

Paléontologie humaine et Préhistoire

Apport des longues séquences lacustres à la connaissance des variations des climats et des paysages pléistocènes

Jacques-Louis de Beaulieu ^{a,*}, Valérie Andrieu-Ponel ^a, Rachid Cheddadi ^b,
Frédéric Guiter ^a, Cesare Ravazzi ^c, Maurice Reille ^a, Sabina Rossi ^d

^a IMEP–CNRS, université Paul-Cézanne, Europôle méditerranéen de l'Arbois,
Pavillon Villemin, BP 80, 13545 Aix-en-Provence cedex 04, France

^b Institut des sciences de l'Évolution (CNRS–UMR 5554), université Montpellier-2, case postale 061,
place Eugène-Bataillon, 34095 Montpellier cedex 05, France

^c CNR–IDPA, Università degli Studi di Milano Bicocca,

Dipartimento di Scienze dell'Ambiente e del Territorio, Via Pasubio 3/5, 24044 Dalmine (Bergamo), Italie

^d Università degli Studi dell'Insubria, Dipartimento di Scienze Chimiche e Ambientali, Via Lucini, 3, 22100 Como, Italie

Reçu le 14 novembre 2005 ; accepté après révision le 19 novembre 2005

Disponible sur internet le 28 décembre 2005

Rédigé à l'invitation du Comité éditorial

Résumé

La séquence pollinique du Velay a permis d'y préciser les variations du climat au cours des 450 derniers millénaires et témoigne de la très grande complexité des quatre derniers cycles climatiques. Cet enregistrement est confronté avec deux séquences plus anciennes d'Italie du Nord, celle de Leffe au Pléistocène ancien, qui s'achève vers 1 Ma, et celle de Piànico-Sèllere, qui débute vers –800 ka. Il en ressort que l'amplitude et le rythme des cycles ont radicalement changé entre –1 Ma et –800 ka. Aux oscillations relativement courtes de faible amplitude, avec des interglaciaires très humides et de glaciaires peu marqués, du Pléistocène ancien font suite des alternances beaucoup plus abruptes entre glaciaires froids et secs et interglaciaires à climats proches de l'Actuel. Les cycles de 100 000 ans s'installent. Ce basculement correspond à une phase majeure d'extinction de taxons forestiers hérités du Tertiaire. **Pour citer cet article : J.-L. de Beaulieu et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Abstract

The already well-known pollen sequence from Velay illustrates the great complexity of the climate oscillations during the last 450 000 years (four climatic cycles). This sequence is compared with two records from northern Italy, Leffe (Lower Pleistocene till ca –1 Ma) and Piànico Sèllere (starting at ca –800 ka). It confirms that the glacial/interglacial cycles dramatically changed between 1 Ma and 800 ka. Lower Pleistocene cycles are shorter and warmer, with poorly marked glacial intervals; the climatic amplitude of Middle Pleistocene cycles is greater, from cold and dry glacial to interglacial optimums similar to the present. This change corresponds to the setting of the 100 000-year cycles associated with a major extinction phase for forest trees unable to survive during glacial intervals. **To cite this article: J.-L. de Beaulieu et al., C. R. Palevol 5 (2006).**

© 2005 Académie des sciences. Publié par Elsevier SAS. Tous droits réservés.

Mots clés : Palynologie ; Longues séquences ; Pléistocène ; Europe de l'Ouest

Keywords: Pollen analysis; Long records; Pleistocene; Western Europe

* Auteur correspondant.

Adresse e-mail : Jacques-Louis.de-Beaulieu@univ.u-3mrs.fr (J.-L. de Beaulieu).

1. Introduction

En paléocologie végétale comme dans les autres domaines de la paléontologie, c'est au terrain qu'il faut arracher de nouvelles connaissances. Mais les restes identifiés ne trouvent leur sens qu'à la lumière de théories unificatrices. Dès les travaux du XIX^e siècle, un refroidissement progressif du climat de la Terre depuis le début du Tertiaire avait été décrit. De l'observation des complexes morainiques et des terrasses associées en Allemagne du Nord et sur le flanc nord des Alpes, naissait la perception d'un Quaternaire « pluriglacialiste ». Les pères fondateurs Penck et Bruckner [19] identifiaient cinq, puis six, glaciations majeures au cours de cette période, en alternance avec autant d'interglaciaires. Ce schéma allait faire autorité et être exporté sur l'ensemble de la planète jusqu'à la fin des années 1960, lorsque la mesure du $\delta^{18}\text{O}$ dans les longues carottes marines [11] conduisit à accepter l'évidence d'un bien plus grand nombre d'oscillations climatiques au cours du Quaternaire. Simultanément, Berger [6] revivifiait, avec les outils de calculs modernes, la théorie astronomique des climats proposée en 1941 par Milankovitch [17], dans l'indifférence totale de ses contemporains. La parfaite correspondance entre le signal des variations de l'insolation terrestre et les données des carottes marines validait l'essentiel de cette théorie.

