

Relations pluie pollinique-végétation sur un transect forêt-steppe dans le Parc national du Golestan, nord-est de l'Iran

Modern pollen rain-vegetation relationships along a forest-steppe transect in the Golestan National Park, NE Iran

Djamali^{1*}, M., de Beaulieu¹, J.-L., Campagne¹, P., Akhiani², H., Andrieu-Ponel¹, V., Ponel¹, P., Cheikh Albassatneh¹, M., Leroy³, S. A. G.

1. CNRS UMR 6116, Université Paul Cézanne, Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie (UMR CNRS/IRD), Europôle Méditerranéen de l'Arbois, Pavillon Villemin, BP 80, F-13545 Aix-en-Provence Cedex 04, France.
2. School of Biology, University College of Science, University of Tehran, 14155-6455 Tehran, Iran
3. Institute for the Environment, Brunel University, Uxbridge, Middlesex UB8 3PH, UK.

* E-mail: morteza_djamali@yahoo.com

Abstract

Pollen rain-vegetation relationships were studied over a forest-steppe transect in Golestan National Park, NE Iran. The surface pollen percentages were compared to the vegetation composition of the respective vegetation types in 18 sampling points using both descriptive and numerical approaches. Hyrcanian lowland forests are characterized by pollen assemblages dominated by *Quercus*, *Carpinus betulus* and low frequencies of *Zelkova carpinifolia*. Both *Parrotia persica* and *Zelkova carpinifolia* show a very low pollen representation in modern surface samples, an under-representation that should be taken into account in the

interpretation of past vegetation records. Transitional communities between the forest and steppe including *Acer monspessulanum* subsp. *turcomanicum*, *Crataegus* and *Paliurus* scrubs, *Juniperus excelsa* woodlands and shrub-steppe patches are more difficult to distinguish in pollen assemblages, however, they are characterized by higher values of the dominant shrub species. The transitional vegetation communities at the immediate vicinity of the forest show also a substantial amount of grass pollen. Many insect-pollinated taxa are strongly under-represented in the pollen rain including most of the rosaceous trees and shrubs, *Rhamnus*, *Paliurus*, *Acer* and *Berberis*. *Artemisia* steppes are characterized by very high values of *Artemisia* pollen and the near absence of tree pollen.

Key-words

Modern pollen rain-vegetation relationship, pollen representation, ecotone, Golestan National Park, Iran

Résumé

Les relations pluie pollinique-végétation ont été étudiées sur un transect de forêt-steppe dans le Parc national du Golestan dans le nord-est de l'Iran. Les pourcentages polliniques ont été comparés à la composition des 18 relevés floristiques par des méthodes descriptives et des analyses multivariées. Les forêts hyrcaniennes de basses altitudes sont caractérisées par des assemblages polliniques dominés par *Quercus*, *Carpinus betulus* et *Zelkova carpinifolia*. La faible représentation pollinique de *Parrotia persica* et *Zelkova carpinifolia* dans les échantillons de surface est une information qui doit être prise en compte pour l'interprétation des diagrammes polliniques. Les communautés de transition entre la forêt et la steppe y compris les brousses à *Acer monspessulanum*, *Crataegus* et *Paliurus*, les junipérais et les taches des steppes arbustives dans les zones steppiques sont plus difficiles à mettre en

évidence par les assemblages polliniques de surface, mais d'une façon générale, ces communautés sont caractérisées par une meilleure représentation pollinique des arbustes dominants. Les communautés de transition à proximité immédiate de la forêt se distinguent par une importante représentation du pollen des Poaceae. De nombreux taxons entomogames sont fortement sous-représentés dans la pluie pollinique, plus particulièrement les arbres et arbustes appartenant à la famille des Rosaceae, ainsi que *Rhamnus*, *Paliurus*, *Acer* et *Berberis*. Les steppes à *Artemisia* sont caractérisées par la présence dominante du pollen d'*Artemisia* et la quasi-absence de pollen arborescent.

Mots-clés

Pluie pollinique actuelle-végétation, écotone, représentation pollinique, Parc national du Golestan, Iran.

Introduction

Les écotones constituent les parties de la biosphère les plus sensibles aux changements environnementaux et peuvent migrer sur de longues distances en réponse aux changements climatiques (Neilson, 1993). C'est pourquoi les recherches palynologiques accomplies dans ces zones sont susceptibles de fournir des informations précieuses sur la dynamique à long terme et les changements de la végétation (Liu *et al.*, 1999). La plupart des études consacrées aux relations végétation actuelle/pluie pollinique ont été menées sur des milieux à végétation homogène et non sur des végétations de transition (Davis, 1983/1984). Cependant, la connaissance de la pluie pollinique actuelle dans les milieux d'écotone est importante en paléoécologie car elle peut permettre d'améliorer l'interprétation des diagrammes polliniques provenant de régions qui, au cours de leur histoire, furent dans cette situation écologique

intermédiaire (Liu *et al.*, 1999; Vincens *et al.*, 2000). Dans le nord de l'Iran, les écotones sont fréquents dans la zone de transition qui sépare les forêts hyrcaniennes sud-caspiennes des biomes semi-arides adjacents. Les forêts hyrcaniennes constituent un refuge important pour de nombreuses espèces relictives tertiaires (Akhani & Ziegler, 2002; Budnar-Tregubov, 1972; 1996; Leroy & Roiron, 1996; Leroy & Arpe, 2007). La nature de la dynamique de ces forêts et du contexte climatique qui leur a permis de survivre aux glaciations quaternaires est donc d'une importance considérable pour la compréhension des phénomènes d'extinctions et de migrations au Quaternaire supérieur dans l'hémisphère nord. La seule étude pollenanalytique publiée sur le nord de l'Iran est celle de Ramezani *et al.* (2008), qui a permis d'obtenir un enregistrement pollinique tardi-holocène des forêts situées dans le secteur central des versants nord de l'Alborz. Cette étude a permis de reconstruire la dynamique de végétation à l'échelle locale, en réponse à deux événements climatiques correspondants à l'Anomalie Climatique Médiévale (1100 AD) et au Petit Âge Glaciaire (1560-1600 AD), et à une phase d'action humaine plus intense au début du XIX^{ème} siècle. Les mêmes auteurs conduisent actuellement dans la région une étude pluie pollinique/végétation le long d'un transect altitudinal (Ramezani, comm. pers.).

