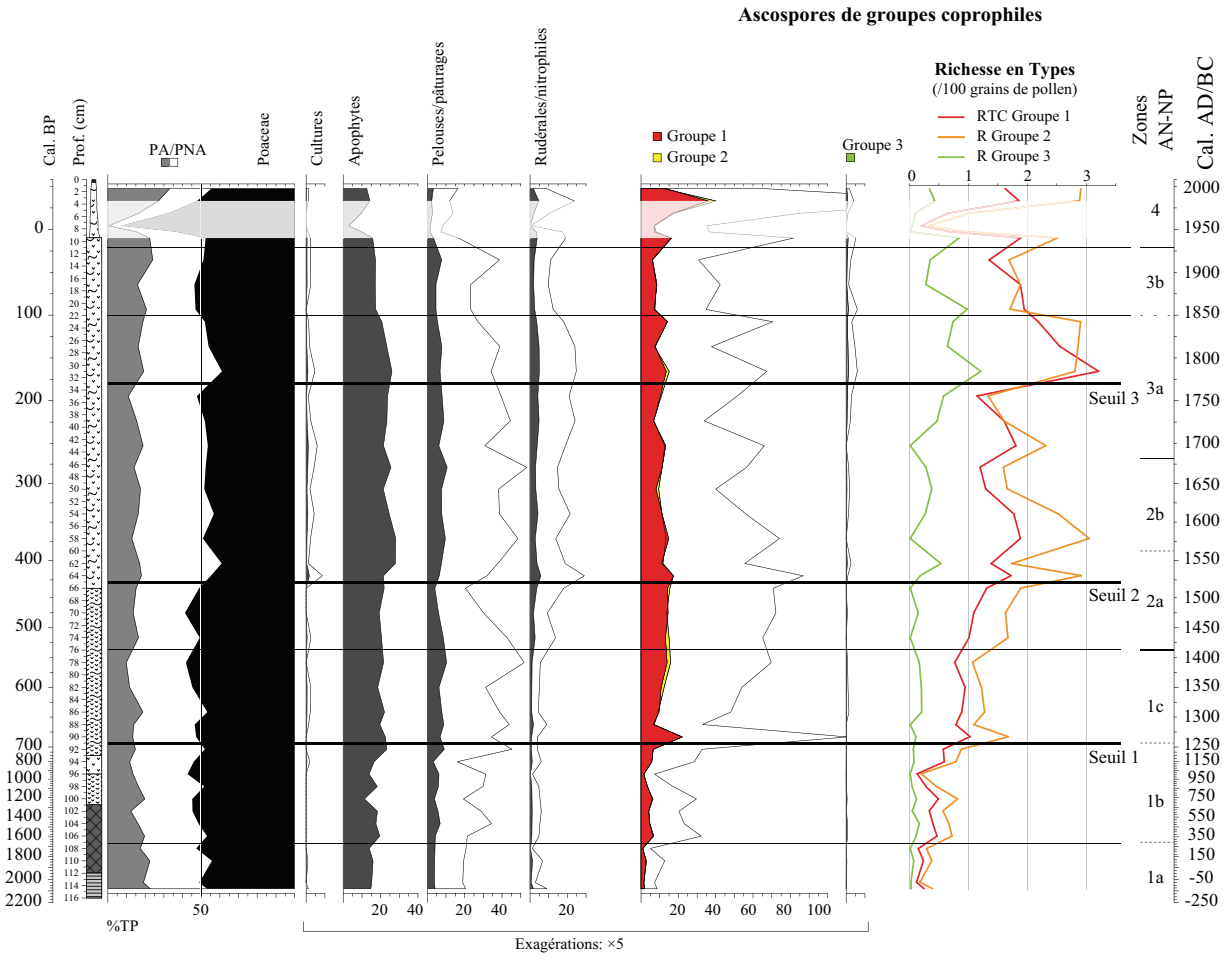


Figure 41. Courbes synthétiques des Types de spores de groupes coprophiles (sommes des %TP et richesse en Types) et polliniques de la séquence AN (échelle stratigraphique).

- ***Interprétations des zones AN***

L'interprétation des diagrammes suit une zonation qui recoupe les zones polliniques et non-polliniques ; les principales limites correspondant aux seuils des courbes de %TP et de richesse des Ascomycètes de groupes coprophiles (Figure 41).

AN 1 (114,5-91 cm) : Fin de l'Âge du Fer – Moyen Âge (Env. 125 cal. BC – 1250 cal. AD)

Subzones AN-NP1a -NP1b ; subzone AN-P1a et premier niveau de la subzone -P1b.

Les données polliniques (Figure 39) montrent l'existence, dès la fin de l'Âge du Fer (env. 125 cal. BC), d'un paysage très largement ouvert dominé par les Poaceae (Poaceae autour de 50%, *Pinus* entre 10 et 5%, *Abies* et *Fagus* <5%), avec quelques éléments de lande ou de landine (ex. *Juniperus*, Ericaceae, *Calluna*). Les faibles valeurs de taxa arboréens peuvent résulter d'apports polliniques lointains (ex. *Pinus,* depuis le versant Sud) ou refléter des populations très réduites dans le cirque ou la haute vallée (*Abies, Fagus*). La quasi absence de spores fongiques associées aux forêts dans les référentiels (une occurrence d'*Endophragmiella* TM-224, Types du Groupe 3 à minima ; Figure 40 ; Figure 41), incite à penser que les arbres, même isolés, sont relativement éloignés du site. La présence et l'augmentation des spores fongiques de milieux ouverts telles que *Scleroderma* (HdV-495/TM-C3), TM-N, -Nb, -4005, supportent l'hypothèse de conditions localement ouvertes et une strate herbacée importante sur et/ou autour du site. Enfin, l'enregistrement continu de spores d'Ascomycètes coprophiles finit de confirmer la vocation pastorale du secteur durant la période.

Durant l'Antiquité et le Haut Moyen Âge (env. 350-750 cal AD ; zone AN-NP 1b), l'augmentation concomitante des apophytes, des %TP et de la richesse en Types coprophiles (Groupes 1 et 2), suggère un impact pastoral plus important, ou plus localisé sur le replat de Lalagüe, d'une durée d'environ 500 ans. Ceci semble se traduire par une élévation du trophisme du site, attestée par la hausse des fréquences des spores TM-4009, des SPIROGYRA et des phragmoconidies HdV-729 : les phragmoconidies HdV-729 (associées aux zones humides les plus pâturées dans le référentiel) pourraient suggérer la présence, au moins périodique, d'eaux alcalines et eutrophes et d'une végétation hélophyte à aquatique (Bakker et van Smeerdijk, 1982 van Geel *et al.,* 1983b) (cf. Volume 2). Les dictyoconidies HdV-200 suggèrent que la végétation hélophyte est soumise à des phases d'assèchement temporaire (van Geel *et al.,* 1989b). Les occurrences de spores fongiques de *Byssothecium circinans, Geoglossum saphgnophilum*, HdV-18, cf. HdV-23 et HdV-10, montrent l'existence de zones plus élevées, probablement en périphérie des zones périodiquement inondées, avec *Sphagnum* spp., *Eriophorum* spp., voire *Calluna* (HdV-10) (van Geel, 1978; van Geel *et al.,* 1981; van Geel et Middeldorp, 1988).

Les indicateurs de la pression pastorale, d'humidité et du trophisme local régressent ensuite (vers 750 cal. D), suggérant une baisse de la charge pastorale locale et de son impact sur la zone humide. Un léger assèchement est confirmé par la réduction des algues cf. Zygnemataceae type E, ZYGNEMA, PEDIASTRUM et des microrestes hyalins HdV-182 et HdV-181 (van Geel *et al.,* 1983b). Cette courte phase de déprise et d'assèchement semble se clôturer vers 1150 cal. AD (94 cm) par le développement d'éléments de lande tels qu'*Erica vagans* ou *Juniperus* sur ou à proximité immédiate de la tourbière, comme indiqué par les fragments de tests d'*Erica vagans* (HdV-68) et la hausse du Type HdV-569 qui était associé, dans le référentiel, au groupement de taxa Junip (i.e. *Juniperus communis, Galium verum, G. saxatile, Deschampsia flexuosa*). Au même moment, une seconde phase d'emprise pastorale est indiquée par la hausse des apophytes, des coprophiles (en particulier *Sporormiella* et les Sordariales HdV-55A-55 indiff.), des spores TM-4009, de SPIROGYRA et des spores fongiques HdV-729. Cette période est également associée à un nouveau changement dans la stratigraphie (à 93 cm ; passage d'une passée de tourbe claire à une tourbe brune plus décomposée) et à un brusque accroissement de la vitesse de sédimentation. Ceci oriente vers un possible rôle anthropique sur la dynamique sédimentaire du site. Le caractère tranché du changement du taux d'accumulation doit peut-être être nuancé, car le modèle d'âge linéaire accentue le phénomène en s'appuyant sur la datation réalisée à 93-92,5 cm (Tableau 22, p 157). L'emprise pastorale s'accentue dans la zone suivante, autour de 1250 cal. AD.

AN 2 (91-65 m): Moyen Âge/début de l'Epoque Moderne (Env. 1250-1525 cal. AD).

Subzone A N-NP1c, 3 premiers niveaux de la subzone AN-NP2a ; subzones AN-P1b et -P1c, respectivement sans leur premier et dernier niveaux.

L'entrée dans la zone est caractérisée par la forte hausse des indicateurs polliniques d'anthropisation (apophytes et taxa de pelouses) et des Types coprophiles dont les valeurs (%TP et richesse) augmentent tout au long de la zone. La pression pastorale semble donc avoir été croissante pendant près de trois siècles. Une bascule s'opère cependant vers 1400 cal AD (1400-1425 cal AD) dans les cortèges coprophiles, les apophytes et les microrestes algaux et fongiques locaux.

Avant 1400 cal. AD, les taxa des pelouses et les spores TM-4009 suggèrent que la tourbière est incluse dans un espace pâturé herbeux. Le cortège composé des SPIROGYRA et des spores fongiques HdV-729, HdV-200 et HdV-121, montre que le site est toujours très humide ou périodiquement submergé par des eaux riches et relativement chaudes. Les occurrences d'ascospores plus caractéristiques des stades élevés, plus secs ou ombrotrophes (*Byssothecium circinans, Geoglossum sphagnophilum*, HdV-18, cf. HdV-23) indiquent qu'il existe toujours des zones périphériques non inondées avec *Sphagnum* et *Eriophorum*. Entre 1300 et 1350 cal. AD, une baisse plus marquée des taxa arboréens (*Pinus, Abies, Fagus*)

accompagnée d'une hausse des pollens de plantes cultivées suggère un contexte régional d'expansion des activités humaines.

Après 1400 cal. AD, les taxa de pelouses (*Plantago alpina* t., mais aussi *Galium* t., les Rubiaceae, les Apiaceae) régressent au profit de taxa nitrophiles et rudéraux (Chenopodiaceae, Urticaceae, *Rumex acetosella/acetosa* t.). Ceci, et la hausse de la richesse en Types coprophiles, suggère une pression pastorale accrue en liaison avec la stabulation ou le parcage de bétail à proximité de la tourbière. Les %TP des coprophiles augmentent cependant très peu comparativement à la richesse. Cette phase voit aussi l'augmentation des phragmoconidies HdV-729, de cf. *Persiciospora* HdV-124, des PEDIASTRUM et l'arrivée de *Scenedesmus* et des zygospores de *Chloromonas* cf. *nivalis* (voir Volume 2). Les spores de *C.* cf. *nivalis* indiquent la présence de neige sur le site au printemps ou en été (Haas *et al.,* 2006), période où les algues sporulent sous la surface du manteau neigeux à la faveur d'un ensoleillement suffisant (Müller *et al.,* 1998; Bischoff, 2007). Les PEDIASTRUM et *P. angulosum* var. *angulosum*, suggèrent qu'une lame d'eau plus importante et plus permanente s'installe sur la tourbière (Komárek et Jankovská, 2001), certainement durant la belle saison (eaux de fonte et/ou précipitations). Ces éléments plaident pour un refroidissement et, peut-être une hausse des précipitations, débutant peu après 1400 cal. AD, ce qui semble concordant avec l'entrée dans la période plus froide du 'Petit Âge Glaciaire' (Büntgen *et al.,* 2008; Magny *et al.,* 2008; Guiot *et al.,* 2010).

Un enneigement tardif dans le cirque peut être synonyme d'une réduction des durées de fréquentation estivale pour les troupeaux. Ceci pourrait expliquer pourquoi les %TP des ascospores de coprophiles augmentent très peu alors que la richesse en Types des Groupes 1 et 2 est en hausse nette. Une charge pastorale supérieure (embousement plus important) aurait permis à un plus grand nombre d'espèces coprophiles de se développer (hausse de la richesse en Types) mais, sur de plus courtes périodes, induisant des temps réduits d'exposition des milieux à la sporulation des coprophiles (faible hausse des signaux quantitatifs des spores en %TP).

L'apparition et l'augmentation des valeurs cf. *Persiciospora* HdV-124 et de *Scenedesmus* sont à mettre en relation avec la mise en place de conditions aquatiques au trophisme élevé. En effet, Bakker et Smeerdijk (1982) rapportent cf. *Persiciospora* HdV-124 comme potentiellement caractéristique des marais hélophytes méso- à eutrophes et, les cœnobes des algues planctoniques du genre *Scenedesmus* sont souvent associés à des conditions de pleines eaux eutrophes à hypertrophes (Bellinger et Sigee, 2010; Danielsen, 2010). Enfin, *P. angulosum* var. *angulosum* pourrait indiquer que les eaux sont toujours plutôt alcalines (Komárek et Jankovská, 2001).

AN 3 (65-33 cm) : Epoque Moderne (Env. 1525-1770 cal. AD)

Derniers niveaux de la subzone AN-NP2a, subzone -NP2b et première moitié de la subzone -NP3a ; dernier niveau de la subzone AN-P1c, subzone -P2a et les trois premiers niveaux de la subzone -P2b.

La phase d'emprise pastorale (zone précédente AN2) atteint son optimum au début du XVI^{e} siècle (env. 1525 cal. AD) : valeurs élevées des taxa nitrophiles et des coprophiles des Groupes 1 et 2 (%TP et richesse). Cet optimum s'inscrit dans un contexte régional d'expansion des activités agricoles (Cerealia t., *Avena/Triticum* t., *Secale*). Sur le restant de la zone, les courbes des coprophiles ont une tendance globalement décroissante, bien reflétée par *Sporormiella* et les Sordariales HdV-55A -55 indiff., mais moins marquée par la richesse en Types. Ce recul est entrecoupé de deux périodes de hausse des signaux coprophiles. La première, centrée autour de 1600 cal. AD (env. 1560-1625 cal. AD), semble en continuité avec la précédente ; la seconde est centrée autour de 1700 cal. AD (env. 1675-1720 cal. AD). Les spores de Xylariaceae et de Coniochaetaceae (Groupe 3) tendent également à être plus fréquentes et 'diversifiées' et leur corrélation négative avec les Types coprophiles des Groupes 1 et 2 est très nette. Ces éléments vont dans le sens d'une lente réduction de la pression pastorale à Lalagüe entre le début du XVII^{e} siècle et la fin du XVIII^{e} siècle. Les données polliniques indiquent que le contexte général est au maintien voire à l'accroissement des activités humaines dans le cirque et à échelle régionale (déforestation, agriculture) : les indicateurs polliniques d'anthropisation se maintiennent à des valeurs élevées, les pollens de plantes cultivées sont bien représentés. Les taxa nitrophiles tendent à augmenter après 1700 cal AD, au profit des taxa de pelouses, confirmant que la hausse des coprophiles enregistrée à cette période peut-être associée à l'installation d'une structure pastorale non loin de la tourbière.

Le passage à des tourbes claires et fibreuses vers 66 cm (dernier niveau de la zone précédente AN2) et la forte hausse des Cyperaceae, suggèrent que la composition floristique de la tourbière se modifie et devient dominée par les Cyperaceae. L'arrêt des courbes de *G. sphagnophilum* et d'*Entorrhiza* et la légère augmentation de celle de *C. caricinum* vont dans ce sens. La réduction graduelle des valeurs de *C.* cf. *nivalis* pourrait refléter une amélioration des conditions climatiques, i.e. un enneigement moins important et/ou moins tardif. Les assemblages algaux et fongiques locaux dominants décrivent une succession en deux étapes principales.

Avant 1670-1700 cal.AD (46,5-42 cm), la hausse et la dominance des algues de pleines eaux PEDIASTRUM, puis *Scenedesmus*, indiquent que la tourbière est submergée. Un maximum de trophisme pourrait être atteint vers. 1620 cal. AD, lors de l'optimum de *Scenedesmus,* soit juste après l'optimum de pression pastorale décrit par les ascospores de coprophiles. L'arrêt de la courbe d'*Entorrhiza* et la légère augmentation de celle des hyphopodies de *C. caricinum* suggère une régression des Juncaceae au profit de *Carex* spp.

Après 1700 cal. AD, la forte réduction de PEDIASTRUM et *Scenedesmus* et les occurrences plus espacées de *C. nivalis,* pourraient indiquer que la surface en eau réduit graduellement et/ou que le site est moins durablement inondé suite à une amélioration des conditions climatiques. Le cortège TM-4009 / HdV-729 / cf. *Persiciospora* HdV-124 montre que les conditions locales se rapprochent de celles observées actuellement sur la tourbière (i.e. pelouse marécageuse périodiquement inondée à *Carex nigra* et *Juncus filiformis*). Il est intéressant de noter que les spores cf. *Persiciospora* HdV-124 n'ont été observées à l'état moderne que sur la tourbière de Lalagüe et qu'elles y tiennent une place importante sur plus de six siècles.

AN 4 (33-0 cm) : Epoque Moderne / Contemporaine (Env. 1770 cal. AD - actuel)

Trois derniers niveaux de la subzone AN-NP3a, subzones -NP3b et -NP4 ; deux derniers niveaux de la subzone AN-P2b, subzone P2c, zone AN-P3.

L'entrée dans la zone AN 4 est caractérisée par une hausse des indicateurs d'anthropisation locaux et régionaux (cultures, apophytes, taxa nitrophiles/rudéraux et richesse en Types coprophiles des Groupes 1 et 2), suivie d'une tendance globalement décroissante. La réduction des courbes polliniques des taxa non arboréens peut toutefois être induite par les proportions croissantes des pollens arboréens lointains tels que *Pinus*, *Quercus* et, dans une moindre mesure, *Fagus*. Les deux derniers reflètent respectivement le développement progressif de la chênaie et de la hêtraie dans la moyenne et la haute vallée. *Pinus* pourrait provenir d'apports plus lointains, du versant sud de la chaîne (expansions de pinèdes à *P. sylvestris*) ou bien refléter le développement du pin à crochets à l'étage subalpin ou du pin sylvestre dans la vallée. Cette denière hypothèse semble moins probable étant donné que *P. uncinata* et *P. sylvestris* sont actuellement rares en vallée d'Ossau et sur les montagnes voisines (particulièrement *P. uncinata*, dont les populations sont réduites au pourtour du pic du midi d'Ossau (Hourcade *et. al*, 1978)). Localement, la succession des maxima de cf. *Persiciospora*, puis HdV-729, puis TM-4009, combinée à l'augmentation progressive des conidies HdV-200 et HdV-201 et à des valeurs basses de PEDIASTRUM et de *Scenedesmus*, laissent supposer l'installation d'une végétation marécageuse, avec des périodes d'assèchement peut-être plus importantes. Les ascospores de HdV-18 indiqueraient un plus fort développement d'*Eriophorum* spp., en relativement bon accord avec les valeurs élevées des Cyperaceae.

En liaison avec ces considérations générales, trois temps peuvent être dégagés dans la partie haute de la séquence.

Entre 1770-1850 cal. AD environ, un maintien de la pression pastorale et une importante rudéralisation sont induites par les valeurs élevées des apophytes et des taxa nitrophiles/rudéraux (Chenopodiaceae, Urticaceae, *Artemisia, Polygonum aviculare*) et par la forte hausse de la richesse du Groupe 1 (env. 1780 cal. AD). Les courbes de *Juniperus* et des Ericaceae, suggèrent le développement de

landes ou de landines, tandis que les occurrences d'ascospores du Groupe 3 (ex. Xylariaceae indiff., Xylariaceae 2B, *Coniochaeta* TM-208), la proximité de boisements ou de substrats ligneux. Ces éléments orientent à nouveau pour une concentration des activités pastorales à proximité de la tourbière, dans un contexte peut-être marqué par une certaine déprise pastorale en altitude. Les assemblages coprophiles sont également modifiés qualitativement. De nombreux Sordariomycetes du Groupe 2 qui étaient communs dans les zones précédentes, ne sont plus représentés (réduction entamée dès le début de la subzone AN-NP3a, vers 1670 cal. AD) et les Sordariales du Groupe 1 *Chaetomium* HdV-7A, Sordariales TM-022-022 *s.l.*, Sordariales TM-319, deviennent plus communes et abondantes (Figure 40.1). Cette modification peut-être induite par un changement dans les conditions locales sur la tourbière (i.e. assèchement). *C.* cf. *nivalis* n'est plus enregistré que sur un niveau, ce qui pourrait indiquer un déneigement plus précoce et par conséquent un rallongement des durées d'estivage dans le cirque. Un changement dans les pratiques, ou le Type/les proportions de bétail peut aussi être envisagé. Les types de spores corrélées à l'embousement bovin dans le référentiel (*Coniochaeta* B, *Podospora* HdV-368, *Delitschia*, cf. *Arnium* TM-392), ne montrent pas de tendances permettant d'éclaircir ce point. Ainsi, la fin du XVIII^{e} siècle se caractérise localement par une forte pression pastorale (d'après la richesse en Types), associée à un changement dans la composition des cortèges coprophiles dont l'origine n'est pas décelable sur la base de nos données.

Entre 1850 et 1925 cal. AD, on observe une baisse marquée de la pression pastorale locale (valeurs basses des %TP et de la richesse en Types coprophiles, des Apophytes dont les taxa nitrophiles/rudéraux et de pelouses) tandis que le chêne et le noisetier se développent à plus basse altitude. *C.* cf. *nivalis* n'est plus enregistré (mis à part une occurrence en somment de carotte), corroborant bien avec la fin du 'Petit-Âge Glaciaire' (Desprat *et al.*, 2003; Morellón *et al.*, 2009). Cette période s'accompagne du fort retrait des Types fongiques de conditions très humides au trophisme élevé HdV-729 et HdV-124. Les conditions d'humidité restent cependant suffisantes pour que quelques SPIROGYRA, *Scenedesmus*, PEDIASTRUM et les cladocères (cf. HdV-72) continuent de se développer.

C'est autour de 1925 cal. AD qu'une reprise des activités pastorales semble s'opérer localement, indiquée essentiellement par les ascospores de coprophiles (%TP et richesse en Types), en particulier *Sporormiella*, les Sordariales HdV-55A-55 indiff. et les Sordariales TM-022A-022 *s.l.* Elle est aussi paradoxalement accompagnée par le développement de *Calluna*. A plus basse altitude, la chênaie et la hêtraie se développent plus nettement mais *Abies* est peu représenté dans cette dynamique.

II.2.2. Deux mille ans de pastoralisme dans l'estive d'Anéou

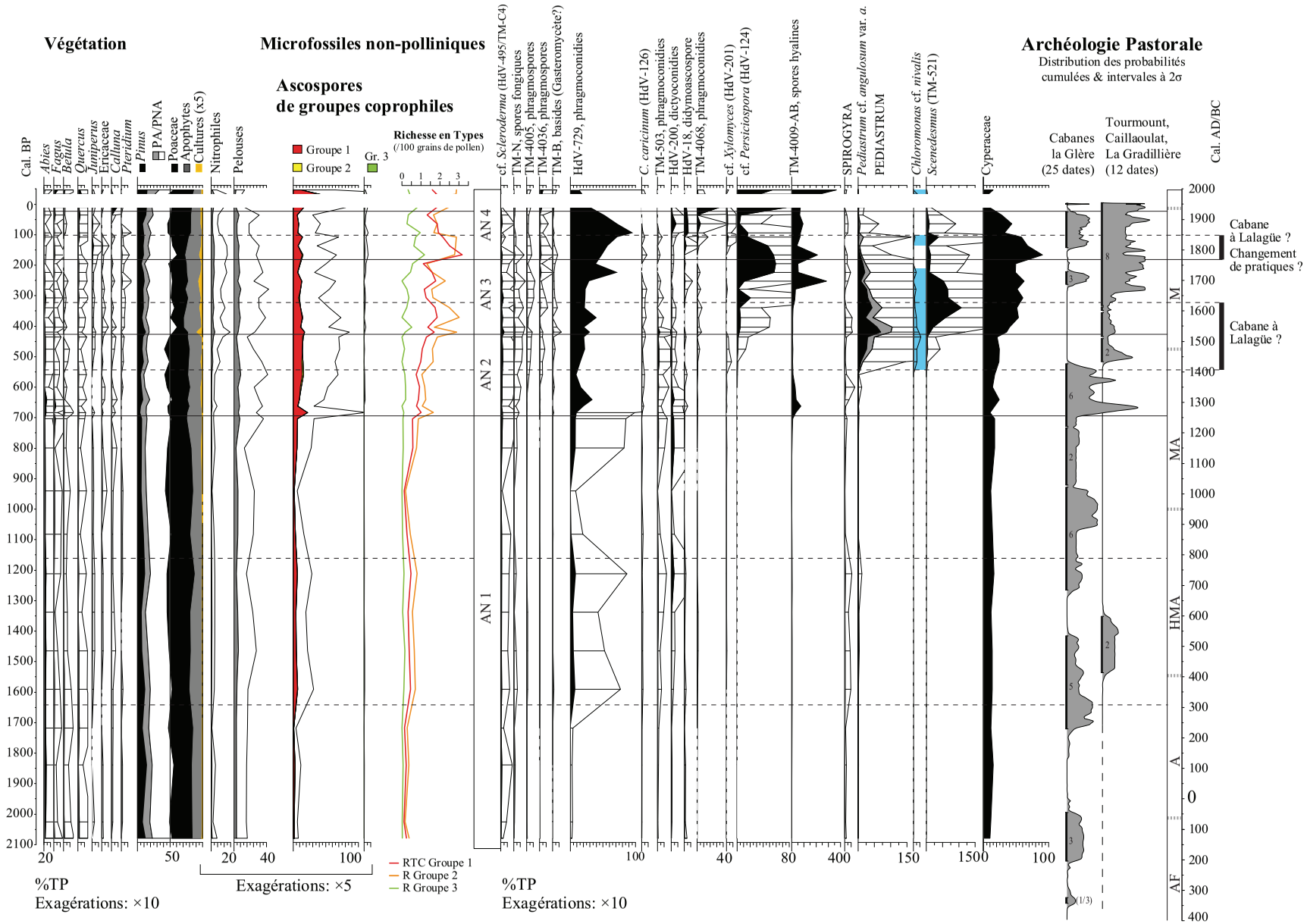
Les données polliniques et non-polliniques attestent que les environs de la tourbière de Lalagüe sont déjà déforestés à la fin de l'Âge du Fer et fréquentés par des troupeaux. L'ouverture est probablement ancienne. En effet, une étude palynologique menée dans le bassin voisin de Bious (Jalut *et al.*, 1988) enregistre les premiers signes de déforestations à la transition entre Néolithique et Âge du Bronze (4000 uncal. BP). Les données archéologiques d'Anéou montrent qu'à l'Âge du Bronze des cabanes pastorales étaient implantées dans les parties élevées du cirque (à la limite supérieure des forêts ?). Un enclos a été daté de l'Age du Fer à quelques centaines de mètres en amont de la tourbière (Le Couédic, 2010; Rendu *et al.*, in press). Entre la fin de l'Âge du Fer et le Moyen Âge, la pression pastorale est faible dans le secteur de Lalagüe. Celle-ci augmente légèrement à la fin de l'Antiquité et durant la première moitié du Moyen Âge, période où un grand bâtiment (Entité 32) a été édifié dans le secteur de la Glère (Calastrenc et Lemaitre, 2010), 500 m en amont de la tourbière (Figure 42). Toutefois, les signaux coprophiles indiquent un retour à une faible pression pastorale pour les périodes postérieures (800-1100 cal. AD), alors que l'Entité 32 connaît des phases de réoccupation (Figure 42).

Vers 1250 cal. AD, le pâturage s'intensifie sur le replat de Lalagüe. Cette emprise locale s'inscrit dans une période d'emprise pastorale et d'intensification des activités humaines enregistrée au XIIIe siècle à l'échelle du massif (Galop, 2000b). La dernière phase d'occupation de l'Entité 32, qui s'étend du XIIe au XIVe siècle (Figure 42), pourrait être en relation avec la pression de pâturage ressentie à Lalagüe. Toutefois, la pression pastorale reste importante sur le replat à partir de cette date (hausse des taxa nitrophiles, hausse ou maintien des coprophiles à des valeurs élevées) alors que pour la période 1400-1600 cal. AD, aucune structure archéologique n'est datée dans les environs. Seuls deux sites documentent cette période, bien en amont et en aval du replat (Figure 42), dans les secteurs de la Gadillère et de Tourmount (Rendu *et al.*, in press). On peut donc se demander si un site a pu être occupé à Lalagüe ou ses proches environs entre 1400 1600 cal. AD. Cette période correspond également à la péjoration climatique du Petit Âge Glaciaire qui a pu se ressentir dans le cirque à partir de 1400 cal. AD (enregistrement des spores de *C. nivalis* et passage sur la tourbière d'un cycle d'inondations périodiques à un submergement plus permanent). Nous avons suggéré que de plus longues périodes d'enneigement pourraient avoir réduit la durée des estivages. Cela pourrait aussi signifier que les zones les plus élevées du cirque ont été moins accessibles, ou exploitables sur de plus courtes durées. La charge pastorale aurait donc pu augmenter dans les parties les moins élevées du cirque, comme à Lalagüe, par une concentration des troupeaux sur de plus petites surfaces de dépaissance. Entre la fin du XVI^{e} siècle et la moitié du XVIIIe siècle, la pression pastorale réduit de manière sensible sur le replat (légère réduction des abondances et de la richesse en Types des Groupes 1 et 2) alors que les vestiges archéologiques semblent se faire plus nombreux ailleurs dans le

cirque (Figure 42) et que les conditions climatiques semblent s'améliorer (recul de *C.* cf. *nivalis* et des algues de pleines eaux, développement de champignons de conditions périodiquement inondées). Autour de 1770-1850 cal. AD, les ascospores de coprophiles montrent des signaux assez divergents ; la richesse en Types des Groupes 1 et 2 tendrait à indiquer une très forte hausse de la charge en bétail tandis que les fréquences de spores augmentent peu. Dans l'hypothèse d'une hausse de la charge pastorale, on pourrait envisager qu'un site pastoral était implanté non loin de la tourbière, d'autant que les taxa nitrophiles augmentent au même moment. Toutefois, des modifications dans la composition des assemblages coprophiles indiquent que d'autres phénomènes peuvent entrer en ligne de compte : changements dans les conditions locale sur la tourbière (retour à des conditions plus sèches) ? Changement dans les types ou la diversité du bétail ? Il est pour le moment difficile de répondre à ces questions.

L'actuelle cabane Lalagüe est citée dès 1863 cal. AD sur un plan de partage (voir Le Couédic, 2010). Paradoxalement, durant la seconde moitié du XIXe et la première moitié du XXe siècle, un recul de la charge pastorale est enregistré dans la séquence (baisse de la richesse en Types et des %TP des coprophiles, et des taxa nitrophiles), pour augmenter considérablement dans la seconde moitié du XXe siècle. Des recherches archivistiques pourraient peut-être éclairer cette période, sur les charges et la composition des troupeaux.

Figure 42 (page suivante). Diagramme synthétique de la séquence AN (courbes polliniques et non-polliniques sélectionnées et cumulatives) mis en regard avec les datations des structures archéologiques pastorales (probabilités cumulées des dates calibrées à 2 σ) des secteurs des cabanes La Glère et du restant de l'estive (secteurs La Gradillière, Caillaoulat, Tourmount) d'après Rendu *et al.* (in press), Le Couédic (2010), Calastrenc *et al.* (2010), Calastrenc et Lemaitre (2010). Les structures de l'Âge du Bronze ne sont pas figurées. Le nombre de dates est indiqué pour chaque courbe cumulative.


Végétation
Microfossiles non-polliniques
Ascospores
de groupes coprophiles
Archéologie Pastorale
Distribution des probabilités
cumulées & intervalles à 2σ
Cal. BP
Cal. AD/BC
Abies
Fagus
Betula
Quercus
Juniperus
Ericaceae
Calluna
Pteridium
Pinus
PA/PNA
Poaceae
Apophytes
Cultures (x5)
Nitrophiles
Pelouses
Groupe 1
Groupe 2
Gr. 3
Richesse en Types
(/100 grains de pollen)
cf. Sclerodema (HdV-495/TM-C4)
TM-N, spores fongiques
TM-4005, phragmospores
TM-4036, phragmospores
TM-B, basides (Gasteromycète?)
HdV-729, phragmoconidies
C. caricinum (HdV-126)
TM-503, phragmoconidies
HdV-200, dictyoconidies
HdV-18, didymoascospore
TM-4068, phragmoconidies
cf. Xylomyces (HdV-201)
cf. Persiciospora (HdV-124)
TM-4009-AB, spores hyalines
SPIROGYRA
Pediastrum cf. angulosum var. a.
PEDIASTRUM
Chloromonas cf. nivalis
Scenedesmus (TM-521)
Cyperaceae
Cabanes
la Glère
(25 dates)
Tourmount,
Caillaoulat,
La Gradillière
(12 dates)
AN 1
AN 2
AN 3
AN 4
Cabane
à Lalagüe ?
Changement
de pratiques ?
Cabane à
Lalagüe ?
AF
A
HMA
MA
M
%TP
Exagérations: ×10
Exagérations: ×5
RTC Groupe 1
R Groupe 2
R Groupe 3
%TP
Exagérations: ×10

II.3. Piedmont des deux Gaves : séquence de Gabarn

L'étude des MNP de Gabarn vient compléter celle de l'histoire des feux (signal incendie) et de la végétation réalisée sur ce même site par Rius *et al.* (2009) et dans laquelle les auteurs ont reconstitué les principales étapes et les conséquences phytogéographiques de la mise en place du système agro-sylvo-pastoral dans les environs de la tourbière. Cette tourbière, d'un diamètre supérieur à 400 m, est le plus grand des quatre sites étudiés dans ce travail. Les enregistrements non-polliniques, en particulier ceux des ascospores de champignons coprophiles, peuvent donc être considérés comme essentiellement locaux. Il s'agit donc ici de replacer la dynamique de la tourbière de Gabarn dans les grandes étapes de la mise en place du système agro-pastoral de piedmont décrites par Rius *et al.* (2009). L'utilisation des ascospores de groupes coprophiles consistera à saisir les modalités d'exploitation de cette tourbière à des fins pastorales.

II.3.1. Résultats et interprétations

Les Figures 41 et 42 présentent respectivement le diagramme pollinique simplifié et le diagramme des microfossiles non-polliniques de la séquence de Gabarn. Ces diagrammes sont décrits dans les Tableaux 28 et 29.

