



ELSEVIER

Available online at www.sciencedirect.com

SCIENCE @ DIRECT®

C. R. Biologies 327 (2004) 381–388



Écologie / Ecology

Dynamique tardiglaciaire et holocène de la végétation à l'étage montagnard dans les Pyrénées centrales

Sandrine Aubert^{a,*}, Jean-Marc Belet^a, Anne Bouchette^a, Thierry Otto^a,
Jean-Jacques Dedoubat^a, Michel Fontugne^b, Guy Jalut^a

^a Laboratoire « Dynamique de la biodiversité », UMR Ladybio, université Paul-Sabatier–Toulouse-3, 29, rue Jeanne-Marvig, BP 4349, 31055 Toulouse cedex 4, France

^b Laboratoire des sciences du climat et de l'environnement (LSCE), UMR1572, Commissariat à l'énergie atomique, Orme des Merisiers, bât 709, Saclay, 91191 Gif-sur-Yvette cedex, France

Reçu le 25 juillet 2003 ; accepté après révision le 10 février 2004

Présenté par Michel Thellier

Résumé

Nous présentons l'analyse pollinique de la séquence sédimentaire du site montagnard de La Pouretère (1720 m) dans la vallée du Marcadau (Pyrénées centrales). Six dates ¹⁴C étayent la chronologie de la mise en place des communautés végétales. L'analyse de macrorestes, de stomates et d'amas polliniques, ainsi que l'utilisation des influx polliniques, permettent de préciser la dynamique d'espèces montagnardes telles que *Pinus* et plus particulièrement *Abies*, ainsi que le rôle de *Betula* au début du Postglaciaire. **Pour citer cet article :** S. Aubert et al., C. R. Biologies 327 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

Lateglacial and Holocene vegetation history in the mountain range of central Pyrenees. We present the pollen analysis of a new sedimentary sequence taken at La Pouretère (1720 m), in the mountain vegetation zone of the Marcadau valley (central Pyrenees). The Lateglacial and Holocene chronology is supported by six ¹⁴C-dating results. The complementary analysis of some vegetal macroremains, stomata, pollen-clusters and the use of pollen influx allows us to elucidate the dynamic of mountain species such as *Pinus* and specially *Abies* but also to infer the unusual part played by *Betula* at the beginning of the Postglacial period. **To cite this article :** S. Aubert et al., C. R. Biologies 327 (2004).

© 2004 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots-clés : Pyrénées centrales ; Tardiglaciaire ; Holocène ; histoire de la végétation ; palynologie

Keywords : central Pyrenees; Lateglacial; Holocene; vegetation history; palynology

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : aubert@cict.fr (S. Aubert).

Abridged English version

The palaeoecological study of the French Pyrenees is incomplete in two ways: there are few studies both on mountainous sites and in the central part of the chain.

La Pouretère is an infilled lake located at the limit of mountainous and sub-alpine vegetation belts (1720 m) in the Marcadau valley within the central Pyrenees.

The sedimentary sequence has been analysed for pollen and stomata and in some levels for macroremains. The results are presented in a simplified form as a relative frequency diagram with stomata and macroremains plotted on. Six ^{14}C dating measurements were performed, which support the Lateglacial and Holocene chronology. The new data, in total accordance with previous piedmont regional studies, complete our knowledge of the vegetation history at medium and high elevation.

During the Bölling/Alleröd period, from $13\,000 \pm 120$ BP, trees were absent around the site except *Juniperus* and *Salix* shrubs. During the Younger Dryas, *Artemisia* and the other heliophilous taxa spread out noticeably. At the beginning of the Postglacial period, trees were still absent near the site. *Betula* was the first to reach La Pouretère surroundings during the Boreal, around 8900 BP. Pollen concentration, pollen clusters and macroremains, as found in another site in a nearby central Pyrenees valley (Estibère), demonstrate that *Betula* remained the principal altitudinal forest component until 5000 BP. *Pinus* arrived only around 8300 BP, as inferred by pollen concentration, stomata and macroremains data.

The abundance of *Betula* is recorded in the central part of the Pyrenees, from the Garonne Valley to the 'Gave de Pau' (Ulès, Estibère, La Pouretère). According to modern ecological studies in high latitudinal and altitudinal areas, it suggests that some climatic characteristics differ from those of the following *Pinus* extension phase: snowfalls were abundant, temperatures were colder at the beginning and at the end of the vegetation period, whereas the summer temperatures were higher. Those characteristics are in accordance with climatic hypothesis inferred from studies upon general orbital parameters changes and upon raininess on the Mediterranean area.

