

UNIVERSITÉ MONPELLIER 2  
SCIENCES ET TECHNIQUE DU LANGUDOC

demande d'Habilitation à Diriger des Recherches  
Ecole Doctorale : Systèmes Intégrés en Biologie, Agronomie, Géosciences,  
Hydrosciences et Environnement

*Dynamique quaternaire des écosystèmes tropicaux  
et des climats d'Amérique du Sud*

par

**Marie-Pierre Ledru**

le 15 mai 2007

JURY

|  |                                    |                   |
|--|------------------------------------|-------------------|
| <i>M. Joël Guiot</i>                   | <i>Directeur de Recherche CNRS</i> | <i>Rapporteur</i> |
| <i>M. Guy Jalut</i>                    | <i>Professeur des Universités</i>  | <i>Rapporteur</i> |
| <i>M. Gilles Ramstein</i>              | <i>Directeur de Recherche CNRS</i> | <i>Rapporteur</i> |
| <i>Mme Maria Fernanda Sanchez Goñi</i> | <i>Maître de conférence EPHE</i>   | <i>Examineur</i>  |
| <i>M. Rachid Cheddadi</i>              | <i>Directeur de Recherche CNRS</i> | <i>Examineur</i>  |
| <i>M. Benoît Jaillard</i>              | <i>Directeur de Recherche INRA</i> | <i>Examineur</i>  |
| <i>M. Philippe Mourguiart</i>          | <i>Chargé de Recherche IRD</i>     | <i>Examineur</i>  |

|   |    |
|---|----|
| Introduction  | 4  |
| I. Les données acquises / Les écosystèmes du Brésil   | 5  |
| 1. Les cerrados   | 9  |
| 2. La forêt pluviale atlantique   | 11 |
| 3. La forêt amazonienne   | 16 |
| II. Les interprétations / Synthèse des données acquises afin de reconstituer les grandes étapes paléoclimatiques du continent sud américain | 18 |
| 1. Quelles masses d'air ?   | 20 |
| a. La Zone de Convergence Intertropicale  | 20 |
| b. La Zone de convergence de l'Atlantique Sud   | 21 |
| c. Les masses d'air polaire   | 21 |
| 2. Reconstruction paléoclimatique   | 22 |
| a. Le dernier maximum glaciaire   | 22 |
| b. Le tardiglaciaire ou la déglaciation   | 24 |
| c. Le Dryas récent  | 26 |
| 3. Spécificité de l'hémisphère sud  | 27 |
| III. Développements futurs, Perspectives  | 28 |
| 1. Climat   | 28 |
| 2. Pollen   |    |
| a. Atlas  | 29 |
| b. Les échantillons de surface  | 29 |
| c. Les transports de pollen sur glacier   | 29 |
| 3- La variabilité climatique, la dynamique des environnements tropicaux   | 30 |
| a. Les forêts andines tropicales  | 31 |
| b. Les forêts humides du sud du Chili   | 31 |
| 4- Analyse de la variabilité climatique : intégration des différents marqueurs  | 31 |
| 5- Recherche pour le Développement  | 32 |
| 6- Lien avec la biologie moléculaire  | 32 |
| 7. Conclusion   | 33 |



## Liste des Figures

Figure 1 : Carte de distribution des biomes du Brésil d'après IBGE (2001) avec les diagrammes climatiques associés à chacun d'eux (d'après [www.CPTEC.br](http://www.CPTEC.br))

Figure 2: Calibration palynologique des biomes du Brésil central d'après Ledru et al (2002a)

Figure 3: Diagramme palynologique de la carotte MA 97-1 du Lac Caço d'après Ledru et al (2002a)

Figure 4: Diagramme palynologique de Colônia CO3, São Paulo, montrant les variations de la forêt atlantique au cours des 130 000 dernières années.

Figure 5: Fréquence des pollens de *Podocarpus* exprimées le long d'une échelle d'âge sur la carotte MA 97-1 du Lac Caço, Nordeste, Brésil d'après Ledru et al (2002b).

Figure 6: Fréquence des pollens de *Podocarpus* exprimées le long d'une échelle d'âge sur la carotte CO3 de Colônia, São Paulo, Brésil (Ledru, en préparation).

Figure 7: Diagramme palynologique de l'enregistrement de Siberia, Bolivie avec surligné en gris l'intervalle correspondant au dernier maximum glaciaire d'après Mourguiart and Ledru (2003).

Figure 8: Position des principales masses d'air régissant le climat en Amérique du Sud d'après Ledru et al (2006), se reporter au texte pour les légendes.

Figure 9: Carte des données paléoclimatiques disponibles en Amérique du Sud d'après (Ledru and Marengo, 2002) où les cercles rouges représentent les sites marquées par une sécheresse pendant le LGM et les cercles bleus les sites où au contraire l'humidité était plus importante. Les histogrammes sont les résultats de la modélisation couplée et montrent la répartition saisonnière d'après Wainer et al 2005.

Figure 10: Carte de reconstitution de la limite d'influence de l'hémisphère nord sur les régions tropicales et de la position extrême de la ZCIT pendant l'été austral au cours du Dryas récent d'après Ledru et al (2002).

## Introduction

C'est vers la fin des années 80 que les études sur les paléoenvironnements tropicaux sud américains ont commencées à se développer. Elles avaient été initiées au début des années 1970 par Maria Lea Salgado Labouriau (Salgado-Labouriau, 1973) et Maria Lucia Absy (Absy and van der Hammen, 1976) puis avaient du être abandonnées du fait de l'installation de la dictature militaire et de l'exil au Venezuela et en Hollande de ces chercheurs. Des contacts avaient alors été établis avec les équipes européennes ayant l'expérience du travail de terrain en zone tropicale, tels que l'équipe de l'université d'Amsterdam dirigée par le professeur van der Hammen en Colombie, ou les chercheurs du groupe GEOCIT dirigé par Michel Servant à l'ORSTOM qui travaillaient alors au Brésil, en Bolivie et au Cameroun. Dès leur retour au Brésil, ces chercheurs ont commencé les campagnes de prospection de site et de carottages ainsi que l'élaboration de collection de grains de pollen de référence. Trois thèses de doctorat soutenues quasi au même moment (Ledru en 1991, Behling en 1992, De Oliveira en 1992) montraient comment les forêts du Centre et du Sud du Brésil avaient répondu aux variations climatiques globales. De plus, Absy publiait en 1991 le premier diagramme palynologique retraçant l'évolution de la forêt amazonienne sur environ 50 000 ans (Absy et al., 1991; Markgraf, 1989 ; Markgraf, 1993a).