Les forêts hyrcaniennes sub-humides sont séparées des steppes irano-touraniennes semi-arides à *Artemisia* par la longue chaîne des hautes montagnes du nord de l'Iran: Talesh (nord-ouest, plus de 3000 m a.s.l.), Alborz (nord, plus de 4000 m a.s.l.) et Kopet-Dagh (nord-est, jusqu'à 3500 m a.s.l.). Dans certaines vallées qui relient les hauts plateaux du centre de l'Iran aux basses plaines littorales de la Mer Caspienne, des écotones se sont développés sous la forme de communautés végétales de transition où se mêlent éléments floristiques hyrcaniens et irano-touraniens. C'est une vallée de ce type, entaillant le massif du Golestan, qui a été sélectionnée pour la présente. La plupart des études de pollen de surface au Proche-Orient ont

été menées dans des régions semi-arides, parmi lesquelles les Monts Zagros, l'Iran Central et le Plateau Anatolien (Wright *et al.*, 1967; van Zeist *et al.*, 1970; Bottema & Barkoudah, 1979; Moore & Stevenson, 1982; Woldring & Bottema, 2001/2002). La production pollinique des essences majeures comme *Zelkova*, *Parrotia*, *Fagus*, *Carpinus*, *Juglans*, *Acer* et *Juniperus* a fait l'objet d'études dans les forêts humides euxino-hyrcaniennes du Caucase et dans les lambeaux forestiers plus xérophiles des hautes régions du Kirghizistan (Yazvenko, 1991; Stuchlik & Kvavadze, 1993; Kvavadze & Stuchlik, 2002; Beer *et al.*, 2007). Dans le présent article les relations pollen-végétation sont analysées dans la partie centrale du Parc national du Golestan, le long d'un court transect forêt-steppe qui recoupe les forêts planitiales, les fruticées et brousses de transition et la steppe à *Artemisia*. Une attention particulière est accordée à la représentation pollinique de *Zelkova carpinifolia*, essence qui constitue l'un des éléments relictés les plus remarquables de la forêt planitiaire hyrcanienne dans cette région.

Matériel et méthodes

Région étudiée

Le Parc national du Golestan est situé au nord-est de l'Iran (Fig. 1). Sa position charnière entre la région sub-humide sud-caspienne et les régions semi-arides des parties centrales et centro-orientales du Plateau Iranien, ainsi que la présence de plusieurs chaînes de montagnes relativement élevées qui bloquent les masses d'air humide en provenance de la Mer Caspienne, créent des microclimats particuliers avec des précipitations de l'ordre de 150 mm/an dans le sud-est, et jusqu'à plus de 1000 mm/an dans certaines régions centrales du Parc (Akhani, 1998).

Le Parc national du Golestan est à la limite de deux importantes régions phytogéographiques, la région euro-sibérienne (province hyrcanienne) et la région irano-touranienne (province de Khorassan-Kopet-Dag) (Akhani, 1998). Les forêts hyrcaniennes ou sud-caspiennes, qui forment une longue et étroite ceinture de végétation sur les pentes nord des Monts Alborz, constituent la principale zone à végétation euro-sibérienne d'Iran. Ces forêts sont dominées par des essences feuillues décidues, tempérées, et contiennent de nombreuses relictés tertiaires comme *Zelkova carpinifolia* (Pall.) K. Koch, *Parrotia persica* (DC) C.A. Mey., *Pterocarya fraxinifolia* (Lam. ex Poir.) Spach, *Quercus castaneifolia* C.A. Mey., et des arbres subtropicaux asiatiques comme *Diospyros lotus* L., *Gleditsia caspica* L., *Danaë racemosa* (L.) et *Albizzia julibrissin* Durazz. (Akhani & Ziegler, 2002; Budnar-Tregubov, 1972; Sales & Hedge, 1996; Klein, 1994; Leroy & Roiron, 1996; Leestmans, 2005; Leroy & Arpe, 2007). La présence de ces espèces relictés à distribution actuelle disjointe ainsi que l'absence presque totale des forêts de conifères nordiques dans les hautes régions du sud de la Caspienne ont été invoquées par certains auteurs comme un témoignage de la faible extension des glaciations quaternaires dans les Monts Alborz (Klein, 1994). Les parties occidentales du Parc national du Golestan sont recouvertes de forêts hyrcaniennes alors que les parties orientales, nord-orientales et sud-orientales sont dominées par des plantes irano-touraniennes. Des communautés végétales mixtes existent au contact entre ces deux domaines floristiques. Bien que la flore et la végétation du Parc aient été bien décrites par Akhani (1998), et la majeure partie des espèces végétales cartographiées par le même auteur, il n'existe encore aucune carte de végétation détaillée pour cette région. Le Parc présente une mosaïque d'unités végétales comprenant des forêts hyrcaniennes mésophytiques de basse et moyenne altitude, des fruticées et brousses ouvertes ou fermées parfois mêlées à des peuplements de Poaceae en C₄, des bois de *Juniperus*, des steppes d'altitude et des prairies, des steppes à *Artemisia* et *Artemisia-Stipa*, et diverses communautés halophiles ou de transition (Akhani, 1998; Akhani &

Ziegler, 2002). Il existe par ailleurs de nombreux écotones entre ces différents types de végétation. L'échantillonnage du pollen de surface et les relevés de végétation ont été menés sur un écotone forêt-steppe dans la partie centrale du Parc (Fig. 1). Le transect étudié recoupe sur quelques kilomètres à peine une zone de transition qui s'étend de la forêt planitiaire hyrcanienne aux steppes irano-touraniennes à *Artemisia*, en passant par les fruticées et les bois de *Juniperus* (Fig. 1).