Despite first occurrences of *Abies* during the Lateglacial (LPAZ Po3) and the Boreal (LPAZ Po8), a regular presence is noticed near 6400 BP (LPAZ Po9). The beginning of the curve is dated 4860 ± 150 BP. It is later than in the eastern part of the Pyrenees, but comparable with data from the Garonne Valley (Barbazan, central Pyrenees) and the Ossau valley (Estarrès, western Pyrenees). The early presence of pollen of *Abies* in the studied sites suggests the possible existence of refuges for this tree in the northwestern Pyrenean piedmont.

Afterwards, the vegetation changes are strongly influenced by human activities within the valley.

1. Introduction

Dans le versant nord des Pyrénées, d'ouest en est de la chaîne, les étapes de la déglaciation et de la mise en place de la couverture végétale sont de mieux en mieux connues et datées. Néanmoins, excepté dans les Pyrénées orientales, les zones d'altitudes ont été peu étudiées à ce jour. La présente étude vise à combler en partie cette lacune.

Le site montagnard de La Pouretère (1720 m), étudié dans le cadre d'un programme de recherche consacré aux fluctuations de la limite supérieure de la forêt, permet de retracer les étapes de la dynamique de la

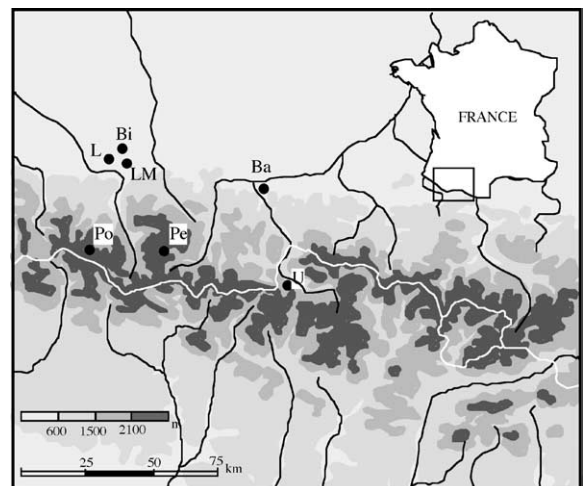


Fig. 1. Localisation des sites mentionnés dans le texte. Po : Pouretère, Pe : Pé d'Estibère, Bi : Biscaye, LM : Le Monge, L : Lourdes, Ba : Barbazan, U : Ulès.

végétation dans un haut bassin de la partie centrale du versant nord-pyrénéen : la vallée du Marcadau (Parc national des Pyrénées, Hautes-Pyrénées) (Fig. 1).

Dans les Pyrénées centrales, au niveau des étages montagnard et subalpin, la vallée du Marcadau est exceptionnelle de par le rôle joué à la fois par le pin sylvestre (*Pinus sylvestris* L.) et par son hybride avec le pin à crochets (*P. uncinata* Mill ex Mirb) : le pin de Bouget (*P. bougetii*). Le laquet de la Pourêtère occupe une dépression au sein d'une sapinière (*Abies alba* Mill.), dans laquelle s'observent déjà *P. uncinata* et *P. sylvestris*. Le sondage a été effectué dans la partie sud de la tourbière, à environ 2 m du bord externe de la cuvette.

La localisation de notre site d'étude permet d'élucider la dynamique des espèces montagnardes actuelles, *Pinus* et *Abies*, dans cette partie ouest des Pyrénées centrales et depuis le retrait des glaciers. À la lumière des travaux palynologiques de David [1,2] dans les Alpes, et des recherches phytosociologiques de Grüber [3] dans les Pyrénées, nous avons été attentifs au rôle joué par le bouleau dans la mise en place de la couverture végétale.

2. Méthode

2.1. Analyse pollinique

La séquence a été prélevée à l'aide d'un carottier russe [4]. Le traitement chimique des échantillons comprend classiquement des phases d'élimination de la matière minérale (HF), puis de la matière organique. Dans chaque niveau, au minimum 300 grains de pollen de végétaux terrestres ont été comptés et/ou 20 taxa déterminés [5]. Après analyse, chaque lame a été intégralement observée pour chercher les taxa rares. Le diagramme pollinique en fréquences relatives est établi grâce à un programme mis au point au laboratoire (Fig. 2). Les fréquences relatives sont calculées à partir d'une somme de base excluant les pollens des plantes aquatiques et les spores. Les fréquences inférieures à 1 % sont représentées par un point. Les assemblages polliniques caractérisant les zones d'assemblages polliniques locales (ZAPL) sont présentés sur la droite du diagramme (Fig. 2).