Si cette multiplicité de cycles climatiques n'avait pas été appréhendée plus tôt sur le continent, c'est que les terres émergées sont continuellement soumises à des alternances d'accumulation et d'érosion, qui effacent les archives sédimentaires plus ou moins rapidement après leur mise en place, créant des discontinuités spatiales et temporelles. La reconstitution des environnements continentaux s'appuie donc sur le classement d'informations provenant de séquences courtes et isolées à l'aide de l'arsenal des méthodes de datations relatives et absolues, avec tous les risques d'erreur que cela comporte. Mais, par chance, il existe quelques cas exceptionnels de sites ayant permis l'accumulation et la conservation dans la longue durée des sédiments lacustres ou palustres favorables aux études paléoenvironnementales. Il peut s'agir de bassins subsidents : c'est le cas de la première très longue séquence pléistocène mise en évidence en Europe, celle de Thenagi Philippon, en Macédoine [30,32], qui couvre plus d'un million d'années, ou celui de plusieurs autres séquences grecques [28,29] ou encore de la séquence espagnole de Padul [23]. Lors des périodes glaciaires, les surreusements sur les marges des calottes ont déterminé des dépressions stables pendant au moins un cycle climatique. C'est le cas des séquences françaises de La

Grande Pile [2,33] et des Échets [1], à partir desquelles la dynamique de la végétation des 140 derniers millénaires a pu être décrite en continu pour la première fois en Europe de l'Ouest. Enfin, les entonnoirs lacustres des cratères d'explosion (maars), constituent un dernier type de piège à sédiments continentaux de longue durée. Les lacs et paléolacs d'Italie centrale [13,31] et les cratères du Velay en sont de remarquables exemples. L'étude systématique de ces sites exceptionnels a considérablement modifié les connaissances sur l'histoire de la végétation et du climat du Pléistocène, mais il reste encore beaucoup de zones d'ombre, notamment pour la première moitié du Pléistocène moyen (entre 900 et 400 ka).

L'attention est seulement portée ici sur la longue séquence du Velay, qui est la référence en Europe de l'Ouest pour les 450 derniers millénaires et sur deux longues séquences des Alpes bergamasques (Lefè et Piànico-Sèllere), qui éclairent une période critique de la transition Pléistocène ancien /Pléistocène moyen.

2. Velay

Les cratères du Velay ont fait l'objet d'une exploration pluridisciplinaire intensive à partir des années 1980. Parmi ceux-ci, le lac du Bouchet a fourni un enregistrement sub-continu depuis l'Actuel jusqu'à environ 300 ka, et le tout proche cratère comblé de Praclaux recèle une séquence lacustre couvrant l'intervalle 250–450 ka. Grâce à la présence d'un niveau de cendres volcaniques commun aux deux sites et daté par Ar/Ar de 375 ka, il a été possible de construire une séquence pollinique couvrant cinq cycles climatiques, dont les grands traits sont résumés sur la Fig. 1. L'aperçu présenté ici a été détaillé dans plusieurs publications [8,9,25].

L'actuel interglaciaire, par ailleurs bien documenté sur l'ensemble du Massif central [4], est marqué par le succès de la chênaie mixte lors de l'optimum climatique, puis par l'expansion de hêtraies ou, selon les localités, de hêtraies sapinières, qui devraient être dominantes si la pression humaine ne les avait pas fait progressivement régresser au profit de formations ouvertes – prairies et cultures. Au-dessous s'individualisent quatre grands cycles climatiques, dont la corrélation avec les étages isotopiques de la chronologie marine est claire [29], en dépit de leur complexité interne. Chaque cycle commence par un interglaciaire typique, marqué par une succession d'épisodes de forêts mésophiles, puis montagnardes, et enfin « boréales » ; ce modèle de successions végétales « standard » avait été très tôt décrit pour l'Europe moyenne [15]. Cet in-

