

Biologie et pathologie végétales / Plant biology and pathology

## Incendies et peuplements à *Pinus mugo* Turra dans les Alpes occidentales (Val de Suse, Italie) durant la transition Tardiglaciaire–Holocène : une zone refuge évidente

Adam A. Ali<sup>a,\*</sup>, Marion Martinez<sup>a</sup>, Nicolas Fauvart<sup>a</sup>, Paul Roiron<sup>a</sup>, Gianfranco Fioraso<sup>b</sup>, Jean-Louis Guendon<sup>c</sup>, Jean-Frédéric Terral<sup>a</sup>, Christopher Carcaillet<sup>a</sup>

<sup>a</sup> Centre de bio-archéologie et d'écologie (UMR 5059, CNRS/UM2/EPHE), Institut de botanique, 163, rue Auguste-Broussonet, 34090 Montpellier, France

<sup>b</sup> CNR IGG, Via Accademia delle Scienze 5, 10123 Torino, Italie

<sup>c</sup> MMSH–UMR 6636 CNRS, 5, rue du Château-de-l'Horloge, 13094 Aix-en-Provence cedex 2, France

Reçu le 7 juillet 2005 ; accepté après révision le 14 mars 2006

Disponible sur Internet le 18 avril 2006

Présenté par Paul Ozenda

### Résumé

Dans les Alpes piémontaises (Val de Suse, *Val di Susa*) des petites populations de *Pinus mugo* Turra interpellent les forestiers sur le statut écologique et la dynamique de cette espèce. En effet, le caractère naturel ou introduit de *Pinus mugo* Turra dans cette zone des Alpes est à élucider dans une perspective biogéographique et de biologie de la conservation. Cette note montre que ce pin était présent dans la végétation du Val de Suse au moins depuis la fin du Tardiglaciaire. En effet, des empreintes de cônes de cette espèce ont été identifiées dans des travertins qui se sont construits durant le Dryas récent ( $11\,506 \pm 66$  BP) et au début de l'Holocène ( $10\,145 \pm 225$  et  $9475 \pm 670$  BP). Des charbons de bois soulignant l'ancienneté des incendies dans cette région, ont été également identifiés à cette espèce. Ces données récentes permettent (1) de supposer que le Val de Suse était une aire-refuge de cette espèce durant la dernière glaciation, et (2) de discuter sur la biogéographie postglaciaire de ce pin dans les Alpes occidentales.

**Pour citer cet article :** A.A. Ali *et al.*, *C. R. Biologies* 329 (2006).

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

### Abstract

**Fire and *Pinus mugo* Turra communities in the western Alps (Susa Valley, Italy) during the Lateglacial–Holocene transition: an evidence of refugia area.** In western Italian Alps, small distinct populations of *Pinus mugo* Turra raise some questions concerning its ecological status and dynamics in the occidental Alps. This note present new palaeobotanical data based on cone imprints of *Pinus mugo*, identified in travertine systems located in the Val di Susa and dated back to the Late Dryas ( $11\,506 \pm 66$  BP) and the Early Holocene ( $10\,145 \pm 225$  et  $9475 \pm 670$  BP). Heliophilous species and charcoal fragments were also identified, testifying to the oldness of wildfires in this region. The data support the hypothesis that this zone was a refuge area of this pine during the last glaciation. Here we discuss about the postglacial dynamics of the *Pinus mugo* in the occidental Alps. **To cite this article:** A.A. Ali *et al.*, *C. R. Biologies* 329 (2006).

© 2006 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

\* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : [ali@univ-montp2.fr](mailto:ali@univ-montp2.fr) (A.A. Ali).

**Mots-clés :** *Pinus mugo* Turra ; Travertin ; Zone refuge ; Alpes occidentales ; Dryas récent ; Holocène

**Keywords:** *Pinus mugo* Turra; Travertine; Refuge area; Occidental Alps; Late Dryas; Holocene

### Abridged English version

Dwarf pine (*Pinus mugo* Turra) constitutes a bush colonizing rocky slopes in subalpine ecosystems. In Europe, the present-day repartition of *Pinus mugo* is highly fragmented, from the Balkans to the occidental Alps. In the Val di Susa (Alps Piedmont, Italy), several small populations are identified, suggesting that this zone was potentially a refuge area for this species during the last glaciation. However, any palaeoecological data supported this assumption. This lack of data is related to the fact that, at this state of research, the *Pinus* section *sylvestris* (*Pinus sylvestris* L., *Pinus uncinata* Mill. and *Pinus mugo* Turra) are not discernible either by their needle, pollen grain or wood anatomy. This note presents original data based on fossil cones of *Pinus mugo* Turra preserved in travertine sequences located in the Val di Susa at 1340 (San Domenico) and 1890 m a.s.l (Selle 1 and 2). Travertine deposits are calcareous formations resulting from saturation of water in bicarbonate and biological processes. They often enclose plant imprints and charcoal fragments. Plant imprints were extracted from travertine blocks and drawn using a stereomicroscope ( $\times 6$ ;  $\times 12$ ) coupled with a 'camera lucida'. Taxonomic identifications were achieved on the observation of morphological features of fossils compared in specimens from reference collection and data from morphological atlases. Charcoal identifications were achieved via comparisons of subfossil materials with a reference collection of charred modern wood species and wood anatomy atlases.