2.2. Macrorestes

Certains macrorestes ont été prélevés pendant l'échantillonnage pollinique et déterminés. Leur présence est signalée près de la courbe pollinique du taxon.

Certains macrorestes végétaux ont été sélectionnés pour des datations AMS.

2.3. Stomates et amas polliniques

Les stomates de gymnospermes ont été recherchés, déterminés et comptés dans les lames d'analyse pollinique. Par ailleurs, nous avons recherché et compté les amas polliniques [6]. Notre analyse préalable du rapport actuel végétation/pluie pollinique nous a montré, en effet, l'existence d'une relation forte entre l'abondance des amas et la présence locale du taxon correspondant [7]. Stomates et amas sont notés près de la courbe pollinique du taxon concerné (Fig. 2).

2.4. Datations

Dans le texte, les âges ^{14}C conventionnels sont exprimés par rapport au calendrier radiocarbone en années BP. Les mesures et les âges calibrés en années BP sont présentés dans le Tableau 1.

3. Résultats et discussion

Les données restituent les événements régionaux majeurs de l'histoire de la végétation décrits lors des travaux antérieurs effectués en plaine [8–10].

Dès le Tardiglaciaire, on note cependant des particularités liées à l'altitude du site. La date de la base du sondage, $13\,000 \pm 120$ BP est peu informative au regard des événements polliniques, mais nous l'avons conservée comme base de notre échelle chronologique après confrontation avec les données précédemment publiées [8–10]. La chronozone Bölling–Alleröd (ZAPL Po1–Po2–Po3) est caractérisée par les taux peu élevés et les faibles concentrations polliniques de *Pinus* et de *Betula* (Fig. 3). Ils suggèrent que la place du pin dans le paysage local est faible, et l'on peut même considérer qu'ils reflètent sans doute en partie les peuplements de plaine. Toutefois, la présence locale du pin ne saurait être ignorée, du fait de la présence d'amas polliniques. Leur dispersion limitée ren-