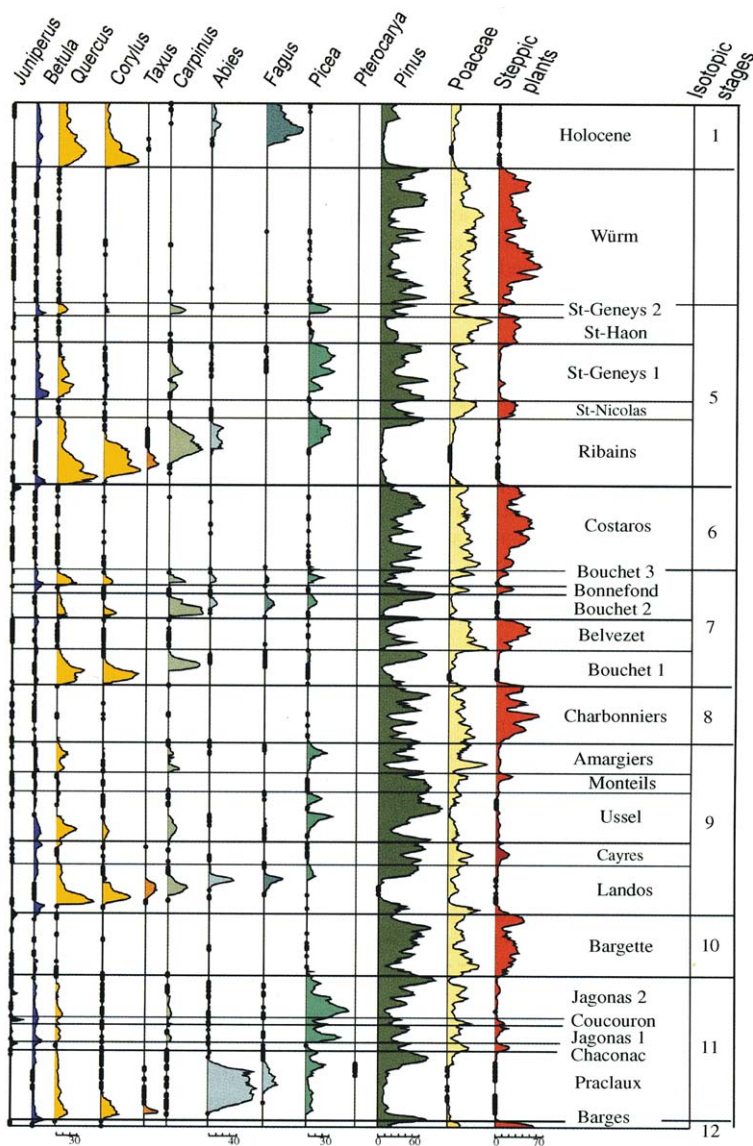
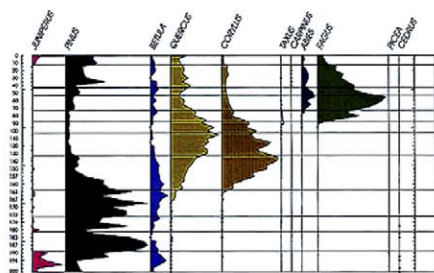


Fig. 1. Diagramme pollinique simplifié de la séquence composite du Velay (d'après [5], modifié).
 Fig. 1. Simplified pollen diagram of the composite pollen sequence from Velay (from [5], modified).

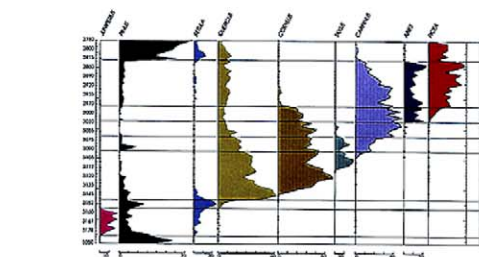
terglaciaire est suivi par l'alternance de deux ou trois brefs épisodes froids à végétations herbacées dominantes – steppes ou toundra steppes –, avec autant de périodes forestières, dont l'optimum est le plus souvent légèrement moins chaud que celui de l'interglaciaire initial – ces ensembles constituent une sorte de « super-interglaciaire » et correspondent clairement aux OIS (*Oxygen Isotopic Stages*) impairs de la stratigraphie océanique. Le cycle s'achève enfin par un assez long épisode glaciaire, marqué par la quasi-absence des arbres – à l'exception de pins et de bouleaux – et

la dominance des herbacées steppiques ou alpines. Au total, 13 épisodes tempérés principaux sont enregistrés entre le présent et –450 ka.