Méthodes de terrain

La campagne de terrain a été menée au cours du printemps et de l'été 2003. Les fleurs fraîches de nombreux taxons ligneux (arbres et arbustes) ont été prélevées dans le but de constituer une collection pollinique de référence pour le Parc. Cette collection a été complétée par des pollen extraits de fleurs sèches prélevées sur divers échantillons bien identifiés, provenant de l'herbier H. Akhani et actuellement conservés au Botanical Biodiversity Research Laboratory (Université de Téhéran). Au total, 18 relevés phytosociologiques ont été effectués selon la méthode phytosociologique zuricho-montpelliéraine (Braun-Blanquet, 1964), le long d'un transect de 20 km situé dans la partie centrale du Parc (Fig. 1). Le transect étudié traverse la zone de transition, ou écotone, entre les forêts planitiales à l'ouest et les steppes d'altitude à l'est. La superficie des relevés varie de 25 m² (5m x 5 m) dans les steppes à 400 m² (20m x 20 m) dans les forêts. Les points d'échantillonnage 1-11 sont situés dans la zone forestière, les points 12 et 13 dans les fruticées de transition, les points 14 et 15 dans les bois de *Juniperus*, le point 16 dans une steppe arbustive et les points 17 et 18 dans la steppe. Les relevés 3, 4, 6 et 8 ont été réalisés sous un couvert forestier à *Zelkova carpinifolia* dominant et les relevés 10 et 11 en lisière de forêt. Les coussinets de mousses (comprenant à la fois les parties vertes récentes et les parties brunes plus anciennes) ont été collectés en milieu forestier, alors qu'en

milieu steppique ce sont les Poaceae (touffes et ligules) et les lichens qui ont été prélevés, selon les méthodes préconisées par Heim (1970), Saadi & Bernard (1991), Davis & Fall (2001), Moore & Stevenson (1982) et Wright *et al.* (1967). Jusqu'à 10 échantillons ont été prélevés au hasard dans chacun des quadrats puis conservés dans des sachets en papier.

Méthodes de laboratoire

Tous les échantillons de surface et les fleurs ont été acétolysés pour extraire les grains de pollen (Faegri & Iversen, 1989). Dans le cas des coussinets de mousses, les échantillons ont été traités aussi à l'HCl et à l'HF pour éliminer les particules minérales (Moore *et al.*, 1991). L'identification des grains de pollen a été réalisée par comparaison avec le matériel de la collection de référence du Parc et de celle de l'IMEP (Institut Méditerranéen d'Écologie et de Paléoécologie), et avec les atlas polliniques d'Europe et d'Afrique du Nord (Beug, 2004; Moore *et al.*, 1991; Reille, 1992, 1995, 1998). Pour chaque spectre au moins 500 grains de pollen ont été identifiés.

Traitement des données et représentation

Les pourcentages polliniques ont été calculés à partir de la somme pollinique totale des taxons terrestres. Les plantes aquatiques, les pollen non identifiés/non identifiables et les spores ont été exclus du total de la somme pollinique. Le diagramme pollinique (Fig. 2) a été tracé à l'aide du logiciel GpalWin (Goeury, 1997). Une Analyse en Composantes Principales (ACP) a été appliquée aux comptages polliniques, alors qu'une Analyse Factorielle des correspondances (AFC) a été appliquée aux relevés de végétation à l'aide du logiciel Canoco pour Windows Version 4 (ter Braak, 1995; ter Braak & Smilauer, 1998). L'Analyse de Co-

inertie ACP-ACP (Dolédec & Chessel, 1994) a été effectuée sur les matrices de données de végétation et de pollen à l'aide du logiciel R (R Development Core Team, 2006), pour mettre en évidence les structures communes entre la pluie pollinique et la composition de la végétation dans chaque site d'échantillonnage.

Résultats

Relevés floristiques

Au total 211 espèces de plantes ont été rencontrées. Le relevé 14 présente une diversité taxonomique maximale avec 57 espèces. Cinq types principaux de végétation ont été observés et échantillonnés: (1) la forêt (2) les brousses et fruticées de transition dominées par *Acer monspessulanum* subsp. *turcomanicum* (Pojark.) E. Murray Kalmia, *Paliurus spina-christi* Miller, *Jasminum fruticans* L. et des espèces des genres *Crataegus*, *Rhamnus*, *Lonicera* et *Jasminum* (3) les bois de *Juniperus excelsa* M. Bieb. (4) la steppe arbustive (peuplements à *Cotoneaster*) (5) la steppe à *Artemisia* et *Artemisia-Stipa*. Le tableau 1 présente les relevés et les échantillons de pollen de surface.

Diagramme pollinique

Les spectres polliniques des échantillons de surface sont réunis dans le diagramme de la Fig. 2. Cinq groupes d'assemblages polliniques correspondant aux cinq zones de végétation traversées par le transect peuvent être distingués. Les groupes polliniques F et Ss+As sont bien caractérisés par des valeurs élevées de pollen arboréen et d'*Artemisia*, respectivement; la

distinction entre les trois autres zones de végétation de transition est plus délicate et nécessite une étude détaillée des taux de pollen arbustif.

Groupe d'assemblages polliniques F (forêt). Ce groupe pollinique, qui comprend les échantillons prélevés sous la canopée, est caractérisé par des valeurs très élevées de pollen arboréen (jusqu'à 85%). Les taux de pollen d'*Artemisia* et de *Chenopodiaceae* restent bas, à l'exception de ceux des échantillons 9, 10 et 11. Il faut noter qu'en raison de plusieurs épisodes de crues consécutives à de fortes pluies, avant les prélèvements, d'importantes populations d'*Artemisia annua* et *Chenopodium* spp. ont colonisé les milieux perturbés en fond de vallée, à proximité des points d'échantillonnage. De plus, d'importantes populations d'*Artemisia absinthium* associées à des *Poaceae* occupent les clairières des forêts, plus fréquentes à proximité des zones de transition. Les pollen de *Quercus* dominent les spectres (jusqu'à 46% dans le spectre 7), de *Carpinus* (jusqu'à 32% dans le spectre 1), de *Zelkova/Ulmus* (jusqu'à 13,7 % dans le spectre 4) et d'*Alnus* (jusqu'à 18% dans le spectre 1). Les taux d'*Acer* et de *Fraxinus* augmentent légèrement dans le spectre 6, qui correspond à une importante communauté de ces deux essences. Le petit pic de *Rosaceae* du spectre 11 est très probablement induit par *Crataegus*, qui est dominant sur ce point d'échantillonnage.

Groupe d'assemblages polliniques Ts (fruticées et brousses de transition). Dans ce groupe pollinique les pourcentages de pollen arboréen décroissent et le rôle de certaines espèces ligneuses arbustives comme les *Rhamnaceae* (*Paliurus spina-christi* et *Rhamnus*), *Ephedra*, *Acer* et *Jasminum* devient plus important, par ailleurs les *Poaceae* présentent des valeurs maximales (31%).