Cette séquence se caractérise par l'importance en nombres et en valeurs de microrestes fongiques caractéristiques de systèmes tourbeux élevés et ombrotrophes (ex spores HdV-10, -12, -3a, *Meliola ellisii* (HdV-14a), HdV-83, etc ; Figure 44b) et dont les valences écologiques ont été décrites et employées dans des sites d'Europe du Nord (Allemagne, Hollande, Danemark ; ex. van Geel, 1978; van Geel *et al.*, 1981; Kuhry, 1985; Yeloff *et al.*, 2007 et cf. Partie 1.II). Bien que nous soyons dans un autre contexte biogéographique, nous pouvons tenter d'utiliser ces Types pour l'interprétation de l'évolution des conditions écologique locales sur la tourbière et des conditions d'humidité en particulier, avec des Types tels que les spores HdV-10, *Meliola ellisii* (HdV-14a) et HdV-12, indicateurs de conditions sèches en contexte ombrotrophe (i.e. niveau de nappe relativement bas ; van Geel, 1978; Mauquoy *et al.*, 2002; Blaauw *et al.*, 2004). Une sélection des Types les plus abondants dans la séquence, et les mieux documentés dans la littérature, est présentée dans la Figure 45 avec les courbes polliniques des principaux taxa polliniques locaux. Les spores TM-N et -O, bien représentées dans les référentiels et très abondants dans cette séquence, sont ajoutées à l'assemblage. Les valences écologiques et les observations faites pour ces Types dans la littérature sont résumées dans le Tableau 30. En complément de ces Types fongiques, les Types algaux et d'autres microrestes hyalins, indicateurs de conditions très humides à aquatiques, ont été présentés en deux courbes cumulatives. La première regroupe *Botryococcus* et les spores de Zygnematales (*Mougeotia, Spirogyra, Zygnema*, *Closterium*). La seconde regroupe les microrestes hyalins indéterminés ou supposés d'origine algale HdV-181, -182, -160, -150/225 (van Geel *et al.*, 1983b; van Dam *et al.*, 1988; van Geel *et al.*, 1989b; Kuhry, 1997; Carrión et Navarro, 2002), TM-4038 et -106 (respectivement associés

aux petites zones humides et favorisé par la présence d'eau stagnante dans le référentiel Ossau). Les changements dans les proportions de ces champignons et microrestes algaux et hyalins pourront être interprétés comme consécutif à des changements de la composition de la végétation et des conditions d'humidité de la tourbière.

La Figure 46 permet de comparer les évolutions des ascospores de groupes coprophiles (sommes des %TP et richesse en Types des trois Groupes) aux tendances des principaux taxa arboréens, des indicateurs polliniques d'activités humaines (apophytes et plantes cultivées : IPA) et au signal incendie (taux d'accumulation total en particules carbonisées, évènements de feux et fréquence des feux /1000 et /500 ans, d'après Rius *et al.* (2009)).

- ***Résultats***

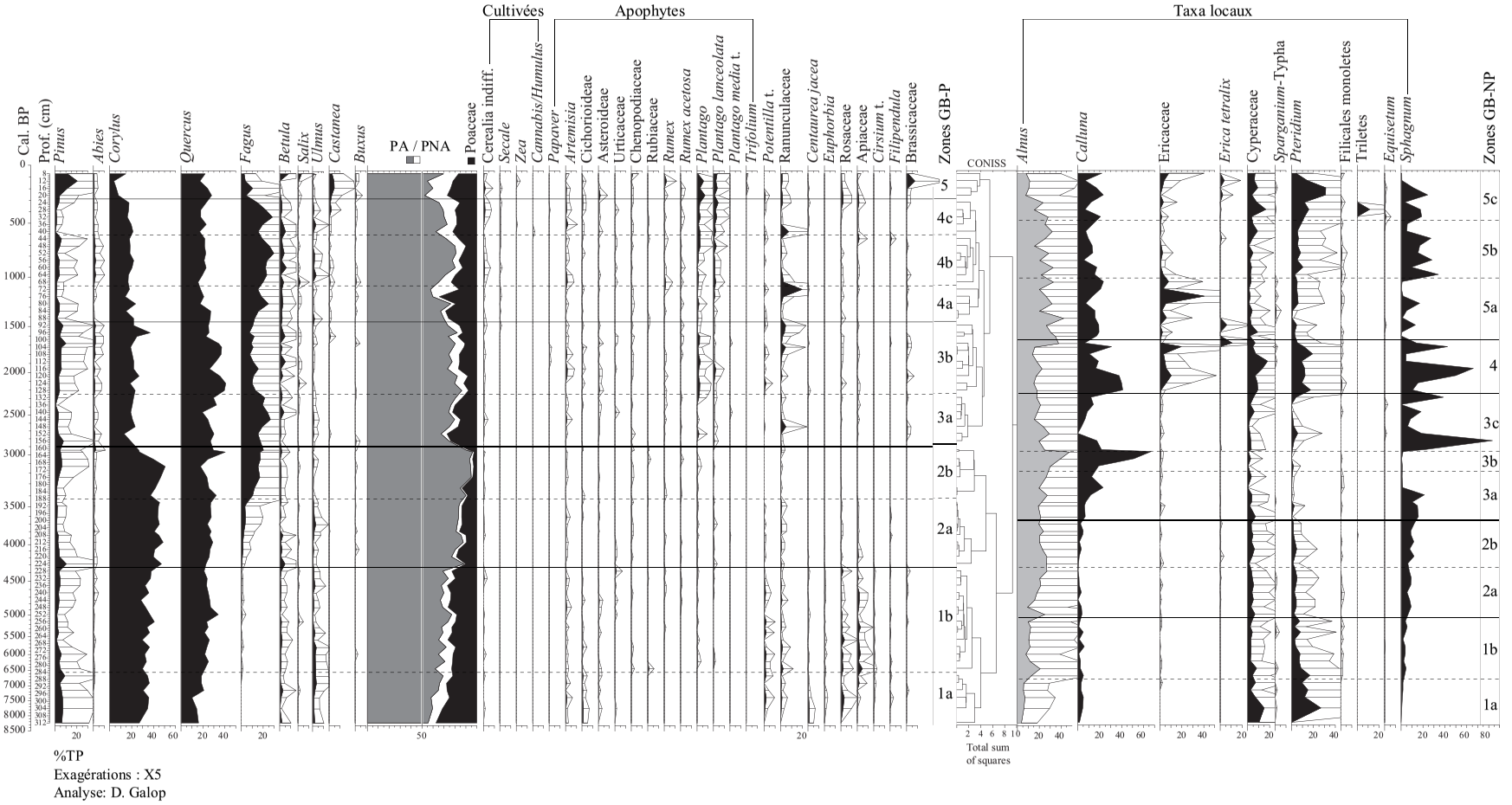


Figure 43. Diagramme pollinique simplifié de la séquence GB, en %TP. La zonation des microfossiles non-polliniques (zones GB-NP ; voir diagramme suivant) est reportées sur les courbes polliniques de taxa locaux non inclus dans la TP.

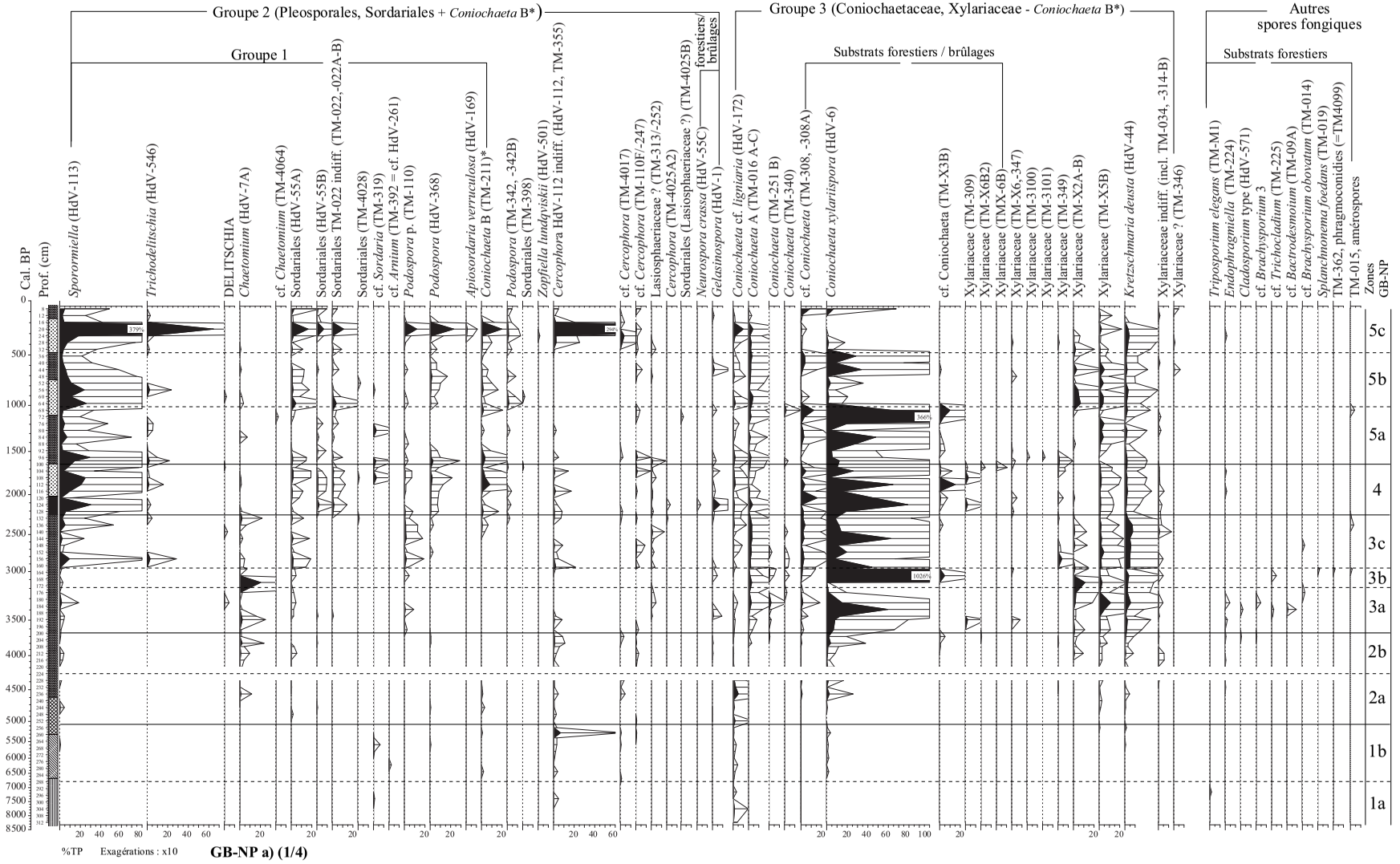
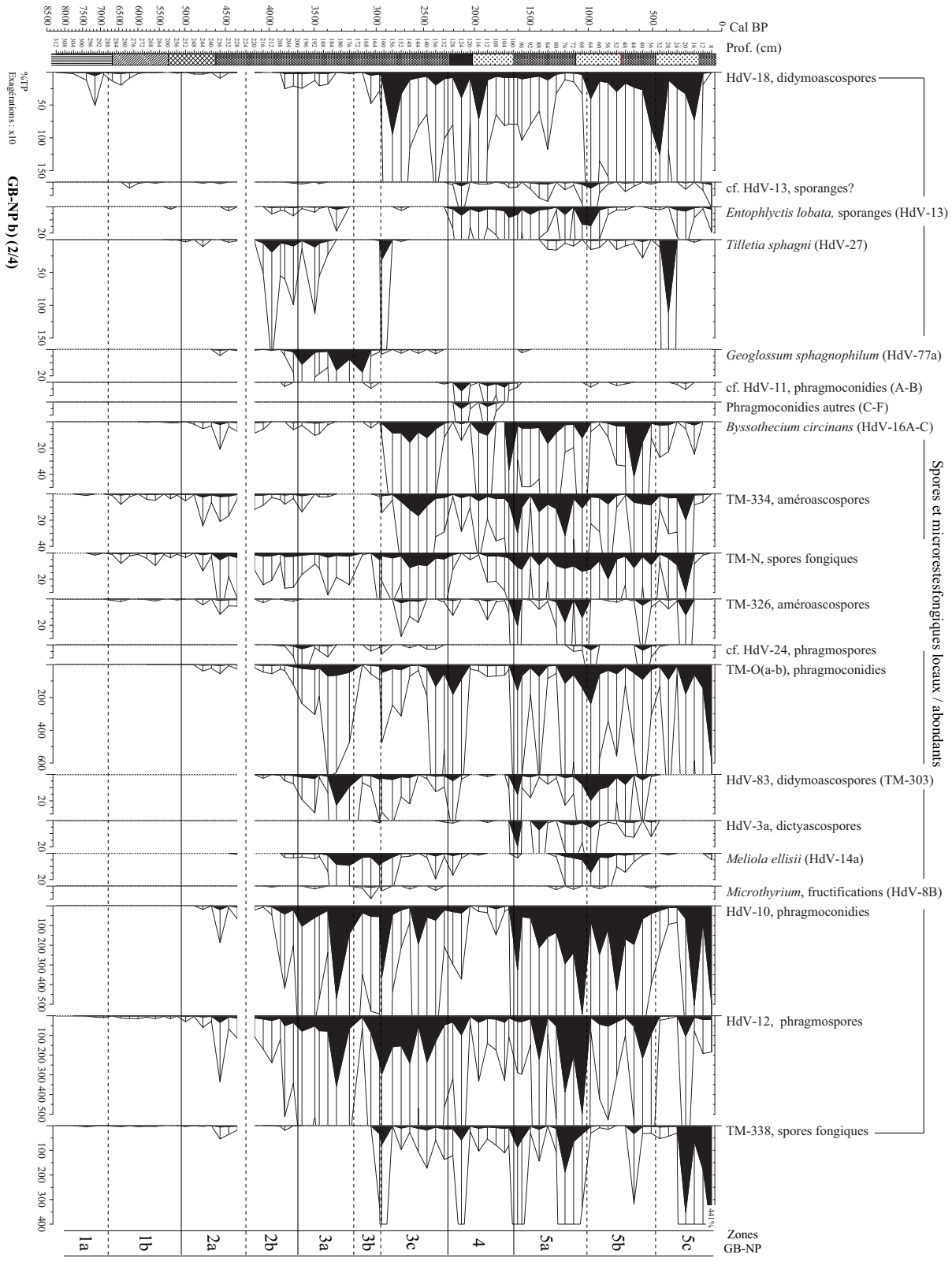
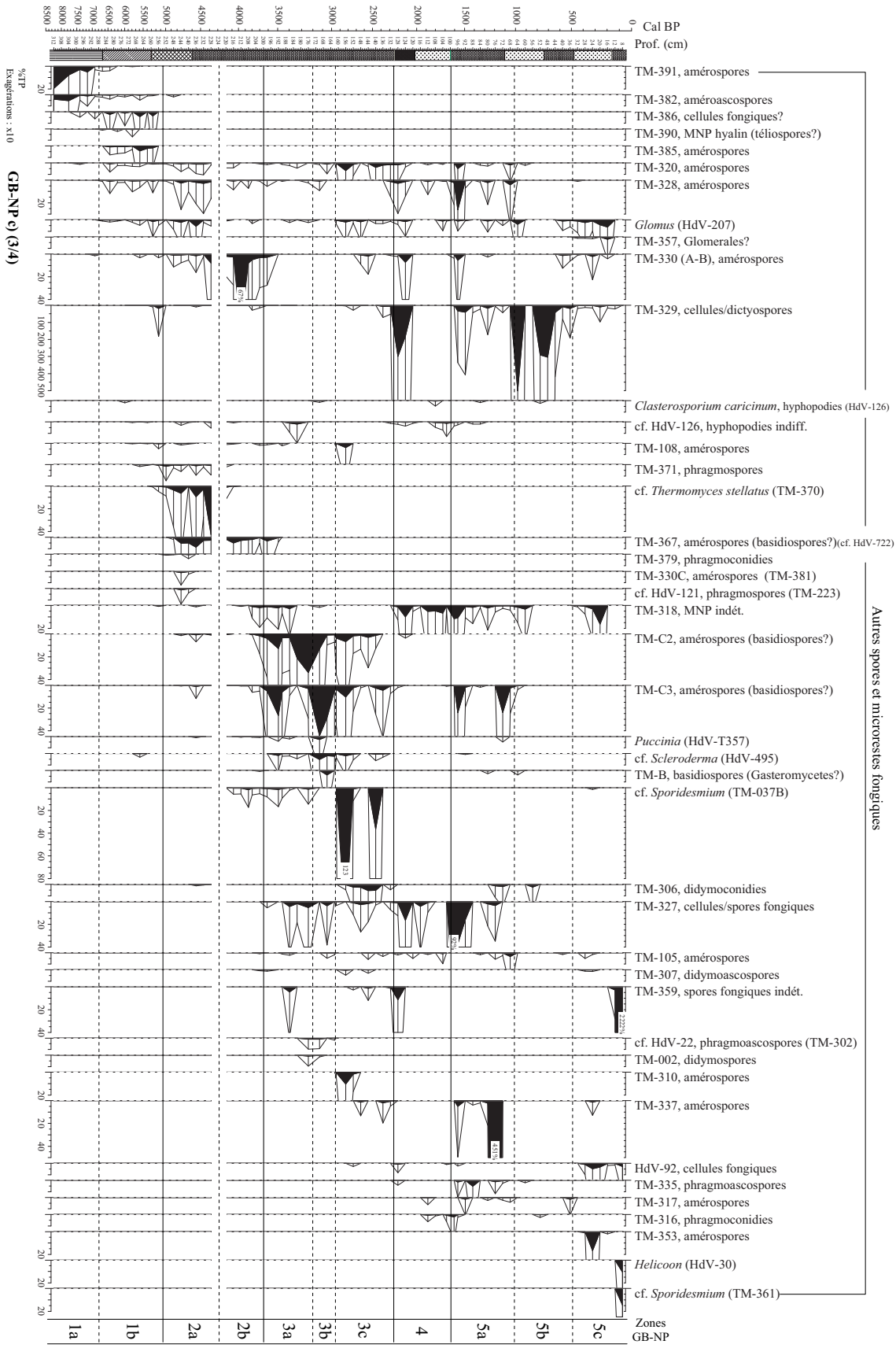
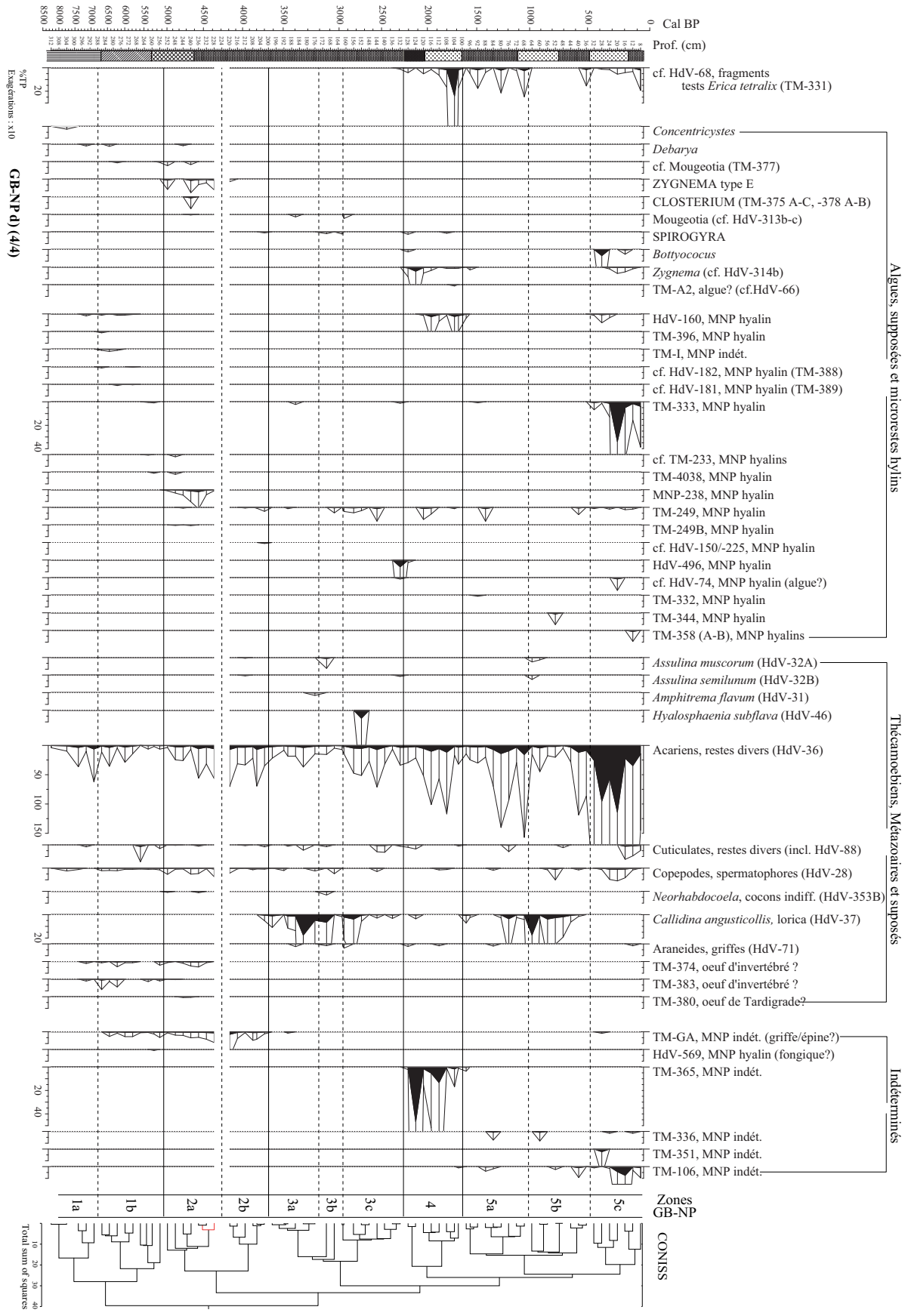


Figure 44a-d). Diagramme des microfossiles non-polliniques de la séquence GB, en %TP.


Cal BP
Prof. (cm)
%TP
Exagérations : x10
GB-NP b) (2/4)
HdV-18, didymoascospores
cf. HdV-13, sporanges?
Entophlyctis lobata, sporanges (HdV-13)
Tilletia sphagni (HdV-27)
Geoglossum sphagnophilum (HdV-77a)
cf. HdV-11, phragmoconidies (A-B)
Phragmoconidies autres (C-F)
Byssothecium circinans (HdV-16A-C)
TM-334, améroascospores
TM-N, spores fongiques
TM-326, améroascospores
cf. HdV-24, phragmospores
TM-O(a-b), phragmoconidies
HdV-83, didymoascospores (TM-303)
HdV-3a, dictyascospores
Meliola ellisii (HdV-14a)
Microthyrium, fructifications (HdV-8B)
HdV-10, phragmoconidies
HdV-12, phragmospores
TM-338, spores fongiques
Spores et microrestesfongiques locaux / abondants
Zones
GB-NP
1a
1b
2a
2b
3a
3b
3c
4
5a
5b
5c


GB-NP c) (3/4)
%TP
Exagérations : x10
Cal BP
Prof. (cm)
TM-391, amérospores
TM-382, améroascospores
TM-386, cellules fongiques?
TM-390, MNP hyalin (téliospores?)
TM-385, amérospores
TM-320, amérospores
TM-328, amérospores
Glomus (HdV-207)
TM-357, Glomerales?
TM-330 (A-B), amérospores
TM-329, cellules/dictyospores
Clasterosporium caricinum, hyphopodies (HdV-126)
cf. HdV-126, hyphopodies indiff.
TM-108, amérospores
TM-371, phragmospores
cf. Thermomyces stellatus (TM-370)
TM-367, amérospores (basidiospores?)(cf. HdV-722)
TM-379, phragmoconidies
TM-330C, amérospores (TM-381)
cf. HdV-121, phragmospores (TM-223)
TM-318, MNP indét.
TM-C2, amérospores (basidiospores?)
TM-C3, amérospores (basidiospores?)
Puccinia (HdV-T357)
cf. Scleroderma (HdV-495)
TM-B, basidiospores (Gasteromycetes?)
cf. Sporidesmium (TM-037B)
TM-306, didymoconidies
TM-327, cellules/spores fongiques
TM-105, amérospores
TM-307, didymoascospores
TM-359, spores fongiques indét.
cf. HdV-22, phragmoascospores (TM-302)
TM-002, didymospores
TM-310, amérospores
TM-337, amérospores
HdV-92, cellules fongiques
TM-335, phragmoascospores
TM-317, amérospores
TM-316, phragmoconidies
TM-353, amérospores
Helicoon (HdV-30)
cf. Sporidesmium (TM-361)
Autres spores et microrestes fongiques
Zones
GB-NP
1a
1b
2a
2b
3a
3b
3c
4
5a
5b
5c


Cal BP
Prof. (cm)
%TP
Exaggérations : x10
GB-NP d) (4/4)
cf. HdV-68, fragments
tests *Erica tetralix* (TM-331)
Concentricystes
Debarya
cf. Mougeotia (TM-377)
ZYGNEMA type E
CLOSTERIUM (TM-375 A-C, -378 A-B)
Mougeotia (cf. HdV-313b-c)
SPIROGYRA
Bottyococus
Zygnema (cf. HdV-314b)
TM-A2, algue? (cf.HdV-66)
HdV-160, MNP hyalin
TM-396, MNP hyalin
TM-I, MNP indét.
cf. HdV-182, MNP hyalin (TM-388)
cf. HdV-181, MNP hyalin (TM-389)
TM-333, MNP hyalin
cf. TM-233, MNP hyalins
TM-4038, MNP hyalin
MNP-238, MNP hyalin
TM-249, MNP hyalin
TM-249B, MNP hyalin
cf. HdV-150/-225, MNP hyalin
HdV-496, MNP hyalin
cf. HdV-74, MNP hyalin (algue?)
TM-332, MNP hyalin
TM-344, MNP hyalin
TM-358 (A-B), MNP hyalins
Algues, supposées et microrestes hylins
Assulina muscorum (HdV-32A)
Assulina semilunum (HdV-32B)
Amphitrema flavum (HdV-31)
Hyalosphaenia subflava (HdV-46)
Acariens, restes divers (HdV-36)
Cuticulates, restes divers (incl. HdV-88)
Copepodes, spermatophores (HdV-28)
Neorhabdocoela, cocons indiff. (HdV-353B)
Callidina angusticollis, lorica (HdV-37)
Araneides, griffes (HdV-71)
TM-374, oeuf d'invertébré ?
TM-383, oeuf d'invertébré ?
TM-380, oeuf de Tardigrade?
Thécamoebiens, Métazoaires et supposés
TM-GA, MNP indét. (griffe/épine?)
HdV-569, MNP hyalin (fongique?)
TM-365, MNP indét.
TM-336, MNP indét.
TM-351, MNP indét.
TM-106, MNP indét.
Indéterminés
Zones
GB-NP
1a
1b
2a
2b
3a
3b
3c
4
5a
5b
5c
CONISS
Total sum of squares

Zones GB-P	Prof. (cm)	Âges cal. BP	Pollen (Figure 43)
1a	312-284	Env. 8250-6550 cal. BP	PA passe de 55% à 70%, dominé par *Corylus* (25-35%) et secondairement *Quercus* (15-20%). Réduction des Poaceae (>35% à<25%). Autres herbacées dominantes : Rosaceae, *Centaurea jacea*, Ranunculaceae, *Potentilla* t. Valeurs élevées de Cyperaceae et *Pteridium,* qui déclinement en fin de zone.
1b	284-226	Env. 6650-4350 cal. BP	*Corylus* stable et dominant. PA toujours croissant (atteint 75%). *Quercus* mieux représenté (20-30%). Occurrences répétées de *Fagu*s. Recul d'*Ulmus, Quercus* et *Corylus* en 2^{e} moitié de zone. Développement d'*Alnus* qui augmente en fin de zone avec *Sphagnum*. Poaceae ~20-25%. Autres herbacées dominantes : Rosaceae, Apiaceae, Ranunculaceae. Plus d'apophytes (*Plantago, P. lanceolata,* Chenopodiaceae, Rubiaceae, *Rumex, R. acetosa*). Cyperaceae passent à < 5%. Filicales monolètes sur toute la zone.
2a	226-188	Env. 4350-3450 cal. BP	Optimum de *Corylus* (40-50%) ; *Quercus* reste bien représenté Développement de *Fagus* qui >5% en fin de zone. PA atteint >85%. Réduction des herbacées et de *Pteridium*. Herbacées dominées par les Poaceae, Ranunculaceae et Cyperaceae. *Sphagnum* atteint >15%.
2b	188-159	Env. 3450-2900 cal. BP	Développement de *Fagus* qui atteint 20% en fin de zone (PA est alors >90%). Rétraction de *Quercus* qui augmente en fin de zone quand *Corylus* chute (passe de 50% à <30%). Fort développement de *Calluna* et d'*Alnus* (pics à 162 cm). Interruption/forte réduction des courbes des Rosaceae, Apiaceae, Ranunculaceae, Cyperaceae et *Pteridium*. Interruption de la courbe de *Sphagnum*. Transition 2/3 marquée par le recul de AP, *Corylus, Calluna* ; la reprise de *Sphagnum* et *Pteridium*.
3a	159-130	Env. 2900-2250 cal. BP	*Quercus* (20-30%) domine les taxa forestiers, accompagné de *Fagus* (15-25%) et *Corylus* (<25%). Recul marqué de *Calluna.* Reprise/hausse des courbes des Brassicaceae, Apiaceae, Ranunculaceae. Plus d'apophytes (*Plantago, P. lanceolata, Rumex*, Asteroideae, *Artemisia*). Cerealia t. plus fréquent. Pic de *Sphagnum* dans le premier niveau (156 cm), suivi d'*Alnu*s et *Pteridium* (152 cm), puis des Ranunculaceae (148 cm).
3b	130-90	Env. 2250-1450 cal. BP	Optimum de *Quercus* (~25-40%); recul de *Fagus* (<15%). Valeurs plus importantes de *Betula* et *Salix*. Forte hausse de *Plantago* et *P. lanceolata* et d'autres apophytes (*Artemisia,* Asteroideae, Cichorioideae). Première occurrence de *Secale* en fin de zone. Avant 104 cm : fortes valeurs de *Calluna* et des Ericaceae ; Cyperaceae, *Pteridium*, *Sphagnum* bien représentés. Après 104 cm; ces taxa et les apophytes régressent ; *Alnus* augmente fortement avec *Erica tetralix* et les Ranunculaceae.
4a	90-70	Env. 1450-1100 cal. BP	*Fagus* dominant (>25%) et PA régresse à <60%. Forte hausse des Ericaceae et des Poaceae. Augmentation modérée de *Plantago* et *P. lanceolata*. Enregistrement continu de *Secale*. Valeurs réduites de *Sphagnum*. Occurrences de *Sparganium/Typha* sur toute la zone
4b	70-42	Env. 1100-600 cal. BP	Tendances générales similaires pour les taxa arboréens. *Fagus* atteint son optimum à 52 cm (30%). Réduction marquée pour *E. tetralix* et graduelle pour *Calluna*. Apophytes et plantes cultivées en nette augmentation. Hausse marquée de *Sphagnum* et de *Pteridium.* Recul marqué de *Fagus* en fin de zone.
4c	42-22	Env. 600-300 cal. BP	*Fagus* regagne ~30% en milieu de zone et décroit ensuite fortement au profit de *Quercus*. Valeurs élevées de *Plantago, P. lanceolata*, *Artemisia,* Cichorioideae, Asteroideae, Cerealia t. Tendance décroissante pour *Alnus.* Hausse des Cyperaceae et de *Pteridium.*
5	22-8	Env. 300-70 cal. BP	*Quercus* domine les taxa arboréens et *Fagus* tombe à des valeurs très basses. Valeurs élevées de *Pinus* et de *Castanea.* Maximum pour *P. lanceolata* et *Rumex*. Hausse des Poaceae, *Calluna, E. tetralix*, Brassicaceae, Rosaceae, Apiaceae, Ranunculaceae. *Alnus* à <10%. Arrêt de la courbe de *Sphagnum* et recul de *Pteridium* en fin de zone.

Tableau 28. Description des zones polliniques de la séquence GB.

Tableau 29 (page suivante). Description des zones non-polliniques de la séquence GB.

Zones GB-NP	Prof. (cm)	Âges cal. BP	MNP (Figure 44 a-d)
1a	312-**288**	**Env. 8250-6800**	Relativement peu de MNP ; zone dominée par les amérospores TM-382, -391 et les restes d'Acariens. Présence de HdV-18. Occurrences *Coniochaeta* cf. *ligniaria*, Sordariales TM-319*, Cecophora* HdV-112 indiff.
1b	288-254	Env. 6800-5100	Plus de spores fongiques. Réduction de TM-382. Zone marquée par les spores TM-386, -390, -385. Début des courbes de TM-320, -328, -334, -N et HdV-12. Quelques Zygnematales, Copépodes, MNP hyalins/indéterminés et zoologiques (HdV-160, TM-396, -I, -GrA, -380, -374...). Courbes basses et continues de *C.* cf. *ligniaria* et *Cercophora* HdV-112 indiff. Début de la courbe de *C. xylariispora.*
2a	254-226	Env. 5100-4350	Arrêt de l'enregistrement des Types fongiques TM-382, -386, -390, -385. Apparition des spores HdV-10 qui augmentent avec TM-320, -328, -334, -N, HdV-12., *Byssothecium circinans*, TM-338, *Glomus*, TM-330, -371 et -367. cf. *Thermomyces stellatus* marque la zone. Plus de Zygnematales, dominées par ZYGNEMA type E. Hausse des Copépodes, restes d'Acariens. Légèrement plus de Types du Groupe 1 (ex. *Sporormiella*, *Chaetomium* HdV-7A, Sordariales HdV-55A…). Hausse de *C.* cf. *ligniaria* et *C. xylariispora* en fin de zone.
2b	226-200	Env. 4350-3650	Spectres fongiques dominés par *Tilletia sphagni*, TM-N, -330. En milieu fin de zone : hausse marquée de *Geoglossum sphagnophilum,* TM-O, HdV-83, -10, -12, *Meliola ellisii*, TM-C2, -C3, -318. Absence d'algues et très peu de microrestes hyalins. Types de groupes coprophiles à de faibles valeurs, dominés par *Chaetomium* HdV-7A, *Cercophora* HdV-112 et *C. xylariispora*. Courbe continue de *K. deusta.*
3a	200-173	Env. 3650-3200	Dominance des spores HdV-10 et -12 qui augmentent avec TM-O, -C2, HdV-83 et *M. ellisii* en seconde moitié de zone alors que HdV-18, *Entophlyctis lobata, T. sphagni*, TM-318, -C3 chutent. *Callidina angusticollis* marque la zone. Forte hausse de *C. xylariispora* et des autres Coniochaetaceae et Xylariaceae associées aux substrats forestiers/brûlages. Occurrences répétées des conidies et autres spores du cortège forestier (ex. *Endophragmiella, Cladosporium*-type, *Trichocladium, Brachysporium*…) . Enregistrement continu en faible valeurs de *Sporormiella*. Forte hausse de *Chaetomium* HdV-7A à la transition 3a/3b.
3b	173-161,5	Env. 3200-2950	Chute marquée des Types fongiques locaux de la zone précédente (HdV-10, -12, *M. ellisii*…), remplacés par le TM-C3. Occurrences de *Spirogyra*. Régression de *C. angusticollis* et des restes d'Acariens. Après un pic de *Chaetomium* HdV-7A*,* premier gros pic de *C. xylariispora* (188 cm).
3c	161,5-130	Env. 2950-2250	Pic de *T. sphagni* dans le premier niveau puis de HdV-18 qui décroit ensuite. Types fongiques dominants : HdV-12, -10, *B. circinans*, TM-334, TM-N, TM-O. Fort développement de cf. *Sporidesmium* (TM-037B). *C. angusticollis* chute à minima. *Sporormiella*, Sordariales HdV-55A, *Podospora* p. marquent la zone. Valeurs élevées de *C. xylariispora*, *C*. TM-308, *C*. A, Xylariaceae TM-X5B, *K. deusta*. Transition 3/4 : forte hausse des coprophiles du Groupe 1 et de *C. xylariispora*.
4	130-100	Env. 2250-1650	Nouvelle réduction des Types HdV-10, -12, -83, *B. circinans*. Développement d'*E. lobata*. Les Phragmoconidies incl. HdV-11 et le MNP indét. TM-365 marquent la zone. Reprise des courbes du TM-318. Présence de fragments d'*Erica tetralix* (cf. HdV-68). *Zygnema* (cf. HdV-314b) puis HdV-160 bien représentés. Valeurs élevées *C. xylariispora.* Nombreux autres Types associé aux brûlages (*Gelasinospora*, *Neurospora crassa*, *C.* TM-308, Xylariaceae TM-309…). Réduction des Xylariaceae TM-X5B et *K. deusta*. Forte hausse des Types du Groupe 1, dominés par *Sporormiella* ; développement des Sordariales TM-022 indiff., HdV-55B, *Podospora* HdV-368, *Trichodelitschia*, *C.* B. Réduction marquée de *Podospora* p. et de *Chaetomium* HdV-7A.
5a	100-66	Env. 1650-1000	Reprise de HdV-10, -12 qui augment fortement durant la zone. Autres Types abondants : HdV-3a, -83, TM-O, -334, *B. circinans*, HdV-13 et TM-C3. Présence de fragments d'*Erica tetralix. T. sphagni*, *M. ellisii* et *C. angusticollis* en fin de zone. Tendance décroissante pour HdV-18. Les Types du Groupe 1 tombent à minima. Valeurs fluctuantes et pic de *C. xylariispora* en fin de zone avec *Gelasinospora*, cf. *C.* TM-308A.
5b	66-34	Env. 1000-500	Tendance globalement décroissante pour les Type fongiques locaux dominants de la zone précédente ; très marquée en début de zone pour HdV-12, TM-338, -326,-O et *B. circinans*. *C. angusticollis* sur toute la zone et décroit. Forte hausse de HdV-18. Reprise et fortes valeurs des Types coprophiles du Groupe 1 dans la première moitié de la zone ; valeurs minimales pour *C. xylariispora*. La tendance s'inverse dans la seconde moitié de la zone.
5c	34-8	Env. 500-70	La baisse des spores HdV-10 et -12 continue et est très marquée jusqu'à ~20cm. HdV10, TM-O et -338 augmentent fortement ensuite. *T. Sphagni* enregistre une forte hausse en début de zone (28 cm) avec *Botryococcus* et HdV-160. Des valeurs extrêmes des ascospores du Groupe 1 ensuite enregistrées (20 cm). *C. xylariispora* est à minima (sauf dernier niveau). Arrêt de la courbe de *K. deusta* en fin de zone avec l'arrêt/recul des spores forestières *Coniochaeta* A et Xylariaceae TM-X2.