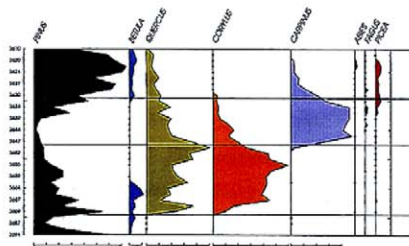
Autour d'un schéma commun, il existe cependant de nettes différences entre les successions forestières des cinq interglaciaires principaux dont les détails sont rappelés sur la Fig. 2. Ces différences peuvent être imputées à des variations dans le forçage astronomique et donc les contraintes climatiques. Une autre explication met en avant la position des refuges que les arbres thermophiles et mésophiles ont trouvés en Europe méridio-



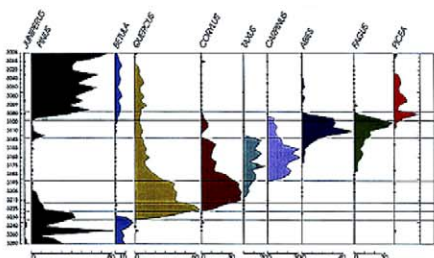
Lac du Bouchet 5



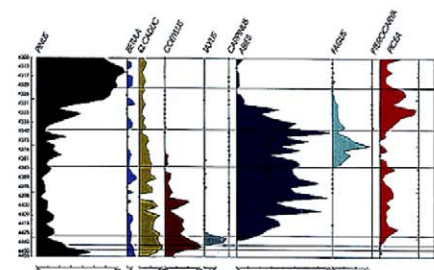
Ribains



Lac du Bouchet 1



Landos



Praclaux

HOLOCENE

L'optimum du noisetier précède celui des chênes.
Rôle majeur du hêtre
Ifs et sapins discrets,
Charme rare et tardif.
L'épicéa est absent
La chute des % de Hêtre est due à la déforestation

ca -13 000 ans

DERNIER INTERGLACIAIRE= Éémien = étage isotopique 5^e

L'optimum des chênes précède celui du noisetier.
Le hêtre est quasi absent,
if, charme, sapin et épicéa successivement abondants.

ca -130 000 ans

PHASE TEMPERÉE**BOUCHET 1** = étage isotopique 7^e

If absent,
Charme abondant,
hêtre, sapin et épicéa rares,
dynamique tronquée .

ca -245 000 ans

INTERGLACIAIRE DE LANDOS= étage isotopique 9^e

L'optimum des chênes précède celui du noisetier.
If, Charme , sapin et hêtre,
puis épicéa successivement abondants

ca -340 000 ans

INTERGLACIAIRE DE PRACLAUX

= Holsteinién = étage isotopique 11 (pp)

Médiocre expansion de la chênaie,
brève phase à if,
Rôle majeur joué par le sapin,
épicéa (précoce) et hêtre abondants.
Présence de *Pterocarya*.

ca -430 000 ans

Fig. 2. Comparaison des dynamiques forestières pendant les cinq interglaciaires successifs de la séquence du Velay.
Fig. 2. Compared forest dynamics during five interglacials in the Velay sequence.

nale au cours des différents glaciaires. Leur localisation pendant le dernier glaciaire commence à être bien connue [21]. Mais leurs chances de survie en périodes froides en un point ou en un autre sont de nature stochastique [7]. Leurs localisations, variables d'un glaciaire à l'autre, ont pu déterminer des dynamiques de colonisation et de compétition différentes. On est encore loin d'en savoir assez pour valider cette hypothèse. Elle semble cependant être vérifiée dans le cas du comportement de *Carpinus betulus* pendant le dernier Interglaciaire et pendant l'Holocène. Durant l'Holocène, cet arbre migre lentement d'est en ouest depuis des refuges balkaniques et roumains, ce qui lui vaut de se répandre très tard en France méridionale, où sa présence n'est perçue que depuis 3000 ans. Il a été montré [3] que, pendant l'Éémien, cet arbre s'était répandu dans le Massif central avant d'atteindre les Vosges. Ceci suggère que certains de ses refuges étaient situés en Europe du Sud-Ouest et explique du même coup le rôle prépondérant de *Carpinus* durant cet interglaciaire. Enfin, on ne peut exclure de légères dérives génétiques au cours du Pléistocène moyen et supérieur, qui différencient des génotypes de la même espèce plus agressifs durant certains interglaciaires. Mais, là encore, il apparaît bien difficile d'en faire la démonstration.

Si l'on examine la dynamique des « super-interglaciaires » évoqués plus haut, on constate que le modèle décrit pour la première fois à La Grande Pile, avec la succession de l'Éémien, et des interstades très tempérés nommés Saint-Germain 1 et Saint Germain 2, est quasi

constant pour les cycles précédents. Sans entrer dans le détail des modèles d'âges – permettant des corrélations à grande distance –, un alignement « pic à pic » (Fig. 3) montre qu'il existe de remarquables similitudes entre les courbes de température en dents de scies, décrites dans les carottes antarctiques de Vostok [20] et d'EPI-CA [12], et les courbes de variation des fréquences des essences forestières mésophiles en Velay.