Three U/Th (Uranium/Thorium) dates on calcite were obtained, revealing that the travertine system of San Domenico was built during the Late Dryas ( $11\,506 \pm 66$  U/Th BP) and the Selle system at the beginning of the Holocene ( $10\,145 \pm 225$  and  $9475 \pm 670$  U/Th BP). In the travertine of San Domenico, several cone imprints of *Pinus sylvestris* ( $n = 29$ ), *Pinus uncinata* ( $n = 4$ ) *Pinus mugo* ( $n = 1$ ) and some charcoal fragments of *Pinus* type *sylvestris* ( $n = 10$ ) were identified. In this travertine, leaf imprints of *Hippophae rhamnoides* ( $n = 10$ ) and *Salix* sp. ( $n = 5$ ) were also collected. These results indicate that, around the travertine system of San Domenico, during the Late Dryas, woodlands of *Pinus sylvestris* probably dominated the vegetation, with some individuals of *Pinus uncinata* and *Pinus mugo*. In

the travertine of Selle, the needles of *Larix decidua* are abundant, with leaf imprints of *Salix* cf. *cinerea* ( $n = 4$ ), *Salix* cf. *caprea* ( $n = 2$ ), *Acer opalus* ( $n = 4$ ), *Betula* cf. *pubescens* ( $n = 5$ ), *Sorbus aucuparia* ( $n = 1$ ), *Laburnum* sp. ( $n = 1$ ) and *Corylus avellana* ( $n = 2$ ). In this travertine, three cone imprints of *Pinus mugo* and charcoal fragments of *Larix-Picea* (probably *Larix*,  $n = 206$ ) were identified. These results indicate that *Larix decidua* was probably the dominant tree around the travertine at the beginning of the Holocene, with some individuals of *Pinus mugo*.

The plant assemblages identified in the travertine systems of San Domenico and Selle display open woodlands with *Pinus mugo*, mostly composed of heliophilous species such as *Larix decidua*, *Hippophae rhamnoides* and *Betula pubescens*. Fire perturbations, testified by the occurrence of charcoal fragments in the two systems seemed to be a major factor structuring the local vegetation during the Lateglacial–Holocene transition.

The different results presented in this note reveal that *Pinus mugo* was present in the occidental Alps at least since the Late Dryas. These data support the hypothesis that the Val di Susa was potentially a refuge area of this species during the last glaciation. However, our data display that this pine was not abundant in the vegetation during the Late Dryas. Data from central Europe pinpoint that *Pinus mugo* was a frequent taxon with *Pinus sylvestris* during the Lateglacial. At the beginning of the Holocene, this pine was replaced by woodlands dominated by *Pinus cembra*, *Picea abies*, and *Larix decidua*. This vegetation dynamics is interpreted as the direct consequence of the warming of the climate, with the establishment of favourable environmental conditions for the development of more competitive coniferous species. In areas where *Pinus cembra* and the other conifers were present during and after the glaciation, *Pinus mugo* was driven out, maintaining mostly on inhospitable rocky zones. This ecological dynamics could be retained for explaining the present-day spatial distribution of *Pinus mugo* in the Val di Susa. *Pinus mugo* is thus a pioneer species, but not competitive in comparison to the other coniferous species dominating the present-day mountain ecosystems in the Alps. In the past, this pine had probably a more high spatial distribution than today in the occidental Alps.

## 1. Introduction

Dans le Val de Suse (Alpes internes italiennes, Piémont), de petites populations de pin mugo (*Pinus mugo* Turra) suggèrent que cette zone a pu se trouver à proximité d'une aire refuge de cette espèce durant les périodes de glaciations, avec une répartition périglaciaire probablement plus importante au niveau ce massif [1, 2]. Cependant, aucune donnée scientifique n'est venue étayer cette hypothèse de zone refuge, qui est fragile au regard des opérations de reboisement datant de l'époque mussolinienne. Le pin mugo est un arbuste possédant des axes prostrés, ayant une grande capacité de marcottage et qui colonise les pentes rocheuses des écosystèmes subalpins [3]. Ce pin présente une très grande résistance à la sécheresse, un besoin crucial de lumière, de très faibles exigences tropiques et craint la concurrence des autres espèces subalpines [4]. Il s'accommode de tous les types de substrat, avec cependant une préférence pour les sols calcaires, et est parfaitement adapté à l'ensevelissement par la neige. Les populations actuelles piémontaises sont fragmentées par rapport à l'aire principale de l'espèce, située en Europe centrale et orientale [5]. Les petites populations du Val de Suse, composées de quelques individus, soulèvent des interrogations d'ordre génétique, mais également biogéographique. En effet, peu de données font état de l'impact de la fragmentation de l'aire de distribution du pin mugo sur la structuration génétique et phénotypique de l'espèce [6]. Par ailleurs, la déprise pastorale qui sévit depuis plus d'un siècle dans les Alpes semble stimuler la dynamique du pin mugo, compte tenu de sa valence écologique et de sa capacité à coloniser rapidement les espaces ouverts abandonnés [5–7].