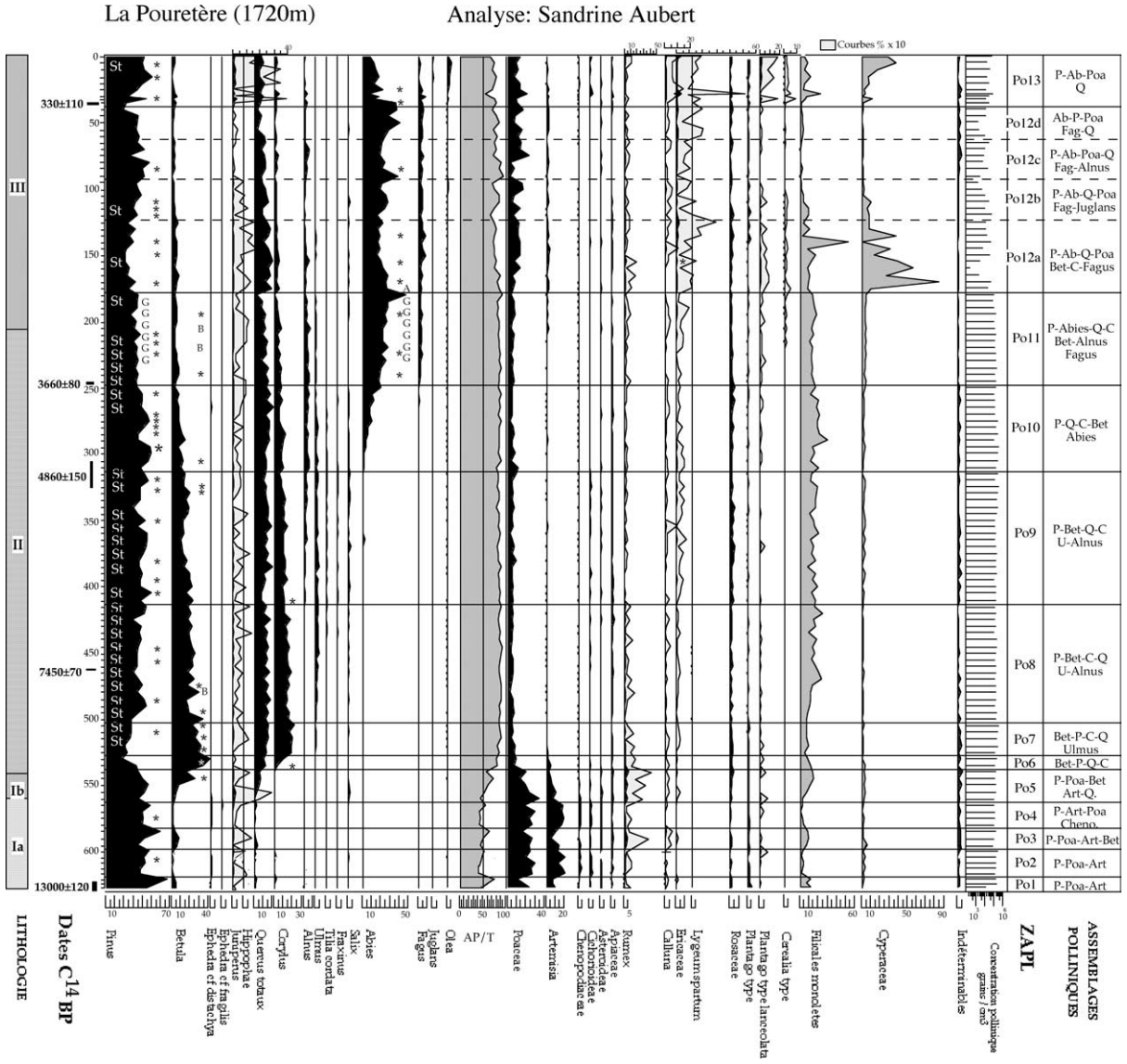


Fig. 2. Diagramme pollinique simplifié en fréquences relatives. La Pouretère. Les macrorestes sont figurés par une lettre sur la courbe du taxon (B pour bois, A pour aiguille, G pour graine et St pour stomate), les amas polliniques par une étoile. Les courbes en grisé sont multipliées par 10. Les rectangles noirs indiquent l'épaisseur des niveaux datés. Lithologie : Ia–b : limono-sableux organique, II : limono-sableux, III : tourbe fibreuse.

force en effet cette hypothèse. La couverture végétale paraît donc faiblement boisée, dominées par les Poacées et des taxons à affinité steppique, comme les Chénopodiacées et *Artemisia*. De plus, *Juniperus*, et quelques *Salix*, constituent sans doute une strate arbustive éparses. La ZAPL Po3 semble contemporaine de l'optimum Alleröd. Elle correspond, à la fois en

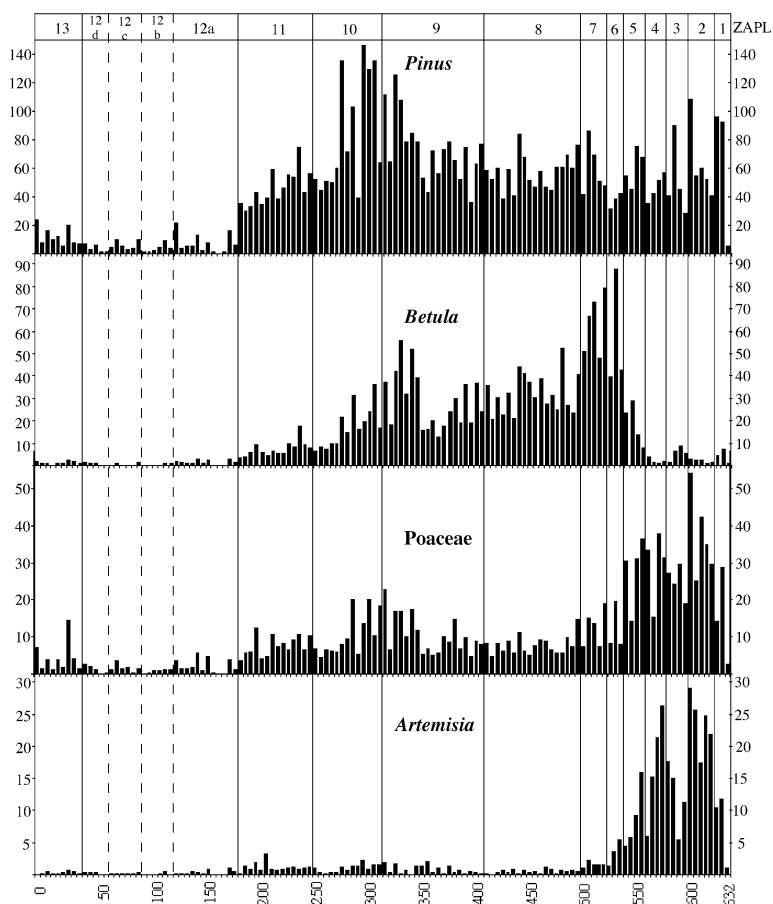
fréquences relatives et en concentrations polliniques, à un net recul des *Artemisia* et, dans une moindre mesure, des Poacées.