Groupe d'assemblages polliniques Jw (bois de Juniperus). Ce groupe pollinique est caractérisé par de petits pics de pollen de *Juniperus* et d'autres taxons arbustifs provenant de la zone Ts. Les pollen de *Carpinus* et d'*Alnus* présentent des valeurs accrues, probablement en raison de l'ouverture du milieu qui facilite la pénétration de pollen allochthone transporté par le vent depuis les forêts voisines. Ainsi, l'assemblage pollinique correspondant à cette zone peut ne pas être représentatif des bois de *Juniperus* typiques, tels qu'ils ont été décrits dans le nord-est du Parc (Akhani, 1998).

Groupe d'assemblages polliniques Ss (steppe arbustive). Les pollen arboréens décroissent fortement (jusqu'à moins de 10%), en revanche les taux d'*Artemisia*, Chenopodiaceae et Caryophyllaceae augmentent, par comparaison avec les valeurs atteintes dans le groupe précédent. Un petit pic de Rosaceae est probablement induit par les buissons nains de *Cotoneaster* et de diverses Rosaceae (dont *Crataegus* spp. et *Rosa* spp.) qui poussent dans la région.

Groupe d'assemblages polliniques As (steppe à Artemisia et Stipa). Il est caractérisé par de fortes valeurs d'*Artemisia* (jusqu'à 87%) et l'absence presque totale de pollen arboréen. Les Chenopodiaceae et les Poaceae présentent de très faibles pourcentages.

Relations pluie pollinique-assemblage d'espèces

Assemblage d'espèces

Le plan factoriel 1-2 de l'AFC effectuée sur la matrice de relevés phytoécologiques (Fig. 3) permet de distinguer trois groupes de points d'échantillonnage correspondant à la forêt

(groupe A: relevés 1-11), à toutes les communautés de transition dont les formations à *Acer monspessulanum* subsp. *turcomanicum*, les fruticées et les brousses à *Crataegus* et *Paliurus*, les bois de *Juniperus* et les steppes arbustives (groupe B: relevés 12-16) et les steppes à *Artemisia* (groupe C: relevés 17 et 18). Les axes 1 et 2 de l'AFC expliquent respectivement 17,1% et 11,9% de la variance totale.

Presque tous les relevés qui constituent le groupe A sont situés du côté positif de l'axe 1. Ce groupe est caractérisé par les arbres, les arbustes et les herbacées typiques des forêts planitiaires. Comme le montre la Fig. 3, il existe une variabilité non négligeable entre les différents relevés du groupe A, certainement en raison d'une forte hétérogénéité de la végétation dans cette zone, liée à la diversité des habitats et à la dégradation des milieux sous l'effet de récentes crues et de l'impact des activités humaines. Le groupe B se situe du côté négatif des deux axes de l'AFC. Les relevés appartenant à ce groupe sont principalement composés de taxons arbustifs tels que *Rhamnus*, *Ephedra*, *Juniperus*, *Jasminum*, *Berberis*, *Lonicera* et *Acer monspessulanum*. *Paliurus spina-christi* est une plante caractéristique des communautés de transition qui peut aussi se trouver dans le sous-bois de forêts dégradées (par exemple dans les relevés 2 et 3). Il n'est pas possible de séparer clairement les relevés des bois de *Juniperus* de ceux provenant des fruticées de transition, des brousses et des steppes arbustives, car les bois de *Juniperus* étant entourés de milieux forestiers denses, les vents d'ouest permanents apportent des grains de pollen depuis la zone forestière. Le groupe C réunit des relevés provenant de la zone steppique, il est caractérisé par *Artemisia*, des Chenopodiaceae et des Apiaceae (*Dorema hyrcanum*), ce dernier formant dans le Parc d'importants peuplements au sein des steppes à *Artemisia*.

Pluie pollinique

L'ACP effectuée sur les données polliniques (axe 1 et 2) sépare quatre groupes correspondant aux relevés de la zone forestière (groupe A), de la zone de transition (groupes B et C) et des zones de steppes et de steppes arbustives (groupe D) (Fig. 4a). Les deux premiers axes expliquent 81,8% de l'inertie (variance) totale (axe 1: 64% et axe 2: 17,8%).

Le pollen de *Quercus* est le type pollinique le plus caractéristique du groupe A (relevés 1-9 et 11). Les pollen de *Carpinus*, *Zelkova*, *Alnus*, *Tilia* et *Parrotia* constituent le second élément caractéristique dans la pluie pollinique de la forêt (Fig. 4b). Les pollen de *Sambucus*, *Polygonum*, Apiaceae et Scrophulariaceae jouent aussi un rôle important dans la définition des assemblages polliniques forestiers. Le groupe intermédiaire B (relevés 12 et 13), qui correspond aux communautés arbustives de transition à *Paliurus spina-christi*, est défini par la présence de pollen de plusieurs taxons arbustifs tels que *Paliurus*, *Ephedra* et *Jasminum*, et de taxons herbacés comme les Rubiaceae, *Teucrium*, *Viola*, *Haplophyllum* et *Astragalus*. De plus, le pollen de Poaceae contribue notablement à caractériser ces communautés de transition. Le groupe C réunit les bois de *Juniperus* (relevés 14 et 15). Le pollen d'*Artemisia* est le plus caractéristique des assemblages polliniques du groupe D (relevés 16 à 18), qui rassemble des échantillons provenant des zones de steppes et de steppes arbustives. Les pollen de Caryophyllaceae, Chenopodiaceae, *Centaurea* et *Rheum* caractérisent les assemblages polliniques de la zone de steppes sur la seconde composante importante. Le relevé 10 est isolé, intermédiaire entre les échantillons de forêts et de steppes, car la quantité anormalement élevée de pollen d'*Artemisia* tire ce site forestier vers les steppes à armoises.

Analyse de Co-inertie

Les résultats de l'Analyse de Co-inertie sont présentés sur la Fig. 5. Le coefficient de corrélation entre l'axe 1 (resp. 2) de l'ACP "relevés phytoécologiques" et l'axe 1 (resp. 2) de l'ACP "données polliniques" est $R^2=31,8\%$ (resp. $R^2=16,1\%$). L'Analyse de Co-inertie ($RV=75,60$, $p < 0.001$) montre dans l'ensemble une bonne correspondance entre les assemblages polliniques et les assemblages de plantes, sur chaque site. Les relevés des zones forestières et steppiques présentent la co-inertie maximale entre végétation et pluie pollinique, et les relevés des fruticées de transition présentent la co-inertie minimale, comme le montre la longueur des flèches, plus courtes lorsque la corrélation entre les données polliniques et les données de végétation est plus importante (Fig. 5).