On estime généralement que l'OIS 5 débute vers –135 ka pour s'achever vers –75 ka, soit une durée de 60 ka, à peu près équivalente à la durée du dernier pléniglaciaire (entre 75 et 14 ka) [16]. Le même équilibre peut être estimé pour les trois cycles précédents. Ainsi, vole en éclats l'idée reçue, selon laquelle le Pléistocène est caractérisé par une alternance de longs hivers glaciaires avec de brefs intervalles tempérés.

Pendant longtemps, la séquence du Velay a été « orpheline », ne trouvant des éléments de comparaison qu'avec des séries lointaines. Depuis peu, les analyses polliniques de carottes marines, prélevées sur la marge Ibérique dans le cadre du programme IMAGES, permettent des comparaisons directes et sûres avec le domaine nord-atlantique, en confirmant la robustesse du signal du Velay. Elles ouvrent la voie à une modélisation plus sûre des mécanismes d'entrée et de sortie des glaciations [10].

3. Leffe et Piànico-Sèllere

Au nord-est de Bergame, les anciens lacs de Leffe et Piànico sont distants de seulement 30 km. Le premier

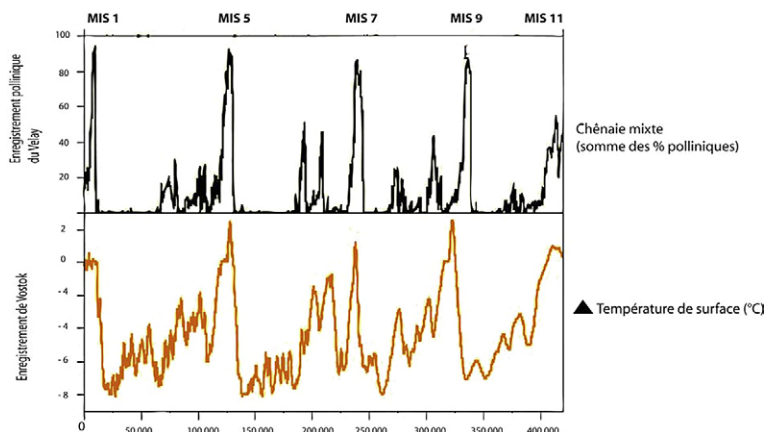


Fig. 3. Comparaison entre la courbe des températures de la carotte de glace antarctique de Vostok [20] et la courbe des fréquences polliniques cumulées des arbres les plus thermophiles de la séquence du Velay (modèles d'âge indépendants).

Fig. 3. Comparison between temperatures curve in the Vostok Antarctic ice core and the pollen curve of the most thermophilous trees in the Velay sequence.

correspond à un lac de barrage, marginal à un ancien cône de déjection de la vallée du Serio, et le second à un surcreusement glaciaire, derrière un verrou structural dominant le lac d'Iseo. À Leffe, les sédiments lacustres accumulés sur une grande épaisseur incluent des niveaux de lignites dont l'exploitation dès le XIX^e siècle a entraîné de riches récoltes paléontologiques, permettant leur attribution au Pléistocène ancien. Dans le cadre de l'étude pluridisciplinaire d'un carottage réalisé en 1991, les analyses polliniques d'une colonne de 35 m de sédiments [24] ont permis la reconstruction de la dynamique de la végétation. Au sommet de la séquence a été retrouvé l'épisode paléomagnétique de Jaramillo, qui en situe la fin aux environs de 1 Ma. Le diagramme pollinique est caractérisé par l'abondance d'arbres exotiques résiduels de la flore tertiaire, tels que des Taxodiacées, *Tsuga* et *Cedrus* et les feuillus *Carya*, *Pterocarya*, *Eucommia*, *Aesculus*, *Liquidambar*. Les assemblages sont typiques du Pléistocène ancien. La séquence est caractérisée par sept cycles climatiques, marqués par des successions récurrentes de végétations, dans un contexte toujours à dominance forestière. Chaque cycle commence par un bref épisode d'ouverture modérée, marquée par un relatif succès d'herbacées xérophiles (*Artemisia* en particulier) correspondant à des coups de froid « glaciaire ». Ils sont suivis par une phase de progression de formations caducifoliées riches d'abord en *Quercus*, *Corylus*, *Carpinus*, puis dominées par les Juglandacées *Carya* et *Pterocarya*, associées à un maximum de *Tsuga*, qui signalent un optimum chaud et humide; puis l'expansion des conifères (*Pinus*, *Picea*, *Cedrus*) traduit une ambiance montagnarde plus fraîche, préluant à un nouveau développement des plantes herbacées. Il s'agit donc bien de cycles climatiques caractérisés par des oscillations de faible amplitude thermique dans une ambiance chaude. Ces oscillations correspondent à des cycles de 20 000 à 50 000 ans et sont bien corrélables avec les cycles climatiques, sous le contrôle des changements de l'obliquité terrestre, décrits pour la même époque dans les carottes marines profondes [27].