La paléoécologie peut permettre de répondre aux interrogations au sujet du caractère naturel ou introduit d'une espèce dans une région [8,9]. Le manque de données paléoécologiques sur *Pinus mugo* est en grande partie dû au fait que les pins de la section *Pinus sylvestris*, dont fait partie le pin mugo, ne sont discriminables, ni par leur pollen [10], ni par l'anatomie de leur bois [11]. La présente note fait état de la découverte d'empreintes de cônes de *Pinus mugo* Turra dans deux systèmes travertineux fossiles localisés dans le Val de Suse (San Domenico et Selle). Les travertins sont des dépôts calcaires issus de la saturation des eaux de rivières en bicarbonate soluble [12]. Archives paléoenvironnementales, ces formations naturelles renferment fréquemment des empreintes végétales et des charbons de bois identifiables [13,14]. La mesure du temps sur ces dépôts est réalisée grâce à des datations au  $^{14}\text{C}$  pratiquées sur les charbons de bois ou s'appuyant sur le

rapport uranium/thorium (U/Th) mesuré sur les faciès travertineux. Les résultats présentés dans cet article permettent d'affirmer que le pin mugo (*Pinus mugo* Turra) faisait partie de la flore des Alpes piémontaises au moins depuis le Tardiglaciaire, et de discuter son statut écologique durant cette période.

## 2. Matériels et méthodes

### 2.1. Présentation des sites

Les systèmes travertineux de San Domenico (45°23N, 7°11E) et de Selle (45°4N, 6°55E) sont localisés dans le Val de Suse (Alpes piémontaises), sur un substrat essentiellement constitué de calcschistes et de dolomies. D'après les données météorologiques de la station de Salbertrand-le-Selle (altitude : 1950 m), la température moyenne annuelle est de 4,5 °C, celle du mois le plus froid (décembre) est de -1,74 °C et celle du mois le plus chaud (août) 12,6 °C. La précipitation moyenne annuelle est de 869 mm, avec un maximum au cours du mois de mai (86 mm). Le travertin de San Domenico se situe à 1340 m sur le versant ouest du Monte Genevris, qui sépare la vallée de Chiomonte de celle de Suse. La végétation autour du site de San Domenico est dominée par le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et le mélèze (*Larix decidua* Mill.), associé à des espèces héliophiles telles que *Amelanchier ovalis* Medik., *Prunus spinosa* L. et *Berberis vulgaris*. Le site de Selle se situe dans le parc naturel Gran Bosco di Salbertrand, sur le même versant et en amont du travertin de San Domenico. Deux dépôts sont localisés à 1890 m d'altitude (Selle 1 et 2). La végétation autour du système travertineux se caractérise par des boisements jeunes dominés par *Larix decidua* accompagnés de *Pinus cembra* L., *Picea abies* (L.) Karst., *Abies alba* Mill., *Populus tremula* L. Le sous-bois ligneux est composé majoritairement d'Ericaceae, tels que *Rhododendron ferrugineum* L., *Vaccinium myrtillus* L., *V. vitis-idaea* L., *V. uliginosum* L. et de *Juniperus communis* L.

### 2.2. Échantillonnage et identification des macrorestes

Les blocs de travertins extraits des séquences contiennent des empreintes qui sont dégagées et dessinées à l'aide d'une loupe binoculaire (×3, ×6) équipée d'une chambre claire. La détermination taxinomique des échantillons fossiles s'effectue par comparaison des structures morphologiques conservées avec des spécimens actuels de collections de références (Centre de bio-archéologie et d'écologie, herbier de l'institut de botanique de Montpellier).

Les critères d'identification utilisés dans cette étude paléobotanique pour discriminer les pins montagnards et subalpins de la section *sylvestris* (*Pinus sylvestris*, *Pinus uncinata* et *Pinus mugo*) s'appuient sur la morphologie des écussons des écailles et la position du mucron sur les écussons. Ces critères sont utilisés dans certaines flores pour distinguer les différentes espèces de pins de l'Europe occidentale [3–15]. Les observations qui nous ont permis d'établir les éléments de diagnose s'appuient sur des cônes actuels provenant des Tatras (Slovaquie), de la haute vallée de la Maurienne (Savoie, France), de l'Aigoual (Gard, France) et du Queyras (Hautes-Alpes, France).