Postérieurement, la LPAZ Po4 correspond au Dryas récent, enregistré plus nettement que dans les données de plaine [10]. On observe une nette reprise des herbacées et en particulier des steppiques, ainsi qu'un

Tableau 1

Datations ^{14}C . L'âge calibré à 2σ a été obtenu par le logiciel CALIB rev. 4.3 de l'université de Washington (M. Stuiver et al., [11])

Échantillon	Site	Prof.	Matériel daté	Âges ^{14}C BP	\pm	Âge calibré BP
UGRA 539	Po	34–35	tourbe	330	± 110	545–71
Gif 99234	Po	245	bois	3660	± 80	4235–3725
UGRA 538	Po	305–325	gyttja	4860	± 150	5930–5089
Gif 99235	Po	463	bois	7450	± 70	8387–8058
Gif 99096	Po	630–634	argiles	13000	± 120	16119–14539
UGRA 540	PA	630–640	gyttja	9120	± 180	10742–9697

Fig. 3. Concentrations polliniques de taxa choisis exprimées en 10^3 grains cm^{-3} selon des profondeurs en cm.

recul de *Betula*, de *Pinus* et de *Juniperus*. À l'altitude du site, la fin de cet épisode est marquée par le recul des herbacées et par un développement de *Juniperus* et de *Salix* antérieur au développement de *Betula*. L'amélioration climatique soulignée par ces changements de la végétation se traduit également par un enrichissement des sédiments en matière organique

(transition entre unité Ia et Ib). Ses concentrations polliniques restant très faibles, il semble que *Betula* n'ait pas encore atteint l'altitude du site. La date du début de la courbe de *Corylus* dans un sondage proche de la même vallée, situé à l'étage montagnard (Le Paradis, 1619 m) [7] est de 9120 ± 180 BP. Après calibration [11], cette date est similaire à celles

obtenues pour le même événement, à basse altitude, dans la tourbière du Monge [10].

C'est au Boréal, vers 8900 BP (ZAPL Po6), que les taux, les amas et les concentrations polliniques de *Betula* permettent d'envisager la présence locale de cet arbre. Ce résultat confirme ceux obtenus dans une autre vallée des Pyrénées centrales, dont les caractéristiques climatiques sont proches de celles de la vallée du Marcadau : le vallon d'Estibère [12]. Dans cette haute vallée, des macrorestes de bouleaux trouvés à 2100 m d'altitude (Pé d'Estibère) dès 9600 BP attestent la présence locale du taxon, qui présente également des taux élevés. Le climat océanique d'abri [13] commun aux deux vallées peut expliquer cette convergence. Le bouleau joue un rôle également prépondérant dans la haute vallée de la Garonne (Ulès, 1650 m, val d'Aran, versant nord pyrénéen espagnol) [14,15], qui présente des caractéristiques climatiques similaires [13]. Ce rôle prépondérant du bouleau en altitude, plusieurs fois souligné dans le massif alpin [2,16–18], semble caractéristique des hautes vallées de la partie centrale des Pyrénées. Ce n'est que vers 8300 BP que *Pinus* se rapproche de l'altitude de notre site. Sa présence est attestée par une augmentation significative des concentrations polliniques, des concentrations absolues de stomates de Gymnospermes et d'amas polliniques de *Pinus* (ZAPL Po7).

La connaissance des espèces impliquées permettrait de préciser les caractéristiques climatiques locales. Les stomates de pin comptés ne peuvent être déterminés jusqu'à l'espèce, et seules les études régionales présentant des analyses de macrorestes végétaux ou de charbons peuvent situer les espèces en place. D'après ces données, les deux espèces *P. uncinata* et *P. sylvestris* sont représentées dans les Pyrénées depuis le Tardiglaciaire. À Belvis (960 m d'altitude, Aude, plateau de Sault, Pyrénées orientales), des charbons de bois de ces espèces ont été datés à 12 270 BP [19]. À la Balma Margineda (960 m d'altitude, Andorre, Pyrénées méditerranéennes), on observe également des charbons des deux espèces, et ce dès 11 000 BP [20]. Il en est de même pour les espèces de bouleau. Au Tardiglaciaire, la détermination des macrorestes et des charbons s'arrête au genre *Betula*. Ce n'est qu'au début du Postglaciaire que les macrorestes ont pu être déterminés, jusqu'aux types *B. pubescens* ou *B. pendula*. Mais les deux espèces sont présentes simultanément (Ulès [14,15], Pé d'Estibère [12]). Les données

régionales ne nous permettent donc pas de statuer sur la migration éventuellement différenciée des espèces de ces deux genres, qui nous permettrait de conclure quant aux conditions climatiques locales.