Toutefois de grosses lacunes restaient à combler si l'on voulait parvenir à reconstituer la dynamique des écosystèmes et des climats au cours du Quaternaire dans ces régions. A la même époque étaient publiés les premiers résultats obtenus à partir des fonctions de transfert sur les données africaines dans l'équipe de Raymonde Bonnefille à Luminy (Bonnefille et al., 1990). Ces fonctions de transfert basées sur les analogues actuels permettaient de relier une température moyenne annuelle et une pluviosité moyenne aux assemblages palynologiques. Nous étions encore loin de ce type de résultats au Brésil. Il nous manquait notamment des définitions précises des écosystèmes actuels, des connaissances approfondies des systèmes climatiques sud américain , des calibrations en palynologie et les cartes de végétation, bien souvent, ne se recoupaient pas ou bien l'on distinguait tellement de sous types au sein d'un biome que ceci n'avait plus de signification synthétique (Hueck, 1972)(Projeto RADAM-Brasil, 1982). La relation avec les climats n'avait encore jamais été clairement définie mise à part les classiques classifications de Koeppen mises au point en Europe et mal adaptées aux régions tropicales. Ce sont ces lacunes qui sont en partie à l'origine de l'échec de la « Latin American Pollen Database » (LAPD) dans la modélisation des végétations.

En 1998, j'ai demandé une affectation à l'université de São Paulo dans le cadre des accords entre l'IRD et le CNPq afin de progresser dans ces différents domaines, avec l'aide de mes collègues de l'institut de Biosciences et de Géosciences ainsi que le Centre de Prevision du Temps et du Climat (CPTEC) de São Paulo.

Ce mémoire représente les données que j'ai acquises sur le terrain et les réflexions que j'ai élaborées au fil des discussions avec mes partenaires et mes étudiants tout au long de ce cours de ce séjour de 5 ans en Amérique du Sud. Mes orientations actuelles en découlent également.

## I. LES DONNEES

### *Les écosystèmes du Brésil*

Lors de mon travail de doctorat, dès 1989, j'avais montré les écosystèmes sont distribués en fonction de deux facteurs climatiques principaux: la longueur de la saison sèche et les températures moyennes hivernales. Les précipitations annuelles sont en moyenne comprises entre 1500 et 1700 mm sur la totalité du territoire brésilien, sauf en Amazonie où elles atteignent 4000 mm dans les régions situées à l'ouest du bassin, sur le littoral atlantique où sont enregistrés environ 3000 mm et le Nordeste avec une moyenne de 500 mm annuels.

Pour les écosystèmes soumis à un régime de précipitation de 1500 mm annuels, j'avais établi le tableau suivant afin de résumer mes observations :

| Ecosystème         | Température moyenne hivernale | Longueur de la saison sèche |
|--------------------|-------------------------------|-----------------------------|
| Cerrados           | > 15°C                        | 5 mois                      |
| Forêt semi décidue | 10°C < >15°C                  | 2 mois                      |
| Forêt d'Araucaria  | <10°C                         | absence                     |

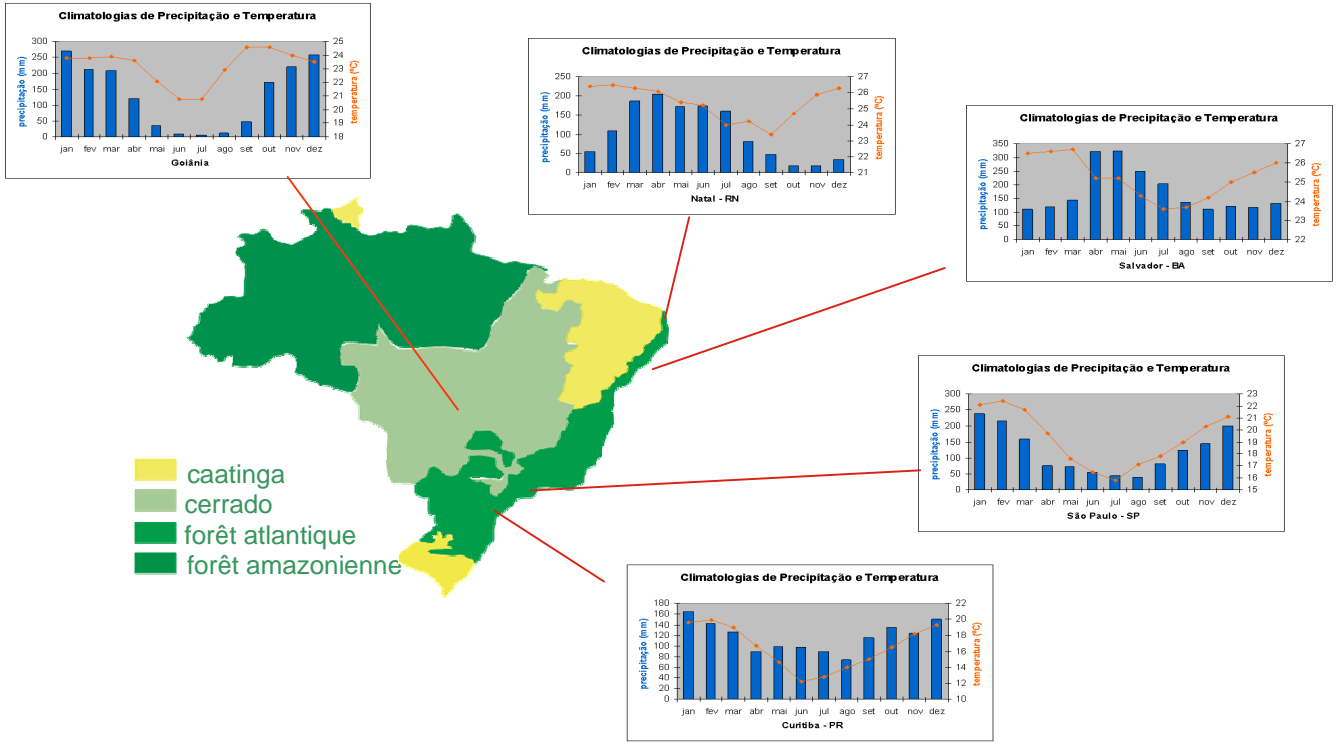


Figure 1: Carte de distribution des biomes du Brésil d'après IBGE (2001) avec les diagrammes climatiques associés à chacun d'eux (d'après [www.CPTEC.br](http://www.CPTEC.br))