Dynamiques des Types de stades ombrotrophes

Types fongiques	Hôtes/ substrats
Chlamydospores HdV-12 : Indicateur de conditions relativement sèches **(1)** Aussi en conditions mésotrophes **(2)** Plus fréquent en tourbière relativement sèche à *Calluna* **(3)** Dans la végétation de buttes (incl. *Calluna vulgaris*, *Erica tetralix*) avec un optimum de niveau de nappe moyen (5-10 cm) ; favorisé dans les phases d'augmentation rapide du niveau de nappe **(10)**	Divers végétaux
Phragmoconidies HdV-10 : Sur racines de *Calluna vulgaris* ; sur tourbières ombrotrophes en conditions relativement sèches à très sèches **(1, 4, 10)** ***Meliola ellisii* (HdV-14a)** : Sur *Calluna vulgaris* (feuilles, tiges) ; sur tourbières ombrotrophes relativement sèches **(1)** Indicateur de niveaux de nappe intermédiaires (10-15 cm prof.) **(10)**	*Calluna vulgaris*
Dictyospores (HdV-3a) : Assèchement local en contexte ombrotrophe **(1)** **Didymoascospores HdV-83** : En conditions ombrotrophes et certains maxima corrélés avec des concentrations élevées en charbons **(5)** ***Coniochaeta xylariispora* (HdV-6) :** Buttes très sèches **(10)** et contextes tourbeux brûlés **(6, 7, 8, 10)**	
***Byssothecium circinans* (HdV-16A-C) :** Fréquent en tourbières élevées mésotrophes, dont stades à *Molinia coerulea* **(1, 2)** Conditions perturbées **(4)** Niveau de nappe intermédiaire (10-20 cm prof) **(10)** **Spores fongiques TM-N** : Landes et pelouses **(PB ; OS)** Strate herbacée localement dominante **(OS)**	(Poaceae ?)
Phragmoconidies TM-O : Landes et pelouses ; plus abondant dans les landes à Ericaceae **(PB)** **Cellules fongiques HdV-92 :** Préfèrerait des conditions d'augmentation de l'humidité dans des types de végétation relativement secs en contexte ombrotrophe **(11)** ***Entophlyctis lobata* (HdV-13)** : Phases les plus oligotrophes dans des tourbière à *Sphagnum* **(2)** Restreint aux stades ombrotrophes **(3, 5)** et maximum d'observations en phases relativement humides à *Scheuchzeria palustris* **(3)** Avec macrorestes d'Ericaceae et optimum pour niveaux de nappe intermédiaires (0-10 cm prof) **(10)**	
***Geoglossum sphagnophilum* HdV-77a :** Sur *Sphagnum,* absent des phases les plus humides (indicateur climatique ?) **(1)** Sur *Sphagnum* spp. soumises à un stress hydrique **(a)** ***Tilletia sphagni* HdV-27 :** Restreint aux tourbes contenant des restes de *Sphagnum* **(3)** ; Particulièrement sur *Sphagnum cuspidatum* **(1)** Dans végétation de buttes sèches et aussi en conditions plus humides ; n'indique pas des conditions humides mais peut marquer dans certains cas l'augmentation rapide du niveau de nappe **(10)**	*Sphagnum*
Phragmoconidies HdV-11 : Sur restes d'épidermes de Cyperaceae (endoparasite) **(1)** **Didymoascospores HdV-18 :** Sur *Eriophorum vaginatum* **(1)** et pas de relation avec le niveau de nappe **(10)**. Associé à des phases plus humides en contexte ombrotrophe **(9)**	Cyperaceae

Tableau 30 (page précédente). Valeurs indicatrices des Types fongiques abondants dans la séquence GB d'après la littérature et les référentiels (Pays Basque et Ossau) : 1 : van Geel (1978) ; 2 : van Geel *et al.* (1981); 3 : Kuhry (1985) ; 4: van Geel et Middeldorp (1988) ; 5: Kuhry (1997) ; 6 : López-Sáez *et al.* (1998) ; 7 : López-Sáez *et al.* (2002) ; 8 : Blackford *et al.* (2006) ; 9 : Mighall *et al.* (2006) ; 10 : Yeloff *et al.* (2007) ; 11 : Bakker et van Smeerdijk (1982) (se référer à la Carte 1 (Partie 1.II) pour la localisation géographique de ces travaux) ; a : A. Royaud, communication personnelle (2008) ; PB : référentiel du Pays Basque (Partie 3.I) ; OS : référentiel Ossau (Partie 3.II).

Les Types HdV-10 et HdV-12 sont enregistrés de manière quasi-continue à partir de 4600 cal BP environ (zone NP2) et prennent des proportions importantes, avec d'autres Types des cortèges ombrotrophes (ex. *M. ellisii*, ascospores HdV-83, *Geoglossum sphagnophilum*), à partir de 3650 cal. BP environ (env. 200 cm) (Figure 45). Les Types HdV-10 et 12 dominent ensuite l'enregistrement dans les zones NP3 et 5, suggérant des conditions relativement sèches. Trois phases de recul de ces Types peuvent apparaître à première vue comme plus humides : la subzone NP3 (env. 3200-2950 cal. BP), la zone NP4 (env. 2250-1650 cal. BP) et le début de la subzone NP5c (env. 500-100 cal. BP).

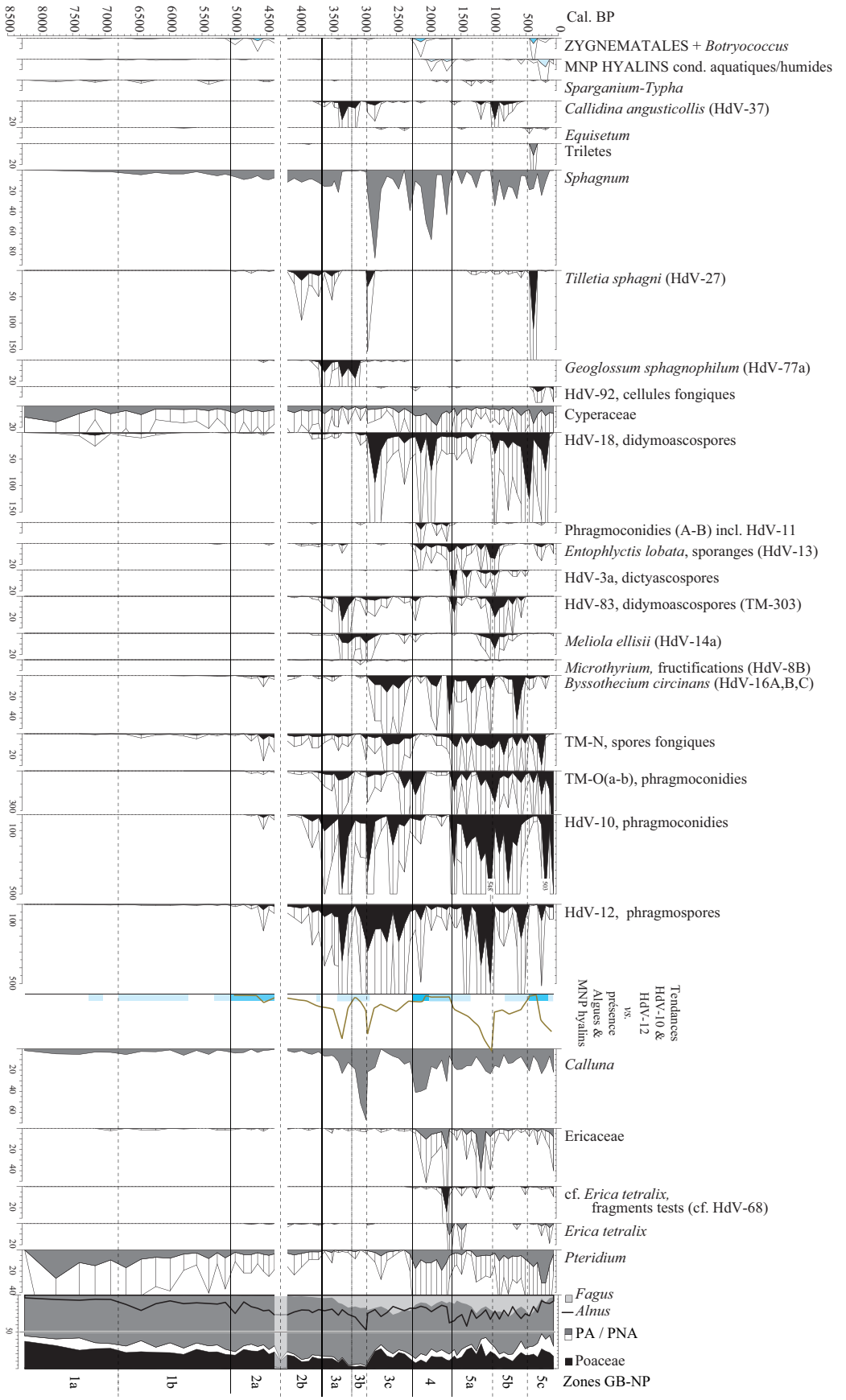


Figure 45. Sélection de Types fongiques, alguaux et indéterminés pour l'indication des conditions écologiques locales (végétation / humidité) à GB.

Dynamiques coprophiles

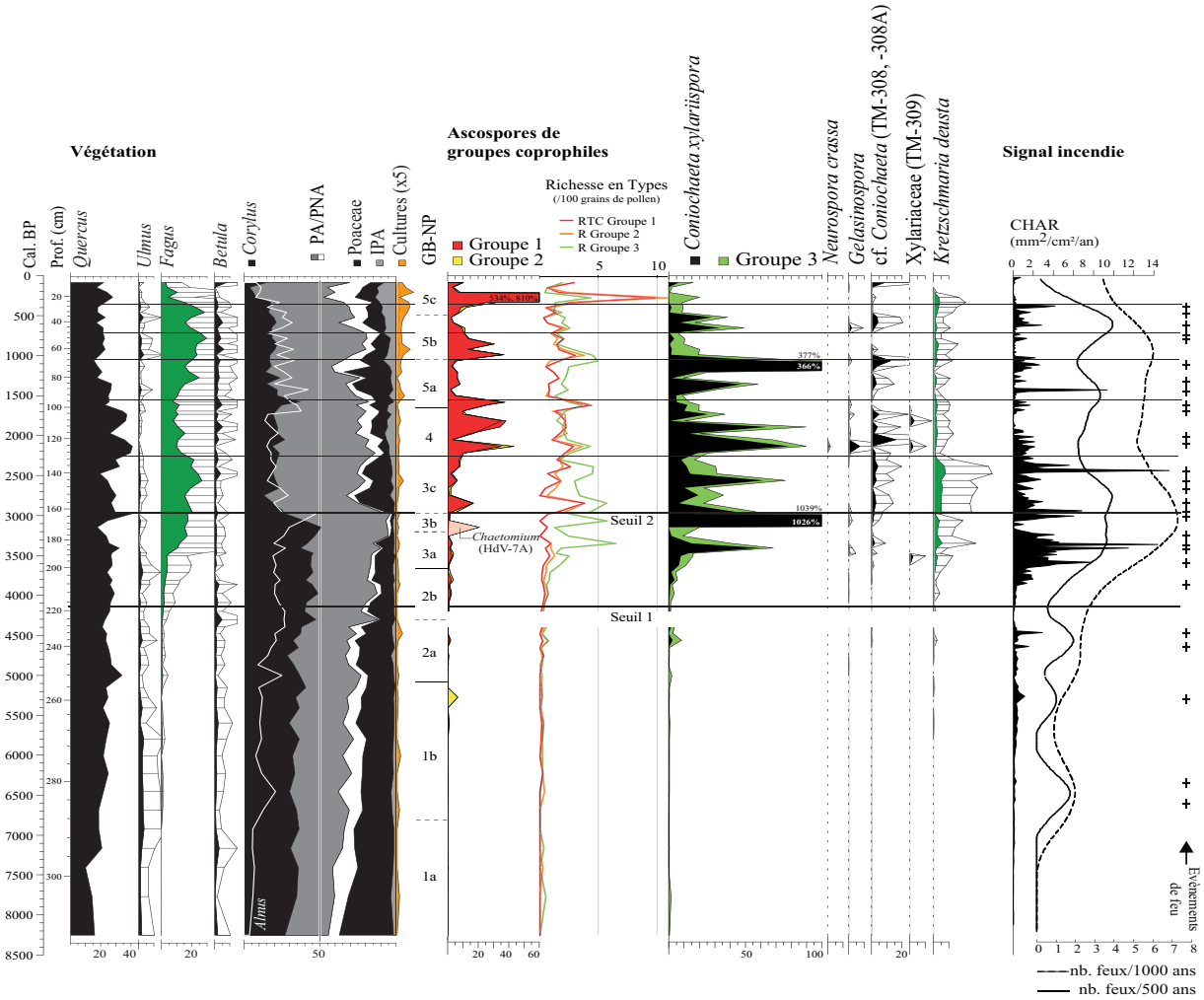


Figure 46. Courbes synthétiques des Types de spores de groupes coprophiles (sommes des %TP et richesse en Types), principales courbes polliniques et signal incendie (Rius *et al.* 2009) de la séquence GB. CHAR : taux d'accumulation total en particules carbonisées (>150 µm). Echelle chronologique.

Dans l'ensemble, les ascospores des trois Groupes sont peu fréquentes et peu abondantes dans la première moitié de la séquence ; leurs courbes (%TP et richesse) deviennent continues vers 4150 cal. BP, en milieu de subzone NP2b. A partir de cette date, la séquence se singularise par les très fortes proportions de *Coniochaeta xylariispora* (HdV-6) qui domine le Groupe 3 et suggère des conditions localement très sèches et/ou la récurrence de feux sur la tourbière (Tableau 30). Ce dernier point semble confirmé par (1), la présence régulière d'autres spores associées aux brûlages telles que *Gelasinospora*, cf. *Coniochaeta* TM-308, les Xylariaceae TM-309, -X6B2 et -X6B (cf. référentiel Ossau ; Partie 2.II) et (2), la relativement bonne adéquation entre les tendances majeures de ces Types, les évènements de feux et le taux

d'accumulation en particules carbonisées (Figure 46). *K. deusta* est également particulièrement bien représenté et sa courbe semble suivre celle de *Fagus*.

Deux seuils ont été identifiés dans les dynamiques des Groupes 1 et 2. Le seuil 1 marque le démarrage de la courbe continue des meilleurs indicateurs pastoraux (Groupe 1), vers 4150 cal. BP. Le seuil 2 marque la première hausse marquée des %TP et de la richesse en Types de ce cortège, vers 2950 cal. BP. Par la suite, %TP et richesse en Types suivent les mêmes tendances et sont sujettes à de fortes fluctuations. Les limites reportées sur la Figure 46 révèlent l'alternance (excepté pour la zone NP4) entre phases de fort enregistrement d'ascospores de coprophiles (Groupes 1 et 2) et phases d'enregistrement des ascospores associées, ou potentiellement associées, aux brûlages (*C. xylariispora* en particulier).

- ***Interprétations des zones GB-NP***

GB-NP1 : Mésolithique – Néolithique Final (Env. 8200-5100 cal. BP)

Les données polliniques (Figure 43) décrivent un environnement forestier dominé par le noisetier, qui se densifie et s'enrichit graduellement en chêne. Les MNP (Figure 44a-d) peu nombreux et pour la plupart indéterminés, fournissent peu d'information pour caractériser les stades initiaux de cette zone (argiles). Les occurrences des Types de conditions aquatiques (ex. quelques de *Debarya, Spirogyra*, HdV-160, cf. HdV-181 et -182) suggèrent la présence, au moins temporaire, d'eaux peu élevées et relativement riches en nutriments. Il se peut aussi que les microrestes soient mal préservés dans les sédiments argileux, comme pourrait en témoigner la dominance de grandes spores fongiques TM-391, -383, -385 -386 (cf. Volume 2), peut-être plus résistantes. *Sphagnum* se développe graduellement (Figure 45) et plus fortement dans la subzone NP1b alors qu'*Alnus* s'installe probablement en périphérie du site (valeurs >30% en fin de zone) où il pourrait remplacer *Pteridium* (valeurs décroissantes sur toute la zone NP1). Les occurrences de Cerealia, plus fréquentes en fin de zone, attestent du développement des cultures au Néolithique Moyen et Final. La présence régulière d'ascospores de *Cercophora* (HdV-112) et de *Coniochaeta* cf. *ligniaria* pourrait être liée à l'apport de matière ligneuse des boisements adjacents. Vers 5300 cal. BP (Néolithique Ancien), *Cercophora* HdV-112 enregistre des valeurs plus élevées (Figure 44a) lors du troisième évènement de feu (Figure 46), en association avec des occurrences de Cerealia. Ces éléments pourraient indiquer que les défrichements sont réalisés à proximité immédiate du site (i.e. apports de matières ligneuses et/ou transport des spores par les eaux).

GB-NP2 : Néolithique Final – Bronze Moyen (Env. 5100-3650 cal. BP)

L'aulne continue de se développer et les peuplements forestiers environnants sont toujours dominés par le noisetier. *Fagus* semble plus fréquent et le début de sa courbe coïncide avec celle de *K. deusta* (zone **NP2a**), ce qui pourrait indiquer que l'arbre est présent non loin du site. Localement, les conditions tourbeuses s'installent et l'élévation de la tourbière est indiquée par la réduction des spores de Zygnematales (présentes dans la subzone NP2a et absentes de la suivante), l'augmentation progressive de *Sphagnum* et des spores de *Byssothecium circinans*, HdV-10 et -12 (Figure 45, Tableau 30). Le site pourrait alors être affecté par des feux, comme pourraient l'attester deux phases d'enregistrement de *Gelasinospora,* cf. *Coniochaeta* TM-308 et *C. xylariispora* à la fin de la zone NP2a (Néolithique Final) et à la fin de la zone NP2b (Bronze Ancien). Cette hypothèse est supportée par l'augmentation du taux de particules carbonisées et la concomitance d'évènements de feux associés à ces deux phases : la première phase est synchrone de deux évènements de feux enregistrés vers 4500-4600 cal. BP (Néolithique Final) qui s'accompagnent du premier impact marqué sur les forêts (recul des courbes de *Quercus* et de *Corylus*) ainsi que d'une augmentation des indices polliniques de mise en culture (Cerealia) et de pâturage (apophytes, Poaceae) (Figure 43) ; la seconde phase d'enregistrement des spores favorisées par les brûlages coïncide quant-à elle avec un évènement de feu isolé, à la fin du Bronze Ancien (env. 3875 cal. BP) (Figure 46). Des occurrences de *Sporormiella, Chaetomium*, des Sordariales HdV-55A, -55B et de *Podospora* HdV-368 (Figure 46) indiquent que le site est fréquenté par des herbivore mais, compte tenu de leurs faibles %TP, il est difficile de dire s'il s'agit des premiers signes d'activités pastorales sur le site ou de sa fréquentation par la faune sauvage.

GB-NP3 : Bronze Ancien - Âge du Fer (Env. 3650-2250 cal. BP)

L'assemblage de Types fongiques HdV-10, -12, -83, *G. sphagnophilum* et *Meliola ellisii* (Figure 45) reflète l'installation de conditions ombrotrophes (Tableau 30) dans la zone **NP3a** (env. 3650-3200 cal. BP). En milieu de zone, un peu après 3500 cal. BP, l'augmentation des valeurs de ces Types et le remplacement de *Tilletia sphagni* par *G. sphagnophilum*, indiquent un assèchement local important. Les valeurs plus élevées des conidies HdV-10 et de *M. ellisii* (et peut-être des spores TM-O) coïncident avec la hausse de *Calluna* : la plante se développe sur le site. C'est au même moment (vers 3500 cal. BP), que l'on observe une augmentation de *Fagus*, à nouveau en association avec *K. deusta,* mais aussi avec *Coniochaeta* A et les Xylariaceae TM-X2A. Cette concordance tend à confirmer que ces spores sont bien associées à *Fagus*, ainsi que nous l'avions remarqué dans les référentiels. Il faut cependant noter que la courbe d'*Ulmus* régresse au même moment, ce qui pourrait au contraire s'accorder avec les considérations d'Innes *et al.* (2006) sur l'association de *K. deusta* avec le déclin de l'orme enregistré au cours de l'Holocène (env. 5000 cal. BP) au Nord-Ouest de l'Europe. *C. xylariispora* est bien représenté dans la zone où il est accompagné des

Xylariaceae TM-309, -X6B2, *Gelasinospora* et de cf. *Coniochaeta* TM-308A-B. Cet assemblage supporte à nouveau l'hypothèse d'incendies affectant la tourbière et concorde avec les taux élevés d'accumulations en particules carbonisées (Figure 46). Durant la phase plus sèche (fin de zone NP3a), on observe une (première) hausse très marquée des valeurs de *C. xylariispora* (vers 3500 cal. BP) qui est synchrone d'un évènement de feu et du recul de *Quercus,* et dans de moindres proportions d*'Alnus*. Ces éléments démontrent à nouveau que *C. xylariispora* est favorisé par les brûlages en contexte tourbeux, comme cela avait déjà été observé à plusieurs reprises (López-Sáez *et al.*, 1998; 2002; Blackford *et al.*, 2006; Yeloff *et al.*, 2007). Les ascospores du Groupe 1 (*Sporormiella, Podospora* p., *Chaetomium, Podospora* HdV-368, Sordariales HdV-55A) sont dans cette zone un peu plus fréquentes et abondantes, suggérant que le site est peut-être plus fréquenté par les animaux, ce qui peut s'expliquer en partie par l'assèchement de la tourbière qui rend cette dernière plus accessible ou attractive pour les herbivores. Enfin, les occurrences de conidies indicatrices de conditions forestières (ex. *Endophragmiella, Trichocladium, Brachysporium obovatum*), observées dans cette zone et la suivante (NP3b ; Figure 44a), pourraient être liées au développement *d'Alnus* (courbe croissante jusqu'en fin de la subzone suivante NP3b) et refléter la mise en place d'une ripisylve dont la lisière est non loin du point de sondage.

Dans la subzone **NP3b** (3200 – 2950 cal. B), la chute brutale des Types fongiques de conditions ombrotrophes et sèches, et les occurrences de *Spirogyra,* indiquent à première vue une transition rapide vers des conditions localement plus humides. Les courbes polliniques sont également fortement modifiées : le début de la zone est marqué par la chute brutale des valeurs de *Corylus* (vers 3100 cal. BP) qui est suivie d'une hausse importante de *Calluna,* d'*Alnus* et de *Quercus* (qui atteignent un maxima vers 2950 cal. BP). La chute de *Corylus* est précédée d'une forte hausse de *Chaetomium* (qui ne peut évoquer la présence d'herbivores étant donnée l'absence d'autres Types coprophiles) et est synchrone d'une élévation très importante de *C. xylariispora* (>1020 %TP, vers 3100 cal. BP) et d'occurrences de *Gelasinospora* et de cf. *Coniochaeta* TM-308. Ces derniers montrent des conditions soit très sèches et/ou un épisode d'incendie local. Aucun évènement de feu n'a été détecté (Figure 46) mais un pic isolé du taux d'accumulation en particules carbonisées, vers 3100 cal. BP, pourrait accréditer l'hypothèse d'un feu très localisé, sur la tourbière et ses proches abords. Ces éléments, combinés à l'interruption de la majorité des courbes des Types fongiques qui caractérise cette subzone (Figure 44 a-c), suggèrent des conditions très perturbées sur la tourbière, pour certaines, difficiles à interpréter (ex. les valeurs extrêmement élevées de *Calluna* en fin de zone).

En début de zone **NP3c**, entre 2950 et 2750 cal. BP environ, les conditions locales sont comparables à celles de la fin de la zone NP3a, c'est-à-dire ombrotrophes et relativement sèches (valeurs élevées des spores HdV-10, -12, -83, *M. ellisii, Calluna*). Par la suite (vers 2750 cal. BP), le recul des

spores HdV-10, *M. ellisii* et de *Calluna* montre la disparition locale de la callune, laquelle est peut-être ponctuellement remplacée par *Pteridium* (Figure 45). Des conditions mésotrophes, et peut-être perturbées, semblent s'installer (développement de *B. circinans*, maintien des Chlamydospores HdV-12). L'association des spores TM-N et de *B. circinans* (Tableau 30) à la hausse de Poaceae, pourrait indiquer que des graminées (*Molinia* ?) pourraient s'être développées localement. Vers 2400 cal. BP (fin de la zone NP3c), le site s'assèche et la callune s'y développe à nouveau (reprise des courbes des spores HdV-10, *M. ellisii*, HdV-83, hausse de *Calluna*, recul de *B. circinans* et de TM-N).

Durant cette période, les données polliniques et le signal incendie décrivent un impact anthropique continu et croissant (hausse régulière des IPA, maintien de *Corylus* à des niveaux bas, recul de *Quercus*) : d'après Rius *et al.* (2009), les espaces ouverts lors des défrichements précédents pour les pâtures et les cultures sont entretenus par des feux pastoraux et des écobuages. Alors que la chênaie semble stagner, le hêtre se développe fortement dans les boisements. Ce dernier pourrait être relativement proche de la tourbière, comme semblent l'indiquer les valeurs élevées de *K. deusta.* La réduction de l'aulnaie en ceinture du site (depuis la fin de la zone précédente, NP3b) a probablement favorisé le transport des ascospores de *K deusta* depuis les lisières vers la tourbière.

Les changements dans la dynamique des ascospores coprophiles (Groupes 1 et 2) semblent s'accorder avec les données polliniques et le signal incendie, et pourrait expliquer l'évolution du trophisme décrite par les Types fongiques locaux : en début de zone, c'est-à-dire immédiatement après l'épisode de défrichement affectant la corylaie (fin de la zone NP3b), on enregistre une hausse des %TP (bien reflétée par *Sporormiella*) et de la richesse en Types des Groupes 1 et 2. Il s'agit du second seuil dans la dynamique des ascospores de groupes coprophiles qui indique clairement que la tourbière est utilisée à des fins pastorales au Bronze Final (vers 2850 cal. BP). Faisant suite cette forte hausse des enregistrements coprophiles, les %TP et la richesse des cortèges tombent à des valeurs plus basses, pour augmenter ensuite progressivement jusqu'en fin de zone : la tourbière est régulièrement fréquentée par du bétail jusqu'à la première moitié de l'Âge du Fer. Il est possible de penser que l'arrivée du bétail sur le site soit responsable de l'installation de conditions plus mésotrophes (*B. circinans*, chlamydospores HdV-12). Enfin, l'enregistrement continu de *C. Xylariispora, Coniochaeta* (TM-308) sur toute la zone pourrait indiquer que les feux récurrents (Figure 46) concernent aussi la tourbière ; celle-ci est peut-être contigüe d'un plus large espace pastoral entretenu par des feux (Rius *et al.*, 2009), et fait l'objet de la même gestion.

GB4 : Fin de l'Âge du Fer – Antiquité (Env. 2250-1650 cal. BP ; 300 cal. BC – 300 cal. AD)

Les données polliniques n'indiquent pas de changement majeur dans la végétation, si ce n'est un recul de la hêtraie, probablement non loin de la tourbière, si on tient compte de la réduction synchrone de valeurs de *K. deusta*. Cerealia se maintient à des valeurs constantes mais relativement basses tandis que les apophytes

continuent d'augmenter, en particulier, *Plantago, P. lanceolata*, les Cichorioideae, et *Artemisia*, suggérant un renforcement des activités pastorales. La période couvrant la fin de l'Âge du Fer et l'Antiquité correspond à une phase d'expansion des activités humaines (Galop *et al.*, 2003b; Rius *et al.*, 2009) durant laquelle l'élevage devait régionalement réclamer plus de surfaces pour les pâturages (Rius *et al.*, 2009). Ainsi, la hausse marquée des valeurs de *Calluna,* des Ericaceae, et de *Pteridium* pourrait être associée au développement de landes, en relation avec le pastoralisme et leur entretien par le feu (Métailié, 1981; Rius *et al.*, 2009), bien que ces taxa aient aussi pu se développer sur la tourbière. La récurrence des feux sur cette dernière est attestée par le cortège complet des Types de spores associées ou favorisées par le feu (i.e. *C. xylariispora, Coniochaeta* TM-308, *Gelasinospora, Neurospora crassa*, Xylariaceae TM-309, -X6B2, -X6B) (Figure 44a). La zone est également marquée par une forte hausse des %TP des coprophiles et par l'arrivée de nouveaux Types dans les cortèges des Groupes 1 et 2 (Sordariales HdV-55B, Sordariales TM-022 indiff., *Podospora* HdV-368, *Podospora* TM-342 indiff.), alors que certaines ascospores communes dans les zones précédentes ne sont plus observées ou sont beaucoup moins abondantes (*Chaetomium, Podospora* p.). La charge pastorale devient donc importante sur la tourbière et deux phases d'augmentation sont identifiables : autour de 2100 cal. BP, à la fin de l'Âge du Fer, et entre 2000 et 1750 cal. BP, durant l'Antiquité. Ces deux phases correspondent à des périodes sans feu (Figure 46 ; Rius *et al.*, 2009) et des évènements de feux sont détectés lorsque les %TP et la richesse en Types des cortèges coprophiles indiquent une réduction de la charge pastorale sur le site. Cette alternance pâturage/feu peut révéler la nécessité d'entretenir les espaces de dépaissance, dont la tourbière de Gabarn, lorsque la charge pastorale est insuffisante pour prévenir leur enfrichement.

Par ailleurs, les MNP indiquent un changement important dans les conditions du milieu qui deviennent plus humides : fort recul des Types fongiques des conditions ombrotrophes sèches et associés à *Calluna* (spores HdV-10, -12, *M ellisii*, HdV-83), augmentation d'*Entophlyctis lobata*, *Zygnema*, HdV-160. Ces dernières suggèrent des eaux au trophisme élevé. Les Cyperaceae, sur lesquelles les conidies HdV-11 ont du être produites, se développent fortement. Enfin, *Erica tetralix* (qui supporte une humidité plus élevée que *Calluna*) pourrait s'être développée localement (présence des microrestes cf. *Erica tetralix* (cf. HdV-68)). Ces indices d'augmentation de l'humidité semblent contradictoires avec la présence et de *C. xylariispora* et d'autres ascospores associées aux brûlages, lesquelles suggèrent des conditions sèches et/ou brûlées. L'action des troupeaux a pu être à l'origine de la modification des conditions hydriques et trophiques locales à différentes échelles spatiales : le piétinement a pu altérer le système ombrotrophe et créer des dépressions (ex. gouilles), plus humides et eutrophes (ex. apport de matière organique par les déjections), où les Cyperaceae et les algues vertes ont été avantagées, comme cela est actuellement observé sur les tourbières ombrotrophes pâturées (ex. Cholet et Magnon, 2010). Les zones moins affectées par le passage des animaux, plus élevées et restées plus sèches, ont peut-être continué à faire l'objet de brûlages.

En fin de zone, en même temps que la pression pastorale diminue sur, et dans les environs de la tourbière (baisse des %TP et de la richesse des Groupes 1 et 2, recul de *Plantago,* des Asteroideae, d'*Artemisia*), la courbe de l'aulne qui augmente fortement (vers 1700 cal. BP) indique que celui-ci regagne à nouveau les alentours du site.

GB-NP5 : Fin de l'Antiquité – Epoque Contemporaine (Env. 1650-70 cal BP ; 300-1880 cal. AD)

Dans la zone **NP5a** (300-1000 cal. AD), l'usage du sol semble s'orienter plus fortement vers l'agriculture (Cerealia augmente, *Secale* apparaît et les apophytes sont globalement moins abondantes que dans la zone précédente). La hêtraie se développe mais la courbe de *K. deusta* ne reflète pas cette dynamique et on peut émettre l'hypothèse que si le site est entouré d'une aulnaie, cette dernière a pu jouer le rôle de barrière et filtrer les ascospores du champignon qui sont produites à la base des troncs (contrairement au pollen de l'arbre, qui est émis en hauteur). Les ascospores des Groupes 1 et 2 indiquent qu'après une nouvelle augmentation de la charge pastorale sur la tourbière vers 1600 cal. BP (350 cal. AD), celle-ci réduit fortement, jusqu'à 1000 cal. BP (50 cal. AD). Les conditions locales évoluent alors rapidement vers un assèchement et une élévation de la tourbière (forte hausse des valeurs de HdV-10, HdV-12, TM-O, HdV-83). *C. xylariispora*, cf. *Coniochaeta* TM-308 et *Gelasinospora*, indiquent que des brûlages sont toujours pratiqués, surtout en fin de zone, lorsque le pâturage est trop faible. La seconde forte augmentation des valeurs de *C. xylariispora* atteinte en fin de zone (366 %TP), à la fin du Haut Moyen Âge (850 cal. AD), correspond à un défrichement important (chute de AP, de *Quercus* et de *Fagus*), reflété par un évènement de feu (Figure 46). Ce défrichement a donc une nouvelle fois concerné la tourbière. En fin de zone, et à la transition avec la zone NP5b, les valeurs élevées de HdV-10, de *M. ellisii* et des ascospores HdV-3a, indiquent que l'assèchement est maximal.