Les charbons de bois contenus dans les travertins ont été identifiés au microscope épiscopique (métallographique) à grossissement ( $\times 200$ – $\times 1000$ ) par comparaison avec des charbons de collection de référence, mais aussi par la consultation d'ouvrages xylogiques [16, 17] et d'articles spécialisés d'anatomie de charbon de bois [17,18].

### 2.3. Datation $^{238}\text{U}/^{230}\text{Th}$

Les systèmes travertineux ont été datés par U/Th selon une nouvelle méthode de comptage des ions radioactifs (MIC–ICP–MS : *Multi-collector, Inductively Coupled with Plasma Mass Spectrometry*) développée par Fietzke et al. [19]. Pour qu'une date U/Th soit acceptable, il faut s'assurer que l'échantillon n'ait pas été contaminé par du thorium détritique [20]. Le rapport  $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$  permet d'évaluer le taux de contamination. Expérimentalement ce rapport doit être selon les auteurs, supérieur à 17 [21] ou à 20 [20]. Les datations U/Th permettent d'obtenir des âges calendaires comparables aux datations  $^{14}\text{C}$  calibrées.

## 3. Résultats

### 3.1. Datations et chronologie

Les dates obtenues au Selle présentent des rapports  $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$  relativement faibles (Tableau 1). Il faut noter que ces dates ont été corrigées en prenant en compte le taux de contamination effectif. Par ailleurs, dans le

cas de rapport  $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$  faibles, les dates ne sont pas automatiquement rejetées. En effet, des chronoséquences établies à partir de dates U/Th a priori erronées se révèlent parfaitement correctes après confrontation avec des datations  $^{14}\text{C}$  [22,23]. De ce fait, les dates U/Th, mêmes associées à de faibles valeurs du rapport  $^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$ , doivent être considérées favorablement, sauf dans le cas de totale incohérence chronostratigraphique (Yves Quinif, communication orale). Les dates montrent que le système travertineux de San Domenico s'est construit durant le Dryas récent, aux alentours de  $11\,506 \pm 66$  U/Th BP. Le système travertineux du Selle s'est probablement mis en place au début de l'Holocène, entre  $10\,145 \pm 225$  et  $9\,475 \pm 670$  U/Th BP.

### 3.2. La paléoflore de San Domenico (1340 m)

La base du système travertineux a livré de nombreuses empreintes de feuilles d'*Hippophae rhamnoides* ( $n = 10$ ), de *Salix* sp. ( $n = 5$ ), des aiguilles de pins de la section *sylvestris*, des aiguilles de *Larix decidua*, des cônes de *Pinus uncinata* ( $n = 4$ , Fig. 1), de *Pinus sylvestris* ( $n = 29$ , Fig. 2A) et de *Pinus mugo* ( $n = 1$ , Fig. 2B). Quelques charbons de bois de *Pinus* type *sylvestris* ( $n = 10$ ) ont été également identifiés. Parmi ces espèces héliophiles strictes au stade plantule, *Pinus uncinata* est l'espèce la plus tolérante à l'ombre. Ces données font référence à une végétation probablement ouverte et soumise à des incendies.

### 3.3. La paléoflore du Selle (1890 m)

Les niveaux datés sont riches en empreintes d'aiguilles de *Larix decidua*, associées à des aiguilles de *Pinus cembra* et de *Pinus* type *sylvestris* (Tableau 2). Trois cônes de *Pinus mugo* ont été identifiés (Fig. 1). Des empreintes de *Salix* cf. *cinerea* ( $n = 4$ ), *Salix* cf. *caprea* ( $n = 2$ ), *Acer opalus* ( $n = 4$ ), *Betula* cf. *pubescens* ( $n = 5$ ), *Sorbus aucuparia* ( $n = 1$ ), *Laburnum* sp. ( $n = 1$ ), *Corylus avellana* ( $n = 2$ ) ont été également recensées. Les identifications de charbons de bois de trois niveaux associés à la coupe de Selle 2 montre la prédominance des restes de type *Larix–Picea* ( $n = 206$ ). La transition abrupte entre le bois initial et le bois final

Tableau 1  
Dates U/Th

Site	Date BP	$^{230}\text{Th}/^{232}\text{Th}$	Laboratoire
San Domenico	$11\,506 \pm 66$	67,99	IFM-GEOMAR, Allemagne
Selle 1	$10\,145 \pm 225$	11,25	IFM-GEOMAR, Allemagne
Selle 2	$9\,475 \pm 670$	3,83	IFM-GEOMAR, Allemagne