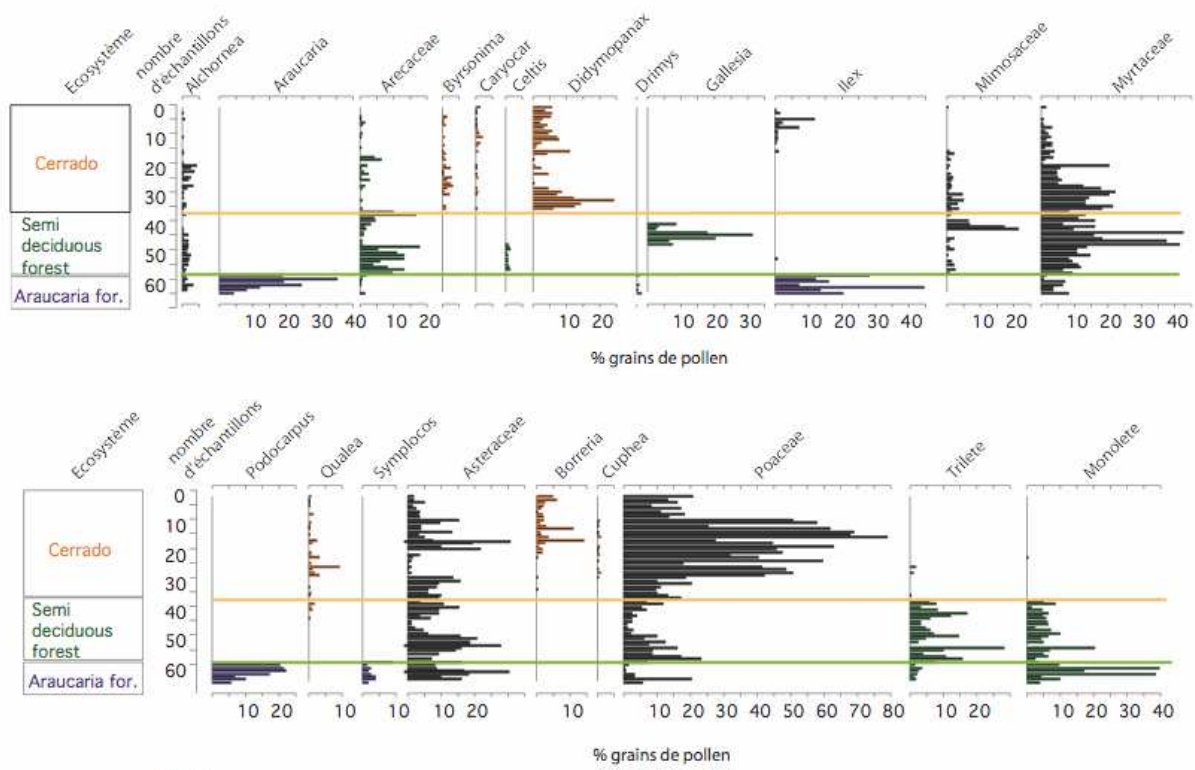


Figure 2

Figure 2 : Calibration palynologique des biomes du Brésil central



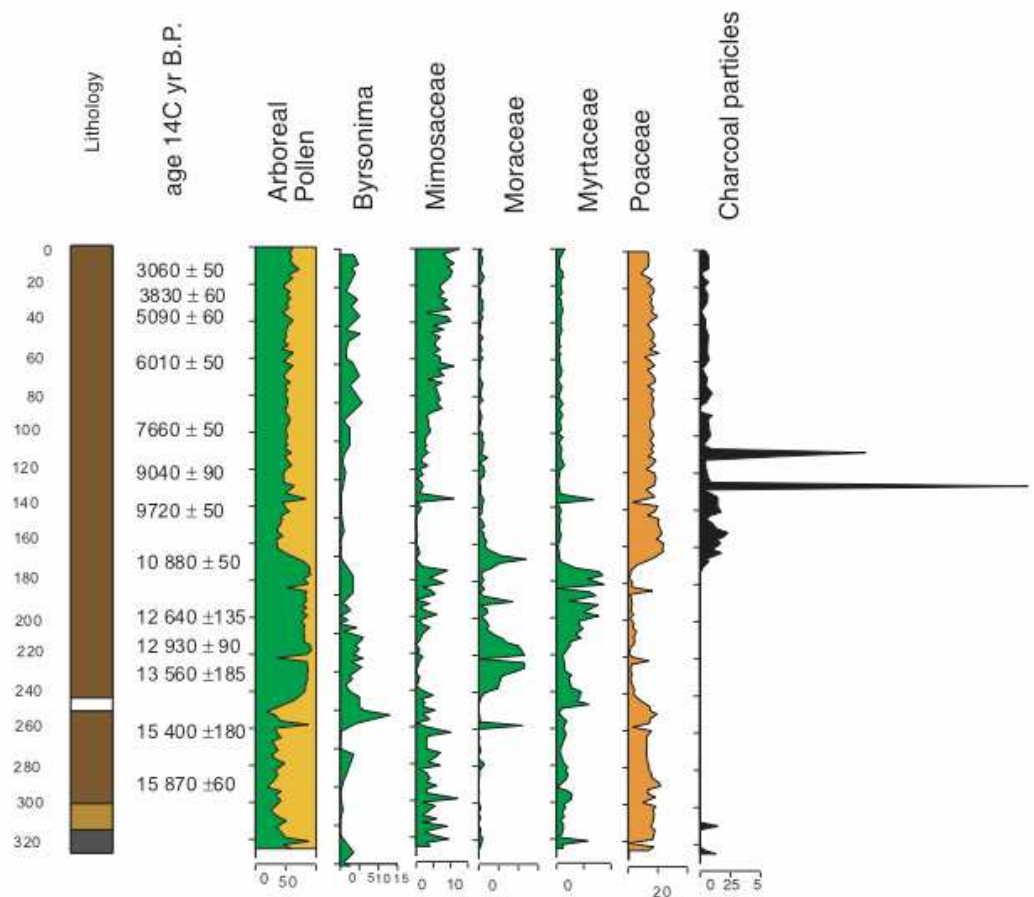


Figure 3 : Diagramme palynologique de la carotte MA 97-1 du Lac Caço d'après Ledru et al 2002

## 1. Les cerrados

Les régions originellement recouvertes par le cerrado correspondent à environ 2 millions de km<sup>2</sup>, soit 22% du territoire brésilien. Pendant longtemps on a pensé que les cerrados résultaient d'une déforestation intensive à la suite de l'arrivée des premières populations humaines sur le continent sud américain. Un doute subsistait toutefois à la suite de la découverte d'ossements de mégafaune. Ces animaux, tigre à dent de sabre, paresseux géant, étaient présents avant l'Homme en Amérique du Sud et ne pouvaient vivre en forêt dense (Cartelle, 2000). De leur côté, les archéologues avaient montré qu'à plusieurs reprises durant les derniers 12 000 ans les paléo populations du cerrado ont dû s'adapter aux modifications de leur environnement (Schmitz et al., 1989). Au cours des 12 000 dernières années, quatre phases d'occupation sont distinguées à partir des restes alimentaires retrouvés dans les abris sous roche de Serranópolis, état de Goiás. La première phase, datée entre 11 000 et 8000 ans B.P., caractérise un environnement plus sec qu'aujourd'hui. Une deuxième phase plus humide est identifiée entre 8000 et 5500 ans B.P. Cette phase est suivie d'un niveau stérile en matériel archéologique, entre 5500 et 4500 ans B.P. La dernière phase d'occupation est caractérisée par l'apparition de la culture du maïs à partir de 2000 ans B.P.

Les cerrados se caractérisent par une physionomie de savane boisée avec des faciès floristiques différents en fonction de la densité des arbres. Six régions biogéographiques sont définies à partir de leur composition floristique et de facteurs climatiques tels que précipitation moyenne annuelle, durée de la saison sèche et température moyenne hivernale. La végétation est extrêmement hétérogène d'une zone à l'autre: aucune des espèces déterminées n'a été rencontrée sur tous les sites à la fois (Ratter et al., 1996) (Oliveira-Filho and Ratter, 2002).