Ces conditions très sèches se prolongent en début de zone **NP5b**, c'est-à-dire jusqu'à la moitié du Moyen Âge. Elles évoluent par la suite vers des conditions plus humides (réduction des valeurs des spores HdV-10, HdV-3a, -12, *M. ellisii*), plus marquées vers 1350 cal. AD (ex. net recul de HdV-10 et arrêt de la courbe de *M. ellisii*). Les ascospores de groupes coprophiles décrivent deux grands temps dans les dynamiques pastorales locales.

Dans la première moitié du Moyen Âge, la charge pastorale est importante et les indicateurs de brûlage sont absents, en accord avec un signal incendie qui n'enregistre aucun évènement de feu durant cet épisode. Il semble que la pression pastorale soit maximale autour de 1000 cal. AD (fortes %TP et richesse en Types du Groupe 1) et qu'elle diminue ensuite (réduction de la richesse en Types) jusque vers 1300 cal. AD, date à laquelle les indicateurs fongiques de brûlage (*Gelasinospora*, cf. *Coniochaeta* TM-308, *C. xylariispora*) sont de nouveau enregistrés tandis que deux évènements de feux sont signalés. Il est probable que la réduction de la charge en bétail ait nécessité l'usage du feu pour prévenir l'enfrichement.

La tendance s'inverse complètement à la fin du Moyen Âge et au début de l'Epoque Moderne (env. 1300-1450 cal. AD): le site est très peu utilisé pour le pâturage et une déprise pastorale semble centrée sur 1400-1450 cal. AD (%TP et richesse en Types minima). Durant cette période, la réduction des taxa arboréens (*Fagus* particulièrement) et les valeurs croissantes des Poaceae et des apophytes (Cichorioideae, Asteroideae, *Plantago lanceolata, P. media*, *Artemisia, Urtica*, Chenopodiaceae) suggèrent une certaine ouverture et une rudéralisation des milieux. Il se pourrait que les espaces dédiés aux pâturages suffisent alors au parcage et à l'alimentation des troupeaux et qu'il ne soit par conséquent plus nécessaire d'exploiter les sites tels que la tourbière de Gabarn.

La zone **NP5c** (1450-1880 cal.AD), est marquée par un fort accroissement des activités agro-pastorales (hausse des Poaceae, des apophytes et des indicateurs de cultures). Le recul de *Fagus,* accompagné de l'arrêt de la courbe de *K. deusta,* marque certainement la période où le chêne devient dominant dans les forêts du piedmont, comme c'est actuellement le cas (Dupias (1985). L'augmentation des conditions d'humidité entamée à la fin de la zone précédente se prolonge et s'accentue : chute des Types fongiques de conditions sèches (cf. ci-avant) et hausse des restes fongiques *T. sphagni*, HdV-92, *E. lobata* et des Types hyalins et algaux *Botryococcus*, HdV-160, suivis de *Zygnema* type E, des spermatophores de copépodes et du TM-106. Ces conditions plus humides, qui sont en phase avec les épisodes plus froids et plus humides du Petit Âge Glaciaire, semblent plus nettement marquées en début de zone (env. 1450-1700 cal.AD), lorsque *Botryococcus* et HdV-160 sont associés aux valeurs minimales des spores HdV-10 et -12. Au même moment, une hausse exceptionnelle des valeurs des ascospores de groupes coprophiles est enregistrée et atteint son optimum vers 1700 cal. AD (les valeurs des Types du Groupe 1 dépassent alors 500% de la TP et la quasi-totalité des Types est enregistrée), suggérant une charge pastorale jusqu'alors jamais atteinte sur le site. Comme dans la zone NP4, cette charge a pu causer des dommages importants au complexe tourbeux et créer des dépressions et des zones de rétention d'eau (ou des remontées de nappe), accentuant ainsi la hausse des conditions hydriques locales engendrée par les conditions climatiques. On observe en effet que lorsque la charge pastorale diminue, après 1700 cal. AD, les indicateurs fongiques de contextes ombrotrophe et secs réapparaissent (HdV-10, -12) tandis que les microrestes HdV-92, *Zygnema* type E et TM-106 indiquent que la tourbière est toujours soumise à d'importantes variations d'humidité, concordantes avec les derniers épisodes froids du 'Petit Âge Glaciaire'.

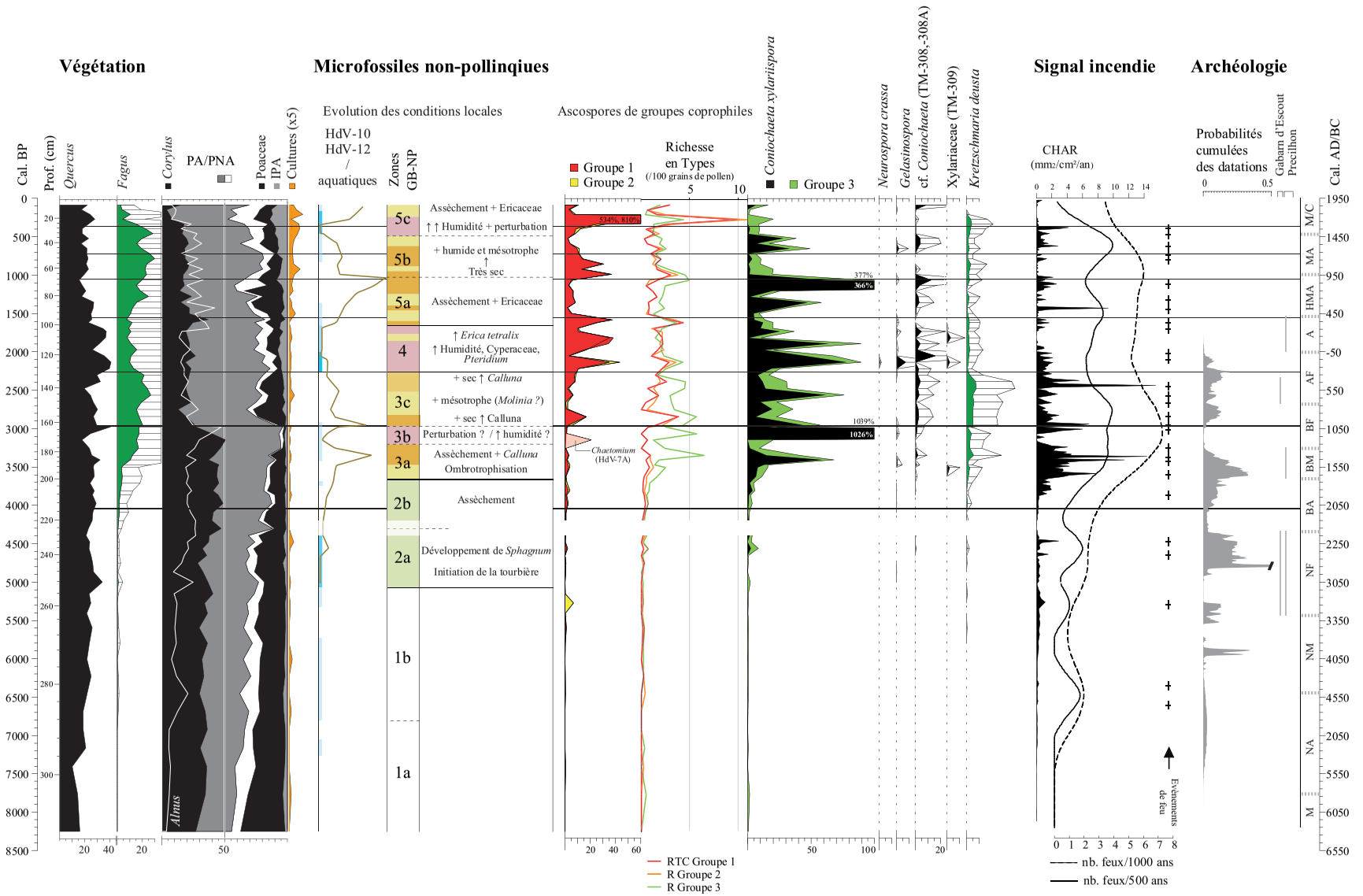
II.3.2. La tourbière de Gabarn dans l'histoire d'un système agro-pastoral

Les MNP de la tourbière de Gabarn ont livré des informations utiles pour la compréhension de l'évolution de cette tourbière en relation avec les activités agro-sylvo-pastorales qui se sont développées à sa périphérie. La comparaison entre enregistrements non-polliniques, données polliniques et signal incendie (Figure 47) a montré que le site n'a pas fonctionné de manière isolée de la mise en place du système agro-pastoral environnant, contrairement à ce que ses grandes dimensions auraient pu faire penser. Les bonnes corrélations entre événements de feux et ascospores favorisées dans les contextes brûlés (*Gelasinospora*, cf. *Coniochaeta* TM-308,-308A, *C. xylariispora*, Xylariaceae TM-309, pour les plus fréquentes) montrent en particulier que les évènements de feux détectés par le signal incendie sont fortement locaux.

Les premiers signes d'impact humain sur le couvert végétal sont enregistrés à Gabarn par les données polliniques et le signal incendie au Néolithique Final (Zones NP2), en bon accord avec les données archéologiques (Figure 47). Ces signaux s'inscrivent dans la première phase d'emprise Néolithique sur les milieux enregistrée à l'échelle des Pyrénées (Galop, 2006; Rius *et al.*, 2009). Les MNP décèlent les premiers signes évidents d'impact de ces activités agro-pastorales sur a tourbière à partir du moment où celle-ci entre en stade ombrotrophe. Vers 3650 cal. BP, à la fin du Bronze Ancien, lorsque les conditions ombrotrophes semblent en place et que la callune se développe localement (Figure 47), les indicateurs fongiques de brûlages attestent clairement de l'impact des feux sur la tourbière. C'est à partir de 3000 cal. BP, au Bronze Final, après la dernière grande phase de défrichement qui s'est fortement ressentie sur le site, que la tourbière est manifestement utilisée à des fins pastorales. La pression de pâturage reste modérée jusqu'à la fin de l'Âge du Fer.

Les enregistrements non-polliniques révèlent que par la suite les activités pastorales on pu être responsables de modifications dans les conditions trophiques et hydriques locales (fin de l'Âge du Fer /Antiquité et période 1450-1750 cal. AD). Le croisement des MNP et du signal incendie révèle également qu'à partir de l'Antiquité, l'utilisation de la tourbière à des fins pastorales a été cyclique (fin de l'Âge du Fer, début et fin de l'Antiquité, et de la fin du XVe au XIIIe siècle). Ces phases de fréquentation pastorale locale alternent souvent avec les signaux polliniques de cultures, les évènements de feux et les Types fongiques indicateurs locaux de brûlages. Ceci pourrait donc signifier que le site de Gabarn faisait partie prenante du terroir agro-pastoral local, c'est-à-dire que son exploitation pour le pastoralisme n'a pas été opportuniste mais a intégrée au fonctionnement du système agro-pastoral environnant.

Figure 47 (page suivante). Figure synthétique des enregistrements non-polliniques, poliniques (analyse D. Galop) et du signal incendie (Rius *et al.* (2009)) de la séquence GB. Datations des sites archéologiques des basses vallées d'Aspe et d'Ossau d'après Blanc *et al.* (2006) (i.e. courbes des probabilités des dates calibrées à 2 σ).


Végétation
Microfossiles non-pollinqiues
Signal incendie
Archéologie
Cal. BP
Prof. (cm)
Quercus
Fagus
Corylus
PA/PNA
Poaceae
IPA
Cultures (x5)
Alnus
Evolution des conditions locales
HdV-10
HdV-12
/
aquatiques
Zones
GB-NP
5c
Assèchement + Ericaceae
↑↑ Humidité + perturbation
5b
+ humide et mésotrophe
↑
Très sec
5a
Assèchement + Ericaceae
4
↑ Erica tetralix
↑ Humidité, Cyperaceae, Pteridium
3c
+ sec ↑ Calluna
+ mésotrophe (Molinia ?)
+ sec ↑ Calluna
3b
Perturbation ? / ↑ humidité ?
3a
Assèchement + Calluna
Ombrotrophisation
2b
Assèchement
2a
Développement de Sphagnum
Initiation de la tourbière
1b
1a
Ascospores de groupes coprophiles
Groupe 1
Groupe 2
Richesse
en Types
(/100 grains de pollen)
534%
810%
Chaetomium
(HdV-7A)
RTC Groupe 1
R Groupe 2
R Groupe 3
Coniochaeta xylariispora
Groupe 3
377%
366%
1039%
1026%
Neurospora crassa
Gelasinospora
cf. Coniochaeta (TM-308,-308A)
Xylariaceae (TM-309)
Kretzschmaria deusta
CHAR
(mm2/cm2/an)
Evènements
de feu
nb. feux/1000 ans
nb. feux/500 ans
Probabilités
cumulées
des datations
Gabarn d'Escout
Precilhon
Cal. AD/BC
M/C
MA
HMA
A
AF
BF
BM
BA
NF
NM
NA
M

Partie 5 - Synthèse et perspectives

Dans les Parties précédentes, l'étude des microfossiles non-polliniques a été envisagée au travers de deux approches, l'une moderne (référentiels de MNP) et l'autre fossile (analyses de séquences tourbeuses), l'approche moderne visant à fournir des clés interprétatives pour la reconstitution des dynamiques environnementales et pastorales menées dans l'approche fossile. Cette dernière Partie a pour objectif de rappeler les principaux résultats obtenus au travers de ces deux approches et de les confronter pour discuter les apports et les limites des référentiels, et d'en développer certains qui n'ont pas été abordés dans les chapitres précédents. Ces bilans nous amèneront à proposer des perspectives de recherche permettant de poursuivre ce travail et de répondre à certaines des questions qui ont été soulevées.

I. Apports et limites des référentiels pour l'interprétation des dynamiques environnementales passées

Deux référentiels de MNP ont été constitués dans des zones d'estive, dans le but d'estimer l'applicabilité des connaissances actuelles sur les MNP à nos terrains d'études et d'affiner les connaissances sur leurs qualités d'indicateurs environnementaux et pastoraux (Partie 3). Le premier, au Pays Basque (Partie 3.I), a essentiellement porté sur les relations entre spores fongiques aériennes, types de végétation et pression pastorale en contexte terrestre, sans explorer de manière spécifique les assemblages non-polliniques associés aux zones humides. Le second référentiel, en Ossau (Partie 3.II), a permis de comparer les assemblages non-polliniques de petites zones humides et de milieux terrestres environnants, de relier ces assemblages à des variables environnementales et pastorales et d'aborder, dans certains cas, la question de la dimension spatiale de ces informations. Afin de discuter les apports et les limites des approches modernes que nous avons entreprises, ce chapitre portera sur les spectres non-polliniques modernes et fossiles dans

leur ensemble. Les résultats concernant les ascospores de groupes coprophiles seront discutés dans le chapitre suivant.

Comme dans de nombreuses approches de calibration de signatures polliniques et non-polliniques, les deux référentiels ont utilisé des échantillons bryophytiques comme substrat collecteur de palynomorphes. En accord avec d'autres auteurs (Prager *et al.*, 2006), nous avions admis qu'en dépit de leur aspect pratique, les bryophytes étaient des substrats sélectifs vis-à-vis de certains microrestes potentiellement présents dans les sédiments, comme les microrestes produits dans les vases ou dans les tissus végétaux, matériaux qui composent l'essentiel des sédiments analysés en paléoécologie. L'objectif des référentiels a donc été d'obtenir des informations sur la valeur indicatrice de Types ou d'assemblages de Types, sans pour autant considérer le spectre non-pollinique complet d'un échantillon bryophytique comme un analogue transposable tel quel à l'interprétation de séquences tourbeuses. Par 'analogue' nous avons entendu 'Type analogue', c'est-à-dire un Type observé à l'état moderne et fossile dans ce travail. Dans les deux référentiels, les spores fongiques aériennes (ascospores et conidies essentiellement) ont largement dominé les assemblages, de manière concordante avec les considérations précédentes et avec d'autres référentiels non-polliniques réalisés dans différents contextes environnementaux (Mulder et Janssen, 1999; Blackford et Innes, 2006; Prager *et al.*, 2006; Montoya *et al.*, 2010; Gelorini *et al.*, 2011).

Le référentiel du Pays Basque est basé sur un jeu d'échantillons initialement collectés dans des communautés végétales terrestres (5 échantillons sur les 35 provenaient de tourbières) pour l'étude de la pluie pollinique actuelle par la méthode des analogues actuels (Mazier *et al.*, 2006). Les spores fongiques aériennes, dont certaines ont été nouvellement identifiées, reflètent le gradient d'ouverture des milieux, depuis les hêtraies jusqu'aux pelouses et landes pâturées. Certains cortèges fongiques sont d'une grande cohérence sur le plan taxonomique et écologique, comme les assemblages associés aux hêtraies (conidies ou ascospores de champignons saprophytes ou parasites sur substrats forestiers). Ainsi, si ce premier référentiel est informatif en ce qui concerne la valeur indicatrice des spores fongiques aériennes en contexte terrestre, notamment pour les ascospores de coprophiles comme il sera vu plus bas, ses apports ne permettent pas d'interpréter les dynamiques locales de sites tourbeux. Dans une première étude croisant les résultats de ce référentiel et ceux la séquence de Sourzay (Cugny *et al.*, 2010), il avait en effet été remarqué que, mis à part les ascospores de champignons coprophiles, relativement peu de MNP du référentiel étaient représentés à l'état fossile. Les résultats de la séquence d'Occabe confirment en partie ces observations (Partie 4.II) : des quatre séquences, c'est celle où la reconstitution des conditions écologiques locales a été la plus limitée (ex. zones OC-NP3).

Le référentiel d'Ossau (Partie 3.II) a cherché à répondre à ces limitations et à fournir de nouvelles informations pour l'interprétation d'une carotte issue d'une très petite tourbière de ce terrain (Lalagüe, 6 x

20 m). Pour aborder la question de la valeur indicatrice spatiale des microrestes et pour obtenir plus de Types propres à l'interprétation des conditions écologiques des sites sondés, ce référentiel a combiné des échantillons provenant de petites zones humides (dont des petites tourbières) et des échantillons provenant de sites terrestres environnants. La recherche des qualités d'indicateurs environnementaux des MNP a été abordée par analyses statistiques multidimensionnelles (analyses canoniques des correspondances). Ces analyses ont permit de rechercher parmi une cinquantaine de variables environnementales et pastorales celles qui expliquent au mieux la distribution des microrestes dans les sites terrestres et humides du référentiel. Ces variables avaient pour la plupart été acquises dans une surface de 1,5 m de rayon, centrée sur la zone de ramassage des échantillons bryophytiques : la dimension spatiale locale que nous avons fixé pour l'exploration des relations entre les MNP et les variables.

Les petites zones humides et tourbières échantillonnées en Ossau possèdent des assemblages non-polliniques très spécifiques, très variables d'un site à l'autre. Ces microfossiles représentent près du tiers des Types du référentiel et sont les plus diversifiés sur le plan taxonomique, mais ils sont aussi les plus rares (Figure 48). Ces milieux ont probablement été sous-échantillonnés mais un nombre plus important de réplicas par type de zone humide aurait été difficilement réalisable compte tenu de la grande diversité dans les natures, les tailles et les formes de ces milieux en Haut-Ossau (notamment dans le domaine des pelouses pastorales (Briand, 2001)).

Ce référentiel a été le plus informatif pour les microfossiles communs aux sites terrestres et humides qui représentent la moitié des Types du référentiel et les résultats montrent que des processus liés à l'écologie des organismes producteurs de ces microrestes et/ou à leur dispersion interfèrent à différentes échelles spatiales, induisant des gradients liés (ex. hygrométrie/ouverture/pression pastorale) entre cortèges non-polliniques de sites distants et qu'une part de l'information non-pollinique des petites zones humides est commune à celle des milieux terrestres adjacents. C'est particulièrement le cas pour les plus petites zones humides dispersées dans les estives et qui partagent avec les pelouses pâturées de nombreux Types fongiques, dont des spores associées au recouvrement herbacé. Dans ce cas, il est possible que les mycocœnoses des pelouses contribuent à la composition d'une partie des mycocœnoses des petites zones humides. A une autre échelle spatiale, il a été possible de montrer que les spores forestières indiquent la proximité des forêts.

Microfossiles locaux

La comparaison des spectres actuels du référentiel Ossau et fossiles de la séquence de Lalagüe donne une première idée de l' « efficacité » de ce référentiel (Figure 48). La moitié (47,7 %) de l'information moderne 'explique' 74,8 % de l'information fossile. Une fois déduits les Types rares du référentiel, ce rapport est de 45,3 % de l'information fossile expliquée ; la carence d'information concerne principalement, et de manière

logique, les Types rares et spécifiques des zones humides. Ainsi, la spécificité des assemblages non-polliniques des zones humides du Haut-Ossau trouve un écho dans les données fossiles de Lalagüe. Un des exemples les plus parlants est celui des spores cf. *Persiciospora* HdV-124 (Pals *et al*., 1980 ; Bakker et van Smeerdijk, 1982). Ces spores tiennent une place importante dans les assemblages fongiques de la tourbière de Lalagüe depuis plus de 600 ans, mais elles ne sont observées aujourd'hui dans aucune des 15 autres zones humides et tourbière couvertes par le référentiel. Comme cf. *Persiciospora* HdV-124, d'autres Types de spores fongiques décrits dans la littérature sur les MNP ont été faiblement représentés dans les zones humides du référentiel et abondants dans la séquence (ex. phragmoconidies HdV-729, cf. *Xylomyces* HdV-201, dictyospores HdV-200). Il semble donc que l'échantillonnage d'un plus grand nombre de zones humides n'aurait pas forcément permit de renseigner de manière précise les préférences écologiques de ces Types dans le référentiel. En effet, la petite tourbière de Lalagüe est, à notre connaissance, unique en son genre dans le cirque d'Anéou.

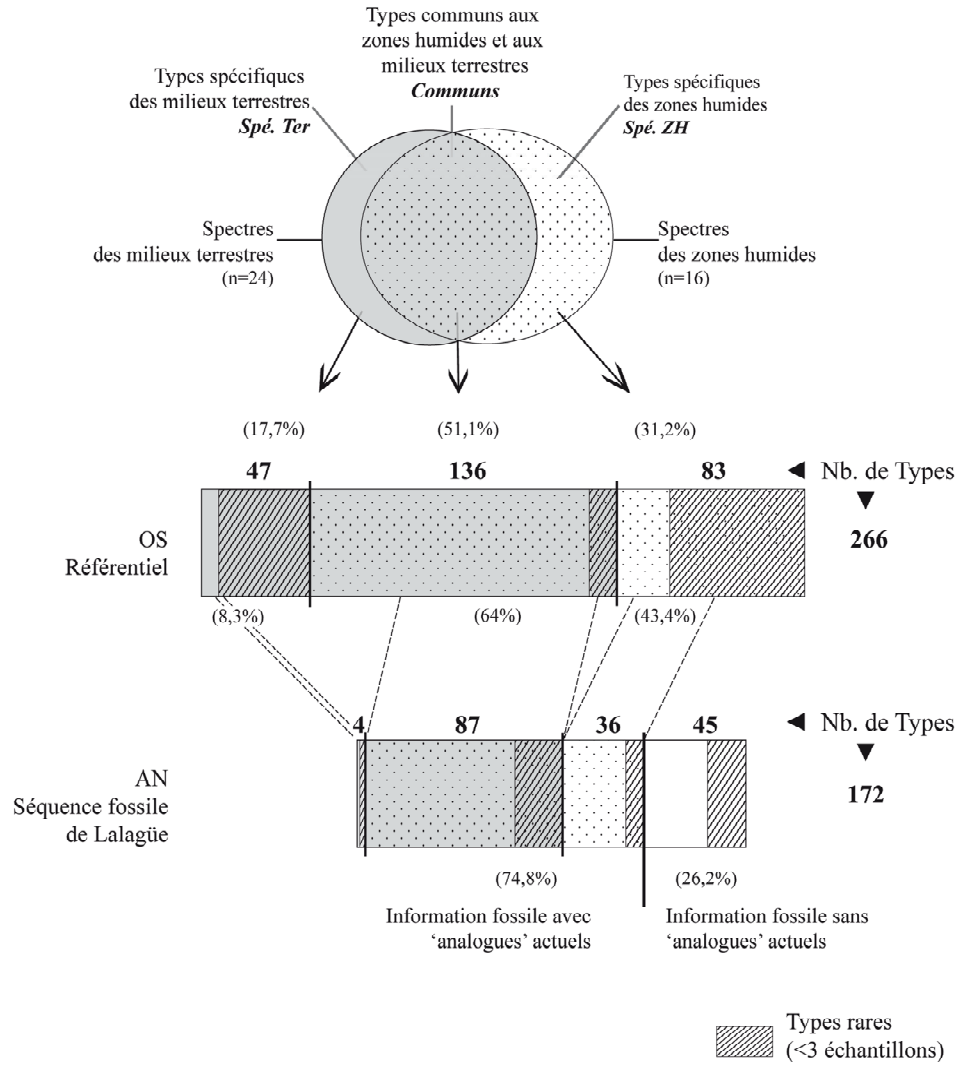


Figure 48. Efficacité du référentiel Ossau : répartition des Types dans les spectres de milieux terrestres et de zones humides du référentiel Ossau et de la séquence de Lalagüe.

Les microfossiles locaux ont été les moins bien renseignés dans les référentiels en raison des stratégies d'échantillonnage employées (échantillonnage fortement axé sur les contextes terrestres, nombre insuffisant de milieux humides et peu de précision sur la nature et les caractéristiques de ces milieux). Nous avons donc essentiellement fait appel à la littérature en paléoécologie pour interpréter les dynamiques locales des sites sondés, avec succès et précision dans certains cas (ex. Gabarn, Lalagüe), avec certaines limitations dans d'autres. Preuve en est le nombre important de microrestes nouvellement identifiés dans les séquences, combiné parfois à la quasi-absence de Types connus (Occabe). Nous avons volontairement présenté dans les diagrammes les résultats complets des analyses fossiles, au risque de perdre en lisibilité ou en concision dans les interprétations. Toutefois, ce nombre important de microfossiles nouvellement identifiés est révélateur du potentiel paléoécologique qu'il reste à explorer. Il suggère également que les connaissances actuelles sur les MNP ne sont pas nécessairement suffisantes pour aborder les études paléoenvironnementales dans différents contextes biogéographiques, y compris pour les systèmes ombrotrophes (ex. Gabarn) pour lesquels les MNP sont les mieux documentés (Partie 1). L'étude des macrorestes végétaux aurait grandement aidé les reconstitutions des dynamiques locales ainsi que la caractérisation des préférences écologiques de nombreux microfossiles ; notre approche fossile, uniquement axée sur les MNP, a été en ce sens peu orthodoxe. Rappelons à ce titre que c'est dans le cadre d'études paléoenvironnementales détaillées et utilisant de manière systématique les macrorestes, que la majeure partie des connaissances actuelles sur les MNP a été acquise (ex. van Geel, 1978; Pals *et al.*, 1980; van Geel *et al.*, 1981; van Geel *et al.*, 1983a; Kuhry, 1985, 1997). Les études de macrorestes ne sont malheureusement plus envisageables sur les séquences analysées dans cette thèse mais, à Gabarn, il sera peut-être possible de définir plus précisément les préférences écologiques de certains microfossiles nouvellement identifiés en confrontant nos résultats à ceux d'une étude géochimique réalisée sur la même séquence (dans le cadre du projet PALEOSAU ; F. Monna in : Galop *et al.*, 2006).

Microfossiles non spécifiques des milieux humides et des tourbières

Les Types communs aux sites terrestres et humides, c'est-à-dire les microrestes pour lequel le référentiel Ossau a été le plus informatif, composent plus du tiers de l'information fossile de Lalagüe (Figure 48), soit la moitié des Types 'analogues'. Ainsi, malgré son manque de précision concernant l'écologie des Types caractéristiques des zones humides, le référentiel a permis d'observer une bonne partie de l'information fossile de la séquence dans les environnements actuels. Cela pourrait aussi signifier que cette information fossile n'a pas nécessairement été produite localement et/ou qu'elle a été partagée avec les milieux terrestres qui ont environné la tourbière. Un examen des données montre que les ascospores de groupes coprophiles sont les Types les plus nombreux dans cette catégorie (Partie 4), Types qui ont une forte représentation locale (Partie 3.II). Les autres microrestes sont dominés par des spores fongiques qui étaient

associées aux petites zones humides et aux milieux ouverts dans le référentiel (ex. spores TM-N, cf. *Scleroderma* HdV-495, TM-4005, -4036, etc.). Les spores fongiques forestières ou favorisées par le rapprochement aux forêts étant très minoritaires, il a été possible de dire, en accord avec les données polliniques, que l'environnement immédiat de la tourbière était ouvert et herbeux dès la Fin de l'Âge du Fer.

A l'opposé, certaines de ces spores fongiques non spécifiques de milieux humides sont communes, voire très abondantes, à Gabarn (ex. spores TM-N, conidies TM-O, basides TM-B). La tourbière de Gabarn peut être considérée comme un très grand site en comparaison à celui de Lalagüe, son diamètre minimal étant de 400 m environ, contre 6,5 m pour Lalagüe. Les valeurs des spores TM-N et TM-O y sont beaucoup plus élevées qu'à Lalagüe et fortement associées aux variations de Types locaux tels que les conidies HdV-10. Ces éléments permettent de dire que ces spores ont été produites sur la tourbière de Gabarn. Les informations acquises dans les référentiels sur ces spores (i.e. associées aux milieux ouverts et aux landes) ont ainsi pu être intégrées à la reconstitution des conditions locales. Ainsi, les Types fongiques qui montrent de très fortes abondances dans les enregistrements tourbeux ne sont pas nécessairement spécifiques de ces milieux, même s'ils sont produits localement. La recherche de leur valeur indicative en contexte terrestre est donc justifiée. De plus, la comparaison de spectres non-polliniques de zones humides et de milieux terrestres dans le cadre d'une même approche moderne est un bon moyen pour mettre en évidence les spécificités, préférences ou indifférences de ces Types pour les milieux humides ou terrestres.

Cortège forestiers

Les référentiels ont également identifié des cortèges de spores fongiques caractéristiques des contextes forestiers, de hêtraies essentiellement. Ce sont des conidies d'anamorphes saprophytes ou parasites sur substrats forestiers et des ascospores telles que *Splanchnonema foedans* (TM-019), *Kretzschmaria deusta* (HdV-44), de petites ascospores de Xylariaceae ou encore *Coniochaeta* A. Dans le référentiel du Pays Basque, la présence de ces spores dans les sites distants des boisements a posé la question de leur valeur indicatrice spatiale : ces spores peuvent-elles être utilisées comme révélatrices de la présence de boisements dans les environs d'une tourbière ? Dans le référentiel Ossau, il a été montré que la proximité aux forêts conditionne bien la présence de ces spores dans les sites non forestiers. Il est probable que leurs abondances augmentent avec le rapprochement aux boisements et que les conditions de pente influencent ces signaux. Il a également été montré que les sites de lisière ou les sites riches en substrats forestiers produisent des signaux non-polliniques proches de ceux observés en contextes strictement forestier. Des recherches ultérieures seront nécessaires pour préciser ces résultats et estimer plus finement les distances de dispersion.

Dans les séquences sédimentaires, les spores forestières ne sont pas fréquentes mais leur présence en assemblages a toujours été mise en relation avec des variations dans les courbes des taxa arboréens (Partie 4). A Occabe notamment, un assemblage d'anamorphes forestiers (ex. *Endophragmiella* (TM-227, -224), *Trichocladium* (HdV-572, TM-225)) est associé à une phase d'augmentation des valeurs de *Betula* et de *Salix*. Ceci permet de dire que ces arbres étaient plus proches du point de sondage que les autres taxa forestiers (*Fagus, Quercus*), et donc que le bouleau et le saule se sont certainement développés sur la tourbière. Ces conidies, identifiées dans des boisements dominés par *Fagus* dans les référentiels, ne sont donc pas spécifiques de cet arbre contrairement, semble t'il, aux ascospores de *Coniochaeta* A ou de *K. deusta* (Figure 49).

Van Geel et Andersen (1988) ont observé les ascospores de *K. deusta* (syn. *Ustulina deusta*) dans des sédiments Eemiens, en association avec des phases d'augmentation de *Tilia* et de *Fraxinus*. Ce parasite semble aussi associé au déclin de l'orme au cours de l'Holocène (env. 5000 cal. BP) au Nord-Ouest de l'Europe favorisé par des perturbation d'origine anthropiques (Innes *et al.*, 2006; Innes *et al.*, 2010). D'après nos résultats, il semble que dans les Pyrénées, durant l'Holocène, *K. deusta* soit principalement associé à *Fagus* depuis que ce dernier s'y développe (Figure 49).

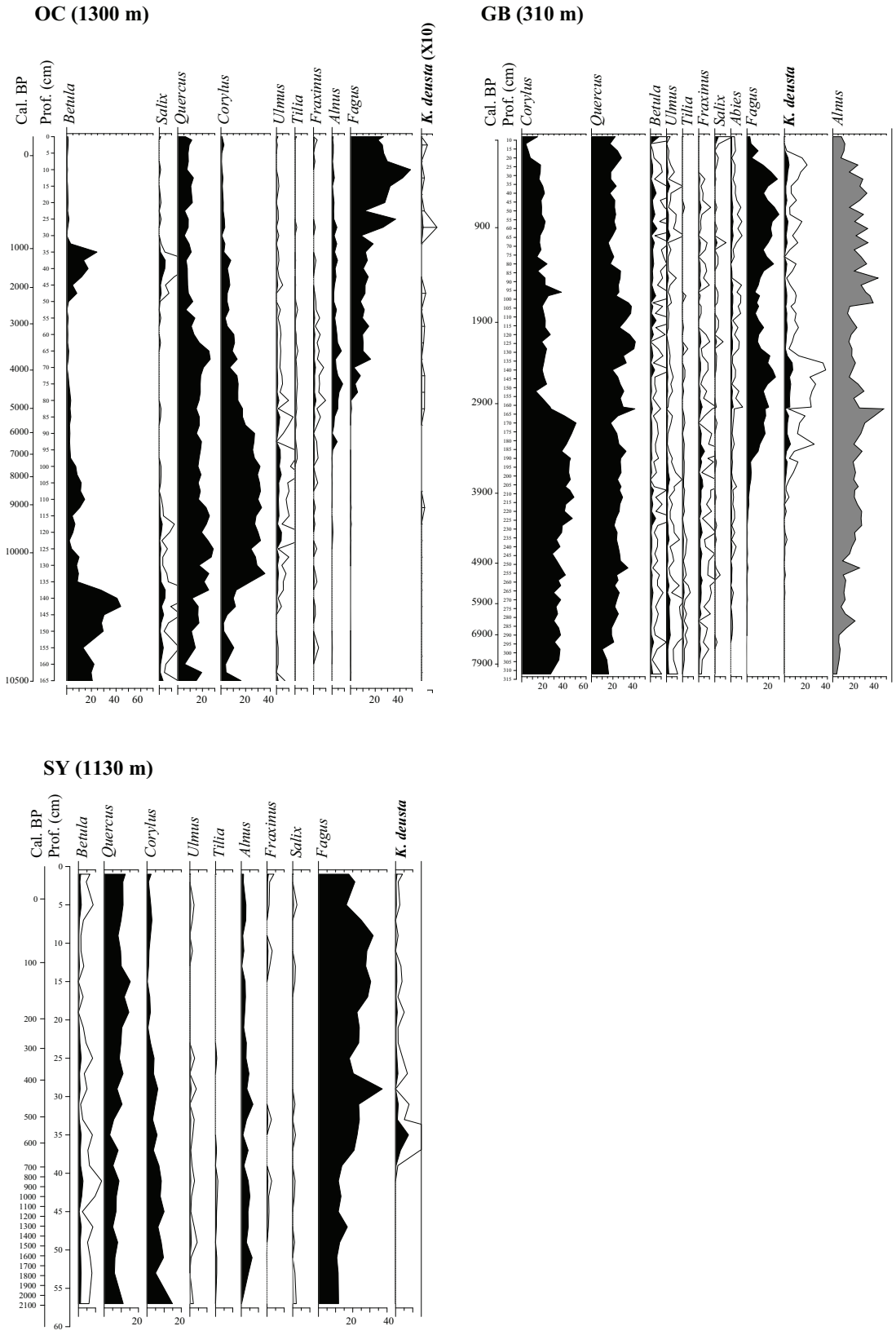


Figure 49. Enregistrements de *Kretzschmaria deusta* dans les séquences d'Occabe (OC), Gabarn (GB) et Sourzay (SY).