Seule l'opposition *Betula–Pinus* peut donc nous permettre d'interpréter nos résultats en termes climatiques. Si l'on se réfère aux travaux effectués en Scandinavie dans la zone actuelle de transition à *Betula* et la forêt à *P. sylvestris* [21], le caractère climatique déterminant la distribution des deux espèces semble être l'enneigement hivernal. *Betula* supporte les contraintes d'un enneigement précoce, lourd et long, tandis que ces conditions sont défavorables à *Pinus sylvestris*. D'après des travaux pyrénéens [22], ces conditions sont également défavorables à *P. uncinata*, qui est alors remplacé (dans la partie nord-ouest du val d'Aran, dans cet exemple) par une association d'arbres à feuillage caduc (*B. pubescens*, *B. pendula* et *Sorbus aucuparia*). On peut alors supposer que dans les vallées concernées (Marcadau, Estibère, val d'Aran), les conditions climatiques du début du postglaciaire, notamment l'enneigement hivernal, ont été favorables à *Betula*, qui actuellement présente la plus grande amplitude écologique. Les précipitations neigeuses hivernales importantes, couplées à des températures plus froides, au début et à la fin de la période de végétation, ont pu être défavorables à *Pinus*, malgré des températures estivales accrues par rapport au Tardiglaciaire. Cette hypothèse est renforcée par les travaux de Kutzbach et Guetter [23], qui concluent, au Préboréal, à une amplitude thermique maximale (radiation solaire en été > 8%, radiation hiver < 8%) et par les recherches menées en Méditerranée, qui concluent, pour la même période, à une augmentation des précipitations continentales liées au réchauffement des eaux de surface de la mer [24,25]. Ce n'est qu'après 8000 BP que, les conditions climatiques permettant aux peuplements de s'affermir, la distribution locale de la neige est modifiée. *Pinus* prend alors peu à peu une place prépondérante.

Les premières occurrences polliniques régulières d'*Abies* datent de 6400 BP (Po9), mais les premiers pollens sont observés dans des sédiments du Tardiglaciaire (Po3) et du Boréal (Po8). Le début de la courbe continue est daté à 4860 ± 150 BP. Le remplacement de la pinède par la sapinière se fait assez progressivement, puis l'optimum de la sapinière au niveau du site survient entre 3660 et 2650 BP, ainsi que l'attestent

les pourcentages, les macrorestes et les concentrations polliniques. Ce développement est récent au regard de la dynamique du taxon dans les Pyrénées orientales, où la courbe continue du taxon débute vers 8250 BP [26]. Mais il est comparable à celui observé à l'est, dans le piémont de la vallée de la Garonne (Barbazan, Pyrénées centrales) [27], et à l'ouest, dans la basse vallée d'Ossau (Pyrénées occidentales), à Estarrès (356 m d'altitude ; 4860 ± 70 BP, GIF 7071) [28]. La présence de pollen d'*Abies* au Tardiglaciaire et au Boréal dans le Marcadau ou pendant le Pré-Boréal dans la vallée de la Garonne (Barbazan) et, enfin, plus à l'ouest dans les Pyrénées occidentales (Estarrès) nous conduisent à envisager sur le piémont nord pyrénéen l'existence de refuges würmiens multiples, comparables à celui décrit dans la partie orientale de la chaîne (charbons de bois [19]), ce qui s'oppose à l'hypothèse d'une migration est-ouest de ce taxon.

Conformément aux données régionales, la date 3660 ± 80 BP (ZAPL Po11) correspond au début de la courbe continue de *Fagus*, qui marque le développement des hêtraies aux altitudes inférieures.

À partir de 2650 BP, les influx polliniques de tous les taxons arboréens chutent de façon drastique. Cette date correspond à l'augmentation de *Plantago* type *lanceolata*, de *Cerealia*, des Ericacées et des Cypéracées. L'ouverture du couvert forestier est confirmée par un meilleur enregistrement des pollen de la chênaie collinéenne (*Quercus* ZAPL Po12a). Ces événements marquent le début d'une phase de développement des activités humaines en altitude. Ce phénomène est observé dans l'ensemble des Pyrénées [29] à la fin de l'âge du bronze et au début de l'âge du fer. Des monuments mégalithiques datant probablement de cette période ont été retrouvés sur les chemins d'estives actuels dans la vallée du Marcadau [30]. Une approche couplant données polliniques et données archéologiques et/ou historiques, sur le modèle des travaux de Galop [29], nous a permis de montrer l'importance du facteur anthropique dans la dynamique de la végétation de cette période à nos jours [7].