Les programmes GEOCIT et AIMPACT de l'ORSTOM ont effectué cinq sondages dans le centre du Brésil entre 1988 et 1997. J'ai travaillé sur deux de ces sondages : Salitre et Caço ; les autres localisés pour la plupart autour de Brasilia ont été étudiés à l'Université de Brasilia par des élèves de Maria Lea Salgado Labouriau (Barberi et al., 2000; Ferraz-Vicentini and Salgado-Labouriau, 1996). A la demande d'un collègue zoologiste, Paulo S. Oliveira, j'ai effectué une synthèse de ces résultats pour la parution d'un ouvrage sur les cerrados. Cette synthèse est reprise dans le paragraphe suivant. Les analyses palynologiques montrent bien que les cerrados ont subi des modifications phytogéographiques au cours du Quaternaire mais aussi que l'évolution de la végétation diffère en fonction de la localisation des enregistrements.

Dans le cadre de mon doctorat, j'ai prélevé une centaine d'échantillons de surface sous toutes les couvertures végétales du centre du Brésil, c'est à dire Cerrado, forêt semi décidue, forêt d'araucaria, forêt galerie (figure 2). Ces échantillons étaient destinés à caractériser les pluies polliniques actuelles de ces végétations dans la perspective d'une relation pollen-végétation-climat qui pourrait ensuite être appliquée aux échantillons fossiles. Les cerrados se définissent en terme de pollens comme une association caractérisée par 50% de pollen d'arbre et 50% de pollen d'herbacées. Les taxons arborés marqueurs sont *Byrsonima*, *Ilex*, *Curatella*, *Qualea*, *Caryocar* et *Mauritia* (Ledru, 2002a). Dans le cadre de ma synthèse

bibliographique j'ai repris cette définition et j'ai retracé l'évolution du cerrado à partir de l'observation de ces indicateurs.

Dans le centre du Brésil, il y a environ 32 000 ans B.P., la haute fréquence des pollens d'arbre est associée à la présence des taxons caractéristiques du cerrado: *Byrsonima* et *Mauritia* ainsi qu'à de nombreux microcharbons. Cette phase est attribuée à un climat humide marqué par un contraste saisonnier (Salgado-Labouriau and Ferraz-Vicentini, 1994) (Barberi et al., 2000). J'avais remarqué que, dans les régions tropicales de basse altitude, tous les enregistrements sédimentaires datés entre 25 000 et 18 000 ans B.P. se caractérisent par un hiatus de sédimentation. J'ai associé ce hiatus à la présence de conditions climatiques érosives sans possibilité de préservation du matériel organique (Ledru et al., 1998a) . Pendant le tardiglaciaire, entre 17 000 et 11 000 ans B.P., l'enregistrement de Lagoa dos Olhos montre l'association de deux arbres, *Podocarpus* et *Caryocar*, qui ne présente pas d'analogue actuel. Toutefois la présence de *Podocarpus*, conifère associé à des conditions climatiques ou/et édaphiques humides, semble en faveur d'un climat plus humide qu'avant (le dernier maximum glaciaire) et après (l'Holocène) cette période. En 1998, j'avais réalisé une première synthèse bibliographique sur les enregistrements paléoenvironnementaux du Brésil à l'Holocène. Ce travail m'avait permis de remarquer l'existence de hiatus de sédimentation sur de nombreux sites pendant tout le début de l'Holocène, entre 11 000 ans B.P. et 7000 ans B.P. J'avais attribué ce hiatus de sédimentation à la présence de conditions érosives dues au signal de précession des équinoxes. Sous les latitudes tropicales, ce signal est marqué par une diminution du contraste saisonnier et une diminution des précipitations (Ledru et al., 1998b). Après 7000 ans B.P., les fréquences des taxons caractéristiques du cerrado augmentent et accompagnent l'expansion des forêts galerie et des veredas (sorte de marécage caractéristique des cerrados). La concentration des microparticules de charbon augmente en même temps que les cerrados se développent, et confirme l'installation d'un climat saisonnier sur le Planalto central (Salgado-Labouriau, 1997). Les formations de cerrados du nord du Brésil, que j'ai étudié avec l'enregistrement du Lac Caço, montrent une évolution différente de ceux du centre du Brésil. La fin de la dernière glaciation enregistre des éléments de végétation steppique, subarbutive avec la dominance d'herbacées caractéristiques de régions arides. L'expansion de la végétation humide a commencé à partir de 17 000 ans B.P. et s'est maintenue jusqu'à la fin du Pléistocène, il y a environ 12 000 ans B.P. L'expansion des *Podocarpus*, bien enregistrée entre 16 000 et 15 500 ans B.P. montre l'installation d'une phase climatique froide et humide, sans contraste saisonnier. La forêt dense humide a perduré jusqu'au début de l'Holocène puis a été remplacée par une végétation ouverte où dominent les graminées et les *Cecropia*, un arbre pionnier indicateur d'une dégradation de la forêt. C'est aussi à partir du début de l'Holocène que sont enregistrés les premiers incendies dans cette région. La végétation de cerrados telle que nous la connaissons aujourd'hui s'est installée après 7000 ans et est attestée par l'augmentation des fréquences des Mimosaceae et des *Byrsonima* entre autres (Ledru et al., 2002). J'ai étendu mon travail de synthèse aux végétations du pourtour des cerrados afin de mettre en évidence les interactions qui se produisent entre ces différents écosystèmes (forêt amazonienne-cerrado ; forêt atlantique-cerrado) lors d'une régression ou d'une extension de la forêt. Ainsi à Carajás, dans l'est amazonien, la fréquence des arbres diminue à trois reprises et est attribuée à des phases de régression de la forêt (Absy et al., 1991) (Sifeddine et al.,

1994) (Sifeddine et al., 2001). De plus, les fréquences des taxons indicateurs du Cerrado augmentent, non pas au cours de ces phases sèches comme cela avait été interprété par Absy, mais en même temps que les phases d'expansion de la forêt. J'ai relié la présence de ces taxons à une fragilisation de la forêt ayant provoqué des perturbations de sa composition floristique. Une première expansion du cerrado vers l'intérieur de l'Amazonie est observée avant 50,000 ans B.P. et une deuxième phase vers 28 000 ans B.P. Au sud de la forêt amazonienne, entre la Bolivie et le Brésil, *Curatella* et *Mauritia*, deux arbres caractéristiques du cerrado, sont enregistrés entre 11 000 et 7000 ans B.P. A la même époque, une expansion de la forêt atlantique est observée à l'est, dans une région couverte aujourd'hui par une végétation mixte comprenant des espèces du cerrado et de la caatinga, la végétation steppique du nordeste brésilien. La végétation actuelle s'est installée après 3000 ans B.P. au détriment de la forêt pluviale (De Oliveira et al., 1999).