II. Des cortèges coprophiles actuels à l'histoire des dynamiques pastorales

II.1. Clés interprétatives et cortèges coprophiles actuels

Pour rechercher les marqueurs les plus probants d'activités pastorales, nous avons délibérément ciblé cette étude sur des ascospores produites par des Ascomycètes de groupes coprophiles, c'est-à-dire des espèces ou des genres, Familles ou Ordres contenant des espèces coprophiles (Partie 2), au risque d'écarter certains Types fongiques produits par des coprophiles (ex. anamorphes ou basidiomycètes). A ce titre, on peut citer les basidiospores d'Agaricales TM-4008/-4010. Ce Type comprend très probablement des spores produites par des espèces coprophiles (cf. Volume 2), ce que semblent confirmer les deux référentiels (Partie 3) ainsi qu'un référentiel réalisé par Jouffroy-Bapicot (2010) en Morvan. En effet, dans les référentiels de cette thèse, ces spores sont plus fréquentes dans les sites ouverts et pâturés, préférentiellement en contexte humide en Ossau (Partie 3.II) tandis que Jouffroy-Bapicot (2010) observe un Type de spore comparable fortement associé à des déjections ou à du fumier d'animaux élevés en zones humides.

Néanmoins, le fait de se limiter à ce groupe d'ascospores a permis de gagner en uniformité dans la nature des données et de partir avec un a priori sur leur écologie (spores produites par des espèces saprophytes (incluant des coprophiles) ou parasites (ex. Xylariaceae, Melanosporales)). Cela a surtout permis de travailler sur un groupe utilisé depuis longtemps en palynologie dans les questions d'anthropisation des milieux (Partie 1.II) et de pouvoir ainsi établir des comparaisons.

Les niveaux d'identification ou de délimitation des Types de spores ont pu varier d'un référentiel ou d'une séquence à l'autre. Au terme des analyses, il a donc été nécessaire de compiler et comparer les observations sur la base de critères morphométriques et de fixer une typologie (Volume 2) pour dresser la liste des Types de spores à prendre en compte (Partie 2) et pouvoir comparer les données (Parties 3 et 4).

Dans le référentiel du Pays Basque (Partie 3.I), nous avons cherché à savoir si des Types de spores de groupes coprophiles identifiés en palynologie (le plus souvent au niveau générique), avaient la même aptitude à refléter la présence du bétail. Les liaisons entre les abondances (%TMNP) de 13 Types de groupes coprophiles (chez les Pleosporales, Sordariales et Coniochaetales) ont été testées entre deux catégories de pression de pâturage (i.e. Pression Pastorale Totale qui correspond à la somme des variables décrivant l'activité du bétail : piétinement, broutage et embousement). En Ossau (Partie 3.II), les Types de spores de groupes coprophiles sont beaucoup plus diversifiés, comme pour le restant du matériel non-pollinique. Les relations entre un ensemble de 51 Types de spores (incluant des Melanosporales (ou supposées) et les Xylariaceae) et différentes variables environnementales et pastorales ont été recherchées par analyses de gradients directes (ACC, RDA). Les résultats des deux référentiels sont concordants et ont

permis de définir des clés interprétatives que nous avons employées pour aborder l'Histoire des dynamiques pastorales passées. Ces clés sont les suivantes :

1) Tous les Types de spores de groupes coprophiles ne sont pas liés de la même manière à la pression pastorale (Partie 3.I). Sur l'ensemble des Types de spores identifiés dans les référentiels, 22 sont clairement associés à l'activité du bétail dans le référentiel Ossau (Partie 3.II). Ce cortège des 'meilleurs indicateurs pastoraux' (**Groupe 1)**, est composé de Pleosporales, de la majorité des Sordariales, de quelques Melanosporales (ou supposées) et de *Coniochaeta* B. La somme des abondances de ces spores (en % d'une somme pollinique ou non-pollinique) reflète significativement l'augmentation de la pression pastorale (Parties 3.I et 3.II) et de l'embousement local (défini ici dans un rayon de 1,5 m ; Partie 3.II). Comme l'ont suggéré van Geel *et al* (2007), la prise en compte d'un cortège complet de spores associées à la pression pastorale informe sur les degrés de pression de pâturage. Ceci permet aussi d'éviter d'interpréter à tort les valeurs aberrantes de certaines spores (Partie 3.I). Prises individuellement, ces spores sont de plus ou moins bons indicateurs quantitatifs du degré d'embousement et elles s'organisent sur des gradients de pression pastorale plus ou moins longs (Partie 3.II).

L'augmentation de la richesse en Types de spores, soit le nombre de Types de spores dans un échantillon, indique en effet l'augmentation de la pression de pâturage et de l'embousement local et ce, plus significativement et plus finement que l'abondance totale en spores : plus de seuils sont détectés (Partie 3.II).

Certains résultats des référentiels suggèrent que d'autres paramètres que la quantité de déjections (i.e. la disponibilité en substrats pour les coprophiles) conditionnent la présence ou l'abondance de ces spores en un lieu donné, comme c'est le cas pour les mycocœnoses coprophiles actuelles (Krug *et al.*, 2004). Ainsi, des Sordariales montrent des préférences d'habitats pour les zones humides, voire sont spécifiques de ces milieux (Partie 3.II). La richesse en types de déjections, qui reflète la diversité du bétail, pourrait aussi avoir un effet positif sur les abondances des spores et surtout sur la richesse en Types. Enfin, certains Types, comme *Coniochaeta* B, mais aussi *Podospora* HdV-368, *Delitschia* et *Arnium* TM-392, semblent favorisés par l'embousement bovin. Ces résultats sont encourageants car ils suggèrent qu'à partir d'assemblages de spores de coprophiles il serait possible d'accéder à des informations sur la composition des troupeaux et, par là même, d'aborder la question des pratiques pastorales. Cependant, des recherches plus approfondies sont nécessaires car ces résultats sont issus d'observations de terrain dans lesquelles différents facteurs pouvant influencer les assemblages coprophiles n'ont pu être isolés et analysés séparément. Ainsi, la quantité de déjections et la richesse en déjections peuvent être liées. Les milieux de déposition et les degrés de coprophilie des espèces représentées par les Types de spores sont également importants : *Coniochaeta* B a montré des préférences pour les contextes moyennement pâturés, souvent en

contexte de landes. Ces remarques semblent d'autant plus justifiées que dans les séquences sédimentaires, comme nous le verrons plus loin, des changements dans les assemblages fossiles des meilleurs indicateurs pastoraux ont été notés à plusieurs reprises mais sont restés difficiles à interpréter sur la base d'un simple examen des diagrammes.

2) La prise en compte d'un cortège complet composé de tous les Types de spores de groupes coprophiles de Pleosporales, Sordariales et Melanosporales (**Groupe 2**) permet de ne pas mettre de côté des spores fossiles potentiellement coprophiles mais non observées dans les référentiels, ces derniers n'étant pas exhaustifs. Ce groupe inclut donc des Types de spores non favorisés par le pâturage qui peuvent être représentatifs de genres ou d'espèces aux préférences trophiques mixtes (ex. Types de spores rattachés au genre *Cercophora*), plus fréquentes en contexte forestier ou encore favorisées par les brûlages (ex. *Gelasinospora,* Sordariales TM-4114). Pour autant, dans le référentiel Ossau, les abondances et la richesse en Types de ce cortège global restent positivement liées à la pression de pâturage et à l'embousement local. Leur signal est par contre moins précis que celui du Groupe 1 (Partie 3.II).

3) Les Coniochaetaceae et les Xylariaceae (**Groupe 3**) sont quant-à elles majoritairement non favorisées par le pâturage. C'est en contexte forestier que ces spores sont les plus abondantes et que leur cortège est le plus riche en Types. Dans le référentiel Ossau, ce groupe comprend également des Types favorisés par les brûlages (ex. *Coniochaeta* TM-308, Xylariaceae TM-309,…) (Partie 3.II). Ces Types complètent un cortège fongique déjà connu pour l'indication de feux en contexte tourbeux (*Gelasinospora*, *Neurospora crassa*, *Coniochaeta xylariispora* (van Geel, 1978; van Geel *et al.*, 1989b; Innes *et al.*, 2004; Blackford *et al.*, 2006)).

II.2. Dynamiques holocènes et historiques des ascospores de groupes coprophiles

La mise en évidence des activités humaines et pastorales passées a été abordée à partir des dynamiques fossiles des trois Groupes d'ascospores décrits précédemment, celui des meilleurs indicateurs pastoraux (Types du Groupe 1) étant pris pour cible pour retracer l'évolution de la pression pastorale. Les interprétations ont essentiellement été basées sur les variations des abondances totales (sommes des %TP) et de la richesse en Types de spores puisque ce sont deux indicateurs robustes de la charge pastorale dans les référentiels. Deux grands temps se dégagent dans les évolutions des ascospores de groupes coprophiles fossiles, marqués par une augmentation relativement abrupte des valeurs des meilleurs indicateurs pastoraux, entre le Haut Moyen Âge et le Moyen Âge à Occabe, et au Bronze Final à Gabarn. Ensuite, les enregistrements des Types du Groupe 1 deviennent continus et leurs fluctuations sont interprétées comme autant de variations de la pression pastorale locale.

Il convient d'abord d'examiner les deux enregistrements anciens d'Occabe et de Gabarn car, dans les deux cas, le démarrage des courbes des coprophiles est postérieur d'évidences d'activités humaines à proximité des sites (palynologie, archéologie, signal incendie) (Partie 4).

II.2.1. Premiers signes d'activités pastorales

En se basant sur les acquis des référentiels, les premiers signes d'activités pastorales sont décelés sur la tourbière d'Occabe durant l'Âge du Fer par une hausse graduelle des fréquences des Sordariales du groupe HdV-55 (Figure 32, Partie 4). Ensuite, le cortège des meilleurs indicateurs pastoraux augmente en valeurs et en nombre de Types de manière rapide, entre le Haut Moyen Âge et le Moyen Âge. Avant l'Âge du Fer, deux phases d'enregistrements d'ascospores de groupes coprophiles (Groupes 1 et 2) ont été difficiles à interpréter : la première vers la fin du Néolithique Final et à la transition avec l'Âge du Bronze, et la seconde, au Bronze Final. Les signaux diffèrent peu des enregistrements prénéolithiques et sont dominés par les spores du genre *Cercophora*. Cependant, chacune de ces phases pourrait être contemporaine d'occupations humaines à proximité immédiate ou non loin de la tourbière (Partie 4). Ces éléments posent la question de la significativité de ces signaux.

Les spores du Type *Cercophora* HdV-112 (indiff.) étaient associées aux hêtraies dans le référentiel du Pays Basque. D'autres auteurs ont montré dans des référentiels que ces spores étaient de bons indicateurs de pâturage en contexte forestier (Blackford et Innes, 2006) et ouvert (Graf et Chmura, 2006). A l'état fossile, ces spores sont souvent reportées comme coprophiles (van Geel *et al.*, 1983a; Ralska-Jasiewiczowa et van Geel, 1992; Innes et Blackford, 2003; van Geel *et al.*, 2003; Blackford *et al.*, 2006). Dans les Pyrénées, Ejarque *et al.* (2009) observent les spores fossiles en association avec des Types coprophiles dans un marais à une altitude de 1975 m (Pradell, Sierra de Cadí), durant une période où le paysage est ouvert.

Dans les séquences étudiées ici (Partie 4), ces spores ont aussi des profils contrastés. Par exemple, elles ont à Sourzay des tendances opposées à celles des Types du Groupe 1. A Gabarn, elles sont communes dans la base de la séquence en l'absence d'autres Types coprophiles, tandis qu'elles apparaissent dans les mêmes niveaux que les indicateurs coprophiles dans la partie supérieure de la séquence. Toutefois, ces comparaisons entre différents enregistrements sont peut-être vaines étant donné que le genre *Cercophora* regroupe une soixantaine d'espèces dont un moitié est coprophile et l'autre non (Doveri, 2004) et qu'un seul Type de spore est généralement rattaché à ce genre en palynologie. Ceci indique que ce Type recouvre une vaste gamme de préférences écologiques qui peuvent se manifester différemment selon les localités et les espèces présentes. Ces éléments ne permettent pas de répondre à la question d'un impact anthropique sur la tourbière d'Occabe d'autant que les signaux restent très faibles et ne diffèrent pas quantitativement des enregistrements précédents.

Il reste donc la question de l'intensité des signaux des ascospores du Groupe 1. Cette question s'est posée plus particulièrement à Gabarn. Les spores du Groupe 1 augmentent légèrement en abondance et en nombre de Types en même temps que la majorité des Types fongiques de la séquence, lorsque la tourbière se forme (zones NP2) et s'élève (zone NP3) (Figure 44a , Partie 4). Cette augmentation est-elle due à l'évolution des conditions écologiques locales qui deviennent plus favorables au développement des champignons et/ou à la fréquentation de la tourbière par la faune sauvage ? Par prudence, c'est l'hypothèse que nous avons privilégiée pour les périodes du Bronze Ancien à la première moitié du Bronze Final (env. 4000 et 3000 cal BP), alors même que des évidences d'activités humaines sont enregistrés sur le couvert végétal et par le signal incendie (Rius *et al.* 2009) dès 4650 cal. BP et par l'archéologie (Blanc, 2006). Si on ne tient pas compte de *Chaetomium* qui a un profil particulier dans ces niveaux, les Types de spores qui composent l'enregistrement sont *Sporormiella* et les Sordariales HdV-55A, Types représentatifs de longs gradients de pression pastorale dans les référentiels, depuis les milieux non pâturés aux plus pâturés. Raper et Bush (2009) ont également mis en évidence que des valeurs basses de *Sporormiella* représentaient un bruit de fond naturel dans les sédiments de rives de lacs en contexte non pâturé et, comme dans le référentiel Ossau, c'est le dépassement de ces valeurs qui indique la présence de bétail.

Les seuils qui ont été identifiés indiquent de manière assez certaine l'arrivée de troupeaux sur les sites car ils marquent un passage à des niveaux de pression de pâturage ou d'embousement supérieurs aux périodes antérieures. Mais, ils n'indiquent pas nécessairement les premiers signes d'activités pastorales. Si les charges étaient faibles ou associées à des populations mobiles, et donc d'impacts très brefs sur les tourbières, elles ont peut-être produit des signatures fongiques non décelables par la palynologie. Ceci semble cohérent avec les résultats du référentiel Ossau dans lequel ni les abondances ni la richesse en Types

de spores ne différaient significativement entre sites de pression pastorale nulle et sites de pression pastorale de 1 à 2 sur une échelle allant à jusqu'à 10.

II.2.2. Trajectoires historiques

Des trajectoires

Lorsqu'on compare sur les deux derniers millénaires (Figure 50) les dynamiques coprophiles, les richesses en Types en particulier, des trois séquences de Sourzay, de Lalagüe et de Gabarn, il ressort à première vue trois cas de figure distincts. Les données sont cependant divergentes pour certaines périodes, en particulier à Sourzay et à Lalagüe où les abondances des spores, la richesse en Types, et les Indicateurs Polliniques Pastoraux Locaux (IPPL) à Sourzay, montrent des tendances parfois opposées. Nous exposons ici chacun des trois cas de figure et identifions les points de discordances entre les signaux de Sourzay et de Lalagüe qui seront abordés par la suite.

Dans le petit bassin de Sourzay, à Iraty, une forte augmentation de la pression pastorale est enregistrée au Moyen Âge ; au début du Moyen Âge (XIe siècle) à Occabe, et un peu plus tard (XIVe siècle) à Sourzay. Rappelons que l'enregistrement des MNP de Sourzay ne peut être interprété avant 1300 cal. AD, l'absence de spores avant cette date pouvant être liée à des problèmes de préservation des microrestes (Partie 4). Ce développement Médiéval de l'élevage dans le bassin est probablement en relation avec l'implantation autour du massif d'Iraty d'établissements monastiques qui y ont fortement développé les activités pastorales (Brocas et Legaz, 2004). Par la suite, à Sourzay, les fréquences des spores et la richesse en Types sont globalement décroissantes, ce qui pourrait être interprété comme une réduction globale de la charge pastorale dans le bassin jusqu'à nos jours. Ceci semble cohérant avec le développement de la hêtraie. Toutefois, dans le détail, certaines divergences apparaissent. Ainsi, les IPPL indiqueraient une pression pastorale accrue entre les XVIe et XVIIIe siècles (1550-1750 cal. AD) (phase C, Figure 38, Partie 4). Pour le dernier siècle, IPPL et abondances en spores du Groupe 1 augmentent plus fortement que la richesse en Types qui reste sur sa tendance décroissante. Comment interpréter ces différences, d'autant que nous analysons là trois indicateurs de pression pastorale ?

A Lalagüe, comme à Sourzay, le contexte est déjà ouvert et extensivement pâturé depuis la Fin de l'Âge du Fer et l'emprise pastorale est également médiévale (XIIIe siècle) (Figure 50). Dès lors, les valeurs des ascospores de coprophiles se maintiennent à des niveaux relativement élevés et le paysage reste ouvert. Contrairement à Sourzay donc, la pression pastorale reste importante et varie moins fortement au cours du temps. La richesse en Types présente une tendance inverse à celle du Pays Basque, en étant globalement croissante. Ceci pourrait être interprété comme un accroissement général de la charge pastorale à Lalagüe depuis le XIIIe siècle. Toutefois, à partir de 1400 cal. AD, cette croissance n'est pas clairement reflétée par

les abondances en spores. De plus, les abondances des spores et la richesse en Types coprophiles évoluent différemment après 1800 cal. AD.

A Gabarn, le scenario est encore différent. Depuis le Bronze Final, cette grande tourbière a connu des phases d'importante fréquentation pastorale entrecoupées de plus ou moins longues périodes de recul (Haut Moyen Âge et fin du Moyen Âge) durant lesquelles les feux étaient récurrents sur la tourbière (Partie 4) et ses environs (Rius et al., 2009). Les courbes des coprophiles du Groupe 1 et celle de *C. xylariispora* reflètent bien dans la Figure 50 ces alternances pâturage / feux pour les deux derniers millénaires. A une échelle temporelle plus fine, durant les périodes où le pâturage était le plus intensif sur la tourbière, c'est-à-dire à la toute fin de l'Âge du Fer, durant l'Antiquité et au début du Moyen Âge (Figure 50), les alternances entre les valeurs élevées des coprophiles et les évènements de feux révèlent les mêmes alternances pâturage / feu, sur des cycles plus courts. Les brûlages intervenaient probablement pour prévenir de l'enfrichement lorsque la charge pastorale n'y suffisait pas. S'ajoutent également pour ces périodes des alternances entre signaux coprophiles et signaux polliniques d'agriculture (Figure 50). Les dynamiques locales enregistrées par les MNP n'étant pas déconnectées des dynamiques de la végétation et de l'histoire de feux décrites pour le secteur par Rius *et al.* (2009), nous en avons conclu que la tourbière a fait partie prenante du système agro-pastoral environnant ; elle ne constituait pas un espace marginal (Partie 4). Les dynamiques coprophiles de cette tourbière reflèteraient donc assez fidèlement les dynamiques pastorales du secteur de Gabarn. Ce qui frappe alors ici, c'est l'asynchronisme entre les dynamiques coprophiles enregistrées à Lalagüe, en haute vallée d'Ossau, et celles de Gabarn, au piedmont et à l'extérieur de cette vallée, en particulier depuis le Moyen Âge (Figure 50). Peut-on établir des liens entre ces deux sites ? Ces résultats permettraient-ils d'aborder la question des mouvements saisonniers de troupeaux, c'est-à-dire des transhumances ? Cavaillès (1931) reporte qu'au Moyen Âge les communes du secteur d'Oloron envoyaient des troupeaux estiver en Ossau, selon la transhumance estivale. Mais ce sont les troupeaux de la vallée d'Ossau qui représentaient le plus gros des troupeaux estivants en altitude. Aussi, c'est la transhumance hivernale qui déplaçait le plus de bétail : les troupeaux des vallées descendaient hiverner dans les plaines. Le secteur d'Oloron était sur ces parcours et point d'étapes (Cavaillès, 1931). La hausse des ascospores de coprophiles enregistrée à Gabarn entre 1600 et 1700 cal. AD, période qui pourrait avoir été particulièrement froide dans les Pyrénées (Büntgen *et al.*, 2008), peut-elle être mise en relation avec le léger recul des abondances et de la richesse en Types coprophiles enregistrée à Lalagüe ? Autrement dit, peut-on en déduire de plus longues périodes d'hivernage en plaine et de plus courtes périodes d'estivages durant le Petit Age Glaciaire ? Ces hypothèses nécessitent des recherches historiques et archivistiques approfondies, ainsi que l'étude d'autres registres sédimentaires d'altitude et de piedmont pour confirmer, d'une part, la prégnance de la péjoration climatique du Petit Âge Glaciaire sur les activités pastorales estivales d'altitude et, d'autre part, si de telles relations entre dynamiques coprophiles se retrouvent ailleurs entre amont et aval.

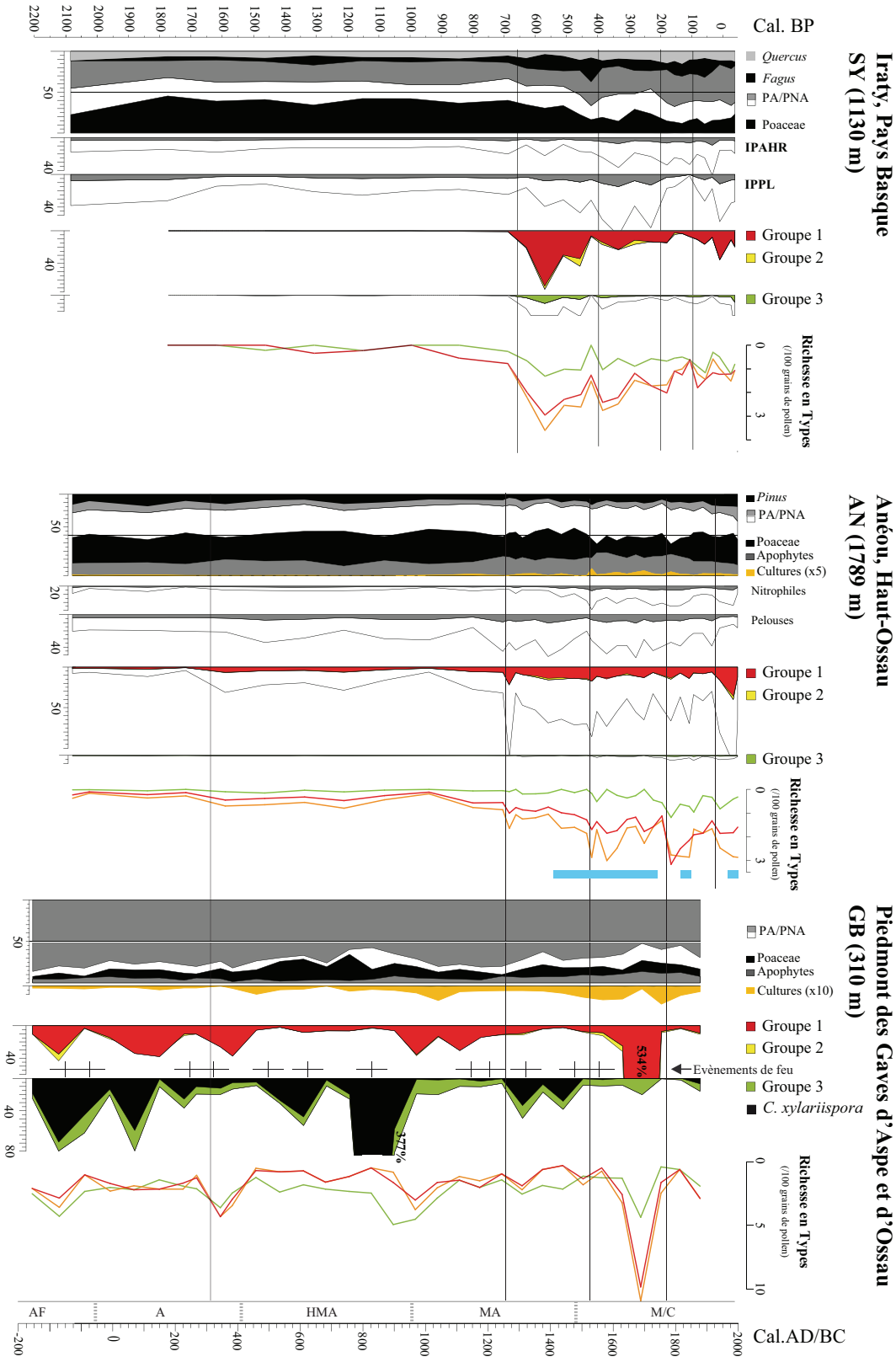


Figure 50. Dynamiques coprophiles des séquences de Sourzay (SY), au Pays Basque, de Lalagüe (AN), en Haut-Ossau, et de Gabarn (GB), au piedmont des Gaves d'Aspe et d'Ossau.

Des pratiques ?

Comment interpréter à dans les séquences de Sourzay et de Lalagüe les discordances entre variations des %TP et de la richesse en Types qui sont toutes deux positivement liées à la pression pastorale et à l'embousement local dans les référentiels ? Dans celui d'Ossau, la richesse en Types est un meilleur indicateur de ces paramètres que les abondances des spores. Elle permet notamment de différencier plus de niveaux de pression pastorale et d'embousement que les %TP (Partie 3.II). De ce point de vue, elle pourrait paraître un indicateur plus robuste des charges pastorales dans les séquences. Cependant, la richesse en déjections pourrait aussi entrer en ligne de compte.

Les sources historiques indiquent que dès le XIII siècle, l'élevage de porcs était important, voire dominant, dans les montagnes Basques (Brocas et Legaz, 2005), même si vaches, moutons et chevaux sont également cités. La composition des cheptels décrits pour le Moyen Âge, comparée à celle des troupeaux estivants actuellement au Pays Basque, suggère une transition depuis un élevage mixte à dominante porcine vers un pastoralisme mixte à dominante ovine, voire essentiellement ovine à Sourzay pour les périodes les plus récentes (Partie 2). Ces modifications de la composition des troupeaux pourraient constituer un élément d'explication de la réduction de la richesse en Types à Sourzay depuis le Moyen Âge.

En haut Ossau, la phase d'augmentation de la richesse en types enregistrée vers 1770-1850 cal. AD et qui n'est pas reflétée par les abondances des spores avait posé la question d'une augmentation de la pression pastorale ou d'un changement dans les pratiques. Plusieurs éléments avaient été identifiés montant la complexité de ce signal. D'abord, cette phase est associée à un changement dans les conditions d'humidité locales (recul des algues de pleines eaux) qui pourrait correspondre à une amélioration des conditions climatiques, après un épisode peut-être froid (Büntgen *et al.*, 2008), se traduisant par une réduction de la durée d'enneigement sur l'estive (interruption de la courbe de *C*. cf. *nivalis*) (Figure 51). Un changement dans les assemblages coprophiles avait également été noté (développement des Sordariales TM-022.*s.l.*, -319, *Chaetomium* HdV-7A, Partie 4) mais la composition des assemblages a cependant été difficile à interpréter sur la base d'un examen des courbes. Par exemple, les Sordariales TM-022.s.l., -319 ont des préférences pour les milieux humides dans le référentiel, mais pas *Chaetomium* HdV-7A. Il en est de même pour les Types les plus fortement corrélés à l'embousement bovin dans le référentiel Ossau, la lecture des courbes a été peu informative.

Les modèles corrélatifs du référentiel (Partie 3.II) peuvent être employés pour chercher si une structure ressort des assemblages coprophiles fossiles. La comparaison des assemblages coprophiles fossiles et modernes est envisageable car ils sont composés de spores aériennes pour lesquelles les bryophytes procurent un échantillonnage adéquat (Partie 2). Les échantillons fossiles ont été passivement projetés dans l'ordination de l'analyse de redondance des 22 meilleurs indicateurs pastoraux modernes et des deux

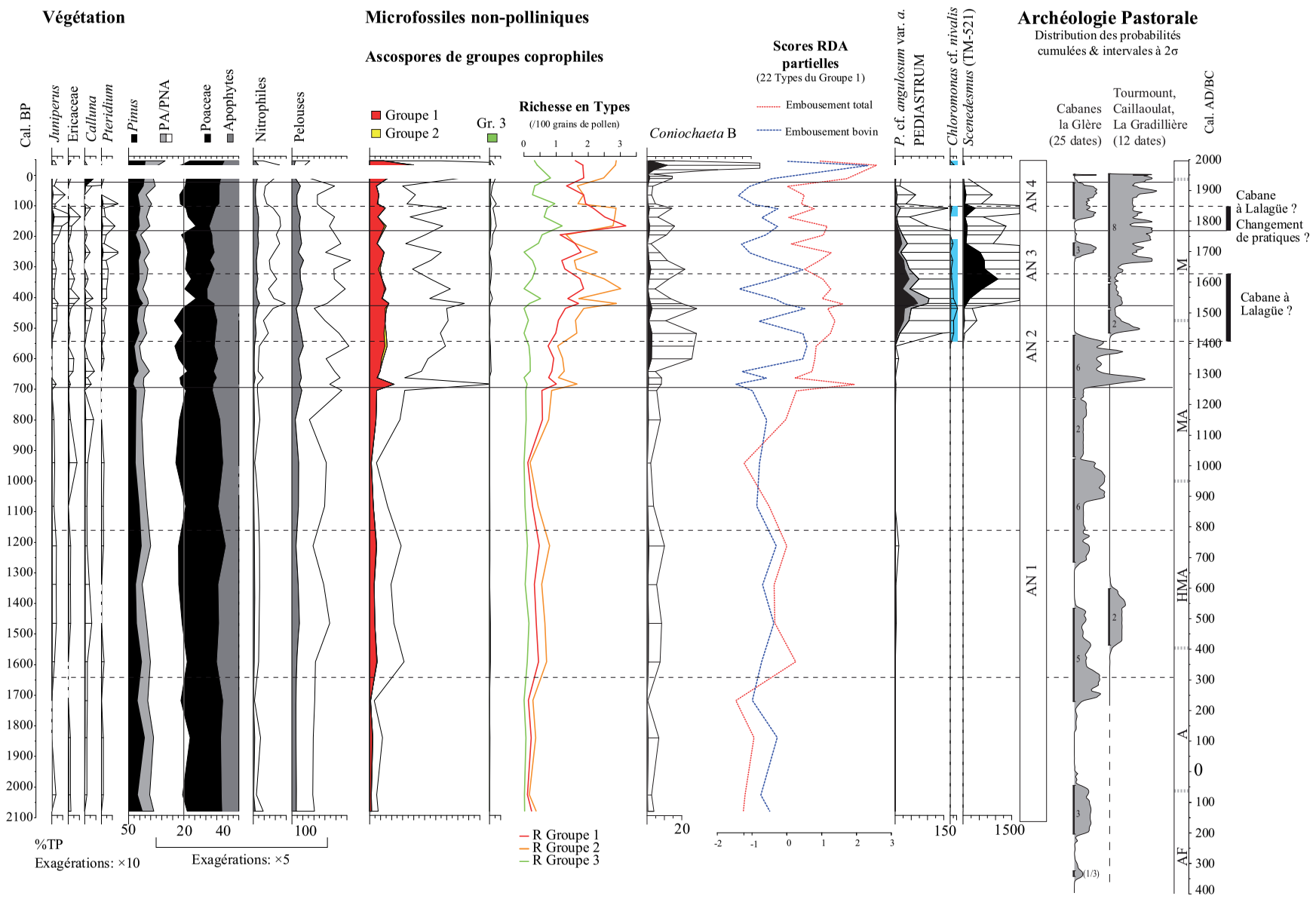
variables d'embousement bovin et d'embousement total (RDAb, Figure 21, Partie 3.II). Les courbes reportées sur la Figure 51 correspondent aux scores des échantillons fossiles pour les variables d'embousement bovin et d'embousement total (obtenus dans deux RDA partielles ayant respectivement pour variable explicative l'embousement bovin et l'embousement total). Nous remarquons que les scores des échantillons fossiles pour l'embousement bovin sont souvent négativement corrélés à ceux obtenus sur la variable d'embousement total.

On voit également que ce sont les fréquences de *Coniochaeta* B. qui contribuent le plus à cette tendance. Ce Type était en effet le plus fortement corrélé à l'embousement bovin dans le référentiel, mais c'est aussi le Type pour lequel les préférences écologiques ont été les moins clairement définissables : *Coniochaeta* B n'est pas optimalement représenté dans les contextes les plus pâturés et possède de possibles préférences d'habitat pour les landes. De plus, dans les séquences, les tendances du Type ne sont pas équivalentes partout. Il est associé à une phase de recul des activités pastorales à Sourzay, alors qu'à Occabe et à Gabarn il apparait lors des phases d'impact pastoral maximal (Partie 4).

On peut ici questionner l'identification du Type. Plusieurs gammes de tailles des spores ont été observées (Volume 2) mais ces observations sont pour l'heure insuffisantes pour délimiter plusieurs Types de spores. Ainsi, s'il faut affiner la recherche de la valeur indicatrice de ce Type dans des protocoles expérimentaux, il est nécessaire, voire prioritaire, d'identifier les espèces que ce Type de spores pourrait représenter.

Les éléments qui viennent d'être énoncés révèlent que les assemblages coprophiles sont complexes lorsqu'on cherche à les interpréter dans le détail. Les référentiels ont porté des résultats nouveaux et utiles à la reconstitution des dynamiques pastorales (meilleurs indicateurs pastoraux, indicateurs de brûlages, gradients de pression pastorale…) mais ils ont aussi soulevé des questions (rôle du type de bétail, de la diversité de ce dernier, des habitats …) que nous retrouvons dans l'approche fossile. Ces questions restées ouvertes ne constituent pas à notre sens un bilan négatif. Au contraire, elles montrent que nos supposition sur *les grands types de facteurs à prendre en compte/rechercher dans l'interprétation des assemblages coprophiles fossiles* étaient fondés et, partant, ouvrent des perspectives de recherches intéressantes.

Figure 51 (page suivante). Figure de synthèse de la séquence de Lalagüe et scores des échantillons fossiles pour les variables d'embousement bovin et d'embousement total obtenus par projection passive des échantillons fossiles dans l'analyse de redondance des 22 meilleurs indicateurs pastoraux (Groupe 1) x 40 échantillons x variables d'embousement bovin et d'embousement total (RDAb, Figure 21, Partie 3.II) ; les scores ont été obtenus dans deux RDA partielles réalisées pour chacune des variables. Significativité de chaque axe canonique après 999 permutations : p = 0,001 (EMBT) et p = 0,006 (BOV).