Discussion

Caractérisation des types de végétation par les assemblages polliniques

Les résultats obtenus par les méthodes d'ordination permettent de comparer les principaux types de végétation aux assemblages polliniques. Les ACP et les AFC appliquées aux données polliniques et floristiques permettent de distinguer plus facilement les végétations forestières et steppiques par leurs assemblages polliniques (Fig. 4 et 5). Toutefois, cette distinction est moins facile à établir pour les communautés de transition, comme le montre aussi l'Analyse de Co-inertie où les communautés de transition (relevés 12, 13, 14, 15 et 16) présentent les corrélations pollen-végétation les plus basses (Fig. 5).

Cette étude montre que la caractérisation des types de végétation au moyen des pourcentages polliniques est moins fiable dans les zones de transition que dans les végétations homogènes (forêt ou steppe). Cependant certains échantillons (relevés 2, 3 et 4) montrent de faibles

valeurs de co-inertie, même en zone forestière. Comme on le verra dans le chapitre suivant, ceci peut résulter d'une sous-représentation pollinique de certains taxons dominants, comme *Zelkova carpinifolia* et *Paliurus spina-christi*.

La difficulté de la distinction statistique et de la classification des communautés végétales rencontrées dans la zone de transition est en partie due à leur composition floristique complexe, qui présente une juxtaposition des plantes provenant de domaines phytogéographiques différents. Dans le relevé 10, de petits spécimens de l'espèce mésophile *Zelkova carpinifolia* poussent par exemple à côté d'*Ephedra*, un arbuste nain typiquement xérophile. Les bois ouverts, les brousses et les fruticées qui occupent dans le Parc les habitats de transition entre forêt et steppe peuvent avoir des origines diverses, successions écologiques ou réelles communautés de transition (Akhani, 1998). Même si le Parc national du Golestan a célébré son 50^{ème} anniversaire en 2007, un demi-siècle de protection semble insuffisant pour compenser le long passé d'intenses activités humaines, comme le montrent les nombreux sites archéologiques observés çà et là dans le Parc. De nombreuses communautés de transition identifiées dans le Parc peuvent en fait correspondre à des stades de succession d'une végétation en train de recoloniser des territoires anciennement perturbés.

La situation se complique encore pour les assemblages de pollen de surface car la pluie pollinique n'est pas limitée aux communautés végétales locales. La végétation extra-locale et surtout régionale contribue aussi notablement à la pluie pollinique (Janssen, 1966). À ces facteurs s'ajoute aussi le rôle de la topographie (Markgraf, 1980) et des paramètres microclimatiques. Le Parc présente un relief très accidenté (Fig. 1) qui influe fortement sur la vitesse et l'orientation des vents dominants, facteurs importants dans le transport du pollen et les précipitations. De plus, la plupart des échantillons étudiés ont été collectés dans le fond

d'une vallée bordée de pentes abruptes où les changements altitudinaux de végétation sont très marqués.

Malgré ces difficultés rencontrées dans la distinction statistique des communautés de transition du Parc national du Golestan par la pluie pollinique, les trois communautés végétales de transition traversées par le transect (*Acer monspessulanum*, fruticées et brousses à *Crataegus* et *Paliurus*, bois de *Juniperus* et mosaïque de fruticées et de steppes) peuvent être identifiées par les valeurs légèrement accrues des espèces arbustives dominantes (Fig. 2).

Représentation pollinique des taxons remarquables

La comparaison des pourcentages polliniques et du couvert végétal permet de mieux estimer la représentation pollinique de certains taxons végétaux. Parmi les principales essences présentes dans les sites d'échantillonnage de la zone forestière, il semble que *Zelkova carpinifolia* soit fortement sous-représenté dans les assemblages polliniques de surface. La morphologie du pollen de *Zelkova* est très similaire à celle d'*Ulmus*, cependant les critères morphologiques proposés par Nakagawa *et al.* (1998) et Kvavadze & Connor (2005) et la comparaison avec le matériel de référence du Parc ont permis de distinguer ces deux types polliniques. Le pollen de *Zelkova carpinifolia* peut être distingué d'*Ulmus* par ses dimensions supérieures, la dominance des formes tétrazonopores par rapport aux pentazonopores, l'épaississement de l'exine autour des pores et une sculpture rugueuse plus grossière en vue polaire (Kvavadze & Connor, 2005; Nakagawa *et al.*, 1998). De plus, un autre critère a été évoqué récemment par Kvavadze & Connor (2005): l'exine de *Zelkova carpinifolia* présente une sculpture psilée au niveau des pores. Ce caractère est très pertinent pour identifier le pollen en vue polaire. Nos mesures portant sur 100 grains de pollen de *Zelkova* contenus dans

la collection de référence montrent que 88% des grains possèdent 4 pores, 11% possèdent 5 pores et seulement 1% présentent 3 pores; 76% des grains ont une taille de 34-38 μm . Ces constatations ont été effectuées aussi en Géorgie orientale où *Zelkova* forme des peuplements naturels presque purs (Stuchlik & Kvavadze, 1993; Kvavadze & Connor, 2005). Il faut noter que *Zelkova* constitue aujourd'hui le principal représentant de la famille Ulmaceae dans le Parc. *Ulmus glabra* Huds. est présent depuis l'étage planitiaire jusqu'à l'étage montagnard mais il est bien moins fréquent que *Zelkova*. *Ulmus minor* Mill. est encore moins fréquent, il est limité aux cours d'eau et aux fruticées à *Crataegus* dominant (Akhani, 1998).

La comparaison des pourcentages polliniques avec les abondances de végétation en milieu forestier montre que *Zelkova* est sous-représenté dans la pluie pollinique actuelle d'un facteur > 4 , même sous une canopée fermée où *Zelkova* forme 100% du couvert. Par exemple, dans le relevé 4 qui a été effectué dans un peuplement presque pur de *Zelkova carpinifolia* (strate arborée 100%, strate arbustive 25%), le pourcentage de *Zelkova* atteint à peine 13,5% (Fig. 2). Ceci implique que même de très faibles pourcentages de *Zelkova* dans les diagrammes polliniques peuvent suggérer un rôle significatif de cette essence dans la composition du couvert forestier. Ainsi, des taux atteignant pendant l'Eémien 18% à Castiglione et 32% à Fucino en Italie (Follieri *et al.*, 1986) indiquent que *Zelkova* était une composante majeure des forêts de la Péninsule italienne pendant le dernier interglaciaire.