## 2. La forêt pluviale atlantique

La forêt atlantique est la deuxième forêt pluviale d'Amérique du Sud et du Brésil après la forêt amazonienne, et est considérée aujourd'hui comme l'un des écosystèmes les plus riches en diversité biologique de la planète. Elle recouvre un très large territoire et forme une couverture végétale quasi continue le long de la chaîne de montagnes qui borde le littoral atlantique entre l'équateur et le parallèle 30 degrés de latitude sud ; elle pénètre vers l'intérieur du continent entre 20 et 30°S de latitude (Figure 1). Aujourd'hui cette forêt est réduite à 7,6% de sa couverture végétale originale. Le plus souvent on la trouve sous forme de parc naturel ou de réserve écologique protégée. Le régime pluviométrique détermine sa richesse spécifique avec environ 20 000 espèces végétales dont la moitié est exclusive à la forêt atlantique. Le relief, la large distribution latitudinale ainsi que la proximité de l'océan en font un écosystème extrêmement sensible aux variations d'humidité et de température, beaucoup plus que la forêt amazonienne par exemple. Récemment des analyses statistiques réalisées sur l'ensemble des relevés phytosociologiques effectués au Brésil ont démontré que toutes les forêts denses du littoral, les forêts galerie de l'intérieur, les forêts dites semi décidues, les forêts d'*Araucaria*, ce conifère sud américain, présentaient un tel coefficient de similarité qu'elles ne pouvaient caractériser qu'un seul et même biome: la forêt pluviale atlantique (Oliveira Filho and Fontes, 2000). Les différences floristiques et physiologiques observées d'une région à l'autre correspondent à des évolutions climatiques différentes de celles que j'avais définies au cours de mon travail de doctorat. J'ai analysé deux enregistrements palynologiques de la forêt atlantique : Salitre, sur la transition avec le Cerrado, et Colônia, auxquels s'ajoute la récolte de nombreux échantillons de surface destinés à caractériser les pluies polliniques des mosaïques de végétation formant la forêt atlantique (Ledru, 2002a) (figure 2). Mes premiers résultats ont montré que les *Araucaria* se développaient dans le sud du Minas Gerais vers 19°S de latitude il y a 12 000 ans B.P., puis disparaissaient avant d'enregistrer à nouveau une brève et dernière expansion vers 9000 ans B.P. (Ledru, 1993). Aujourd'hui, ces forêts sont bien développées dans les Serras de Mantiqueira et de Bocaina, ces montagnes qui bordent le littoral atlantique entre Rio et São Paulo, ainsi

que dans le sud du Brésil, entre les latitudes 24 et 30°S. Les résultats palynologiques montrent que ces forêts ne se sont étendues dans ces régions que depuis à peine 1500 ans (Ledru et al., 1994) (Behling, 1997). A leur place se développaient des formations ouvertes à herbacées ou bien des forêts de feuillus. A São Paulo, au coeur de la forêt atlantique, j'ai analysé un enregistrement sédimentaire dont l'âge à la base est estimé à 130 000 ans (Figure 4). J'ai mis en évidence l'existence de différentes phases d'expansion et de régression des Araucarias tout au long du dernier cycle glaciaire. Après chaque modification de l'environnement des réassociations d'espèces avaient lieu (site de Colônia, (Ledru et al., 2005)). Avant le travail de Oliveira Filho, je pensais travailler dans trois types de forêt différents auxquels j'avais associé une durée de saison sèche et une température moyenne hivernale : la forêt d'araucaria, la forêt semi décidue et les forêts galerie. Le travail de Oliveira Filho m'a permis de mieux comprendre le fonctionnement de ce domaine de végétation que constitue la forêt atlantique. J'ai pu l'étudier et l'analyser dans son ensemble floristique et sur toute son étendue géographique. J'ai commencé par intégrer les expansions tardiglaciaire de forêt humide que j'avais observées dans le Nordeste à mes observations du Sud et Sud-est du Brésil. Les refuges de forêt humide que j'avais pu observer sur les sommets au coeur de ces régions arides faisaient aussi partie de la forêt atlantique. J'ai émis l'hypothèse que la distribution que nous connaissons aujourd'hui des différentes représentations floristiques de la forêt atlantique, araucaria, semi décidue, galerie, trouve son origine dans une évolution climatique particulière au cours du Quaternaire. La vérification de cette hypothèse par le biais de l'analyse palynologique seule était difficilement réalisable à cause de la grande étendue du terrain d'étude et des limites de la palynologie avec ses rares enregistrements ponctuels et ses analyses longues (Ledru, 2002b). J'ai alors décidé de m'appuyer sur la biologie moléculaire et d'analyser la structure génétique d'une espèce d'arbres représentatifs de cette forêt pluviale. Mon choix s'est porté sur les *Podocarpus*, des conifères tropicaux bien représentés dans les refuges phytogéographiques et faciles à déterminer dans les analyses palynologiques. J'ai construit un projet de biologie moléculaire en association avec Maria Luisa Salatino, professeur à l'Université de São Paulo. Ce projet a été entièrement financé par la FAPESP (Fundação Amparo de Pesquisas no Estado de São Paulo) de 2000 à 2003. J'ai d'abord sélectionné les sites de prélèvements à partir d'une recherche dans différents herbiers au Brésil, à São Paulo, Curitiba, Brasília, Belo Horizonte, Recife, Fortaleza...Vingt-six populations de *Podocarpus* réparties sur tout le territoire brésilien (sauf l'Amazonie) ont été sélectionnées. Je me suis déplacée dans chacune d'entre elle afin de prélever les feuilles pour l'extraction de l'ADN. Ce projet a donné d'excellents résultats qui sont en cours de publication: il m'a permis non seulement de compléter mes résultats palynologiques mais aussi de compléter mes connaissances sur le terrain et ainsi préciser les futures régions à prospecter. La comparaison des résultats obtenus avec les deux types d'outil, le grain de pollen et l'ADN chloroplastique de deux espèces endémiques de *Podocarpus*, *P. lambertii* et *P. sellowii*, m'a permis de détailler davantage la relation étroite entre la distribution actuelle de ces conifères et les variations climatiques globales. *P. lambertii* est associé à la forêt d'Araucaria et s'est développé récemment dans le sud du Brésil. Plus au nord où la forêt d'Araucaria existe sous forme très isolée, cette espèce a disparu depuis environ 85 000 ans. *P. sellowii* se retrouve dans deux groupes de distribution : le premier englobe les refuges du Nordeste et les forêts galerie du centre du Brésil dans les Cerrados, et a connu une

expansion au cours du tardiglaciaire il y a 16 000 ans environ. Le deuxième groupe est constitué de populations isolées dans le Sud-Est, au sommet des montagnes ou sur le littoral derrière la mangrove. L'expansion de *Podocarpus* dans ces régions s'est produite il y a 29000 ans environ et a duré 2000 ans. Ces populations se trouvent aujourd'hui sous forme de refuges dispersés et isolés sur tout le territoire brésilien. Ces espèces, tout comme la forêt atlantique dans son ensemble, ont pu migrer et s'étendre pendant des phases climatiques qui leur étaient favorables. J'ai montré combien il était important aujourd'hui de conserver ces refuges dans la perspective d'une évolution future de cette forêt et éviter ainsi son extinction.

A la suite de ces résultats, j'ai participé à l'élaboration de différents projets de recherche sur la forêt atlantique. J'ai également construit un carottier à vibration pour les prélèvements dans les tourbières (deux carottages à Lagoa Grande et Lagoa Vermelha) et à l'intérieur d'une mangrove sur le littoral de São Paulo dans le cadre d'un M2 que j'ai dirigé entre 2001 et 2003 et qui a été publié en 2006. Le financement de ces projets par la FAPESP sur la période de 2001 à 2008, a permis le lancement d'une thèse de doctorat en palynologie sur ces sondages à l'Université de São Paulo (Saia, 2006).