Végétation
Microfossiles non-polliniques
Ascospores de groupes coprophiles
Archéologie Pastorale
Distribution des probabilités cumulées & intervales à 2σ
Cal. BP
Juniperus
Ericaceae
Calluna
Pteridium
Pinus
PA/PNA
Poaceae
Apophytes
Nitrophiles
Pelouses
Groupe 1
Groupe 2
Gr. 3
Richesse en Types
(/100 grains de pollen)
Coniochaeta B
Scores RDA partielles
(22 Types du Groupe 1)
Embousement total
Embousement bovin
P. cf. angulosum var. a. PEDIASTRUM
Chloromonas cf. nivalis
Scenedesmus (TM-521)
Cabanes la Glère (25 dates)
Tourmount, Caillaoulat, La Gradillière (12 dates)
Cal. AD/BC
AN 4
AN 3
AN 2
AN 1
Cabane à Lalagüe ? Changement de pratiques ?
Cabane à Lalagüe ?
%TP
Exagérations: ×10
Exagérations: ×5
R Groupe 1
R Groupe 2
R Groupe 3
AF
A
HMA
MA
M

III. Perspectives

III.1. Etudes micro-régionales et transects valléens

La continuation des recherches dans l'estive d'Anéou semble indispensable compte tenu du caractère très local des signaux offerts par l'enregistrement de Lalagüe. Une autre séquence sédimentaire a été acquise dans cette estive, dans la tourbière de Senescau qui se situe à 1850 m d'altitude dans la partie Nord du cirque (Partie 4.I, Figure 27b). Sur près de 1,5 mètres, cette séquence couvre les six derniers siècles (630 ± 30 BP à 146,5-147,5 cm). Cette tourbière est d'un intérêt particulier car, contrairement à celle de Lalagüe, elle se situe dans un contexte pauvre en structures archéologiques (Le Couédic, 2010; Rendu *et al.*, in press). Seule, une structure, probablement récente, est présente au dessus de la tourbière. L'étude des MNP de Senescau permettrait de s'essayer à des croisements entre données archéologiques et paléoécologiques pour proposer des scenarii d'occupation et de distribution des charges pastorales dans cette estive depuis la fin du Moyen Âge. Elle permettrait aussi d'éclairer la question des dynamiques coprophiles durant le Petit Âge Glaciaire. Enfin, les séquences de Lalagüe et de Gabarn ont posé des questionnements encourageants et stimulants qui incitent à poursuivre l'étude d'autres séquences de cette vallée pour mieux saisir les liens entre la zone de piedmont, la vallée, et ses estives.

III.2. Des référentiels…

III.2.1. Protocoles expérimentaux

Les questions restées ouvertes concernant les assemblages d'ascospores de groupes coprophiles illustrent une des limites de notre approche moderne pour l'établissement des relations MNP / paramètres environnementaux (Partie 3). Les résultats des référentiels ont suggéré que les assemblages de spores n'étaient pas uniquement influencés par la charge pastorale (Parties 3.I et 3.II) et que des interactions de type charge pastorale / type de bétail / mixité du bétail / habitats pourraient exister (Partie 3.II). Notre protocole n'a pas permis de comprendre complètement les effets de ces paramètres étant donné qu'ils n'y étaient pas indépendants, ou pas suffisamment représentés. En contrôlant ces différents paramètres, des approches expérimentales permettraient d'approfondir et d'objectiver la mise en évidence des relations entre microfossiles non-polliniques et paramètres environnementaux. Pour les ascospores de groupes coprophiles, de telles approches pourraient être réalisables sans trop de difficultés car le fait de se concentrer sur ce groupe réduirait les temps d'analyses et délimiterait le type et le nombre de facteurs à prendre en compte. De tels protocoles pourraient s'inspirer d'approches menées en écologies pour explorer les relations végétation / activité du bétail (Kolher, 2004), les relations Ascomycètes coprophiles / habitats (Nyberg et Persson, 2002) ou encore les relations richesse spécifique d'Ascomycètes coprophiles / régime

alimentaire d'herbivores (Kruys et Ericson, 2008). Un protocole expérimental appliqué à l'étude des ascospores de coprophiles pourrait ainsi permettre de croiser et d'étudier les effets respectifs, partagés et combinés de l'abondance en déjections (charge pastorale), du type de déjection (type de bétail) et du nombre de types de déjections (richesse et diversité du bétail) en fonction des milieux de dépôts (habitats), de la saisonnalité, ou encore de l'altitude. Il permettrait en outre de constituer une banque robuste d'analogues actuels représentatifs de différentes modalités pastorales et naturelles pour l'application à l'interprétation de données fossiles.

III.2.2. Recherche d'analogues spécifiques des contextes tourbeux

De nombreux Types de microfossiles, des spores fongiques pour l'essentiel, ont nouvellement été identifiés dans les séquences sédimentaires. Ils ont été les plus nombreux à Gabarn (Partie 4, Volume 2), suggérant qu'un important potentiel paléoenvironnemental est inexploré et pourrait affiner notre compréhension des dynamiques passées de cette tourbière. Afin d'obtenir les analogues les plus appropriés à la reconstitution des évolutions des milieux humides, les échelles spatiales des référentiels doivent être adaptées et centrées sur ces milieux, à l'image de référentiels qui abordent les assemblages non-polliniques de sites tourbeux à l'échelles micro-locale ou micro-topographique (Yeloff *et al.*, 2007; de Klerk *et al.*, 2009) ou à l'échelle des compartiments et des substrats (Prager *et al.*, 2006). Le référentiel Ossau comporte 45 échantillons (bryophytiques) supplémentaires qui n'ont pas été traités dans le cadre de cette thèse. Ces échantillons ont été collectés sur et autour d'une grande tourbière en cours d'ombrotrophisation (tourbière de Piet, 4 ha), située à une altitude de 1150 m en moyenne vallée d'Ossau. Le protocole de ramassage des échantillons et d'acquisition des variables environnementales est le même que celui présenté dans la Partie 3.II. Sur la tourbière, 24 prélèvements ont été réalisés le long de transects, dans des types de végétation homogènes et représentatifs des différents stades de développement du site (ex. parties élevées colonisées par le genévrier et la callune, touradons de molinie, mégaphorbiaies, faciès à *Carex rostrata*, etc.). Additionnellement, 11 échantillons ont été collectés dans les types de végétation terrestres autour de la tourbière (hêtraies-sapinières et landes de bordure). Le croisement des deux jeux d'échantillons permettra d'exclure des analyses de données les microrestes issus de transports ou produits par des organismes ubiquistes ou indifférents vis-à-vis des conditions humides/terrestres (Types présents dans les deux jeux de données) (Partie 3.II), et ainsi de se concentrer sur microfossiles locaux et spécifiquement associés aux différents habitats de la tourbière.

Toutefois, si une telle approche est susceptible de fournir de nouvelles connaissances sur les relations MNP / types de végétation en contexte tourbeux pour notre secteur d'étude, la question de l'identification de ces MNP restera ouverte.

III.3. … aux collections de référence

Pour améliorer la compréhension des assemblages fongiques fossiles, van Geel (1978) et Kuhry (1997) ont avancé l'idée de construire des banques d'analogues basées sur l'étude des mycocœnoses des zones humides et des tourbières : il s'agit de faire le lien entre écologie et paléoécologie, c'est-à-dire entre les organismes vivants et leurs microrestes. Les avantages majeurs d'une telle approche sont : 1) de résoudre des problèmes d'identification des microrestes ; 2) d'informer sur l'écologie des organismes producteurs, donc sur la valeur indicatrice des Types.

Cependant, peu d'études ont encore été orientées en ce sens. Doit-on en déduire qu'elles ne sont pas réalisables ? Quelques exemples montrent la faisabilité et l'utilité de la démarche. Récemment, van Geel *et al.* (2010) ont trouvé des ascomes contenant des spores du Type *Sordaria* (HdV-55A) préservés dans les déjections d'un mammouth gelé d'Alaska. L'identification des ascomes a montré qu'il s'agissait de l'espèce coprophile *Podospora conica*. Cette identification a assuré le caractère coprophile du champignon et permit aux auteurs de conclure que la coprophagie faisait partie du régime alimentaire du mammouth. Elle a aussi montré que le Type de spores *Sordaria* HdV-55A comprenait des spores du genre *Podospora*. Shumilovskikh et Schlütz (2010) ont identifié les espèces fongiques se développant sur différents types de déjections d'herbivores en Mongolie et au Népal. A partir de la liste des espèces recensées, les auteurs ont ainsi pu discuter des genres et des préférences trophiques (coprophiles, parasites) représentées par différents Types de spores. Dans cette thèse, les essais de préparation palynologique sur des spécimens fongiques frais (Basidiomycètes) ont été positifs et informatifs (Volume 2). Ils ont permis de valider ou d'invalider certaines identifications. Ils ont également montré que des préparations palynologiques étaient réalisables sur du matériel fongique frais, et permis d'identifier des modifications engendrées par ces préparations sur les spores (décoloration des spores de *Stropharia semiglobata*, Volume 2).

Les microfossiles non-polliniques recouvrent un ensemble trop vaste d'organismes pour être traité en intégralité de la sorte. Si on s'en tient ne serait-ce qu'aux champignons, ce travail peut paraître pharaonique (cf. Hawksworth, 2001). Il faut donc se concentrer sur des groupes d'organismes présentant un intérêt particulier ou pour lesquels des questions d'identification s'avèrent déterminantes, comme pour les Ascomycètes coprophiles en ce qui nous concerne.

La construction de collections de références permettrait d'établir des listes d'espèces potentiellement incluses dans un Type de spore et de définir des critères précis pour l'identification des Types de spores pour certains groupes problématiques (Figure 52). Elles sont le seul moyen de produire des clés d'identification robustes de MNP. Les référentiels actuels pourraient alors jouer un rôle de calibration au sens strict du terme, pour rechercher comment les valences écologiques potentiellement représentées dans un Type de spore se manifestent sur terrain, dans la perspective d'application aux données fossiles.

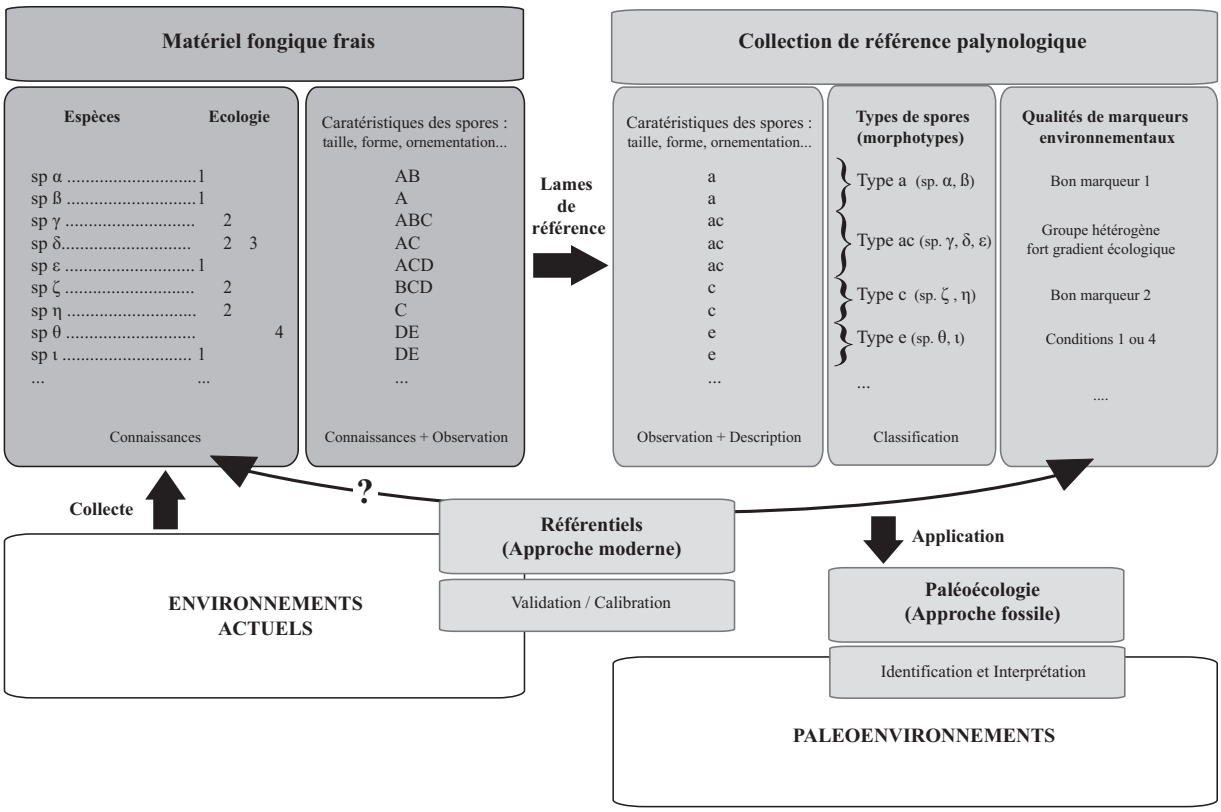


Figure 52. Principe d'une collection de référence de MNP : exemple des spores fongiques.

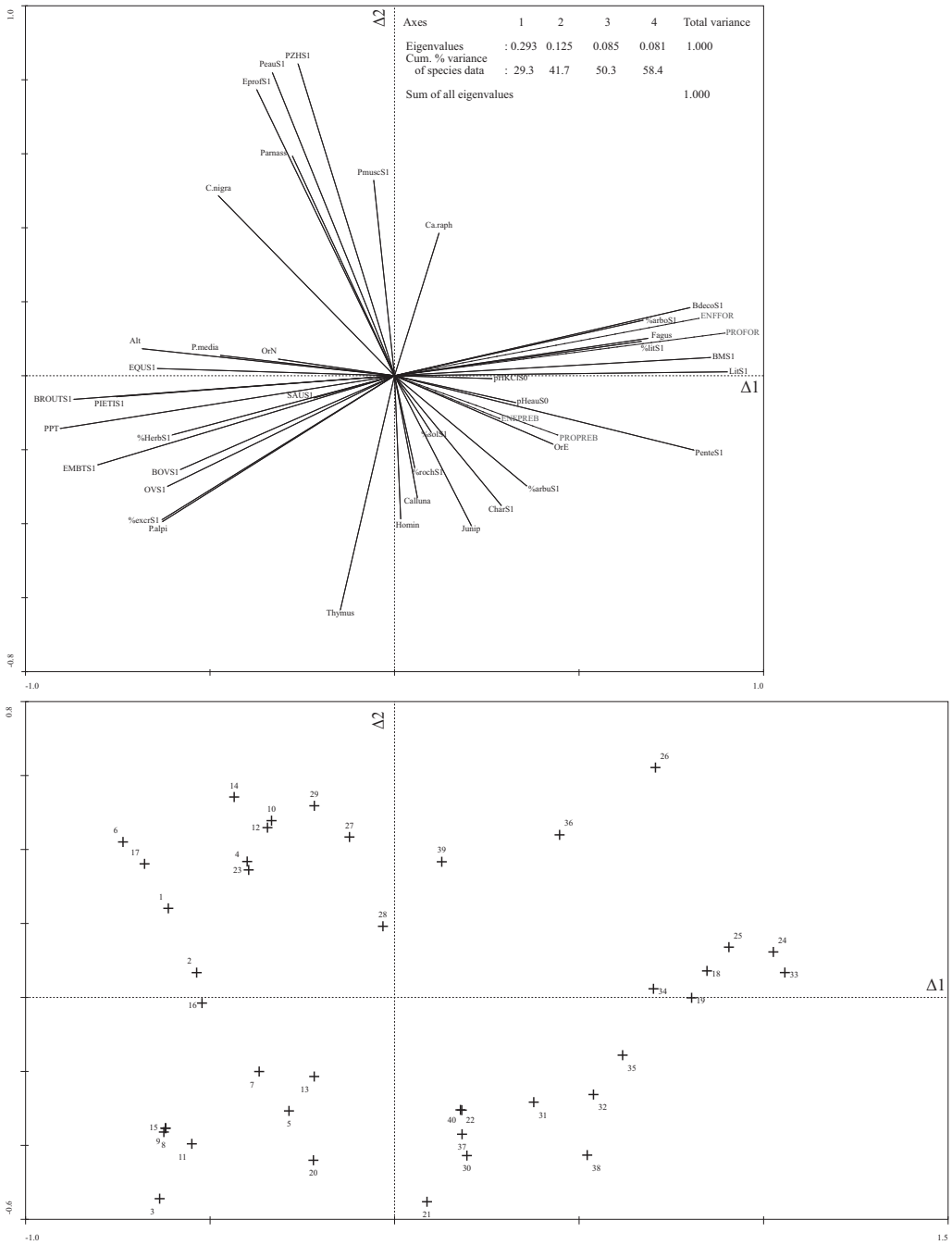
Annexe 1 – Taxa floristiques du référentiel Ossau

Abies alba Miller
Achillea millefolium L.
Adenostyles alliariae (Gouan) Kerner
Agrostis capillaris L.
Alchemilla alpina L. groupe
Alchemilla xanthochlora Rothm. groupe
Angelica sylvestris L.
Anthoxanthum odoratum L.
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Sprengel
Asphodelus albus Miller
Asplenium cf. *septentrionale* (L.) Hoffmann
Asplenium trichomanes L.
Asplenium viride Hudson
Asteraceae rosettes indiff.
Athyrium filix-femina (L.) Roth
Avenula pubescens (Hudson) Dumortier
Bellis perennis L.
Betula pendula Roth
Brachypodium pinnatum (L.) Palisot de Beauvois
Briza media L.
Buxus sempervirens L.
Callitriche sp.
Calluna vulgaris (L.) Hull
Caltha palustris L.
Campanula rotundifolia L.
Capsella bursa-pastoris (L.) Medicus
Cardamine hirsuta L.
Cardamine raphanifolia Pourret
Carduus carlinoides Gouan
Carduus defloratus L.
Carduus nutans L.
Carex cf. *riparia* Curtis
Carex davalliana Smith
Carex echinata Murray
Carex flava L. groupe (incl. *C. demissa* Horn.)
Carex glauca Murray
Carex nigra (L.) Reichard
Carex panicea L.
Carex paniculata L.
Carex pulicaris L.
Carex spp.
Carex sylvatica Hudson
Carlina acanthifolia L. subsp. *cynara* (Pourret) Rouy
Carlina acaulis L.
Chenopodium bonus-henricus L.
Chrysosplenium oppositifolium L.
Cirsium eriophorum (L.) Scopoli
Cirsium palustre (L.) Scopoli
Cirsium spp.
Clematis vitalba L.
Cotoneaster integerrimus Médicus
Crepis paluosa (L.) Moench
Crocus nudiflorus Smith
Cryptogramma crispa (L.) R. Brown
Cynosurus cristatus L.
Dactylis glomerata L.
Danthonia decumbrens (L.) De Candolle
Daphne laureola L.
Deschampsia caespitosa (L) Palisot de Beauv.
Deschampsia flexuosa (L) Trin.
Dianthus sp.
Digitalis purpurea L.
Drosera rotundifolia L.
Eleocharis quinqueflora (Hartmann) O. Schwartz
Elymus europaeus L.
Epilobium montanum L.
Epilobium palustre L.
Epilobium spp.
Erica vagans L.
Eriophorum angustifolium Honkeny
Eriophorum latifolium Hoppe
Eryngium bourgati Gouan
Euphrasia alpina Lamarck
Euphrasia rostkoviana Hayne
Fagus sylvatica L.
Fesctuca paniculata (L.) Shinz et Thellung
Festuca eskia Ramond
Festuca gaultheria ssp. *scoparia* (Hack & A. Kern.) Kerguélen
Festuca ovina L.
Festuca rubra L.
Fragaria vesca L.
Galium odoratum (L.) Scopoli
Galium saxatile L.
Galium vernum Scopoli
Galium verum L.
Gentiana lutea L.
Geranium robertarium L.
Geranium spp.
Geum pyrenaicaum Willdenow
Geum urbanum L.
Gymnocarpium dryopteris (L.) Newman
Helianthemum nummularium (L.) Miller
Helleborus viridis L.
Hepatica nobilis Miller
Hieracium murorum L.
Hieracium pilosella L.
Hieracium spp.
Homogyne alpina (L.) Cassini
Horminium pyrenaïcum L.
Iris latifolia (Miller) Voss.
Juncus acutiflorus Ehrart
Juncus alpinoarticulatus subsp. *alpinoarticulatus* Chaix
Juncus articulatus L.
Juncus bulbosus L.
Juncus conglomeratus L.
Juncus effusus L.
Juncus filiformis L.

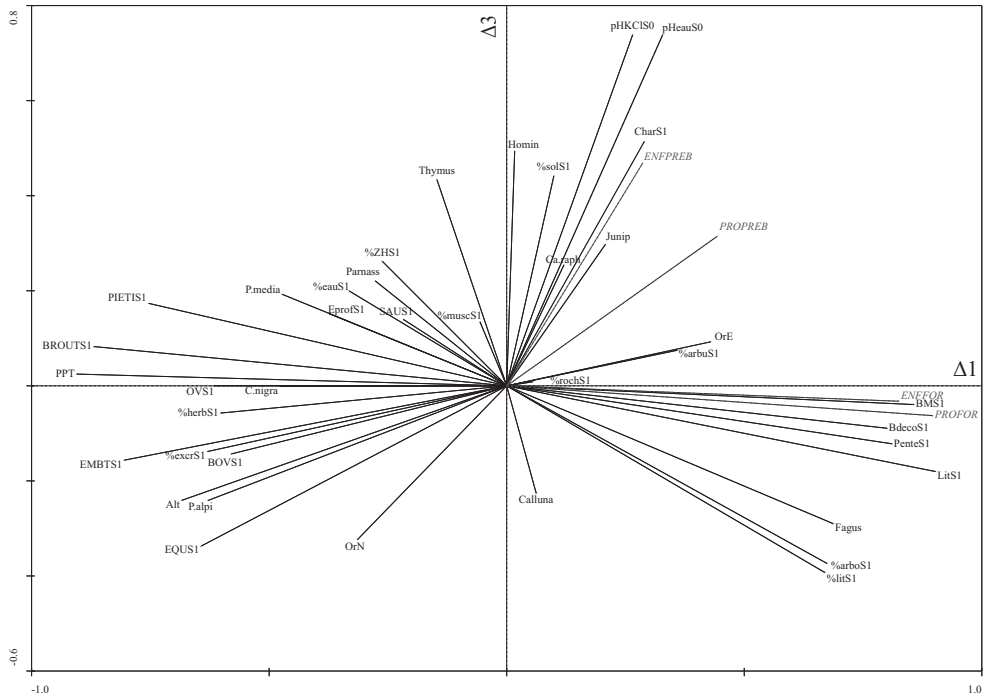
Juniperus communis L.
Lapsana communis L.
Lathyrus vernus (L.) Bernhardi
Leontodon duboisii Sennen
Leontodon hispidus L.
Leucanthemopsis alpina (L.) Heywood
Leucanthemopsis minima (Villars) Marchi
Lolium sp.
Lotus alpinus (D.C.) Schleicher ex Ramond
Lotus corniculatus L.
Luzula campestris (L.) De Candolle (incL. *L campestris* subsp. *multiflora* (Retz) Lejeune)
Luzula sudetica (Willdenow) De Candolle
Lysimachia nummularia L.
Medicago lupulina L.
Melica uniflora Retz
Mentha longifolia (L.) Hudson
Merendera pyrenaïca (Pourret) P. Fournier
Meum athamanticum Jacquin
Molinia caerulea (L.) Moench
Nardus stricta L.
Oxalis acetosella L.
Parnassia palustris L.
Pedicularis sylvatica L.
Phleum pratense L.
Pimpinella saxifraga L.
Pinguicula grandiflora Lamarck
Pinus sylvestris L.
Plantago alpina L.
Plantago lanceola L.
Plantago major L.
Plantago media L.
Poa nemoralis L.
Poa pratensis L.
Poaceae indiff.
Polygala cf. *calcarea* Shultz
Polygala cf. *serpyllifolia* Hose
Polygonum aviculare L.
Polygonum viviparum L.
Polypodium vulgare L.
Polystichum aculeatum (L) Roth
Polystichum lonchitis (L.) Roth
Polystichum sp.
Potentilla crantzii Beck
Potentilla erecta (L.) Raüschel
Potentilla sterilis (L.) Garcke
Primula farinosa L.
Primula sp.
Prunella vulgaris L.
Pteridium aquilinum (L.) Kunh
Pulmonaria sp.
Ranunculus acris L.
Ranunculus nemorosus De candolle
Ranunculus repens L.
Ranunculus sp.
Rhinanthus angustifolius Gmelin
Rhododendron ferrugineum L.
Rosa spp.
Rubus fruticosus L. groupe
Rubus idaeus L.
Rumex acetosa L.
Rumex acetosella L.
Salix pyrenaica Gouan
Sanguisorba minor Scopoli
Saxifraga cf. *granulata* L.
Saxifraga spp.
Saxifraga umbrosa L.
Scabiosa columbaria L.
Scrophularia alpestris Gay
Scrophularia nodosa L.
Sedum spp.
Sempervirum spp.
Solanum dulcamara L.
Solanum nigrum L.
Sorbus aria (L.) Crantz
Sorbus aucuparia L.
Stellaria sp.
Succisa pratensis Moench
Taraxacum officinale Weber
Thymus spp. (*T. praecox* Opiz & *T. pulegioïdes* L.)
Trichophorum cespitosum (L.) Hartman
Trifolium alpinum L.
Trifolium pratense L.
Trifolium repens L.
Tussilago farfara L.
Urtica dioïca L.
Vaccinium myrtillus L.
Vaccinium uliginosum L.
Valeriana pyrenaïca L.
Veronica anagallis-aquatica L.
Veronica beccabunga L.
Veronica scutellata L.
Vicia pyrenaica Pourret
Viola spp.

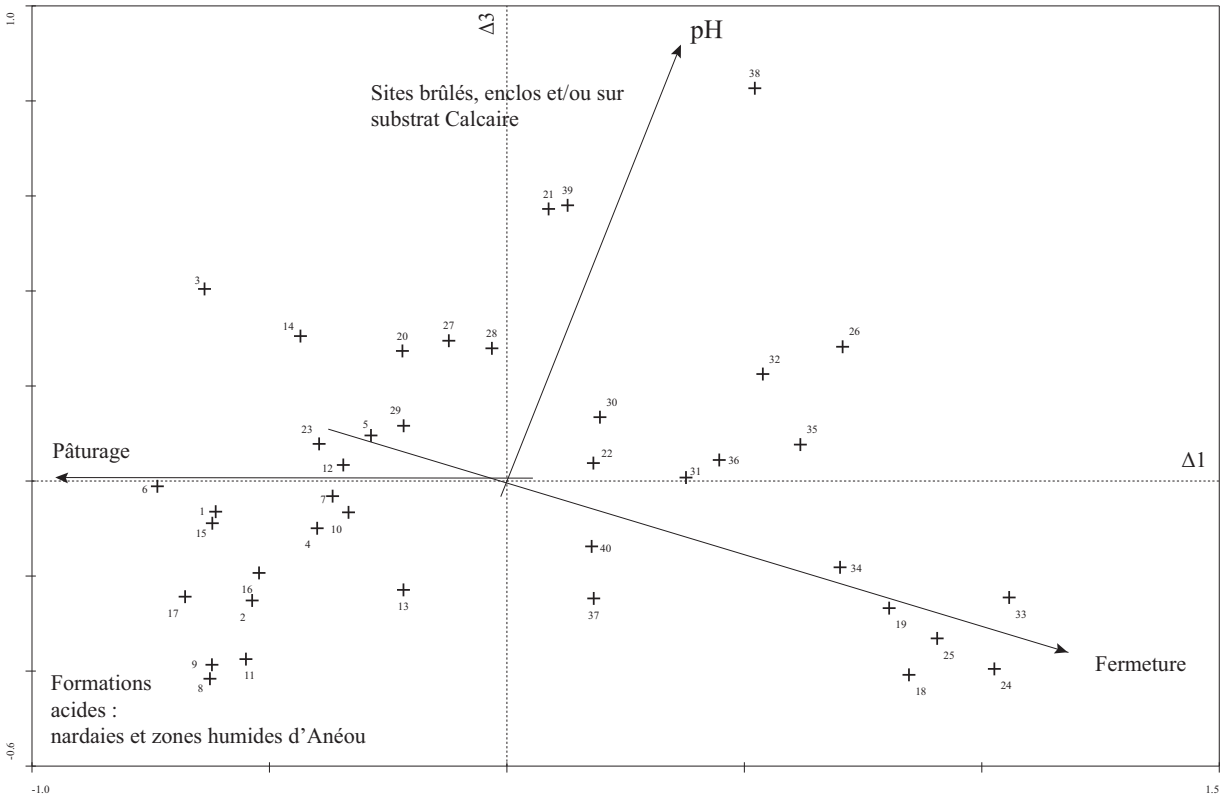
Annexe 2

2.1. ACP des variables quantitatives des surfaces S1 des sites du référentiel Ossau, incluant les mesures de pH. a) Plan 1-2 (41,7% de la variance expliquée) ; b) Plan 1-3 (37,9% de la variance expliquée). *PROFOR, ENFOR, PROPREB, ENFPREB* : variables passivement projetées (voir texte) :



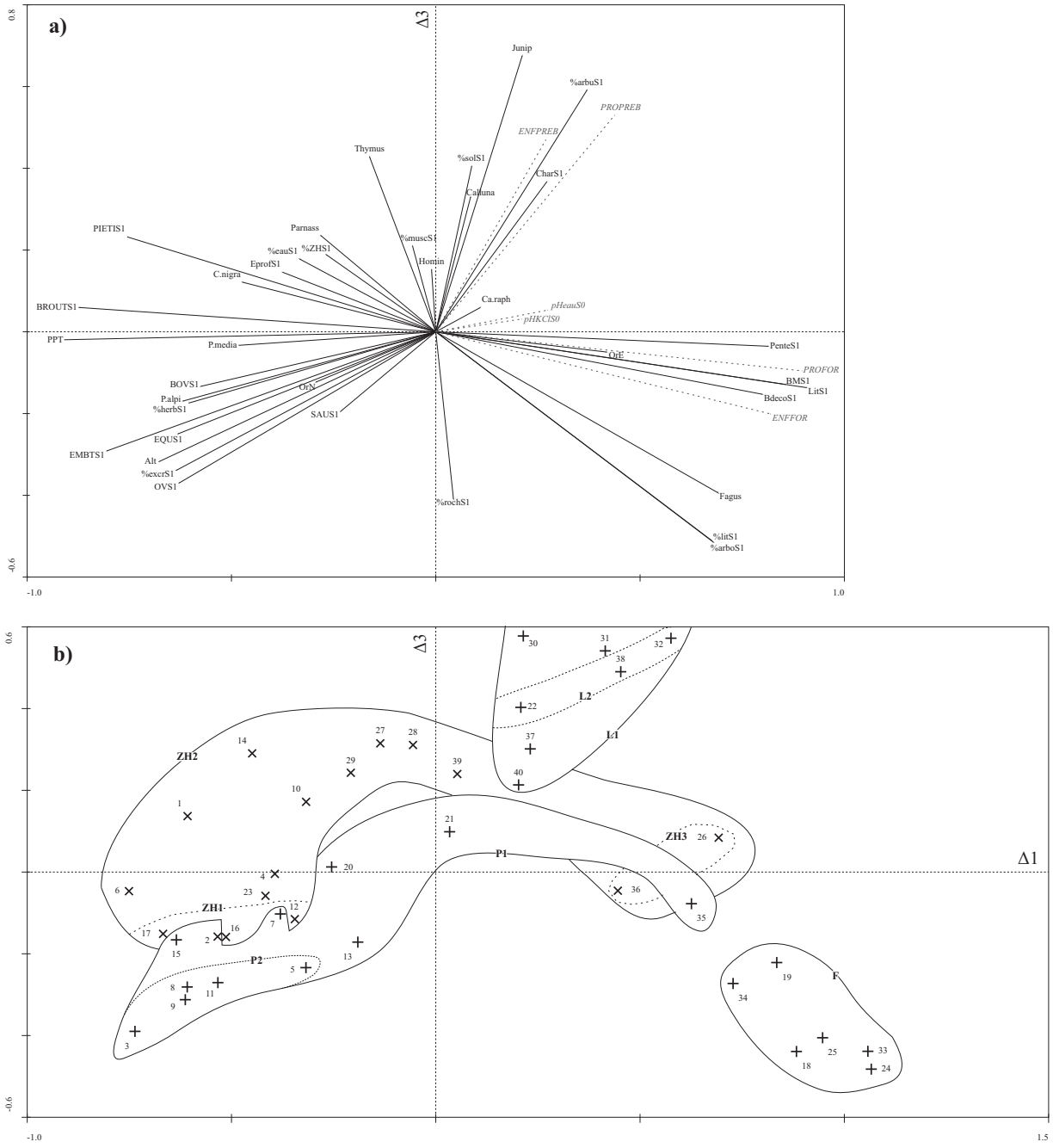
a)


Δ3
Δ1
pHKClS0
pHeauS0
CharS1
ENFPREB
PROPREB
Homin
%solS1
Thymus
Junip
Ca.raph
%ZHS1
Parnass
P.media
%eauS1
PIETIS1
EprofS1
SAUS1
%muscS1
OrE
%arbuS1
BROUTS1
PPT
%rochS1
OVS1
C.nigra
ENFFOR
BMS1
PROFOR
%herbS1
BdecoS1
PenteS1
%excrS1
EMBTS1
BOVS1
LitS1
Alt
P.alpi
Calluna
Fagus
EQUS1
OrN
%arboS1
%litS1
0.8
-0.6
-1.0
1.0

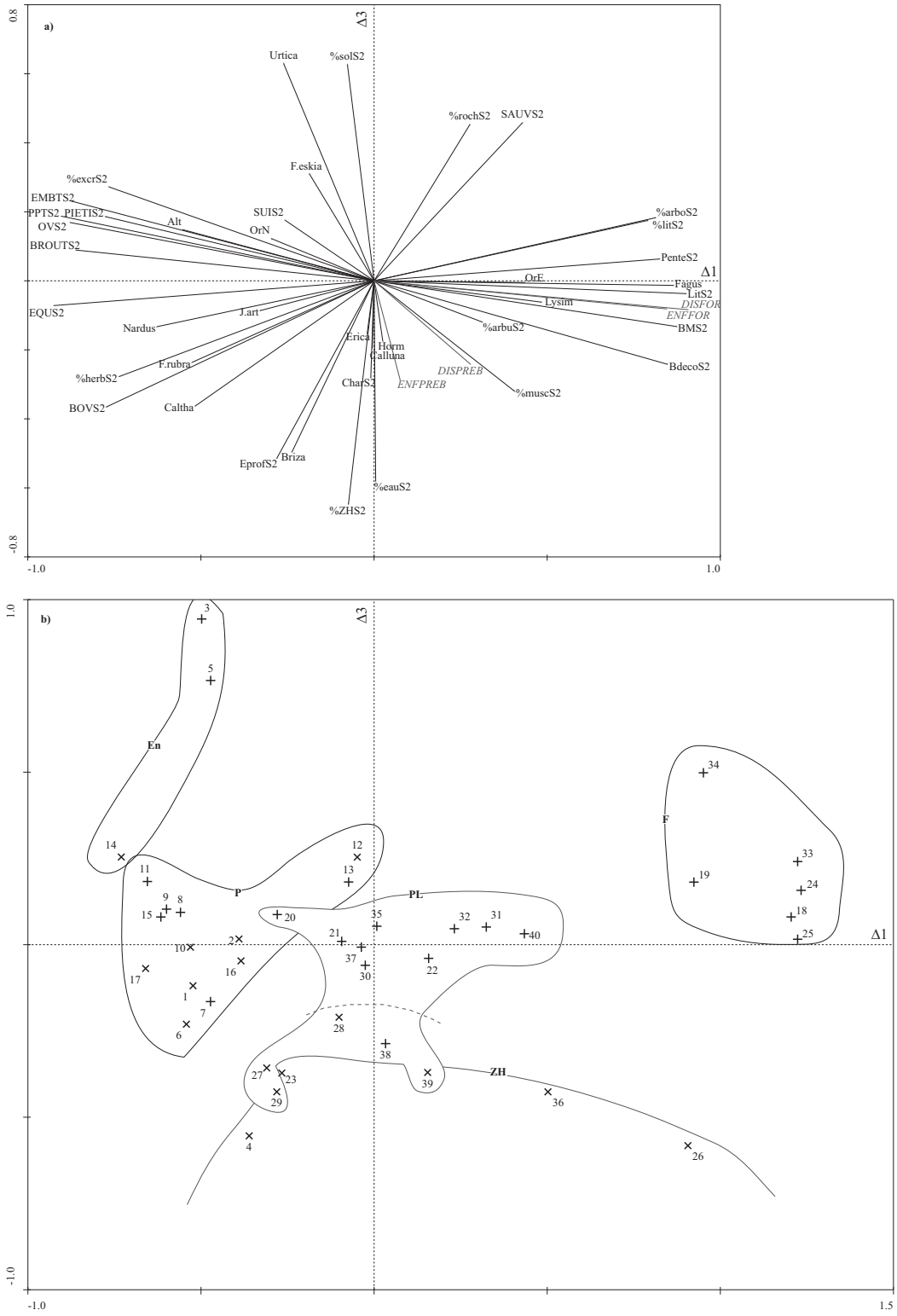

Δ3
pH
Sites brûlés, enclos et/ou sur substrat Calcaire
Pâturage
Δ1
Fermeture
Formations acides :
nardaies et zones humides d'Anéou
1.0
-0.6
-1.0
1.5

b)

2.2. Plan 1-3 (λ1-S1 = 0,305; λ2-S1 = 0,087 ; Plan 1-3 : 39,2 % de la variance totale) de l'ACP des variables quantitatives des surfaces S1 (excluant le pH ; voir texte). a) variables. *pHeau, pHKCl, PROFOR, ENFOR, PROPREB, ENFPREB :* variables passivement projetées (voir texte). b) sites.