Les études pluie pollinique/végétation des forêts planitiales hyrcaniennes dans le sud-est de l'Azerbaïdjan (Yazvenko, 1990) ont aussi révélé une très faible dispersion pollinique pour *Zelkova carpinifolia* et *Parrotia persica*. Bien que *Parrotia* soit une importante composante des forêts planitiales du Parc (Akhani, 1998), son pollen a été rarement observé dans les spectres modernes. Cette faible représentation pollinique peut être expliquée au moins

partiellement par la phénologie de cet arbre qui fleurit en février, période où la région enregistre régulièrement un fort enneigement. Il est possible qu'une partie importante du pollen émis soit emportée vers les cours d'eau au moment de la fonte des neiges.

À la différence de *Zelkova* et de *Parrotia*, *Carpinus* et *Quercus* ont une bonne représentation pollinique. *Alnus* semble aussi caractérisé par une très bonne dispersion pollinique. Bien qu'aucun spécimen d'*Alnus* n'ait été identifié à proximité des relevés, son pollen est toujours une composante importante des échantillons de surface, à la fois en forêt et dans les zones de transition. Aujourd'hui, *Alnus glutinosa* forme des peuplements très denses dans certaines forêts riveraines et lieux humides situés le long de la Mer Caspienne (Naqinejad, 2003). Par ailleurs, *Alnus glutinosa* et *A. subcordata* jouent un rôle important dans les forêts riveraines du Parc national du Golestan (Akhani, 1998). Ces deux sources potentielles peuvent expliquer la présence de pollen d'*Alnus* dans les échantillons étudiés. *Carpinus* et *Alnus* présentent une vaste aire MPVC (Maximum Pollen-Vegetation Correlation), ce qui suggère une très bonne dispersion pollinique (Yazvenko, 1990). Les Rosaceae ligneuses entomogames telles que *Crataegus*, *Prunus*, *Pyrus*, *Cerasus* et *Cotoneaster* se traduisent par d'insignifiants pourcentages dans les spectres polliniques de surface, bien qu'elles soient présentes dans la majorité des relevés dans la zone forestière. La reproduction entomogame de ces Rosaceae ligneuses est probablement à l'origine de cette sous-représentation, qui a également été mise en évidence dans l'ouest de l'Iran et sur le plateau anatolien (Wright *et al.*, 1967; Woldring et Bottema, 2001/2002). C'est aussi le cas d'*Acer* et de *Fraxinus*, qui sont fortement sous-représentés dans les échantillons de surface malgré leur importance dans le couvert forestier (relevé 6, Tableau 1). Les aires MPVC obtenues pour ces deux taxons dans les forêts hyrcaniennes planitiaires sont petites (20m x 20 m) et traduisent leur faible représentation dans la pluie pollinique (Yazvenko, 1990). La faible représentation pollinique des espèces les

plus xérophiles d'*Acer* a aussi été observée dans les bois ouverts d'Anatolie (van Zeist *et al.*, 1970).

Il a été démontré dans le passé que *Juniperus* est relativement sous-représenté dans la pluie pollinique lorsqu'il forme des peuplements mixtes avec *Quercus* (van Zeist *et al.*, 1970). Les valeurs relativement basses de pollen de *Juniperus* dans les relevés 12 et 13 (Tableau 1; Fig. 2) pourraient suggérer que ce taxon est sous-représenté dans les échantillons polliniques de surface, à la fois dans les peuplements purs et dans les peuplements mixtes. Des échantillons collectés dans de vastes peuplements homogènes de *Juniperus* seraient nécessaires pour confirmer cette hypothèse.

L'un des résultats majeurs de cette étude est que certains arbustes comme *Berberis*, pollinisés par les insectes, sont presque totalement absents dans la pluie pollinique alors qu'ils sont très fréquents dans le couvert végétal (relevés 12 et 14). Les arbustes *Paliurus*, *Rhamnus*, *Jasminum*, *Colutea*, *Lonicera* et *Cotoneaster* sont un peu mieux représentés dans la pluie pollinique mais avec des taux toujours très bas. De faibles taux de *Paliurus spina-christi* et *Rhamnus (R. kurdica)* ont aussi été signalées du sud-est de la Turquie (van Zeist *et al.*, 1970). *Ephedra* présente une production pollinique modérée mais une excellente dispersion, puisque de faibles taux peuvent être trouvés même dans les régions forestières du Parc. Cette bonne production et dispersion pollinique a aussi été signalée des régions semi-arides d'Iran et du nord-ouest de la Chine (Moore & Stevenson, 1982; Herzsuh *et al.*, 2006). L'extrême sur-représentation pollinique d'*Artemisia* est bien connue (Moore & Stevenson, 1982; El-Moslimany, 1987), elle est manifeste dans notre étude comme en témoignent les taux extrêmement élevés enregistrés dans les steppes et les steppes arbustives, même dans les lieux où *Artemisia* n'est pas particulièrement abondant.

Conclusions

Les patrons de végétation sont globalement bien reflétés par la pluie pollinique actuelle. Les patrons et les gradients observés dans les caractéristiques physionomiques et floristiques de la végétation de la partie centrale du Parc national du Golestan sont reflétés par la pluie pollinique actuelle. Les méthodes numériques offrent un outil complémentaire d'approche semi-quantitative dans la perception de ces patrons et gradients, et facilitent la comparaison des deux jeux de données. L'Analyse de Co-inertie, encore peu utilisée, s'est avérée une bonne méthode dans l'analyse fine des correspondances pluie pollinique-végétation. Les analyses descriptives comme les analyses numériques indiquent que la forêt hyrcanienne planitiaire du Parc peut être caractérisée par des assemblages polliniques dominés par *Quercus*, *Carpinus betulus* et *Zelkova carpinifolia*, et dans une moindre mesure par *Alnus*, *Tilia* et *Parrotia persica*. La représentation pollinique de deux essences relictées, *Zelkova carpinifolia* et *Parrotia persica*, est fortement sous-représentée dans les échantillons actuels. La pluie pollinique analysée dans les communautés de transition (comme les brousses à *Acer monspessulanum*, *Crataegus* et *Paliurus*, les bois de *Juniperus excelsa* et les steppes arbustives à *Cotoneaster*) reflète moins bien les types de végétation productrices. Ceci est probablement dû à la nature composite de ces communautés sur le plan phytogéographique, à la sous-représentation de nombreuses espèces dominantes arbustives comme *Paliurus*, *Rhamnus*, *Acer monspessulanum*, *Crataegus*, *Berberis*, *Cotoneaster*, etc, et à la nature transitoire de beaucoup de ces communautés, qui correspondent à divers stades de succession après une déprise succédant à une longue période d'impact anthropique intense sur la végétation et les paysages. Certains arbres et arbustes entomogames tels que les Rosaceae, *Acer monspessulanum* et *Berberis* sont extrêmement sous-représentés dans la pluie pollinique.