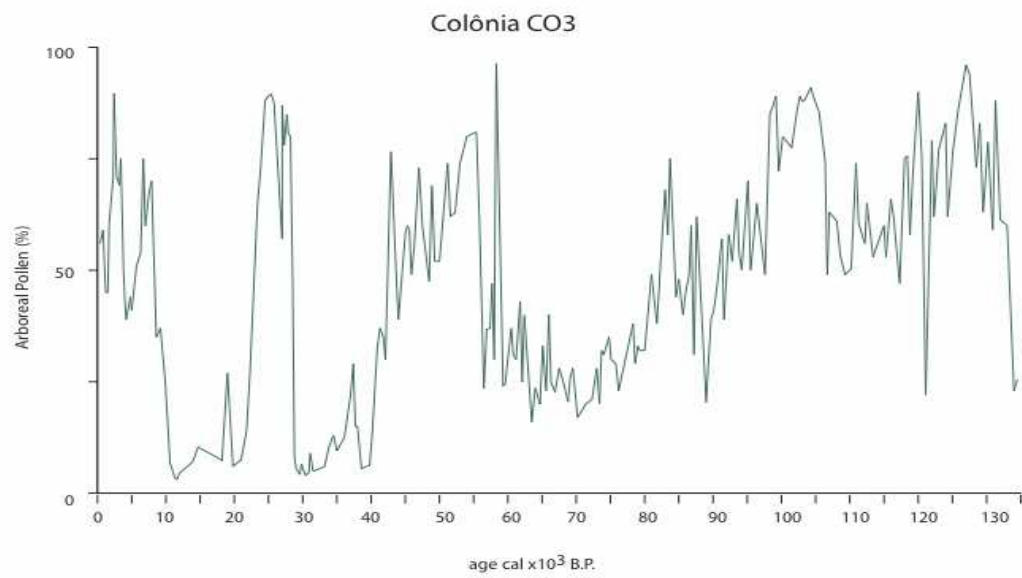


Figure 4 : Diagramme palynologique de Colônia CO3, São Paulo, montrant les variations de la forêt atlantique au cours des 130 000 dernières années.

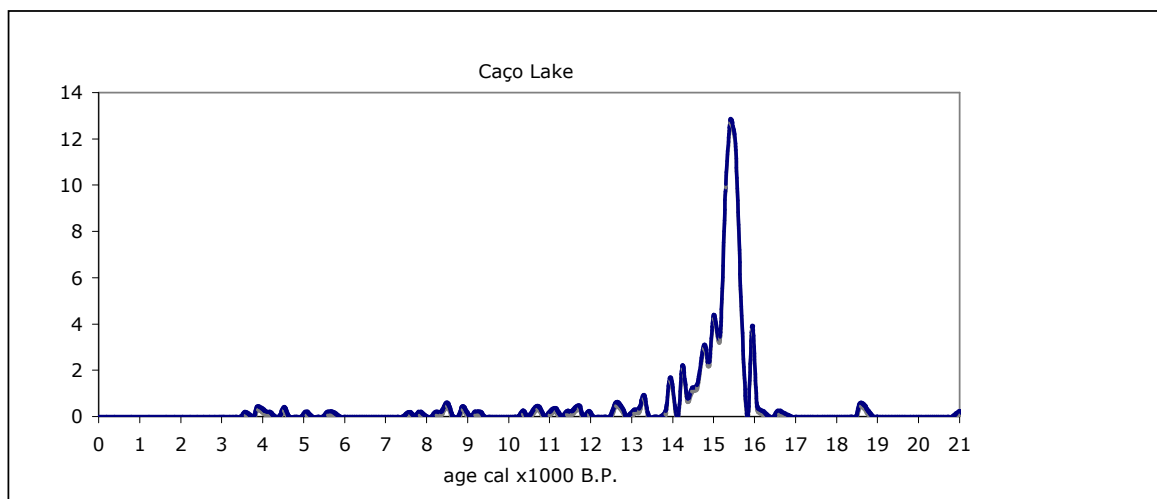


Figure 5 : Fréquence des pollens de *Podocarpus* exprimées le long d'une échelle d'âge sur la carotte MA 97-1 du Lac Caço, Nordeste, Brésil

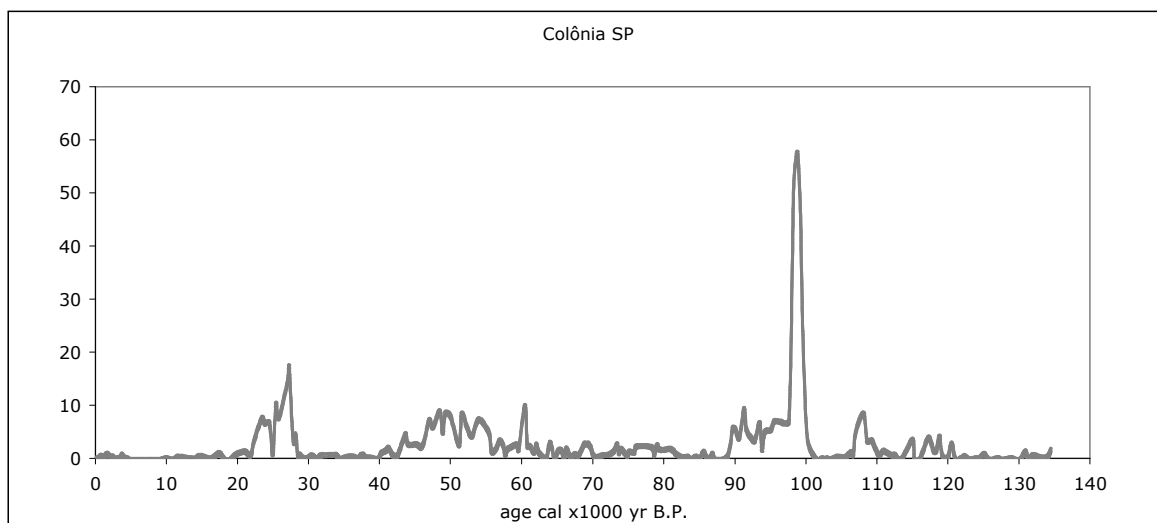


Figure 6 : Fréquence des pollens de *Podocarpus* exprimées le long d'une échelle d'âge sur la carotte CO3 de Colônia, São Paulo, Brésil