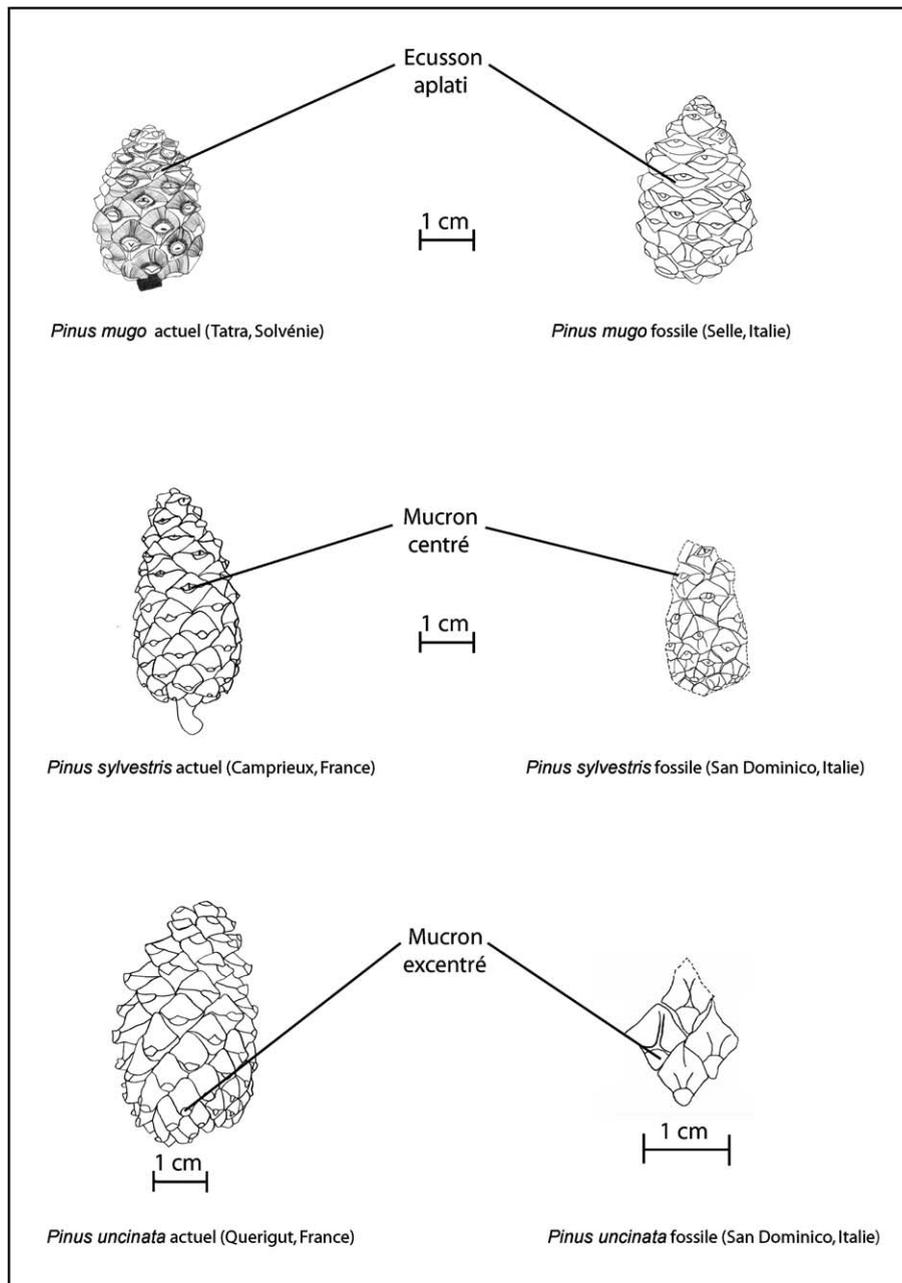


Fig. 1. Dessins de cônes actuels et fossiles de *Pinus mugo* Turra, *Pinus sylvestris* L. et *Pinus uncinata* Mill.

laisse penser que les fragments appartiendraient au mélèze, cf. *Larix* [17,18]. L'ensemble des résultats montre qu'au début de l'Holocène, la végétation du Selle était dominée par *Larix decidua*, avec du *Pinus cembra* et du *Pinus mugo*. Dans cette végétation, des feuillus strictement héliophiles au stade plantule (*Salix* sp.) et d'autres plus tolérants à l'ombre tels que *Acer opalus*, *Laburnum* sp. et *Sorbus aucuparia* étaient également présents. Les

charbons de bois de cf. *Larix* attestent l'existence d'incendies dans la zone d'étude.

#### 4. Discussion

##### 4.1. Communautés à *Pinus mugo* Turra

Le pin mugo est une espèce des écosystèmes d'altitudes peu compétitrice. Les assemblages enregistrés au

Tableau 2

Liste des taxons et des types de reste identifiés dans les systèmes travertineux de San Domenico et du Selle (Val de Suse, Italie)