4. Conclusion

Cette étude décrit les étapes de la mise en place de la végétation au niveau de l'étage montagnard actuel d'une vallée des Pyrénées centrales. Elle complète

l'étude paléoécologique de la chaîne pyrénéenne, dans sa zone centrale et à moyenne altitude. Elle illustre également l'intérêt des analyses « multi-proxy » dans la reconstitution de la dynamique de la végétation et du climat à l'échelle locale.

Elle souligne enfin la complémentarité d'études de sites localisés dans les différents étages de végétation d'une même région pour une reconstitution précise de l'histoire de la mise en place de ces étages. Alors que les sondages du bassin de Lourdes [8–10] permettent de retracer précisément l'histoire de l'installation des chênaies et des hêtraies, notre étude permet une meilleure caractérisation de la dynamique des sapinières et des pinèdes.

Ici, comme dans le reste des Pyrénées, *Abies* joue bien un rôle majeur à l'étage montagnard et ce dès 5000 BP. *Betula* est prépondérant pendant la première partie du postglaciaire, à l'étage montagnard, et peut-être dans l'étage subalpin [7,12], dans les Pyrénées centrales.

Cette observation ouvre de nouvelles perspectives de recherche en ce qui concerne la caractérisation climatique des épisodes tardiglaciaires et holocènes à moyenne et haute altitude sur le versant nord de la chaîne, et elle suggère des convergences avec le domaine alpin.

Références

- [1] F. David, M. Barbero, De l'histoire du genre *Betula* dans les Alpes françaises du Nord, Rev. Paléobot. Palynol. 89 (1995) 455–467.
- [2] F. David, Holocene tree limit history in the northern French Alps stomata and pollen evidence, Rev. Paléobot. Palynol. 97 (1997) 227–237.
- [3] M. Grüber, Schéma des séries dynamiques de végétation des Hautes-Pyrénées (Pyrénées centrales françaises), Bot. Complutensis 17 (1992) 7–21.
- [4] P.C. Jowsey, An improved peat sampler, New Phytol. 65 (1966) 245–248.
- [5] J.H. Mc Andrews, J.E. King, Pollen of the North-American quaternary: the top twenty, Geoscience and Man 15 (1976) 41–49.
- [6] C.R. Janssen, Modern pollen assemblages and vegetation in the Myrtle Lake Peatland, Minnesota, Ecol. Monogr. 54 (1984) 213–252.
- [7] S. Aubert, Limite supérieure de la forêt, climat et anthropisation : dynamique tardiglaciaire et holocène de la végétation dans la vallée du Marcadau (Hautes-Pyrénées, France), thèse, université Toulouse-3, 2001, 365 p.