### 3. La forêt amazonienne

La répartition et la composition de la forêt amazonienne pendant le dernier maximum glaciaire ont suscité de nombreux débats, parfois houleux, qui ont animé les congrès de ces dernières décennies (Colinvaux et al., 2000; Hooghiemstra, 1997). La théorie des refuges est apparue vers 1970 à partir d'observations de terrain de biologistes qui avaient remarqué que certaines populations de toucans, de lézards ou même des espèces d'arbres se trouvaient regroupés sous forme d'îlots au sein de la forêt (Haffer, 1969; Prance, 1973; Vanzolini and Williams, 1970). Les résultats palynologiques de Thomas van der Hammen corroboraient ces observations (van der Hammen, 1974). Paul Colinvaux, palynologue nord-américain, pensait plutôt que la forêt du dernier maximum glaciaire n'avait pas disparu mais s'était modifiée en intégrant des arbres de la forêt andine dont les *Podocarpus* (Colinvaux, 1979). Je suis intervenue dans ce débat à deux reprises. Tout d'abord, j'ai repris toutes les datations et les descriptions lithologiques des enregistrements palynologiques disponibles sur la région amazonienne et son pourtour et ai redessiné des courbes âge-profondeur pour chacun deux. J'ai pu montrer que les événements que les uns et les autres situaient pendant le dernier maximum glaciaire dataient d'avant ou après cet extrême climatique. En effet, un hiatus de sédimentation est bien marqué dans tous les enregistrements entre 25 000 et 15 000 ans B.P. (Ledru et al., 1998a). Il n'est donc pas possible de recouvrer du matériel sédimentaire datant du dernier maximum glaciaire. Dans un deuxième temps, j'avais analysé la carotte sédimentaire du Lac Caço et montré que l'expansion des *Podocarpus* n'avait pas eu lieu dans le nord du Brésil au cours du maximum glaciaire mais au cours de la déglaciation (Ledru et al., 2001). J'ai rédigé une publication de synthèse afin de montrer que tous les enregistrements palynologiques ayant mis en évidence une expansion des *Podocarpus* pendant le dernier maximum glaciaire étaient mal datés. L'expansion de ces arbres avait eu lieu après le dernier maximum glaciaire et correspondait à l'installation de conditions climatiques très particulières (voir plus bas). J'ai conclu que nous ne disposions d'aucune donnée en Amazonie nous permettant de caractériser son expansion pendant le dernier maximum glaciaire et nous autorisant à vérifier les reconstructions établies à partir de la modélisation. J'ai alors recherché des sites d'étude dans des zones sensibles aux variations de la précipitation et de la température comme la périphérie du bassin amazonien avec les forêts de nuage de la cordillère orientale des Andes. L'enregistrement de Siberia en Bolivie a été analysé en 1997. D'une profondeur de 7 m, il comportait deux mètres d'enregistrement sédimentaire retraçant le dernier maximum glaciaire. L'existence de la forêt de nuage dépend de la quantité d'eau en provenance du bassin amazonien, évaporation de la forêt en hiver austral, saison des pluies provoquée par le déplacement de la ZCIT pendant l'été austral. A Siberia, j'ai montré que la forêt avait disparu et avait été remplacée par des végétations herbacées au cours du dernier maximum glaciaire (Mourguiart and Ledru, 2003). Depuis, d'autres analyses sont venues compléter les résultats de Siberia (Bush et al., 2004; Mayle et al., 2000). La théorie des refuges est aujourd'hui en cours de révision (van der Hammen, 2001) (Haffer and Prance, 2001). Elle a ouvert le débat sur les variations climatiques globales en forêt tropicale, sur la distribution d'îlots refuge de végétation, ainsi que sur les possibles réassociations des espèces végétales et les connections de ces forêts tropicales avec les écosystèmes andins au cours du Quaternaire. En effet, en

1970 l'on pensait encore que les forêts tropicales étaient restées stables au cours des glaciations du Quaternaire. Les résultats de ces chercheurs ont montré que la forêt amazonienne avait subi de nombreux changements dans sa composition floristique mais aussi dans sa distribution, avec des différences de comportement entre l'est et l'ouest du bassin amazonien.

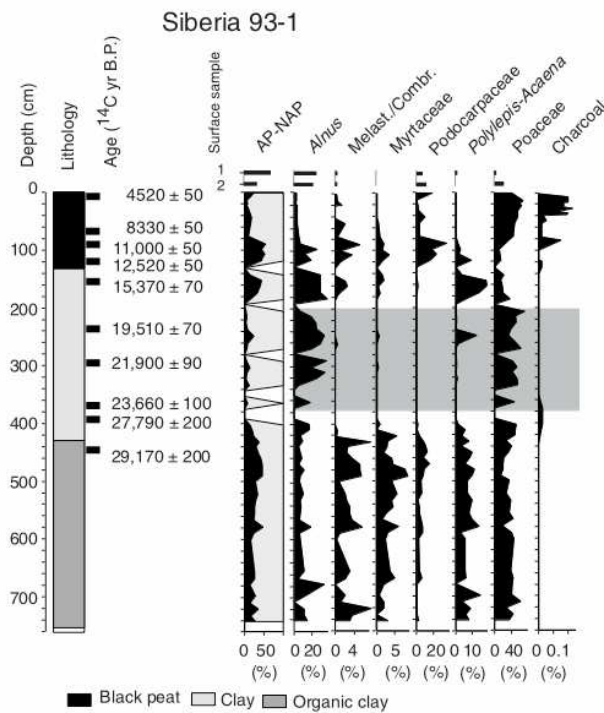


Figure 2

Figure 7: Diagramme palynologique de l'enregistrement de Siberia, Bolivie avec surligné en gris l'intervalle correspondant au dernier maximum glaciaire d'après Mourguiart and Ledru (2003).

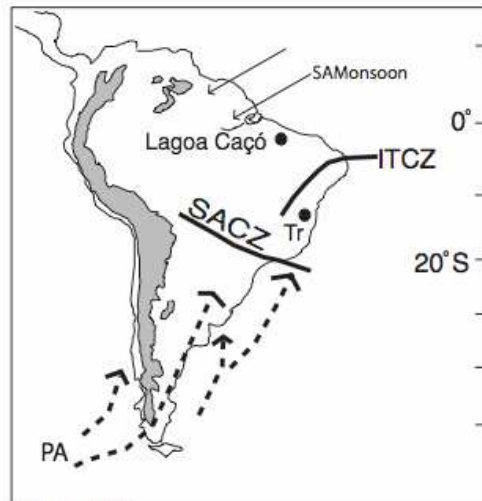
## II. LES INTERPRETATIONS

### ***Synthèse des données acquises: les grandes étapes paléoclimatiques du continent sud américain***

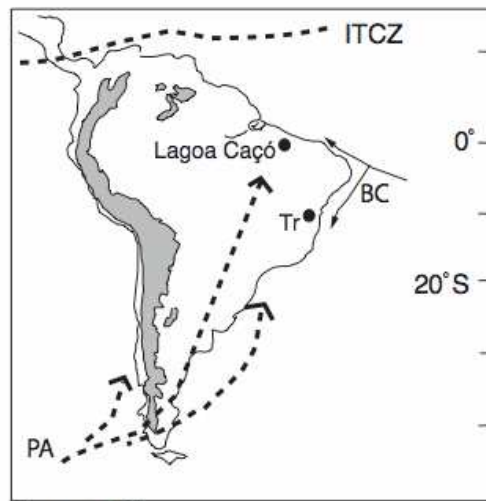
Un premier séjour d'un an au Brésil en 1987-88, dans le cadre de mon doctorat, m'avait permis d'observer comment le système des fronts froids et des remontées d'air polaire pouvait modifier le climat et ainsi bousculer les connaissances livresques sur les climats tropicaux. Ainsi, on observe qu'en une journée d'hiver, la température chute de plus de 20° et ne revient vers des valeurs plus "tropicales » qu'une semaine plus tard. Toutefois il était impossible de trouver une publication scientifique sur les remontées d'air polaire en Amérique du Sud ; ma référence restait constituée par les travaux de Marcel Leroux en Afrique (Leroux, 1993). Les premières cartes climatiques et paléoclimatiques publiées à l'époque correspondent à ces balbutiements (Ledru, 1993) (Servant et al., 1993). Dans un but synthétique, J'ai proposé une relation simple entre la végétation et les climats afin de faciliter l'interprétation des données quaternaires obtenues à partir des analyses des carottes lacustres.