Taxons	San Domenico (1340 m, 11 506 ± 66 BP)	Selle 1 (1890 m, 10 145 ± 225 BP)	Selle 2 (1890 m, 9475 ± 670 BP)
<i>Larix decidua</i>	aiguille	aiguille	aiguille, charbon
<i>Pinus mugo</i>	cône	cône	cône
<i>Pinus sylvestris</i>	cône		
<i>Pinus uncinata</i>	cône		
<i>Pinus type sylvestris</i>	aiguille, charbon	aiguille	aiguille
<i>Pinus cembra</i>		aiguille	aiguille, charbon
<i>Acer opalus</i>		feuille	
<i>Hippophae rhamnoides</i>	feuille		
<i>Salix sp.</i>	feuille		
<i>Salix cf. caprea</i>		feuille	feuille
<i>Salix cf. cinerea</i>		feuille	feuille
<i>Populus tremula</i>		feuille	
<i>Corylus avellana</i>			feuille
<i>Betula cf. pubescens</i>		feuille	
<i>Sorbus aucuparia</i>			feuille
<i>Rubus sp.</i>			feuille
<i>Laburnum sp.</i>			feuille

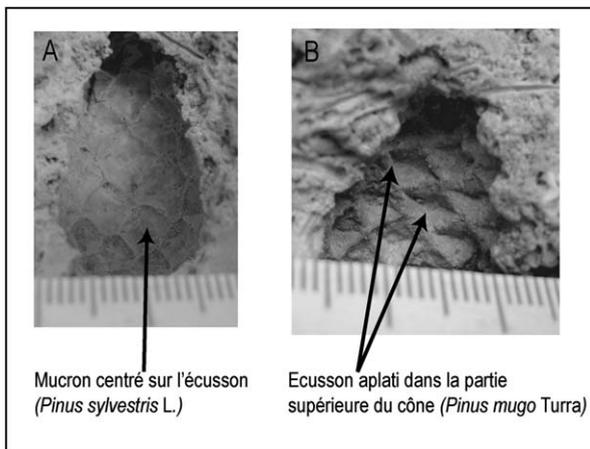


Fig. 2. Empreintes fossiles de cônes identifiées dans le système travertineux de San Domenico (Val de Suse, Italie). (A) *Pinus sylvestris* L. (B) *Pinus mugo* Turra.

Selle et à San Domenico traduisent des communautés ouvertes sous l'influence de fortes contraintes environnementales (par exemple, limite supérieure des arbres) ou de perturbations fréquentes (par exemple, incendies, avalanches).

Les assemblages matérialisés par *Pinus mugo* se caractérisent par une composition à tendance héliophile (i.e. *Larix decidua*, *Pinus sylvestris*, *Salix* sp., *Hippophae rhamnoides*, *Betula pubescens*, etc.) bien que des espèces de fin de succession aient été également observées (*Pinus cembra*, *Pinus uncinata*). Il est possible que l'abondance des espèces héliophiles dans les assemblages puisse être mis en relation avec des ouvertures

du milieu, provoquées par des incendies, attestés par la présence de charbons de bois dans les deux systèmes travertineux.

Dans les zones d'avalanche, les espèces observées n'abondent pas ; bien au contraire, elles ne résistent pas au caractère répétitif des coulées de neige. Dans les couloirs d'avalanches, l'espèce la plus abondante reste l'aulne vert – *Alnus viridis* (Chaix) DC –, qui n'a été observé, ni à San Domenico, ni au Selle. Il est peu probable que l'hypothèse de l'avalanche puisse être retenue pour expliquer l'abondance des espèces héliophiles. De même, l'hypothèse de la limite supérieure des arbres semble peu cohérente au regard de la composition floristique des assemblages, contenant *Acer opalus* et *Corylus avellana*, qui sont des espèces qui se développent préférentiellement dans l'étage montagnard. Le feu est donc probablement l'un des facteurs ayant contribué au développement des espèces héliophiles dans la zone d'étude.

#### 4.2. Élément de biogéographie historique de *Pinus mugo* Turra

Les assemblages de macroflores de San Domenico et de Selle mettent en évidence, pour la première fois, la présence du pin mugo (*Pinus mugo* Turra) dans la végétation des Alpes occidentales durant la transition Tardiglaciaire–Holocène. Ce résultat renforce l'hypothèse selon laquelle cette zone se situe à proximité d'une aire refuge de ce pin durant la dernière glaciation (Würm), et que les petites populations recensées dans le Val de Suse peuvent être naturelles.

Dans certaines zones de l'Europe centrale, comme la Roumanie et la Pologne, où l'espèce présente actuellement une répartition plus homogène et moins fragmentée, des études fondées sur l'analyse de restes macrofossiles préservés dans des lacs ou des tourbières montrent que, durant le Tardiglaciaire, le pin mugo associé à *Pinus sylvestris* était une espèce abondante dans la végétation [24]. Par la suite les boisements à *Pinus mugo* et *Pinus sylvestris* ont été remplacés par des formations dominées par *Pinus cembra*, *Larix decidua* et *Picea abies* [24]. Cette dynamique de la végétation est interprétée comme une réponse écologique faisant suite à l'augmentation graduelle de la température et à la mise en place de conditions favorables au développement d'autres espèces de conifères plus compétitrices [24,25].