2.3. Plan 1-3 (λ1-S2 = 0,349; λ2-S2 = 0,093 ; Plan 1-3 : 44,3 % de la variance totale) de l'ACP des variables quantitatives des surfaces S2. a) variables. *PROFOR, ENFOR, PROPREB, ENFPREB :* variables passivement projetées (voir texte). b) sites.



Références bibliographiques

Ainswoth G, Benjamin R, Carmichael J, Fennell D, Kendrick W, Korf R, Kramer C, Kreger-van Rij N, Luttrell E, Müller E, Sutton B, von Arx J, Yarwood C.1973. Vol. IVA Taxonomic review with keys: Ascomycetes and Fungi Imperfecti. *in:* GC Ainswoth, FK Sparrow, AS Sussman (Eds) *The Fungi, an advanced treatise*, 4: 509.

Almeida-Lenero L, Hooghiemstra H, Cleef A M, van Geel B. 2005. Holocene climatic and environmental change from pollen records of lakes Zempoala and Quila, central Mexican highlands. Rev Palaeobot Palynol 136(1-2): 63-92.

Andreev A A, Lubinski D J, Bobrov A A, Ingólfsson Ó, Forman S L, Tarasov P E, Möller P. 2008. Early Holocene environments on October Revolution Island, Severnaya Zemlya, Arctic Russia. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 267(1-2): 21-30.

Angel K, Wicklow D. 1975. Relationships between coprophilous fungi and fecal substrates in a Colorado grassland. Mycologia 67: 63-74.

Aptroot A. 2006. *Gasteromycetes, a source of fossil spores*. Abstracts of the 2nd International Workshop on Non-Pollen Palynomorphs, Institute of Botany, University of Innsbruck, Austria, 12

Aptroot A, van Geel B. 2006. Fungi of the colon of the Yukagir Mammoth and from stratigraphically related permafrost samples. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 225-230.

Argant J, López Sáez J-A, Bintz P. 2006. Exploring the ancient occupation of a high altiture site (Lake Lauzon, France): Comparison between pollen and non-pollen palynomorphs. Rev Palaeobot Palynol 141: 151-163.

Bakker M, van Smeerdijk D G. 1982. Palaeoecological study of a late Holocene section from "Het Ilperveld", Western Netherlands. Rev Palaeobot Palynol 36: 95-163.

Barthelmes A, Prager A, Joosten H. 2006. Palaeoecological analysis of Alnus wood peats with special attention to non-pollen palynomorphs. Rev Palaeobot Palynol 141: 33-51.

Behre K-E. 1981. The interpretation of anthropogenic indicators in pollen diagrams. Poll Spores 23: 225-245.

Behre K-E.1986. Anthropogenic indicators in pollen diagrams. *in:* Balkema (Eds), Rotterdam.

Bell A. 2005. An illustrated guide to the *coprophilous Ascomycetes* of Australia. Fungal Biodiversity Centre CBS (Ed), Utrecht, The Netherlands, 172 pp.

Bellinger E G, Sigee D C. 2010. Freshwater algae. Identification and use as bioindicators. Willey-Blackwell (Ed), 271 pp.

Beug H-J. 2004. Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzende Gebiet. (Ed), München (D), 542 pp.

Beyrie A, Kammenthaler E. 2005. *Sites miniers et métallurgiques en vallée d'Ossau. Rapport de prospection inventaire, SRA Aquitaine, PNP*. 63 pp

Birks H, Birks H. 1980. Quaternary palaeoecology. Edward Arnold (Ed), Cambridge, 283 pp.

Birks H J B. 1996. Contribution of Quaternary palaeoecology to nature conservation. J Veget Sci 7: 89-98.

Bischoff Y. 2007. Diversité et mobilité des algues de neige dans les Alpes Suisses. Thèse de Doctorat, Centre de Biologie Alpine, Département de Botanique et de Biologie Végétale, Faculté des Sciences de l'Université de Genève, Genève, 132 pp.

Biserni G, van Geel B. 2005. Reconstruction of Holocene palaeoenvironment and sedimentation history of the Ombrone alluvial plain (South Tuscany, Italy). Rev Palaeobot Palynol 136(1-2): 16-28.

Blaauw M, Van Geel B, Van Der Plicht J. 2004. Solar forcing of climatic change during the mid-Holocene: indications from raised bogs in The Netherlands. Holocene 14(1): 35-44.

Blaauw M. 2010. Methods and code for 'classical' age-modelling of radiocarbon sequences. Quatern Geochron In Press, Corrected Proof: 1-7 doi: DOI: 10.1016/j.quageo.2010.01.002.

Blackford J, Innes J. 2006. Linking current environments and processes to fungal spore assemblages: Surface NPM data from woodland environments. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 179-187.

Blackford J, Innes J, Hatton J, Caseldine C. 2006. Mid-Holocene environmental change at Black Ridge Brook, Dartmoor, SW England: A new appraisal based on fungal spore analysis. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 189-201.

Blanc C, Muylder M, Plana-Mallart R. 2006. 25 ans d'archéologie en Béarn et en Bigorre de la fin de la Préhistoire à la fin de l'Antiquité. Fédération Archéologique des Pyrénées Occidentales et des Landes (Ed), 147 pp.

Blot J. 1989. Le tumulus Irau 4: compte rendu de fouilles 1988 (autorisation n° 88/14). Munibe 41: 93-99.

Blot J. 1993. Archéologie et Montagne Basque. Elkarlanean (Ed), Elkar, Donostia/Baiona, 240 pp.

Blot J. 1995. Contribution à l'étude des cercles de pierres en Pays Basque de France. Bull Soc Préhist Fr 92(4): 525-548.

Borromei A M, Coronato A, Franzén L G, Ponce J F, Sáez J A L, Maidana N, Rabassa J, Candel M S. 2010. Multiproxy record of Holocene paleoenvironmental change, Tierra del Fuego, Argentina. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 286(1-2): 1-16.

Bos J, van Geel B, Groenewoudt B, Lauwerier R. 2005. Early Holocene environmental change, the presence and disappearance of early Mesolithic habitation near Zutphen (The Netherlands). Veget Hist Archaeobot 15: 27-43.

Boyd W. 1986. The role of mosses in modern pollen analysis: the influence of moss morphology on pollen entrapment. Poll Spores 28(2): 243-255.

Bradshaw R. 1981. Modern pollen representation factors for woods in South-West England. J Ecol 69: 45-70.

Briand M. 2001. Rapport intermédiaire "étude des zones humides des montagnes béarnaises".

Brinkkemper O, Geel B v, Wiegers J. 1987. Palaeoecological study of a Middle-Pleniglacial deposit from Tilligte, The Netherlands. Rev Palaeobot Palynol 51: 235-269.

Brocas D, Legaz A. 2004. *Iraty, de la forêt mythique à la forêt sylo-pastorale*. Les forêts d'Occident du Moyen Âge à nos jours. Actes des XXIVes Journées Internationales d'histoire de l'Abbayede Flaran, 6, 7, 8 septembre 2002, Flaran, 181-201

Brocas D, Legaz A. 2005. *La montagne basque: sources et ressources. Les pâturages et les bois dans les Pyrénées occidentales (XI^{e}-XIX^{e} siècles)*. Congrès international RESOPYR, Perpignan, 49-69

Brun C. 2007. Archéophytes et néophytes. Pour une nouvelle détermination des marqueurs polliniques de l'anthropisation. Le cas des milieux cultivés et rudéraux de Franche-Compté. Université de Franche-Compté. UFR des Sciences et Techniques, 421 pp.

Büntgen U, Frank D, Grudd H, Esper J. 2008. Long-term summer temperature variations in the Pyrenees. Clim Dyn 31: 615-631.

Burney D, Robinson G, Pigott Burney L. 2003. *Sporormiella* and the late Holocene extinctions in Madagascar. PNAS 100, 10800-10805

Butler H. 1983. La végétation des pâturages d'Artxilondo : Premiers éléments d'étude d'un écosystème pastoral de la Montagne Basque DEA, Géographie et Aménagement, Université de Bordeaux III, Bordeaux, pp.

Buurman J, van Geel B, van Reenen G. 1995. Palaeoecological investigations of a Late Bronze Age watering-place at Bovenkarspel, The Netherlands. Neogene and Quaternary geology of North-West Europe 52: 249-270.

Calastrenc C, Lemaitre V. 2010. *Archéologie pastorale en vallée d'Ossau. Fouilles archéologiques campagne 2010*. FRAMESPA UMR5136 CNRS, SRA Aquitaine, Minist. Culture Com., Toulouse, 321 pp

Calastrenc C, Rendu C (Dir), Crabol D. 2010. *Archéologie pastorale en vallée d'Ossau. Atelier 2 du PCR dynamiques sociales, spatiales et environnementales dans les Pyrénées Centrales. Fouilles archéologiques - campagne 2009.* FRAMESPA UMR5136 CNRS, SRA Aquitaine, Minist. Culture Com., Toulouse, 111 pp

Cannon P, Hawksworth D, Sherwood-Pike M. 1985. The British Ascomycotina. An annotated Checklist. (Ed), Farnham Royal, Slough SL2 3BN, United Kingdom, 302 pp.

Carozza L, Galop D, Marembert F, Monna F. 2005. Quel statut pour les espaces de montagne durant l'âge du Bronze ? Regards croisés sur les approches sociétés-environnement dans les Pyrénées occidentales. Doc Archéol Mérid 28: 7-23.

Carozza L, Galop D.2008. Le dynamisme des marges. Peuplement et exploitation des espaces de montagne durant l'âge du Bronze. *in:* J Guilaine (Eds) *Villes, Villages, Campagnes de l'Age du Bronze*, Errance: 226-253.

Carrión J, van Geel B. 1999. Fine-resolution Upper Weichselian and Holocene palynological record from Navarrés (Valencia, Spain) and a discussion from factors of Mediterranean forest succession. Rev Palaeobot Palynol 106: 209-236.

Carrión J, Scott L, Huffman T, Dreyer C. 2000. Pollen analysis of Iron Age cow dung in southern Africa. Veget Hist Archaeobot 9: 239-249.

Carrión J, Navarro C. 2002. Cryptogam spores and other non-pollen microfossils as sources of palaeoecological information: case-studies from Spain. Ann Bot Fennici 39: 1-14.

Casteras M, Canérot J, Paris J-P, Tisin D. 1970. Carte géologique de la France à 1/ 50000. Feuille d'Oloron-Ste-Marie. BRGM Service Géologique National.

Cavaillès H. 1931. La transhumance Pyrénéenne et la circulation des troupeaux dans les plaines de Gascogne. Librairie Armand Colin (Ed), Librairie Armand Colin, Paris, 133 pp.

Chambers F M, Daniell J R G. 2011. Conservation and habitat restoration of moorland and bog in the UK uplands: A regional, paleoecological perspective. PAGES news 19(2): 45-47.

Cholet J, Magnon G. 2010. Tourbières des montagnes françaises - Nouveaux éléments de connaissance, de réflexion et de gestion. Pôle-relai Tourbières, Fédération des Conservatoires d'Espaces Naturels (Ed), Besaçon, Orléans, 188 pp.

Clarke C. 1999. Palynological investigations of a Bronze Age cist burial from Whitsome, Scottish Borders, Scotland. J Archaeol Sci 26(5): 553-560.

Coates D, Rayner A D M. 1985. Fungal Population and Community Development in Cut Beech Logs. III. Spatial Dynamics, Interactions and Strategies. New Phytol 101(1): 183-198.

Cook E J. 2009. A record of late Quaternary environments at lunette-lakes Bolac and Turangmoroke, Western Victoria, Australia, based on pollen and a range of non-pollen palynomorphs. Rev Palaeobot Palynol 153(3-4): 185-224.

Cooke R, Rayner A. 1984. Ecology of saprotrophic fungi. (Ed), New York, 415 pp.

Court-Picon M, Buttler A, de Beaulieu J-L. 2005. Modern pollen-vegetation relationships in the Champsaur valley (French Alps) and their potential in the interpretation of fossil pollen records of past cultural landscapes. Rev Palaeobot Palynol 135(1-2): 13-39.

Court-Picon M. 2007. Mise en place du Paysage dans un milieu de moyenne et de haute montagne du Tardiglaciaire à l'époque actuelle. Analyse du signal palynologique en Champsaur (Hautes-Alpes) à l'interface des dynamiques naturelles et des dynamiques sociales. Volume I - Texte et figures. Thèse de Doctorat, UFR des Sciences et Techniques, Université de Franche Compté, Besançon, 723 pp.

Crowder A A, Cuddy D G.1973. Pollen in a small river basin: wilton Creek, Ontario. *in:* H H Birks, R G West (Eds) *Quaternary plant ecology*, Oxford: 61-78.

Cubizolle H, Sacca C. 2004. Quel mode de gestion conservatoire pour les tourbières ? l'approche interventionniste en question. Géocarrefour 79(4): 2-21.

Cugny C. 2004. L'apport des microfossiles non-polliniques à l'histoire de l'environnement pyrénéen. Entre référentiel actuel et reconstitution paléoenvironnementale, une nouvelle approche appliquée à la reconstitution paléoenvironnementale du massif d'Iraty (Pays Basque). Université Toulouse-Le Mirail II, Toulouse, 69 pp.

Cugny C, Mazier F, Galop D. 2010. Modern and fossil non-pollen palynomorphs from the Basque mountains (western Pyrenees, France): the use of coprophilous fungi to reconstruct pastoral activity. Veget Hist Archaeobot 19(5): 391-408.

Cundill P. 1991. Comparisons of moss polster and pollen trap data : a pilot study. Grana 30: 301-308.

Danielsen R. 2010. Dissimilarities in the recent histories of two lakes in Portugal explained by local-scale environmental processes. J Paleolimn 43(3): 513-534.

Davis O K. 1987. Spores of the dung fungus *Sporormiella*: Increased abundance in historic sediments and before Pleistocene megafaunal extinction. Quatern Res 28(2): 290-294.

Davis O K, Shafer D S. 2006. *Sporormiella* fungal spores, a palynological means of detecting herbivore density. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 237(1): 40-50.

de Klerk P, Donner N, Joosten H, Karpov N, Minke M, Seifert N, Theuerkauf M. 2009. Vegetation patterns, recent pollen deposition and distribution of non-pollen palynomorphs in a polygon mire near Chokurdakh (NE Yakutia, NE Siberia). Boreas 38(1): 39-58.

Decisia. 2002. Spad rel. 5.5: Système pour l'analyse des données. Levallois-Perret, France, Decisia.

Dennis R. 1981. British Ascomycetes. Revised Edition. (Ed), J. Cramer, Vaduz, pp.

Desprat S, Sanchez Goñi M F, Loutre M-F. 2003. Revealing climatic variability of the last three millennia in northwestern Iberia using pollen influx data. Earth Planet Sci L 213: 63-78.

Dooley M. 1970. The microbiology of cut-away peat IV. autoecological studies. Plant Soil 33: 145-160.

Doveri F. 2004. Fungi Fimicoli Italici. A Guide to the recognition of Basidiomycetes and Ascomycetes living on faecal material. (Ed), Associazione Micologia Bresadola, Trento, Italy, 1104 pp.

Dupias G. 1985. Végétation des Pyrénées. Notice détaillée de la partie pyrénéenne des feuilles 69 Bayonne - 70 tarbes - 71 Toulouse - 72 Carcassonne - 76 Luz - 77 Foix - 78 Perpignan. (Ed), Editions du CNRS, Paris, 209 pp.

Dupieux N. 1998. La gestion conservatoire des tourbières de France : premiers éléments scientifiques et techniques. Espaces Naturels de France (Ed), Orléans, pp.

Ebersohn C, Eicker A. 1992a. Coprophilous fungal species composition and species diversity on various dung sbstrates of African game animals. Bot Bull Acad Sini 33: 85-95.

Ebersohn C, Eicker A. 1992b. *Trichodelitschia microspora*, a new coprophilous species from South Africa. S Afr J Bot 58(3): 145-146.

Ejarque A, Julià R, Riera S, Maria Palet J, Orengo H, Miras Y, Gascón C. 2009. Tracing the history of highland human managment in the eastern Pre-Pyrenees: an interdisciplinary palaeoenvironemental study at the Pradell fen, Spain. Holocene 19(8): 1241-1255.

Ejarque A, Miras Y, Riera S, Maria Palet J, Orengo H. 2010. Testing micro-regional variability in the Holocene shaping of high mountain cultural landscapes: a palaeoenvironmental case-study in the eastern Pyrenees. J Archaeol Sci 37: 1468-1479.

Ejarque Montolio A. 2009. Génesis y configuración microregional de un paisaje cultural pirenaico de alta montaña durante el Holoceno: estudio polínico y de otros indicadores paleoambientales en el valle del Madriu-Perafita-Claror (Andorra). thèse de Doctorat, Institu Català d'Arqueologia Clàssica, Universitat Rovira i Virgili, Tarragona, 363 pp.

Ekblom A, Gillson L. 2010. Dung fungi as indicators of past herbivore abundance, Kruger and Limpopo National Park. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 296(1-2): 14-27.

El Aicha A, Waterhouse A. 1999. Small ruminants in environmental conservation. Small Ruminant Research 34: 271-287.

Ellis M. 1971. Dematiaceous Hyphomycetes. (Ed), UK, 608 pp.

Ellis M. 1976. More Dematiaceous Hyphomycetes. (Ed), UK, 507 pp.

Ellis M, Ellis J. 1985. Microfungi on land plants. An identification handbook. (Ed), 818 pp.

Ellis M, Ellis J. 1998. Microfungi on miscellaneous substrates. An identification handbook. New enlarged edition. (Ed), The Richmond Publisher, England, 246 pp.

Etchelecou A, Villar L.2008. Le Parc National des Pyrénées complémentaire du Parc National d'Ordesa et du Mont-Perdu, mais à l'équilibre fragile. *in:* J Canérot, J-P Colin, J-P Platel, M Bilotte (Eds) *Pyrénées d'hier et d'aujourd'hui*, Pau, 20-21 sept. 2008: 207-226.

Eychenne C.2011. Estives et alpages des montagnes françaises : une ressource complexe à réinventer. *in:* J-M Antoine, J Milian (Eds) *La ressource montagne.Entre potentialités et contraintes*, Paris: 141-162.

Faegri K, Iversen J. 1989. Textbook of pollen analysis. Fourth edition (revised by Faegri K, Kaland PE and Krzywinski K). Wiley (Ed), Wiley, Chisteter, 328 pp.

Feeser I, O'Connell M. 2009. Fresh insights into long-term changes in flora, vegetation, land-use and soil erosion in the karstic environment of the Burren, western Ireland. J Ecol 97: 1083-1100.

Feeser I, O'Connell M. 2010. Late Holocene land-use and vegetation dynamics in an upland karst region based on pollen and coprophilous fungal spore analyses: an example from the Burren, western Ireland. Veget Hist Archaeobot in press(5-6): 409-426.

Francis S. 1975. *Anthostomella* sacc. (Part I). Mycol Papers 139(16): 1-97.

Frisvad J C.2008. Fungi in Cold Ecosystems. *in:* R Margesin, F Schinner, JC Marx, C Gerday, JC Frisvad (Eds) *Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology*, Berlin
Heidelberg: 137-156.

Gaillard M-J, Birks H, Emanuelsson U, Berglund B. 1992. Modern pollen/land-use relationships as an aid in the reconstruction of past land-uses and cultural landscapes: an example from south Sweden. Veget Hist Archaeobot 1: 3-17.

Galop D, Jalut G. 1994. Differential human impact and vegetation history in two adjacent valleys in the Ariege basin, southern France, from 3000 bp to the present. Veget Hist Archaeobot 3: 225-244.

Galop D. 1998. La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée. Contribution palynologique. Laboratoire d'Ecologie Terrestre GEODE, Framespa (Ed), Toulouse, 285 pp.

Galop D. 2000a. *Propagation des activités agro-pastorales sur le versant nord-pyrénéen entre le VIe et le IIIe millénaire av. J.-C. : l'apport de la palynologie*. Rencontres Méridionales de Préhistoire récente, IIIème session, Toulouse, 1998, Toulouse, 101-108

Galop D. 2000b. La croissance médiévale sur le versant nord des Pyrénées à partir des données palynologiques. Villages Pyr: 45-54.

Galop D, Beyrie A, Blot J, Bourquin-Mignot C, Brocas D, Campmajo P, Davasse B, Fontugne M, Le Caro P, Legaz A, López-Sáez J-A, Marembert F, Métailié J-P, Paterne M, Rendu C, Valdeyron N, Vannière B, Vigne J-D. 2000. *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la Montagne basque*. Rapport intermédiaire 2000 Projet Collectif de Recherche - SRA Aquitaine, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, 115 pp

Galop D, Beyrie A, Bourquin-Mignot C, Brocas D, Campmajo P, Crabol D, Davasse B, Girarclos O, Legaz A, Lehnebach C, Marembert F, Monna F, Mougin V, Perrault C, Rendu C, Sangouard E, Sordoillet D, Valdeyron N. 2001a. *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la Montagne basque*. PCR, Rapport intermédiaire 2001 Projet Collectif de Recherche - SRA Aquitaine, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, 104 pp

Galop D, Tual M, Monna F, Dominik J, Beyrie A, Marembert F. 2001b. Cinq millénaires d'activités métallurgiques en Montagne Basque. Les apports d'une démarche intégrée alliant palynologie et géochimie isotopique du plomb. S-O Europ 11: 3-15.

Galop D, Beyrie A, Bourquin-Mignot C, Brocas D, Campmajo P, Chopin J-F, Gernigon K, Girarclos O, Kammenthaler E, Legaz A, Lehnebach C, Marembert F, Mazier F, Monna F, Mougin V, Parent G, Perrault C, Rendu C, Valdeyron N. 2002. *Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la Montagne basque*. PCR, Rapport intermédiaire 2002 Projet Collectif de Recherche - SRA Aquitaine, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, Besançon, 184 pp

Galop D, Mazier F, Lopez Saez J-A, Vannière B. 2003a. Palynologie et histoire des activités humaines en milieu montagnard. Bilan provisoire des recherches et nouvelles orientations méthodologiques sur le versant nord des Pyrénées. Archéol Midi Médiév 21: 159-170.

Galop D, Vannière B, López-Sáez J. 2003b. *Des abattis-brûlis néolithiques au système agro-pastoral pyrénéen actuel. Mise en évidence pluridisciplinaire de l'évolution du système agraire dans une vallée du piémont nord-pyrénéen entre le Néolithique ancien et l'Antiquité tardive*. Actes du XIIe colloque international de préhistoire de Puigcerda. Pirineus i veins al 3r mil.lenni AC, Institut d'estudis ceretans, 261-274

Galop D, Rendu C, (Coord.), Barcet H, Brun C, Buttler A, Campmajo P, Cugny C, Gauthier E, Legaz A, López-Sáez J-A, Mazier F, Métailié J-P, Mougin V, Sangouard E, Sordoillet D, Vannière B. 2004. *Paléoenvironement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel*. Rapport final 2004 Projet Collectif de Recherche ATIP-CNRS, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, SRA Aquitaine, Besançon, 70 pp

Galop D, Vaquer J. 2004. *Regards croisés sur les premiers indices de l'anthropisation en domaine pyrénéen*. Néolithisation précoce. Premières traces d'anthropisation du couvert végétal à partir des données polliniques, Besançon, 179-194

Galop D.2006. La conquête de la montagne Pyrénéenne au Néolithique. Chronologie, rythmes et transformations des paysages à partir des données polliniques. *in:* J Guilaine (Eds) *Populations néolithiques et environnement*: 279-295.

Galop D, (Coord.), Beyrie A, Monna F, Rius D, Cugny C, Vannière B. 2006. *Approches paléoenvironnementales de l'anthropisation des vallées d'Ossau et des Gaves. Rapport intermédiaire 2006 Projet PALEOSSAU. PCR Dynamiques sociales, spatiales et environnementales dans les Pyrénées Centrales*. Parc National des Pyrénées, SRA Aquitaine, 54 pp

Galop D, Carozza L, Marembert F, Bal M-C 2007. Activités agropastorales et climat durant l'Âge du Bronze dans les Pyrénées : l'état de la question à la lumière des données environnementales et archéologiques. *in:* H Richard, M Magny , C Mordant (Eds) *Environnements et cultures à l'Âge du Bronze en Europe occidentale, Actes du Colloque CTHS,*, Besançon, Editions du CTHS, 107-119

Galop G, Houet T, Mazier F, Leroux G, Rius D. 2011. Grazing activities and biodiversity history in the Pyrenees: New insights on high altitude ecosystems in the framework of a Human-Environment Observatory. PAGES news 19(2): 53-55.

Garneau M. 1987. Reconstitution paléoécologique d'une tourbière littorale de l'estuaire du Saint-Laurent : analyse macrofossile et sporopollinique. Géogr Phys Quatern 41(1): 109-125.

Gauthier E, Bichet V, Massa C, Petit C, Vannière B, Richard H. 2010. Pollen and non-pollen palynomorphs evidence of medieval farming activities in southwestern Greenland. Veget Hist Archaeobot 19(5-6): 427-438.

Gelorini V, Verbeken A, van Geel B, Cocquyt C, Verschuren D. 2011. Modern non-pollen palynomorphs from East African lake sediments. Rev Palaeobot Palynol 164(3-4): 143-173.

Gil-Romera G, López-Merino L, Carrión J S, Gonzáles-Sampériz P, Martín-Puertas C, López-Sáez J A, Fernández S, García Antón M, Stefanova V. 2010. Interpreting resilience through long-term ecology : potential insights in western mediterranean landscapes. The Open Ecology Journal 3: 43-53.

Giuliana D, Johnson C, Fink S, Schwarze F W M R. 2008. Decay development in living sapwood of coniferous and deciduous trees inoculated with six wood decay fungi. For Ecol Manag 255: 2373-2383.

Goslar T, Ralska-Jasiewiczowa M, van Geel B, Łącka B, Szeroczyńska K, Chróst L, Walanus A. 1999. Anthropogenic changes in the sediment composition of Lake Gościąż (central Poland), during the last 330 yrs*. J Paleolimn 22(2): 171-185.

Graf M-T, Chmura G. 2006. Development of modern analogues for natural, mowed and grazed grasslands using pollen assemblages and coprophilous fungi. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 139-149.

Grenfell H R. 1995. Probable fossil zygnematacean algal spore genera. Rev Palaeobot Palynol 84: 201-220.

Grimm E. 1987. CONISS: A fortran 77 program for stratigrapically constrained cluster analysis by the method of incremental sum of squares. Comput Geosc 13(1): 13-35.

Guiot J, Corona1 C, ESCARSEL members. 2010. Growing season temperatures in Europe and climate forcings over the past 1400 years. PloS ONE 5(4): 1-15.

Haas J N. 1996. Neorhabdocoela oocytes - palaeoecological indicators foud in pollen preparations from Holocene freshwater lake sediments. Rev Palaeobot Palynol 91: 371-382.

Haas J N, Walde C, Wild V, Remias D, Luzian R. 2006. *The palaeoecological value of snow algae – an example from the Ziller Valley, Tyrol, Austria*. Abstracts of the 2nd International Workshop on Non-Pollen Palynomorphs, Institute of Botany, University of Innsbruck, Austria, 32

Hausmann S, Lotter A, van Leeuwen J, Ohlendorf C, Lemcke G, Grönlund E, M S. 2002. Interactions of climate and land use documented in the varved sediments of Seebergsee in the Swiss Alps. Holocene 12(3): 279-289.

Hawksworth D, Kirk P, Sutton D, Pleger D. 1995. Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi. Eighth Edition. International Mycological Institute / CAB International (Ed), International Mycological Institute / CAB International, Egham / Wallingford, New York, 616 pp.

Hawksworth D L. 2001. The magnitude of fungal diversity: the 1.5 million species estimate revisited. Mycol Res 105(12): 1422-1432.

Heegaard E, Birks H J B, Telford R J. 2005. Relationships between calibrated ages and depth in stratigraphical sequences: an estimation procedure by mixed-effect regression. Holocene 15(4): 612-618.

Hicks S.1988. The representation of different farming practices in pollen diagrams from Northern Finland. *in:* H H Birks, H J B Birks, P E Kaland, D Moe (Eds) *The Cultural landscape - Past, Present and Future*, Cambridge: 189-207.

Hjelle K. 1997. Relationships between pollen and plants in human-influenced vegetation types using presence-absence data in Western Norway. Rev Palaeobot Palynol 99(1): 1-16.

Ho W H, Hyde K D, Hodgkiss I J. 2001. Fungal communities on submerged wood from streams in Brunei, Hong Kong, and Malaysia. Mycol Res 105(12): 1492-1501.

Hourcade *et. al* B. 1978. Ecologie de la vallée d'Ossau (Pyrénées Atlantiques). Recherches pour une synthèse. CNRS (Ed), Université de Pau et des Pays de l'Adour, Laboratoire d'Etude du Milieu Montagnard, Pau, 237 pp.

Hyde K, Bussaban B, Paulus B, Crous P, Lee S, McKenzie E, Photita W, Lumyong S. 2007. Diversity of saprobic microfungi. Biodiv Conserv 16(1): 7-35.

ID64, GIS, Recherche sur les Ovins Lait des Pyrénées-Atlantiques. 2005. *L'élevage ovin laitier des Pyrénées Atlantiques en 2020. 5 scénarios pour construire une stratégie de sélection des races locales*. Ordiarp, 18 pp

Innes J, Simmons I. 2000. Mid-Holocene charcoal stratigraphy, fire history ans palaeoecology at North Gill. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 164: 177-191.

Innes J, Blackford J. 2003. The ecology of Late Mesolithic woodland disturbances: model testing with fungal spore assemblage data. J Archaeol Sci 30: 185-194.

Innes J, Blackford J, Simmons I. 2004. Testing the integrity of fine spatial resolution palaeoecological records: microcharcoal data from near-duplicate peat profiles from the North York Moors, UK. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 2142: 95-307.

Innes J, Blackford J, Chambers F. 2006. *Kretzschmaria deusta* and the northwest european mid-Holocene Ulmus decline at Moel y Gerddi, North Wales, United Kingdom AT MOEL Y GERDDI, NORTH WALES, UNITED KINGDOM. Palynology 30: 121-132.

Innes J, Blackford J, Simmons I. 2010. Woodland disturbance and possible land-use regimes during the Late Mesolithic in the English uplands: pollen, charcoal and non-pollen palynomorph evidence from Bluewath Beck, North York Moors, UK. Veget Hist Archaeobot 19(5-6): 439-452.

Izard M, Dupont P, Lascombes G. 1968. Carte de la végétation de la France. Feuille n° 70 Tarbes.

Jacobson G, Bradshaw R. 1981. The selection of sites for paleovegetational studies. Quatern Res 16: 80-96.

Jalut G, Andrieu V, Delibrias G, Fontugne M, Pagès P. 1988. Paleoenvironment of the valley of Ossau (Western French Pyrenées) during the last 27,000 years. Poll Spores 30(3-4): 357-394.

Joly C, Barillé L, Barreau M, Mancheron A, Visset L. 2007. Grain and annulus diameter as criteria for distinguishing pollen grains of cereals from wild grasses. Rev Palaeobot Palynol 146(1-4): 221-233.

Joosten H, de Klerk P. 2002. What's in a name? : Some thoughts on pollen classification, identification, and nomenclature in Quaternary palynology. Rev Palaeobot Palynol 122(1-2): 29-45.

Jouffroy-Bapicot. 2010. Evolution de la végétation du massif du Morvan (Bourgogne-France) depuis la dernière glaciation à partir de l'analyse pollinique. Variations climatiques et impact des activités anthropiques. Volume 1 Texte. Thèse de Doctorat, Langages, Espaces, Temps, Sociétés, Université de Franche-Compté, Besançon, 373 pp.

Käärik A, Keller J, Kiffer E, Perreau J, Reisinger O. 1983. Atlas of airborne fungal spores in Europe. Siwert Nilson (Ed), Springer-Verglas, 139 pp.

Kiffer E, Morelet M. 1997. Les Deutéromycètes. Classification et clés d'identification générique. (Ed), INRA éditions, Paris, 306 pp.

Kolher F. 2004. Influence of grazing, dunging and trampling on short-term dynamics of grasslands in mountain wooded pastures. Université de Neuchâtel, Neuchâtel, 184 pp.

Komárek J, Jankovská V. 2001. Review of the Green Algal genus *Pediastrum*; implication for pollen-analytical research. J Cramer (Ed), Berlin,
Stuttgart, 127 pp.

Kramer A, Herzschuh U, Mischke S, Zhang C. 2010. Late Quaternary environmental history of the south-eastern Tibetan Plateau inferred from the Lake Naleng non-pollen palynomorph record. Veget Hist Archaeobot 19(5): 453-468.

Krug J, Benny G, Keller H.2004. Coprophilous Fungi. (Eds) *Biodiversity of Fungi*, Burlington: 467-499.

Kruys Å, Ericson L. 2008. Species richness of coprophilous ascomycetes in relation to variable food intake by herbivores. Fung Div 30: 73-81.