À Piànico-Sèllere, l'érosion du verrou a entraîné une incision des sédiments lacustres, qui affleurent sur près de 7 km le long de la rivière. Jusqu'aux récentes recherches pluridisciplinaires conduites par le *Piànico Sèllere Working Group* [24], les dépôts étaient généralement attribués au dernier interglaciaire. Les investigations récentes ont montré la présence de l'inversion magnétique de Bruhnes–Matuyama vers la base de la série lacustre, puis un lit de téphras a été daté par Ar/Ar de 779 ± 13 ka [22]. Ces données convergent pour situer la séquence au tout début du Pléistocène moyen et la synchroniser avec le MIS 19. La séquence pollinique [26]

y montre une succession de types de végétation, caractérisée par l'existence de trois épisodes tempérés à dynamique forestière, alternant avec des phases froides dominées par des taxons steppiques et des pins. Les taxons « exotiques » hérités du Tertiaire sont devenus très rares. Les craies lacustres de l'interglaciaire de la base présente des laminations annuelles ; leur comptage [18] a permis de lui fixer une durée d'environ 15 500 ans, voisine de celle attribuée aujourd'hui à l'Éémien [15]. L'absence de phases forestières pionnières suggère, cependant, qu'un hiatus affecte le début de l'interglaciaire. La végétation est marquée par un équilibre entre sapinières et forêts caducifoliées (chênaie à charme avec une très grande abondance de buis). La rareté de *Fagus* renforce les similitudes avec l'Éémien [26]. Les deux autres épisodes tempérés qui suivent cet interglaciaire évoquent une dynamique du même type que celle des quatre cycles climatiques décrits en Velay. Il semble donc bien que la transition entre les cycles de 40 000 ans aux interglaciaires riches en « reliques tertiaires » et les cycles de 100 000 ans (gouvernés par les variations de l'excentricité de l'écliptique), présentant des successions forestières, dominées par des essences forestières « banales » aujourd'hui, ait eu lieu entre 1 Ma et 800 ka. La Fig. 4 schématise ces différences.

4. Conclusion

Les travaux des préhistoriens et anthropologues ont montré à quel point l'évolution humaine a été tributaire des changements environnementaux et climatiques qui ont rythmé le Pléistocène. Depuis quelques décennies, l'investissement de la communauté internationale pour la reconstitution de ces derniers a été considérable. L'enjeu crucial est, en effet, l'utilisation de ces données pour construire des modèles prédictifs (incluant les perturbations anthropiques du cycle du carbone) préparant une humanité fragilisée par son abondance au choc des prochains changements.

Dans leur effort de couplage atmosphère/océan/continent, les modélisateurs éprouvent de la peine à intégrer le très grand nombre de données disparates disponibles pour les surfaces continentales. Les longues séquences continues y constituent des assises robustes, autour desquelles peuvent être ordonnées les informations plus discontinues. C'est ainsi, par exemple, que la série du Velay a permis de montrer (même si certains le contestent encore [14]) que l'interglaciaire holsteinien décrit en Allemagne est contemporain de l'OIS 11 [5]. Il est nécessaire de poursuivre, pour toutes les régions du Globe, l'exploration des sites potentiels pouvant receler de telles séquences.

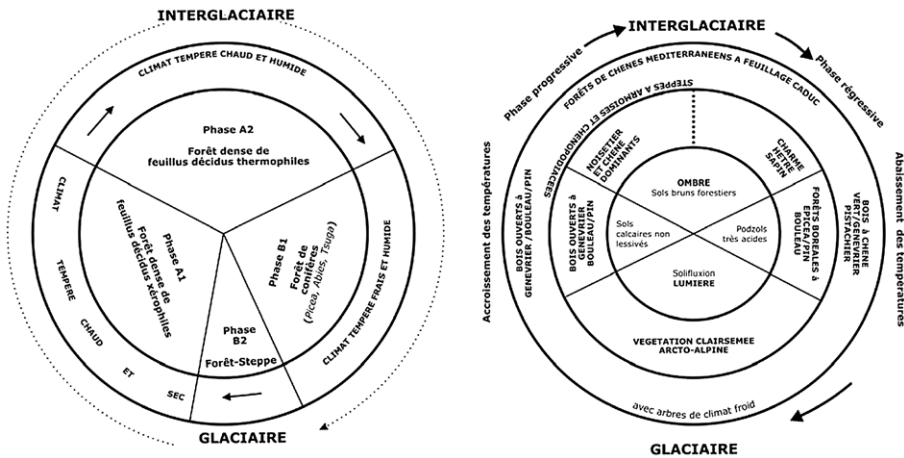


Fig. 4. Comparaison schématisée des successions végétales pendant les cycles du Pléistocène ancien et ceux du Pléistocène moyen/supérieur.
 Fig. 4. Differences between vegetations cycles during the Lower Pleistocene and during Middle/Upper Pleistocene.