La biogéographie postglaciaire du pin mugo, du moins dans la partie occidentale de son aire de distribution, a certainement été en partie façonnée par la compétition interspécifique. Dans les zones où des boisements à *Pinus cembra*, *Pinus uncinata*, *Larix decidua* et *Picea abies* étaient présents durant et après la glaciation, le pin mugo ne s'est maintenu que dans les zones rocailleuses moins favorables à l'établissement de forêts denses. Dans le Val de Suse, ce scénario écologique peut être retenu pour expliquer la distribution actuelle du pin mugo, hypothèse également évoquée en ce qui concerne les populations de pin mugo des Alpes maritimes et ligures [26]. L'importance actuelle de cette espèce dans les Alpes orientales, les Carpates et les Balkans serait associée à un ou plusieurs refuges de cette espèce localisés dans ces régions [26,27], mais également au fait que l'Europe de l'Est était peu soumise aux glaciations du Pléistocène, agent de fragmentation de l'aire de *Pinus mugo* dans les Alpes occidentales. Il est important de souligner que des études biométriques, visant à quantifier l'impact du processus de fragmentation spatiale sur la variabilité morphologique et génétique, soulignent peu de différences entre des populations de pin mugo, caractérisées par un grand nombre d'individus, de l'Est et de l'Ouest de l'Europe [26,28]. Ces études suggèrent une origine commune et une fragmentation Pléistocène récente avec un flux génétique important entre les populations.

## 5. Conclusion

La présence d'empreintes de cône de *Pinus mugo* dans des gisements travertineux tardiglaciaires et holocènes du Val de Suse (Alpes piémontaises, Italie) montrent que cette espèce était présente dans ou à proximité des Alpes occidentales durant la dernière glaciation. Les

petites populations fragmentées actuelles résultent probablement d'une aire postglaciaire plus étendue. Dans les Alpes occidentales, la dynamique postglaciaire de ce pin prostré fut probablement inhibée par les autres espèces de conifères plus compétitifs qui dominent actuellement la végétation de l'étage subalpin. Les reconstitutions paléoécologiques, fondées essentiellement sur les analyses palynologiques, ont négligé le rôle de certains pins de montagne (*Pinus uncinata* et *Pinus mugo*) dans les dynamiques postglaciaires de la végétation [29]. Les communautés héliophiles à *Pinus mugo* semblent associées aux incendies. Les changements climatiques (augmentation des températures et diminution des précipitations) et la déprise agricole en cours dans les montagnes du Sud de l'Europe pourraient permettre au pin mugo de coloniser les espaces asylvatiques abandonnés par les pasteurs, mais aussi les zones se trouvant au voisinage de la limite supérieure des arbres [7]. Il pourrait donc résulter une expansion de *Pinus mugo* dans les massifs où il est actuellement présent sporadiquement. Le rôle des feux dans la conservation des habitats à pin mugo reste à élucider.

## Remerciements

Cette étude a bénéficié d'un financement du Centre national pour la recherche scientifique (CNRS). Adam A. Ali a bénéficié d'un contrat de post-doctorat (ATER) de l'École pratique des hautes études (EPHE). Cette étude participe au programme «Populations fractionnées et insulaires» de l'EPHE.

## Références

- [1] F. Montacchini, Il «*Pinus mugo*» Turra ed il «*Pinus uncinata*» Miller in Piemonte, *Allionia* 14 (1968) 123–152.
- [2] F. Montacchini, R. Caramiello, Il *Pinus mugo* Turra il *Pinus uncinata* Miller in Piemonte. Note critique e distribuzione, *G. Bot. Ital.* 102 (1968) 529–535.
- [3] J.-C. Rameau, D. Mansion, G. Dumé, J. Timbal, A. Lecointe, P. Dupont, R. Keller, Flore forestière française, guide écologique illustré : montagnes, Institut pour le développement forestier, Paris, 1993.
- [4] A. Fayard, J. Debelmas, L. Richard, A. Boquet, A. Garcin, L. Genest, L. Leseigneur, J.-F. Lyon-Caen, J.-F. Noblet, G. Pautou, J.-P. Zuanon, Les Alpes : la géologie, les milieux, la faune et la flore, les hommes, Delachaux et Niestlé, Neuchâtel, 1999.
- [5] D.M. Richardson, *Ecology and Biogeography of Pinus*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1998.
- [6] K. Boratynska, K. Marcysiak, A. Boratynski, *Pinus mugo* (Pinales) in the Abruzzi Mountains: high morphological variation in isolated populations, *Bot. J. Linn. Soc.* 147 (2005) 309–316.
- [7] S. Dullinger, T. Dirnböck, G. Grabherr, Patterns of shrub on to high mountain grasslands of the northern calcareous Alps, *Austria, Arct. Antarct. Alp. Res.* 35 (2003) 434–441.