- [8] M. Mardonès, Le Pléistocène supérieur et l'Holocène du piémont de Lourdes : le gisement de Biscaye (Hautes-Pyrénées, France), étude palynologique, sédimentologique et géomorphologique, thèse, université Toulouse-3, 1982, 100 p.
- [9] M. Mardonès, G. Jalut, La tourbière de Biscaye (altitude 409 m, Hautes-Pyrénées) : approche paléocologique des 45 000 dernières années, *Pollen Spores* 25 (1983) 163–212.
- [10] M. Reille, V. Andrieu, The Late Pleistocene and Holocene in the Lourdes Basin, western Pyrénées, France: new pollen analytical and chronological data, *Veg. Hist. Archaeobot.* 4 (1995) 1–21.
- [11] M. Stuiver, P.J. Reimer, T.F. Braziunas, High-precision radiocarbon age calibration for terrestrial and marine samples, *Radiocarbon* 4 (1998) 1127–1151.
- [12] J.-M. Belet, Variations tardiglaciaires et holocènes de la limite supérieure de la forêt dans les Pyrénées centrales : l'exemple du vallon d'Estibère (Hautes-Pyrénées, France), thèse, université Toulouse-3, 2001, 245 p.
- [13] M. Izard, H. Casanova, B. Devau, G. Pautou, Continentalité et notion de zone interne dans les Pyrénées, *Acta Oecol. Oecol. Gen.* 6 (4) (1985) 317–344.
- [14] S. Aubert, Étude palynologique de la tourbière de la Bassa d'Ulès (val d'Aran, Espagne), DEA, université Le Mirail, Toulouse-2, 1993, 34 p.
- [15] G. Jalut, S. Aubert, D. Galop, M. Fontugne, J.-M. Belet, France. Type region F-zg and F-r, the northern slope of the Pyrenees, in: B.E. Berglund, H.J.B. Birks, M. Ralska-Jasiewiczowa, H.E. Wright (Eds.), *Palaeoecological Events During the Last 15 000 Years, Regional Syntheses of Palaeoecological Studies of Lakes and Mires in Europe*, Wiley, Chichester, UK, 1996, pp. 612–632.
- [16] G. Lang, K. Tobolski, Hobschensee – Late-glacial and Holocene environment of a lake near the timberline, *Diss. Bot.* 87 (1985) 209–228.
- [17] S. Wegmuller, A.F. Lotter, Palynostratigraphische Untersuchungen zur spät- und postglazialen Vegetationsgeschichte der nordwestlichen Kalkvorpalpen, *Bot. Helv.* 100 (1990) 37–73.
- [18] S. Wick, Vegetation development and human impact at the forest limit: palaeoecological studies in the Splügen Pass area (North Italy), *Monogr. «Natura Bresciana»* 20 (1994) 123–132.
- [19] G. Jalut, D. Sacchi, J.-L. Vernet, Mise en évidence d'un refuge tardiglaciaire à moyenne altitude sur le versant nord oriental des Pyrénées (Belvis, 960 m, Aude), *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. D* 280 (1975) 1871–1874.
- [20] C. Heinz, J.-L. Vernet, Anàlisi antracològica dels nivells mesolític i del neolític antic de la Balma de la Margineda. Paleocologia i relacions home-vegetació, in: J. Guilaine, D. Martzullf (Eds.), *Les excavacions a la Balma de la Margineda (1979–1991)*, vol. 2, Segona Part : Entorn natural i etnologia, Gov. de Andorra, 1995, p. 280.
- [21] L. Kullman, Pattern and process of present tree limit in the Tärna region, southern Swedish Lapland, *Fennia* 169 (1) (1991) 25–38.
- [22] J. Carreras, E. Carrillo, R.M. Masalles, J.M. Ninot, I. Soriano, J. Vigo, Delimitation of the supra-forest zone in the Catalan Pyrenees, *Bull. Soc. Linn. Provence* 47 (1996) 27–36.
- [23] J.E. Kutzbach, P.J. Guetter, The influence of changing orbital parameters and surface boundary conditions on climate simulation of the past 18 000 years, *J. Atmos. Sci.* 43 (1986) 1726–1759.
- [24] N. Kallel, M. Paterne, J.-C. Duplessy, C. Vergnaud-Grazzini, C. Pujol, L. Labeyrie, M. Arnold, M. Fontugne, C. Pierre, Enhanced rainfall on Mediterranean region during the last sapropel event, *Oceanol. Acta* 20 (1997) 697–712.
- [25] N. Kallel, M. Paterne, L. Labeyrie, J.-C. Duplessy, M. Arnold, Mediterranean pluvial periods and sapropel formation over the last 200 000 years, *Paleogeogr. Paleoclimatol. Paleocool.* 157 (2000) 45–58.
- [26] G. Jalut, D. Galop, J.-M. Belet, S. Aubert, A. Esteban Amat, A. Bouchette, J.-J. Dedoubat, M. Fontugne, Histoire des forêts du versant nord des Pyrénées au cours des 30 000 dernières années, *J. Bot. Soc. Bot. Fr.* 5 (1998) 73–84.
- [27] V. Andrieu, Dynamique du paléoenvironnement de la vallée montagnarde de la Garonne (Pyrénées centrales, France) de la fin des temps glaciaires à l'actuel, thèse, université Le Mirail, Toulouse-2, 1991, 330 p.
- [28] V. Andrieu, Le paléoenvironnement du piémont nord-pyrénéen occidental de 27 000 BP au postglaciaire : la séquence de l'Estarrès (Pyrénées-Atlantiques, France) dans le bassin glaciaire d'Arudy, *C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. II* 304 (2) (1987) 103–108.
- [29] D. Galop, La forêt, l'homme et le troupeau dans les Pyrénées. 6000 ans d'histoire de l'environnement entre Garonne et Méditerranée, thèse, université Le Mirail, Toulouse-2, 1997, 322 p.
- [30] J. Blot, La vallée de Caunterets et ses vestiges protohistoriques, *Rev. Archéol. Pyr. Occ.* (1986).