Références

- [1] J.-L. de Beaulieu, M. Reille, A long Upper Pleistocene pollen record from Les Échets, near Lyon, France, *Boreas* 13 (1984) 111–132.
- [2] J.-L. de Beaulieu, M. Reille, The Last Climatic Cycle at La Grande Pile, (Vosges, France). A new pollen profile, *Quat. Sci. Rev.* 11 (1992) 431–438.
- [3] J.-L. de Beaulieu, M. Reille, Long Pleistocene pollen sequences from the Velay Plateau (Massif central, France). I. Ribains maar, *Veget. Hist. Archaeobot.* 1 (1992) 242–243.
- [4] J.-L. de Beaulieu, A. Pons, M. Reille, Histoire de la végétation du Massif central (France) depuis la fin de la dernière glaciation, *Cah. Micropaléontol.*, NS 3 (4) (1988) 5–6.
- [5] J.-L. de Beaulieu, V. Andrieu-Ponel, M. Reille, E. Grüger, P. C. Tzedakis, H. Svobodova, An attempt at correlation between the Velay pollen sequence and the Middle Pleistocene stratigraphy from central Europe, *Quat. Sci. Rev.* 20 (2001) 1593–1602.
- [6] A.L. Berger, Long-term variations of daily insolation and Quaternary climatic changes, *J. Atmos. Sci.* 35 (12) (1978) 2362–2367.
- [7] H.J.B. Birks, J.M. Line, Glacial refugia of European trees: a matter of chance? *Dissert. Bot.* 196 (1991) 283–291.
- [8] R. Cheddadi, J.-L. de Beaulieu, J. Jouzel, V. Andrieu-Ponel, J.-M. Laurent, M. Reille, D. Raynaud, A. Bar-Hen, Similarity of vegetation dynamics during interglacial periods, *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 102 (39) (2005) 13939–13943.
- [9] K. Creer, N. Thouveny, The Euromaar project, *Quat. Sci. Rev.* 15 (1996) 99–245 (2–3).
- [10] S. Desprat, Réponses climatiques marines et continentales du Sud-Ouest de l'Europe lors des derniers interglaciaires et des entrées en glaciations, thèse, université Bordeaux-1, 2005, 282 p.
- [11] C. Emiliani, Pleistocene temperatures, *J. Geol.* 63 (1955) 538–578.
- [12] EPICA community members, Eight glacial cycles from an Antarctic ice core, *Nature* 429 (2004) 623–628.
- [13] M. Follieri, D. Magri, L. Sadori, 250,000-year pollen record from Valle di Castiglione (Roma), *Pollen Spores* 30 (1988) 329–356.
- [14] M.A. Geyh, H. Müller, Numerical $^{230}\text{Th}/\text{U}$ dating and a palynological review of the Holsteinian/Hoxnian Interglacial, *Quat. Sci. Rev.* 24 (2005) 1861–1872.
- [15] J. Iversen, The bearing of glacial and interglacial epochs on the formation and extinction of plant taxa, *Uppsala Univ. Årssk* 6 (1958) 210–215.
- [16] G.J. Kukla, M.L. Bender, J.-L. de Beaulieu, G. Bond, W. S. Broecker, P. Cleveringa, J.E. Gavin, T.D. Herbert, J. Imbrie, J. Jouzel, L.D. Keigwin, K.-L. Knudsen, J.F. McManus, J. Merkt, D.R. Muhs, H. Müller, R.Z. Poore, S.C. Porter, G. Seret, N.J. Shackleton, C. Turner, P.C. Tzedakis, I.J. Winograd, Last Interglacial Climate, *Quat. Res.* 58 (2002) 2–13.
- [17] M.M. Milankovitch, *Kanon der Erdbestrahlung und seine Anwendung auf das Eiszeitenproblem*, édition spéciale, Acad. R. Serbe, Belgrade, 1941 (633 p).
- [18] A. Moscarillo, C. Ravazzi, A. Brauer, C. Mangili, S. Chiesa, S. Rossi, J.-L. de Beaulieu, M. Reille, A long lacustrine record from the Piànico-Sèllere Basin (Middle–Late Pleistocene, Northern Italy), *Quat. Int.* 73/74 (2000) 47–68.
- [19] A. Penck, E. Brückner, *Die Alpen im Eiszeitalter, I–III*, Chr.-Herm. Tauchnitz, Leipzig, 1901–1909 (1042 p).
- [20] J.R. Petit, J. Jouzel, D. Raynaud, N.I. Barkov, J.M. Barnola, I. Basile, M. Bender, J. Chappelaz, M. Davis, G. Delaygue, M. Delmotte, V.M. Kotlyakov, M. Legrand, V.Y. Lipenkov, C. Lorius, L. Pépin, C. Ritz, E. Saltzman, M. Stievenard, Climate and atmospheric history of the past 420 000 years from the Vostok ice core, Antarctica, *Nature* 399 (1999) 429–436.
- [21] R.J. Petit, I. Aguinagalde, J.-L. de Beaulieu, C. Bittkau, S. Brewer, R. Cheddadi, R. Ennos, S. Fineschi, D. Grivet, M. Lascoix, A. Mohanty, G. Muller-Stark, B. Demasure-Musch, A. Palmé, J.-P. Martin, S. Rendell, G.G. Vendramin, Glacial Refugia: Hotspots but not melting pots of genetic diversity, *Science* 300 (2003) 1563–1565.
- [22] D.L. Pinti, X. Quidelleur, S. Chiesa, C. Ravazzi, P.-Y. Gillot, K–Ar dating of an early Middle Pleistocene age distal tephra in the interglacial varved succession of Piànico (Southern Alps, Italy), *Earth Planet. Sci. Lett.* 5819 (2001) 1–7.