- [8] P. Roiron, A.A. Ali, J.-L. Guendon, C. Carcaillet, J.-F. Terral, Preuve de l'indigénat de *Populus alba* L. dans le Bassin méditerranéen occidental, C. R. Biologies 327 (2004) 125–132.
- [9] I. Figueiral, C. Carcaillet, A review of Late Pleistocene and Holocene biogeography of highland Mediterranean pines (*Pinus* type *sylvestris*) in Portugal, based on wood charcoal, Quat. Sci. Rev. 24 (2005) 2466–2476.
- [10] M. Reille, Pollen et Spores d'Europe et d'Afrique du Nord Supplément 1, Laboratoire de Botanique Historique, Marseille, 1995.
- [11] F.H. Schweingruber, Anatomy of European Woods, Paul Haupt, Bern, 1990.
- [12] F. Magnin, J.-L. Guendon, J. Vaudour, P. Martin, Les travertins : accumulations carbonatées associées aux systèmes karstiques, séquences sédimentaires et paléoenvironnements quaternaires, Bull. Soc. géol. France 162 (3) (1991) 585–594.
- [13] A.A. Ali, C. Carcaillet, J.-L. Guendon, Y. Quinif, P. Roiron, J.-F. Terral, The Early Holocene treeline in the southern inner French Alps: new evidence from plant imprints within travertine, Glob. Ecol. Biogeogr. 12 (2003) 411–419.
- [14] A.A. Ali, P. Roiron, J.-L. Guendon, P. Poirier, J.-F. Terral, Fire and vegetation pattern changes in the southern inner French Alps (Queyras Massif) during the Holocene: geomorphologic and charcoal analyses of travertine sequences, The Holocene 15 (2005) 149–155.
- [15] K. Laubert, G. Wagner, Flora Helvetica, flore illustrée de Suisse, Paul Haupt, Berne, Suisse, 2000.
- [16] C. Jacquot, Atlas d'anatomie de bois des conifères, Centre technique du bois, Paris, 1955.
- [17] S.E. Anagnost, R.W. Meyer, C. De Zeejw, Confirmation and signification of Bartholin's method for identification of the wood of *Picea* and *Larix*, J. Int. Assoc. Wood Anat. 15 (1994) 171–184.
- [18] B. Talon, Étude anatomique et comparative de charbons de bois de *Larix decidua* Mill. et de *Picea abies* (L.) Karst, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. III 320 (1997) 581–588.
- [19] J. Fietzke, V. Liebetrau, A. Eisenhauer, Ch. Dullo, Determination of uranium isotope ratios by multi-static MIC-ICP-MS: method and implementation for precise U- and Th-series isotope measurements, J. Anal. At. Spectrom. 20 (2005) 395–401.
- [20] Y. Quinif, La datation uranium–thorium, Speleochronos 1 (1989) 3–22.
- [21] J.-L. Bischoff, R.J. Rosenbauer, A. Tavano, H. de Lumley, A test of uranium-series dating fossil tooth enamel result from Tournal cave (France), Appl. Geochem. 3 (1988) 145–151.
- [22] P. Ambert, Y. Quinif, P. Roiron, R. Arthuis, Les travertins de la vallée du Lez (Montpellier, Sud de la France). Datation  $^{230}\text{Th}/^{234}\text{U}$  et environnements pléistocènes, C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. IIA 321 (1995) 667–674.
- [23] J.-L. Mlakar, F. Degaugue, S. Leroy, J.-L. Guendon, P. Ambert, Les travertins de la Guisane (col du Lautaret, Hautes-Alpes, France) : caractères, datations et paléoenvironnement alpin holocène, Étud. Géogr. Phys. XXVIII (1999) 75–80.
- [24] B. Wohlfarth, G. Hannon, A. Feurdean, L. Ghergari, B.P. Onac, G. Possnert, Reconstruction of climatic and environmental changes in NW Romania during the early part of the last deglaciation (15 000–13 600 cal yr BP), Quat. Sci. Rev. 20 (2001) 1897–1914.
- [25] K.J. Willis, E. Rudner, P. Sümegi, The full-glacial forest of central and southeastern Europe: evidence from Hungarian macrofossil charcoal, pollen and molluscan records, Quat. Sci. Rev. 53 (2000) 203–213.
- [26] G. Bono, M. Barbero, L. Poirion, Groupements de *Pinus mugo* Turra (*Pinus mughus* Scop.) dans les Alpes maritimes et ligures, Allionia 13 (1967) 55–80.
- [27] H. Sandoz, Sur la plausibilité de l'installation de refuges pléistocènes de Pin mugho ou Pin pumilio (*Pinus mughus* Scopoli = *Pinus pumilio* Haenke) dans la basse vallée de la Durance (Provence occidentale – France), Rev. Gen. Bot. 90 (1983) 23–41.
- [28] K. Boratynska, E. Muchewicz, M. Drojma, *Pinus mugo* Turra geographic differentiation based on needle characters, Dendrobiology 51 (2004) 9–17.
- [29] H.J.B. Huntley, An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0–13 000 Years Ago, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 1983.