De plus, les steppes arbustives à *Cotoneaster*, les steppes d'altitude à *Artemisia* émettent des quantités importantes de pollen d'*Artemisia* qui peuvent masquer la production pollinique relativement basse de ces communautés.

Le Parc national du Golestan est l'une des rares zones protégées du Proche-Orient présentant une large gamme de formations végétales non perturbées et d'écotones d'origine variée, dans des contextes climatiques et phytogéographiques diversifiés. Des recherches plus poussées portant sur les relations pluie pollinique-végétation sur l'ensemble du Parc seraient susceptibles d'apporter des données précieuses aux palynologues pour la reconstruction des anciennes végétations et des anciens climats dans cette région du Proche-Orient. Elles pourraient aussi contribuer à améliorer l'interprétation de futurs diagrammes polliniques du sud de la Caspienne et des régions semi-arides voisines. Ce premier travail d'échantillonnage de surface étant loin d'explorer la diversité de l'ensemble des écosystèmes hyrcaniens, il est prévu de le poursuivre dans un proche avenir.

Remerciements

Les auteurs remercient le Service culturel de l'Ambassade de France à Téhéran pour l'aide financière qui a permis de réaliser les campagnes de terrain et pour l'attribution en 2003 d'une bourse MSc au premier auteur. Cette étude a également été financée par le Research Council University of Tehran en tant que projet de recherches "Geobotanical Studies in Different Parts of Iran". Nous sommes reconnaissants à Yusef Ajani et Jalil Noroozi pour leur assistance sur le terrain et leur aide dans la réalisation des relevés floristiques. Nous remercions également le Département de l'Environnement iranien qui a délivré toutes les autorisations nécessaires et

qui a fourni l'aide logistique, ainsi que le Directeur et le personnel du Parc pour leur aide constante, en particulier les gardes qui nous ont aidé sur le terrain.

Références

- Akhani H., 1998. Plant biodiversity of Golestan National Park, Iran. *Stapfia*, 53: 1-411.
- Akhani H. & Ziegler H., 2002. Photosynthetic pathways and habitats of grasses in Golestan National Park (NE Iran), with an emphasis on the C₄-grass dominated rock communities. *Phytocoenologia*, 32: 455-501.
- Beer R., Tinner W., Carraro G. & Grisa E., 2007. Pollen representation in surface samples of the *Juniperus*, *Picea* and *Juglans* forest belts of Kyrgyzstan, central Asia. *The Holocene*, 17: 599-611.
- Beug H.-J., 2004. *Leitfaden der Pollenbestimmung für Mitteleuropa und angrenzenden Gebiete*. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München. 542 p.
- Bottema S. & Barkoudah Y., 1979. Modern pollen precipitation in Syria and Lebanon and its relation to vegetation. *Pollen et Spores*, 21: 427-480.
- Braun-Blanquet J., 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. neu bearb. Aufl. Springer. Berlin, Wien, New York. 865 p.
- Budnar-Tregubov A., 1972. Les reliques de la flore tertiaire en Iran, Études sur le Quaternaire dans le Monde, 8^{ème} Congrès de l'Union Internationale pour l'Étude du Quaternaire, INQUA, Paris, 1969: 317-332.
- Davis C.P. & Fall P.L., 2001. Modern pollen precipitation from an elevational transect in central Jordan and its relationship to vegetation. *J. biogeogr.*, 28: 1195-1210.
- Davis O.K., 1983/1984. Pollen frequencies reflect vegetation patterns in a Great Basin (U.S.A.) mountain range. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 40: 295-315.

- Dolédec S. & Chessel A., 1994. Co-inertia analysis: an alternative method for studying species-environment relationships. *Freshwater Biol.*, 31: 277-294.
- El-Moslimany A.P., 1987. The late Pleistocene climates of the Lake Zeribar region (Kurdistan, western Iran) deduced from the ecology and pollen production of non-arboreal vegetation. *Vegetatio*, 72: 131-139.
- Faegri K. & Iversen J., 1989. *Textbook of Pollen Analysis*. Wiley, Chichester. 328 p.
- Follieri M., Magri D. & Sadori L., 1986. Late Pleistocene *Zelkova* extinction in Central Italy. *New Phytologist*, 103: 269– 273.
- Goeury C., 1997. GpalWin: gestion, traitement et représentation des données de la paléoécologie, Actes du XV^{ème} Symposium de l'Association des Palynologues de Langue Française, Lyon, pp. 1-31.
- Heim J., 1970. *Les relations entre les spectres polliniques récents et la végétation actuelle en Europe occidentale*. Université de Louvain. 181 p.
- Herzschuh U., Kürschner H., Battarbee R. & Holmes J., 2006. Desert plant pollen production and a 160-year record of vegetation and climate change on the Alashan Plateau, NW China. *Veget. Hist. Archaeobot.*, 15: 181-190
- Janssen C.R., 1966. Recent pollen spectra from the deciduous and coniferous-deciduous forests of northeastern Minnesota: a study in pollen dispersal. *Ecol.*, 47: 804-825.
- Klein J.-C., 1994. *La végétation altitudinale de l'Alborz Central (Iran)*. Institut Français de Recherche en Iran, Téhéran. 376 p.
- Kvavadze E.V. & Stuchlik L., 2002. Relationship between biodiversity of recent pollen spectra and vegetation of beech forests in Caucasus and Carpathian Mountains. *Acta Palaeobot.*, 42: 63-92.