- [23] A. Pons, M. Reille, The Holocene and Upper Pleistocene pollen record from Padul (Granada, Spain): a new study, *Paleogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 66 (1988) 243–263.
- [24] C. Ravazzi, Gli antichi bacini lacustri e i fossili di Leffe, Ranica e Pianico-Sèllere. Quaderni di Geodinamica Alpina e Quaternaria, numero speciale. C.N.R., Istituto per la Dinamica dei Processi Ambientali, Milano, 2003 (176 p).
- [25] M. Reille, J.-L. de Beaulieu, H. Svobodova, V. Andrieu-Ponel, C. Goeury, Pollen biostratigraphy of the last five climatic cycles from a long continental sequence from the Velay region (Massif Central, France), *J. Quat. Sci.* 15 (7) (2000) 665–685.
- [26] S. Rossi, J.-L. de Beaulieu, A. Brauer, C. Ravazzi, M. Reille, in: A multidisciplinary study of the Pianico-Sèllere succession (N-Italy): Pollen analysis and a new stratigraphical position for a Pleistocene interglacial south of the Alps, 32nd IGC Florence, 2004, p. 224 (abstracts).
- [27] N.J. Shackleton, A. Berger, W.R. Peltier, An alternative astronomical calibration of the lower Pleistocene timescale based on ODP Site 677, *Transl. R. Soc. Edinb.: Earth Sci.* 81 (1990) 251–261.
- [28] P.C. Tzedakis, Vegetation changes through glacial-interglacial cycles: a long pollen sequence perspective, *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345 (1994) 403–432.
- [29] P.C. Tzedakis, V. Andrieu, J.-L. de Beaulieu, S. Crowhurst, M. Follieri, H. Hooghiemstra, D. Magri, M. Reille, L. Sadori, N. J. Shackleton, T.A. Wijmstra, Comparison of terrestrial and marine records of changing climate of the last 500 000 years, *Earth Planet. Sci. Lett.* 150 (1997) 171–176.
- [30] A.M. Van Der Wiel, T.A. Wijmstra, Palynology of the 112.8–197.8-m interval of the core Tenaghi Philippon III, Middle Pleistocene of Macedonia, *Rev. Palaeobot. Palynol.* 52 (1987) 89–108.
- [31] W.A. Watts, J.R.M. Allen, B. Huntley, S.C. Fritz, Vegetation history and climate of the last 15,000 years at Laghi di Monticchio, Southern Italy, *Quat. Sci. Rev.* 15 (1996) 113–132.
- [32] T.A. Wijmstra, Palynology of the first 30 m of a 120-m deep section in northern Greece, *Acta Bot. Neerlandica* 18 (1969) 511–527.
- [33] G.M. Woillard, Grande Pile peat bog: A continuous pollen record for the last 140 000 years, *Quat. Res.* 9 (1978) 1–21.