Kuhry P. 1985. Transgression of a raised bog across a coversand ridge originally covered with an oak-lime forest. Palaeoecology of a Middle Holocene local vegetation succession in the Amtsven (northwest Germany). Rev Palaeobot Palynol 44: 303-353.

Kuhry P. 1997. The palaeoecology of a treed bog in western boreal Canada: a study based on microfossils, macrofossils and physico-chemical properties. Rev Palaeobot Palynol 96: 183-224.

Lacey M, West J. 2006. The air spora. A manual for catching and identifying airborne biological particles. Springer (Ed), Springer, Dordrecht, The Netherlands, 156 pp.

Lasanta-Martínez T, Vicente-Serrano S M, Cuadrat-Prats J M. 2006. Mountain Mediterranean landscape evolution caused by the abandonment of traditional primary activities: a study of the Spanish Central Pyrenees. Applied Geography 25(47-65).

Latiffah Z, Izzati N, Baharuddin S. 2010. *Fusarium* species isolated from peat soil of Pondok Tanjung and Sungai Beriah, Perak. Mal J Microbiol 6(1): 102-105.

Le Couédic M. 2010. Les pratiques pastorales d'altitude dans une perspective ethnoarchéologique. Cabanes, troupeaux et territoires pastoraux pyrénéens dans la longue durée. Thèse de Doctorat, Sciences de l'Homme et de la Société, Université François - Rabelais, Tours, 556 pp.

Le Pochat G, Heddebaut C, Lenguin M, Lorsignol S, Souquet P, J M, Roger P, C B, Quéméneur J, Thibault C, Bois J-P. 1978. Carte géologique de la France à 1/ 50000. Feuille 1049 St-Jean-Pied-de-Port. Ministère de l'Industrie, BRGM, Service Géologique National.

Lefebvre T. 1933. Les modes de vie dans les Pyrénées Atlantiques Orientales. Librairie Armand Colin (Ed), 777 pp.

Léger F, Meuret M, Brossard G. 2002. La construction des références techniques pour la gestion par le pâturage d'habitats naturels protégés : modèles actuels et perspectives. Renc Rech Ruminants 9: 383-389.

Lepš J, Šmilauer P. 2003. Multivariate analysis of ecological data using Canoco. Cambridge University Press (Ed), Cambridge, 269 pp.

Limaye R B, Kumaran K, Nair K, Padmalal D. 2007. Non-Pollen palynomorphs as potential palaeoenvironmental indicators in the Late Quaternary sediments of the west coast of India. Curr Sci 92(10): 1370-1382.

Lode E. 1999. Wetland restoration : a survey of options for restoring peatlands. Studia Forestalia Suecica 205: 1-30.

López-Merino L, López-Sáez J, López García P. 2006. Estudio palinológico de la turbera litoral Holocena de las Dueñas (Cudillero, Asturias, España). Rev Esp Micropal 38(2-3): 299-308.

López-Merino L, López-Sáez J A, Alba-Sánchez F, Pérez-Díaz S, Carrión J S. 2009. 2000 years of pastoralism and fire shaping high-altitude vegetation of Sierra de Gredos in central Spain. Rev Palaeobot Palynol 158(1-2): 42-51.

López-Merino L, Cortizas A M, López-Sáez J A. 2010. Early agriculture and palaeoenvironmental history in the North of the Iberian Peninsula: a multi-proxy analysis of the Monte Areo mire (Asturias, Spain). J Archaeol Sci 37(8): 1978-1988.

López-Sáez J-A, van Geel B, Farbos-Texier S, Diot M-F. 1998. Remarques paléoécologiques à propos de quelques palynomorphes non-polliniques provenant de sédiments quaternaires en France. Rev Paléobiol Gen 17(2): 445-459.

López-Sáez J-A, López Garcia P, Martín Sánchez M. 2002. Palaeoecology and Holocene environmental change from a saline lake South-West Spain: protohistorical and prehistorical vegetation in Cádiz Bay. Quatern Int 93-94: 197-206.

López-Sáez J-A, López-Merino L. 2007. Coprophilous fungi as a source of information of anthropic activities during the Prehistory in the Amblés Valley (Ávila, Spain): the archaeopalynological record. Rev Esp Micropal 38(1, 2): 49-75.

López-Sáez J-A, Alba-Sánchez F, López-Merino L, Pérez-Díaz S. 2010. Modern pollen analysis: a reliable tool for discriminating *Quercus rotundifolia* communities in Central Spain. Phytocoenologia 40(1): 57-72.

López-Sáez J, López-Merino L. 2005. Precisiones metodológicas acerca de los indicios paleopalinológicos de agricultura en la Prehistoria de la Península Ibérica. Portugalia 26: 53-64.

Lotter A, Heiri O, Hofmann W, van der Knaap W, van Leeuwen J, Walker I, Wick L. 2006. Holocene timber-line dynamics at Bachalpsee, a lake at 2265 m a.s.l. in the northern Swiss Alps. Veget Hist Archaeobot 15: 295-307.

Lumbsch H T, Huhndorf S (Eds). 2007. Outline of Ascomycota. Myconet. 13: 1-58 pp.

Lundqvist N. 1972. Nordic Sordariaceae s. lat. Symb Bot Upsal 20(1): 1-374.

McAndrews J, Turton C. 2007. Canada geese dispersed cultigen pollen grains from prehistoric Iroquoian fields to Crawford Lake, Ontario. Palynology 31: 9-18.

Magny M, Arnaud F, Holzhauser H, Chapron E, Debret M, Desmet M, Leroux A, Millet L, Revel L, Vannière B. 2008. Solar and proxy-sensitivity imprints on paleohydrological records for the last millennium in west-central Europe. Quatern Res 73173-179: 173–179.

Marembert F. 2000. *La grotte de Mikelauen-Zilo. in: Galop D. (Dir.) Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation en Montagne Basque, internal report PCR, SRA Aquitaine, CNRS, Toulouse, France*. 71-87 pp

Marembert F, Lehnebach C, Mougin V, Galop D. 2002. *Premières formes d'occupations pastorales en Montagne Basque. in : Galop (Dir.) Paléoenvironnement et dynamiques de l'anthropisation de la Montagne basque. Rapport intermédiaire 2002 Projet Collectif de Recherche - SRA Aquitaine, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté*. 165-182 pp

Marinova E, Atanassova J. 2006. Anthropogenic impact on vegetation and environment during the Bronze Age in the area of Lake Durankulak, NE Bulgaria: Pollen, microscopic charcoal, non-pollen palynomorphs and plant macrofossils. Rev Palaeobot Palynol 141: 165-178.

Masunga G S, Andresen O, Taylor J E, Dhillion S S. 2006. Elephant dung decomposition and coprophilous fungi in two habitats of semi-arid Botswana. Mycol Res 110(10): 1214-1226.

Mauquoy D, Engelkes T, Groot M H M, Markesteijn F, Oudejans M G, van der Plicht J, van Geel B. 2002. High-resolution records of late-Holocene climate change and carbon accumulation in two north-west European ombrotrophic peat bogs. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 186(3-4): 275-310.

Mauquoy D, Blaauw M, van Geel B, Borromei A, Quattrocchio M, Chambers F M, Possnert G. 2004. Late Holocene climatic changes in Tierra del Fuego based on multiproxy analyses of peat deposits. Quatern Res 61(2): 148-158.

Mazier F. 2006. Modélisation de la relation entre pluie pollinique actuelle, végetation et pratiques pastorales en moyenne montagne (Pyrénées et Jura). Application pour l'interprétation des données polliniques fossiles. Thèse de Doctorat, Biologie et Médecine / Biologie des Populations et Ecologie, Université de Franche-Comté / Université de Neuchâtel, Besançon, 228 pp.

Mazier F, Galop D, Brun C, Buttler A. 2006. Modern pollen assemblages from grazed vegetation in the western Pyrenees, France: a numerical tool for more precise reconstruction of past cultural landscapes. Holocene 16(1): 91-103.

Mazier F, Galop D, Gaillard M-J, Rendu C, Cugny C, Legaz A, Peyron O, Buttler A. 2009. Multidisciplinary approach to reconstruct pastoral activities. An example from the Pyrenean Mountains (Pays Basque). Holocene 19(2): 171-178.

McAndrews J H, Turton C L. 2010. Fungal spores record Iroquoian and Canadian agriculture in 2nd millennium A.D. sediment of Crawford Lake, Ontario, Canada. Veget Hist Archaeobot 19(5): 495-501.

Medeanic S, Jankovská V, Dillenburg S. 2003. The implication of green algae (Chlorophyta) for palaeoecological reconstruction of the Holocene lagoon system in the Tramandaí Lagoon region, Rio Grande do Sul, Brazil. Acta Palaeobot 43(1): 113-123.

Medeanic S. 2006. Freshwater algal palynomorphs records from Holocene deposits in the coastal plain of Rio Grande do Sul, Brazil. Rev Palaeobot Palynol 141: 83-101.

Medeanic S, Sapozhnlkov I. 2008. *Preliminary data on fungal palynomorphs from the late Paleolithic Bolshaya Akkarzha archaeological site*. Proceedings of the Institute of Geological Sciences of the NAS of Ukraine. Kyiv 2008, 343-551

Menozzi B, Zotti M, Montanari C. 2010. A non-pollen palynomorphs contribution to the local environmental history in the Ligurian Apennines: a preliminary study. Veget Hist Archaeobot 19: 496-503.

Métailié J-P. 1981. Le feu pastoral dans les Pyrénées centrales (Barousse,Oueil, labourst). CNRS (Ed), 184 pp.

Métailié J-P, Bonhôte J, Davasse B, Galop D, Izard V. 1999. *La construction du paysage forestier dans les Pyrénées de l'Est du Néolithique à nos jours. Un modèle chronologique sur la longue durée*. IX Congreso de Historia Agraria, Bilbao, 399-412

Middeldorp A. 1982. Pollen concentration as a basis for indirect dating and quantifying net organic and fungal production in a peat bog ecosystem. Rev Palaeobot Palynol 37: 225-282.

Miehe G, Miehe S, Kaiser K, Reudenbach C, Behrendes L, Duo L, Schültz F. 2009. How old is pastoralism in Tibet? An ecological approach to the making of a Tibetan landscape. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 276: 130-147.

Mighall T, Martinez Cortizas A, Biester H, Turner S E. 2006. Proxy climate and vegetation changes during the last five millennia in NW Iberia: Pollen and non-pollen palynomorph data from two ombrotrophic peat bogs in the North Western Iberian Peninsula. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 203-223.

Mighall T, Timpany S, Blackford J, Innes J, O'Brien C, O'Brien W, Harrison S. 2008. Vegetation change during the Mesolithic and Neolithic on the Mizen Peninsula, Co. Cork, south-west Ireland. Veget Hist Archaeobot 17(6): 617-628.

Millet L, Arnaud F, Heiri O, Magny M, Verneaux V r, Desmet M. 2009. Late-Holocene summer temperature reconstruction from chironomid assemblages of Lake Anterne, northern French Alps. Holocene 19(2): 317-328.

Miola A, Bondesan A, Corain L, Favaretto S, Mozzi P, Piovan S, Sostizzo I. 2006. Wetlands in the Venetian Po Plain (northeastern Italy) during the Last Glacial Maximum: Interplay between vegetation hydrology and sedimentary environment. Rev Palaeobot Palynol 141: 53-81.

Miola A, Favaretto S, Sostizzo I, Valentini G, Asioli A. 2010. Holocene salt marsh plant communities in the North Adriatic coastal plain (Italy) as reflected by pollen, non-pollen palynomorphs and plant macrofossil analyses. Veget Hist Archaeobot 19(5): 513-529.

Miras Y, Ejarque A, Orengo H, Mora S, Palet J, Poiraud A. 2010. Prehistoric impact on landscape and vegetation t high altitudes: An integrated palaeoecological and archaeological approach in the eastern Pyrenees (Parafita, France). Plant Biosyst 144(4): 924-939.

Montoya E, Rull V, van Geel B. 2010. Non-pollen palynomorphs from surface sediments along an altitudinal transect of the Venezuelan Andes. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol DOI: 10.1016/j.palaeo.2010.07.026.

Moore P, Webb J, Collinson M. 1991. Pollen Analysis. (Ed), 2nd, Oxford-London-Edinburgh-Malden-Victoria-Paris, 216 pp.

Moreau P. 2002. Analyse écologique et patrimoniale des champignons supérieurs dans les tourbières des Alpes du Nord. Thèse de Doctorat - Laboratoire Dynamique des Ecosystèmes d'Altitude - CISM - Université de Savoie, Chambéry, 224 p, + 6 annexes (52 f. dt 2 dépl.).

Moreau P, Courtecuisse R. 2003. Ecologie des Basidiomycètes dans les tourbières : quels facteurs expliquent la répartition des carpophores ? Bull Geobot Inst ETH 69: 31-44.

Morellón M, Valero-Garcés B, González-Sampériz P, Vegas-Vilarrúbia T, Rubio E, Rieradevall M, Delgado-Huertas A, Mata P, Romero Ó, Engstrom D R, López-Vicente M, Navas A, Soto J. 2009. Climate changes and human activities recorded in the sediments of Lake Estanya (NE Spain) during the Medieval Warm Period and Little Ice Age. J Palaeolimn DOI 10.1007/s10933-009-9346-3.

Mudie P, Marret F, Rochon A, Aksu A. 2010. Non-pollen palynomorphs in the Black Sea corridor. Veget Hist Archaeobot 19(5): 531-544.

Mueller G, Schmit J. 2007. Fungal biodiversity: what do we know? What can we predict? Biodiv Conserv 16(1): 1-5.

Mulder C, Janssen C. 1999. Occurence of pollen and spore in relation to present-day vegetation in a Dutch heathland area. J Veget Sci 10: 87-100.

Mulder C, Beure A, Joosten J. 2003. Fungal functional diversity inferred along Ellenberg's abiotic gradients: Palynological evidence from different soil microbiota. Grana 42: 55-64.

Mulder C, de Zwart D. 2003. Assessing fungal species sensitivity to environmental gradients by the Ellenberg indicator values of above-ground vegetation. Basic Appl Ecol 4(6): 557-568.

Müller T, Bleiß W, Rogaschewski S, Fuhr G. 1998. Snow algae from northwest Svalbard: their identification, distribution, pigment and nutrient content. Polar Biol 20: 14-32.

Neubert K, Mendgen K, Brinkmann H, Wirsel S. 2006. Only a few fungal species dominate highly diverse mycofloras associated with the common reed. Appl Env Microbiol: 1118-11128.

Nyberg Å, Persson I-L. 2002. Habitat differences of coprophilous fungi on moose dung. Mycol Res 106(11): 1360-1366.

Nyberg Kruys Å. 2005. Phylogenetic relationships and species richness of coprophilous Ascomycetes. Doctoral Dissertation, Department of Ecology and Environmental Sciences, Umeå University, Umeå, 104 pp.

Pals J, van Geel B, Delfos A. 1980. Palaeoecological studies in the Klokkeweel bog near Hoogkarspel (prov. of Noor Holland). Rev Palaeobot Palynol 30: 371-418.

Pardoe H, Giesecke T, van der Knaap W, Svitavská-Svobodová H, Kvavadze E, Panajiotidis S, Gerasimidis A, Pidek I, Zimny M, Święta-Musznicka J, Latałowa M, Noryśkiewicz A, Bozilova E, Tonkov S, Filipova-Marinova M, van Leeuwen J, Kalniņa L. 2010. Comparing pollen spectra from modified Tauber traps and moss samples: examples from a selection of woodlands across Europe. Veget Hist Archaeobot 19: 271-283.

Parker A. 1979. Association between coprophilous Ascomycetes and fecal substrates in Illinois. Mycologia 71: 1206-1214.

Pascouau M. 1994. Vers la réconciliation de la forêt et du pastoralisme en Pays Basque. Rev For Fr 16(S): 102-112.

Pirozynski K.1990. Fungi. *in:* BG Warmer (Eds) *Methods in Quaternary Ecology*: 15-22.

Plana-Mallart R.2006. Les campagnes Gallo-Romaines. *in:* C Blanc, M Muylder, R Plana-Mallart (Eds) *25 ans d'archéologie en Béarn et en Bigorre de la fin de la Préhistoire à la fin de l'Antiquité*, Fédération Archéologique des Pyrénées Occidentales et des Landes: 73-78.

Prager A, Barthelmes A, Theuerkauf M, Joosten H. 2006. Non-pollen palynomorphs from modern Alder carrs and their potential for interpreting microfossil data from peat. Rev Palaeobot Palynol 141: 7-31.

R Development Core Team. 2010. R: A language and environment for statistical computing. R Fondation for Statistical Computing : http://www.R-projetc.org. Vienna, Austria.

Ralska-Jasiewiczowa M, van Geel B. 1992. Early Human disturbance of natural environment recorded in annually laminated sediments of Lake Gosciaz, central Poland. Veget Hist Archaeobot 1: 33-42.

Raper D, Bush M. 2009. A test of *Sporormiella* representation as a predictor of megaherbivore presence and abundance. Quatern Res 71: 490-496.

Räsänen S. 2001. Tracing and interpreting fine-scale human impact in nothern Fennoscandia with the aid of modern pollen analogues. Veget Hist Archaeobot 10: 211-218.

Räsänen S, Hicks S, Odgaard B. 2004. Pollen deposition in mosses and in a modified 'Tauber trap' from Hailuoto, Finland: what exactly do the mosses record? Rev Palaeobot Palynol 129(1-2): 103-116.

Reille M. 1992-98. Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord. (Ed), Marseille, pp.

Reimer P, Baillie M, Bard E, Bayliss A, Beck J, Bertrand C, Blackwell P, Buck C, Burr G, Cutler K, Damon P, Edwards R, Fairbanks R, Friedrich M, Guilderson T, Hogg A, Hughen K, Kromer B, Mccormac G, Manning S, Ramsey C, Reimer R, Remmele S, Southon J, Stuiver M, Talamo S, Taylor F, van der Plicht J, Weyhenmeyer C. 2004. IntCal04 terrestrial radiocarbon age calibration, 0–26 cal Kyr BP. Radiocarbon 46: 1029-1058.

Rendu C. 2003. La Montagne d'Enveig - une estive pyrénéenne dans la longue durée. Trabucaire (Ed), 606 pp.

Rendu C, Campmajo P. 2004. *Des fouilles autour des tourbières: choix des sites et séquences obtenues. in: Galop (Dir.) Paléoenvironement et archéologie pastorale. Propositions méthodologiques pour une approche intégrée des modalités de l'anthropisation en haute montagne pyrénéenne du Néolithique à l'actuel. Rapport final 2004 Projet Collectif de Recherche ATIP-CNRS, UMR 6565 CNRS-Université de Franche-Comté, SRA Aquitaine : 30-45*. pp

Rendu C. 2006. *"Transhumance": prélude à l'histoire d'un mot voyageur*. in: Pierre-Yves Laffont (Ed.) Transhumance et estivage en Occident, des origines aux enjeux actuels. Actes des XXVI^{e} Journées Internationales d'Histoire de l'Abbaye de Flaran, 9-11 sept. 2004, Valence-sur-Baïse, 7-30

Rendu C, Galop D, Calestrenc C, Le Couédic M, Rius D, Bal M. in press. Montagnes et campagnes d'Oloron dans la longue durée. Premiers résultats d'un programme interdisciplinaire. Aquitania.

Rhadica K, Rodriguez B. 2007. Arbuscular Mycorrhizae in association with aquatic and marshy plant species in Goa, India. Aquat Bot 86(3): 291-294.

Richardson M J. 1972. Coprophilous Ascomycetes on different dung types. Trans Br Mycol Soc 58(1): 37-48.

Richardson M J, Walting R. 1982. Keys to fungi on dung. Revised edition. The British Mycological Society (Ed), The British Mycological Society, 35 pp.

Richardson M J. 2001. Diversity and occurrence of coprophilous fungi. Mycol Res 105(4): 387-402.

Richardson M J. 2005. Coprohilous fungi from the Faroe Islands. Fróðskaparrit 53: 67-81.

Richardson M J. 2006. New records of fungi from Orkney and Shetland. Bot J Scotland 58(1): 93-104.

Richardson M J. 2008. Records of coprophilous fungi from the lesser Antilles and Puerto Rico. Carib J Sci 44(2): 206-214.

Riera S, Lopez-Saez J A, Julia R. 2006. Lake responses to historical land use changes in northern Spain: The contribution of non-pollen palynomorphs in a multiproxy study. Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): 127-137.

Rius D, Vannière B, Galop D. 2009. Fire frequency and landscape management in the northwestern Pyrenean piedmont, France, since the early Neolithic (8000 cal. BP). Holocene 19(6): 847-859.

Rogers J, Ju Y-M. 1998. The genus *Kretzschmaria*. Mycotaxon LXVIII: 345-393.

Rogers J D, Ju Y-M, Adams M J. (1997, October 2002). HOME OF THE XYLARIACEAE. Consulté le 28.05.2011, adresse: http://mycology.sinica.edu.tw/xylariaceae/default.asp.

Ruhlmann C. 2005. Multi usages des zones pastorales du Haut Béarn. Regard des acteurs institutionnels et indépendants sur la place du pastoralisme dans la gestion des territoires de montagne. Mémoire de DESS, Géographie, Université Toulouse II-Le Mirail, Toulouse, 104 pp.

Rull V, López Sáez J-A, Vegas-Vilarrúbia T. 2008. Contribution of non-pollen palynomorphs to the paleolomnological study of a high-altitude Andean lake (Laguna Verde Alta, Venezuela). J Palaeolimn 40: 399-411.

Ryan P, Blackford J. 2010. Late Mesolithic environmental change at Black Heath, south Pennines, UK: a test of Mesolithic woodland management models using pollen, charcoal and non-pollen palynomorph data. Veget Hist Archaeobot 19: 545-558.

Saccardo P. 1880. Conspectus generum fungorum italiaeinferiorum nempe ad Sphaeropsideas, Melanconieas et Hyphomyceteas pertinetium, systemate sporologoco dispositoru. Michelia Commentorium Mycologicum 2: 1-38.

Sarmaja-Korjonen K, Seppänen A, Bennike O. 2006. Pediastrum algae from the classic late glacial Bølling Sø site, Denmark: Response of aquatic biota to climate change. Rev Palaeobot Palynol 138: 95-107.

Schmidt O.2006. Habitat of Wood Fungi. (Eds) *Wood and Tree Fungi*: 161-236.

Shearer C, Descals E, Kohlmeyer B, Kohlmeyer J, Marvanová L, Padgett D, Porter D, Raja H, Schmit J, Thorton H, Voglymayr H. 2007. Fungal biodiversity in aquatic habitats. Biodiv Conserv 16(1): 49-67.

Shumilovskikh L, Schlütz F. 2010. *Fungal spores from dung samples collected in Mongolia and Nepal*. Abstracts of the 4th International Workshop on Non-Pollen Palynomorphs. 16-19 juin 2010, Laboratoire Chrono-Environnement, CNRS, Université de Franche-Compté, Besançon, p 36

Soulas C. 2009. *La problématique des zones intermédiaires dans les Pyrénées Atlantiques* Actes du séminaire «Zones intermédiaires dans les Pyrénées », des territoires à revaloriser. Le dialogue dans la gestion des territoires. 16-17 nov. 2009, Tarbes, 11-12

Soust J 1979. Etude d'un pâturage de montagne. Aneu en vallée d'Ossau (Béarn). . Mémoire de 3e année, ENSA, Toulouse, 87

Soust J. 1982. *Quelques aspects de la vie pastorale dans le parc national des Pyrénées Occidentales*. Parc National des Pyrénées, 89 pp

Speranza A, Hanke J, Geel B v, Fanta J. 2000. Late-Holocene human impact and peat development in the Černa Hora bog, Krkonoše Mountains, Czech Republic. Holocene 10(5): 575-585.

Stockmarr J. 1971. Tablets with spores used in absolute pollen analysis. Poll Spores 13: 614-621.

Stuiver M, Reimer P. 1993. Extended 14C data base and revised CALIB 3.0 14C age calibration program. Radiocarbon 35: 215-230.

Sugita S. 1993. A model of Pollen Source Area for an Entire Lake Surface. Quatern Res 39: 239-244.

Sugita S. 1994. Pollen representation of vegetation in Quaternary sediments: theory and method in patchy vegetation. J Ecol 82: 881-897.

Taffs K H, Parr J F, Bolton K G E. 2006. Using palaeobotanical techniques to guide peatland restoration. A case study from Byron Bay, Australia. Ecol Manag Restor 7(2): 130-136.

ter Braak C J F. 1988. *CANOCO - a FORTRAN program for canonical community ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analyses and redundancy analysis (version 2.1)*. Ministerie van Landbouw en Visserij. Directoraat-Generaal Landbouw en Voedselvoorziening. Directie Landbouwdindif Onderzoed. Groep Landbouwwiskunde, 95 pp

Ter Braak C J F, Looman C W N. 1994. Biplots in Reduced-Rank Regression. Biom J 36(8): 983-1003.

ter Braak C J F, Verdonschot P F M. 1995. Canonical correspondance analysis and related multivariate methods in aquatice ecoloy. Aquat Sci 57(3): 153-187.

ter Braak C J F, Šmilauer P. 1997-2002. Canoco for Windows Version 4.5. Plant research International Biometris. Wageningen, The Netherlands.

ter Braak C J F, Šmilauer P. 1998. CANOCO, reference manual ans user's guide to canoco for Windows. Software for Canonical Community Ordination (version 4). Cente for Biometry Wageningen (Ed), Microcomputer Power, Ithaca, NY, 352 pp.

Ternet Y, Barrère J, Canérot J, Majesté-Menjoulàs C. 2004a. Carte géologique de la France à 1/ 50000. Feuille 1069 Laruns-Somport. BRGM Service Géologique National.

Ternet Y, Majesté-Menjoulàs C, Canérot J, Baudin T, Cocherie A, Guerrot C, Rossi P. 2004b. Notice explicative de la feuille Laruns-Somport à 1/50 000. Editions du BRGM Service Géologique National (Ed), Editions du BRGM Service Géologique National, Orléans, 192 pp.

Thormann M, Currah R, Bayley S. 2002. The relative ability of fungi from *Sphagnum fuscum* to decompose selected carbon substrates. Can J Microbiol 48: 204-211.

Thormann M, Currah R, Bayley S. 2004. Patterns of distribution of microfungi in decomposing bog and fen plants. Can J Bot 82: 710-720.

Thormann M.2006. 6. The role of fungi in Boreal peatlands. *in:* R. Kelman Wieder, Dale H. Vitt (Eds) *Ecological Studies*, 88: 101-123.

Thormann M, Rice A V. 2007. Fungi from peatlands. Fung Div 24: 241-299.

Thormann M N, Currah R S, Bayley S E. 2003. Succession of microfungal assemblages in decomposing peatland plants. Plant Soil 250(2): 323-333.

Vaccaro I, Beltran O. 2009. Livestock versus "wild beats": contradictions in the natural patrimonalization of the Pyrenees. Geogr Rev 99(4): 499-516.

Valsecchi V, Carraro G, Conedera M, Tinner W. 2010. Late-Holocene vegetation and land-use dynamics in the Southern Alps (Switzerland) as a basis for nature protection and forest management. Holocene 20(4): 83-495.

van Dam H, van Geel B, van der WijK A, Geelen J, van der Heijden R, Dickman M. 1988. Palaeolimnological and documented evidence for alkalization and acidification of two moorland pools (The Netherlands). Rev Palaeobot Palynol 55: 273-316.

van der Knaap W, van Leeuwen J. 2003. Climate-pollen relationships AD 1901-1996 in two small mires near the forest limit in the northern and central Swiss Alps. Holocene 13(6): 809.

van der Linden M, van Geel B. 2006. Late Holocene climate change and human impact recorded in a south Swedish ombrotrophic paet bog. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 240(3-4): 649-667.

van der Linden M, Barke J, Vickery E, Charman D, van Geel B. 2008. Late Holocene human impact and climate change recorded in a North Swedish peat deposit. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 258(1-2): 1-27.

van der Molen P. 1988. Palaeoecological reconstruction of the regional and local vegetation history of Woodfield Bog, Co. Offaly. Proc R Ir Acad 88(B): 69-97.

van der Wiel A. 1982. A palaeoecological study of a section from the foot of the Hazendonk (Zuid-Holland, The Netherlands), based on the analysis of pollen, spores and macroscopic plant remains. Review of Palaeobotany & Palynology. 38**:** 35-90.

van der Wiel A. 1983. A palaeoecological study of a section from the foot of the Hazendonk (Zuid-Holland, The Netherlands), based on the analysis of pollen, spores and macroscopic plant remains. Review of Palaeobotany & Palynology. 38**:** 35-90.

van Geel B. 1976 a. A palaeoecological study of holocene peatbog sections, based on the analysis of pollen, spores, macro and microscopic remains of fungi, algae, cormophytes and animals. Academisch proefschrift, Hugo de Vries laboraorium. Université d'Amsterdam

van Geel B. 1976 b Fossil spores of Zygnemataceae in ditches of a prehistoric settlement in Hoogkarspel (The Netherland). Rev Palaeobot Palynol 22: 337-344.

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. Rev Palaeobot Palynol 25: 1-120.

van Geel B, van der Hammen T. 1978. Zygnemataceae in Quaternary Colombian deposits. Rev Palaeobot Palynol 25: 377-392.

van Geel B, Bohncke S, Dee H. 1981. A palaeoecological study of an upper late glacial and Holocene sequence from "De Borchert", The Netherlands. Rev Palaeobot Palynol 31: 367-448.

van Geel B, Bos J, Pals J. 1983a. Archaeological and palaeoecological aspects of a medieval house terp in a reclaimed raised bog area in north Holland. Berich Rijksd Oudh Bod 33: 419-444.

van Geel B, Hallewas D, Pals J. 1983b. A Late Holocene deposit under the Westfriese Zeedijk near Enkhuizen (Prov. of Noord-Holland, The Netherlands): palaeoecological and archaeoecological aspects. Rev Palaeobot Palynol 38: 269-335.

van Geel B, Klink A, Pals J, Wiegers J. 1986. An upper Eemian lake deposit from Twente, eastern Netherlands. Rev Palaeobot Palynol 47: 31-61.

van Geel B, Andersen S T. 1988. Fossil ascospores of the parasitic fungus *Ustulina deusta* in Eemian deposits in Danmark. Rev Palaeobot Palynol 56: 89-93.

van Geel B, Middeldorp A A. 1988. Vegetational history of Carbury Bog (Co. Kildare, Ireland) during the last 850 years and a test of the temperature indicator value of 2H/1H measurements of peat samples in relation to historical sources and meteorological data. New Phytol 109(3): 377-392.

van Geel B, Bregman R, van der Molen P, Dupont L, van Driel-Murray C. 1989a. Holocene raised bog deposits in the Netherlands as geochemical archives of prehistoric aerosols. Acta Bot Neerl 38(4): 467-476.

van Geel B, Coope G, van der Hammen T. 1989b. Palaeoecology and stratigraphy of the Lateglacial type section at Usselo (The Netherlands). Rev Palaeobot Palynol 60: 25-129.

van Geel B, Pals J, Reenen G v, Huissteden J v. 1995. The indicator value of fossil fungal remains, illustrated by the palaeoecological record of a Late Eemian/Erly Weichselian deposit in the Netherlands. Medec Rijks Geol Dienst 52: 297-316.

van Geel B, Grenfell H.1996. Chapter 7a. Spores of Zygnemataceae. *in:* J Jansonius, DC McGregor (Eds) *Palynology: principles and applications*, 1: 173-179.

van Geel B. 1998. Are the resting eggs of the rotifer *Hexarthra mira* (Hudson 1871) the modern analogs of *Schizosporis reticulatus* Cookson and Dettmann 1959? Palynology 22: 83-87.

van Geel B.2001. 6. Non-pollen palynomorphs. *in:* JP Smol, HJB Birks, WM Last (Eds) *Tracking environmental change using lake sediments*, Dordrecht, Vol. 3: Terrestrial, algal and silicaceous indicators: 99-109.

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. J Archaeol Sci 30(7): 873-883.

van Geel B. 2006. Quaternary non-pollen palynomorphs' deserve our attention! Rev Palaeobot Palynol 141(1-2): vii-viii.

van Geel B, Aptroot A. 2006. Fossil Ascomycetes in Quaternary deposits. Nov Hedw 82(3-4): 313-329.

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. Rev Palaeobot Palynol 141: 121-126.

van Geel B, Zazula G, Schweger C. 2007. Spores of coprophilous fungi from under the Dawson tephra (25,300 14C years BP), Yukon Territory, northwestern Canada. Palaeogeogr Palaeoclim Palaeoecol 252(3-4): 481-485.

van Geel B, Guthrie R D, Altmann J G, Broekens P, Bull I D, Gill F L, Jansen B, Nieman A M, Gravendeel B. 2010. Mycological evidence of coprophagy from the feces of an Alaskan Late Glacial mammoth. Quatern Sci Rev In Press, Corrected Proof.

van Geel B, Gelorini V, Lyaruu A, Aptroot A, Rucina S, Marchant R, Damsté J S S, Verschuren D. 2011. Diversity and ecology of tropical African fungal spores from a 25,000-year palaeoenvironmental record in southeastern Kenya. Rev Palaeobot Palynol 164(3-4): 174-190.

van Hoeve M, Hendrikse M (Eds). 1998. A study of non-pollen objects in pollen slides; the Types as described by Dr Bas van Geel and colleagues. Utrecht, 290 pp.

van Leeuwen J F N. 2006. *Spores of fungi on dung in pollen traps in the Swiss Alps and sediments from the Alps, Bhutan, and the Azores*. Abstracts of the 2nd International Workshop on Non-Pollen Palynomorphs, Institute of Botany, University of Innsbruck, Austria, 72

van Smeerdijk D G. 1989. A palaeoecological and chemical study of peat profile from the Assendelver polder (The Netherlands). Rev Palaeobot Palynol 58: 231-288.

Vánky K. 1994. European smut fungi. G. Fischer (Ed), 570 pp.

Viers G. 1960. Le relief des Pyrénées Occidentales et de leur piémont. Pays basque français et Barétous. E. Privat (Ed), Toulouse, 604 pp.

Voglmayr H. 1997. *Helicoon myosuroides* sp. nov. and *Helicoon dendroides* sp. nov., two new aero-aquatic hyphomycetes. Mycol Res 101(3): 337-340.

von Arx J, Guarro J, Figueras M. 1986. The Ascomycete Genus *Chaetomium*. (Ed), Berlin, Stuttgart, 162 pp.

Vujanovic V, Goh Y K. 2009. *Sphaerodes mycoparasitica* sp. nov., a new biotrophic mycoparasite on *Fusarium avenaceum*, *F. graminearum* and *F. oxysporum*. Mycol Res 113: 1172-1180.

Wicklow D T, Angel K, Lussenhop J. 1980. Fungal Community Expression in Lagomorph versus Ruminant Feces. Mycologia 72(5): 1015-1021.

Willemsen J, Veer R v t, Geel B v. 1996. Environmental change during the medieval reclamation of the raised-bog area Waterland (The Netherlands): a palaeophytosociological approach. Rev Palaeobot Palynol 94(1-2): 75-86.

Williams R T, Crawford R L. 1983. Microbial diversity of Minnesota peatlands. Microbial Ecol 9(3): 201-214.

Wong M K M, Goh T-K, Hodgkiss I J, Hyde K D, Ranghoo V M, Tsui C K M, Ho W-H, Wong W S W, Yuen T-K. 1998. Role of fungi in freshwater ecosystems. Biodiv Conserv 7(9): 1187-1206.

Yeloff D, Charman D, van Geel B, Mauquoy D. 2007. Reconstruction of hydrology, vegetation and past climate change in bogs using fungal microfossils. Rev Palaeobot Palynol 146(1-4): 102-145.