- Kvavadze E.V. & Connor S.E., 2005. *Zelkova carpinifolia* (Pallas) K. Koch in Holocene sediments of Georgia - an indicator of climatic optima. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 133: 69-89.
- Leestmans R., 2005. Le refuge caspien et son importance en biogéographie. *Linn. Belg.* 10: 97-102.
- Leroy S. & Roiron P., 1996. Final Pliocene macro and micro floras of the palaeovalley of Bernasso (Escandorgue, France). *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 94: 295-328.
- Leroy A.G.S. & Arpe K., 2007. Glacial refugia for summer-green trees in Europe and south-west Asia as proposed by ECHAM3 time-slice atmospheric model simulations. *J. Biogeogr.*, Doi N°: 10.1111/j.1365-2699.2007.01754.x.
- Liu H., Cui H., Pott R. & Speier, M., 1999. The surface pollen of the woodland-steppe ecotone in southeastern Mongolia, China. *Rev. Palaeobot. and Palynol.*, 105: 237-250.
- Markgraf V., 1980. Pollen dispersal in a mountain area. *Grana*, 19: 127-146.
- Moore P.D. & Stevenson A.G., 1982. Pollen studies in dry environments with particular reference to Turan. In: Spooner B. & Mani H.S. (eds.), *Desertification and development: Dry land ecology in social perspective*. Academic Press, London: 249-268.
- Moore P.D., Webb J.A. & Collinson M.E., 1991. *Pollen analysis*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 216 p.
- Nakagawa T., Garfi G., Reille M. et Verlaque R., 1998. Pollen morphology of *Zelkova sicula* (Ulmaceae), a recently discovered relict species of the European Tertiary flora: description, chromosomal relevance, and palaeobotanical significance. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 100: 27-37.

- Naqinejad A.R., 2003. *The study of forest communities of common alder (Alnus glutinosa ssp. barbata) in the lowland and submountain forests of northern Iran*. MSc thesis, University of Tehran (en persan).
- Neilson R.P., 1993. Transient ecotone response to climatic change; some conceptual and modelling approaches. *Ecol. Appl.*, 3: 385-395.
- Ramezani E., Marvie Mohadjer M.R., Knapp H.-D., Ahmadi H. & Joosten H., 2008. The late-Holocene vegetation history of the Central Caspian (Hyrcanian) forests of northern Iran. *The Holocene*, Doi N°: 10.1177/0959683608086768.
- R Development Core Team, 2006. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org>.
- Reille M., 1992. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord*. Laboratoire de Botanique historique et de Palynologie, Marseille. 520 p.
- Reille M., 1995. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord, Supplément 1*. Laboratoire de Botanique historique et de Palynologie, Marseille. 327 p.
- Reille M., 1998. *Pollen et spores d'Europe et d'Afrique du Nord, Supplément 2*. Laboratoire de Botanique historique et de Palynologie, Marseille. 536 p.
- Saadi F. & Bernard J., 1991. Rapport entre la pluie pollinique actuelle, le climat et la végétation dans les steppes à *Artemisia* et les milieux limitrophes au Maroc. In: Heine K. (ed.), *Palaeoecology of Africa and the surrounding islands*. A.A. Balkema, Rotterdam: 67-86.
- Sales F. & Hedge I.C., 1996. Biogeographical aspects of selected SW Asiatic woody taxa. *Naturhist. Mus.*, 98 B Suppl.: 149-161.
- Stuchlik L. & Kvavadze E., 1993. Spore–pollen spectra of surface samples from *Zelkova* forest in the Babaneuri Reservation. *Acta Palaeobotanica*, 33: 357– 364.

- ter Braak C.J.F., 1995. Chapter 5: Ordination. *In*: ter Braak J. R.H.G. & Van Tongeren C.J.F., O.F.R. (eds.), *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge: 91-173.
- ter Braak C.J.F. et Smilauer P., 1998. CANOCO reference manual and user's guide to CANOCO for Windows: software for canonical community ordinations (version 4). Microcomputer power, Ithaca, 352 p.
- Van Zeist W., Timmers R.W. et Bottema S., 1970. Studies of modern and Holocene pollen precipitation in southeastern Turkey. *Palaeohistoria*, 14: 19-39.
- Vincens A., Dubois M.A., Guillet, B., Achoundong G., Buchet G., Kamgang Kabeyene Beyala V., de Namur C. & Riera, B., 2000. Pollen rain-vegetation relationships along a forest-savanna transect in southeastern Cameroon. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 110: 191-208.
- Woldring H. & Bottema S., 2001/2002. The vegetation history of east-central Anatolia in relation to archaeology: the Eski Acigöl pollen evidence compared with the Near Eastern Environment. *Palaeohistoria*, 43/44: 1-34.
- Wright H.E., Jr., McAndrews J.H. et van Zeist W., 1967. Modern pollen rain in western Iran, and its relation to plant geography and Quaternary vegetation history. *J. Ecol.*, 55: 415-443.
- Yazvenko S.B., 1991. Modern pollen-vegetation relationships on the Southeast Caucasus. *Grana*, 30: 350-356.

Légende du Tableau

Tableau 1. Communautés végétales, habitats et situation des relevés de végétation effectués au Parc national du Golestan et correspondants aux échantillons polliniques de surface.

Tableau 2. Relevés de végétation. Les chiffres représentent la dominance de chaque taxon dans le relevé. Le premier chiffre indique sa dominance dans la strate arborescente, le deuxième indique sa dominance dans la strate arbustive et le troisième indique sa dominance dans la strate herbacée. Lorsqu'il y a 4 chiffres, le premier concerne la strate arborescente 1, le second la strate arborescente 2. La nomenclature est tirée d'Akhani (1998). L'échelle utilisée pour exprimer les abondances est celle de Braun-Blanquet (1964), avec 0 indiquant l'absence des taxons dans les strates.

Légende des Figures

Figure 1. Le Parc national du Golestan (NE Iran) et les points d'échantillonnage (d'après Akhani, 1998).

Figure 2. Diagramme pollinique des échantillons de surface actuels dans le Parc national du Golestan (NE Iran).

Figure 3. Plans factoriels 1-2 des relevés (a) et espèces végétales (b) de l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) effectuée sur la matrice de relevés de végétation (Tableaux 1 et 2).

Figure 4. Plans factoriels 1-2 des sites de prélèvements (a) et des taxons polliniques (b) de l'Analyse en Composantes Principales (ACP) effectuée sur la matrice d'assemblages polliniques (Tableau 1).

Figure 5. Plan factoriel 1-2 des relevés de l'Analyse de Co-inertie entre la pluie pollinique et la végétation dans les sites d'échantillonnage (RV: 75,60, $p < 0.001$). Les flèches plus courtes correspondent aux relevés pour lesquels les correspondances "pluie pollinique-végétation" sont les meilleures.