Je suis donc entrée en contact avec les climatologues du Centre de Prévision du Temps Et du Climat (CPTEC) à São Paulo et en particulier avec Jose Marengo qui était alors un des rares chercheurs à s'intéresser aux fronts froids au Brésil. Nous avons créé un groupe de recherche réunissant des climatologues et des paléoclimatologues chiliens, argentins et brésiliens. J'ai organisé deux réunions internationales financées par le programme PEP I (NSF) et la DIC (IRD) (Ledru and Marengo, 2002). Comme dans les milieux forestiers tropicaux les variations faibles du climat sont souvent masquées par les valeurs moyennes élevées de température et de pluviosité, nous avons décidé de focaliser nos observations sur des événements extrêmes du climat.

Dans le cadre de ces réunions, j'ai effectué une synthèse des discussions afin de proposer des schémas de fonctionnement atmosphérique global pour des périodes clé du Quaternaire. Ceci n'a pu être possible qu'en rassemblant les données disponibles sur des échelles spatiales plus étendues, au-delà de la zone tropicale, en Patagonie, au Chili et dans des régions d'altitude élevée comme la Bolivie.



été austral DJF



hiver austral JAS

Figure 8 : Position des principales masses d'air régissant le climat en Amérique du Sud d'après Ledru et al (2006), se reporter au texte pour les légendes.

## 1. Quelles masses d'air?

Trois masses d'air sont responsables des variations des régimes d'humidité, des saisonnalités et des écarts de température sous les tropiques. Lors de mon doctorat, j'ai mis en évidence l'importance du rôle des advections d'air polaire sur la répartition des végétations et la saisonnalité. Depuis 1998 je travaille sur la variabilité de la Zone de Convergence de l'Atlantique Sud (ZCAS) (figure 8).

Mes interprétations paléoclimatiques reposent sur la caractérisation passée des contraintes climatiques induites par les variations d'amplitude et de fréquence:

- de la Zone de Convergence Inter Tropicale
- de la Zone de Convergence de l'Atlantique Sud mousson sud-américaine
- des advections polaires

La reconstitution des climats du passé nécessite une bonne connaissance préalable des mécanismes actuels entraînant l'installation de conditions extrêmes sur le continent sud-américain comme des sécheresses prolongées ou au contraire des fortes inondations. Je me suis donc efforcée de comprendre ces extrêmes à l'aide de discussions régulières avec mes partenaires du CPTEC et de l'IAG à São Paulo. J'ai également suivi au quotidien dans les journaux ou sur le site internet du CTPEC les événements extrêmes lors de mon séjour au Brésil. J'ai pu définir et comprendre le rôle de chaque masse d'air dans la variabilité climatique régionale de mes sites d'étude. J'ai ainsi proposé plusieurs scénarios paléoclimatiques faisant intervenir une modification du déplacement de la ZCIT, ou des advections polaires. Dans les paragraphes suivants, je décrirai d'abord brièvement le fonctionnement de ces masses d'air sud américaines, puis je continuerai avec les scénarios que j'ai élaborés et publiés à partir de mes propres données paléoenvironnementales et des synthèses que j'ai effectuées avec d'autres données paléoenvironnementales provenant de sites voisins.

### ***a. La zone de convergence intertropicale ou ZCIT***

C'est la zone de convergence entre les systèmes de circulation atmosphérique des deux hémisphères. Sa position, marquée par un maximum de nébulosité, pluviosité et convection, se déplace saisonnièrement en fonction des gradients de température entre les pôles et l'équateur (Markgraf, 1998; Rind, 1998) (Rind, 2000). Elle oscille entre deux positions extrêmes au cours de l'année. Ces positions dépendent de l'amplitude du gradient de température entre les pôles et l'équateur. Actuellement, la ZCIT est observée vers 17°S pendant l'été austral, de décembre à mars, et vers 10°N pendant l'hiver austral, de juin à septembre. Ces deux positions définissent la saisonnalité des régions tropicales : régime de pluies d'été sur l'ensemble des régions tropicales de basse altitude dans l'hémisphère sud (saison sèche dans l'hémisphère nord) et installation de la saison sèche sur les régions tropicales de l'hémisphère sud (de la saison humide dans l'hémisphère nord).

### ***b. La zone de convergence de l'atlantique sud ou ZCAS***

La position de la ZCAS varie de façon irrégulière et de ce fait est difficile à observer ou à retracer sans les vues des satellites d'observation météorologique. De ce fait, elle est restée moins connue que la ZCIT et longtemps ignorée des scénarios de reconstitution paléoclimatique. J'avais incorporé sa description et sa connaissance dans mon enseignement de 3<sup>ème</sup> cycle à São Paulo. C'est une zone de convection de l'Amérique subtropicale et de l'ouest de l'Atlantique sud (Garreaud and Aceituno, 2002; Lenters and Cook, 1999; Nogués-Paegle and Mo, 1997). Sur les images satellitales, elle apparait comme une bande nuageuse s'étendant en diagonale dans une direction NW-SE. Elle fusionne parfois avec l'intense convection en provenance du bassin amazonien. La ZCAS persiste rarement dans la même position pendant plus de 10 jours. Son mode de formation et de fonctionnement est encore très mal connu mais elle semble en relation avec la Zone de Convergence du Pacifique Sud (ZCPS) (Pezza and Ambrizzi, 2002) (Pezza and Ambrizzi, 2003). La ZCAS est responsable de la variabilité intra-saisonnière sur les régions centrales de basse altitude. Elle est associée à une situation dite en dent-de-scie. Par exemple, des événements associés à une forte activité convective au niveau de la ZCAS sont responsables des déficits pluviométriques au-dessus des plaines subtropicales de l'Amérique du Sud. Au contraire lorsque la ZCAS s'affaiblit les précipitations sur les plaines deviennent abondantes. Au Brésil, en hiver elle peut être à l'origine de l'installation d'une saison des pluies anormalement longue car prolongée sur les latitudes subtropicales (cas de 1976 et 1998) ou bien, en été, la cause de fortes inondations et catastrophes humaines lorsqu'elle fusionne avec les masses d'air polaire (janvier 1999, 2001) (Seluchi and Marengo, 2000) (Marengo and Rogers, 2001).

### ***c. Les masses d'air polaire***

De même que la ZCAS, les remontées d'air polaire vers l'équateur constitue un phénomène atmosphérique instable et irrégulier, qu'il est difficile de définir et d'étudier sur des moyennes annuelles. Il s'agit d'un phénomène atmosphérique naissant hors tropiques et ayant un impact sur les Tropiques. Mes recherches sur l'impact de ces advections polaires sur les environnements tropicaux au cours du Quaternaire étaient les premiers en la matière en ce qui concerne l'hémisphère sud. De l'air froid en provenance des latitudes moyennes pénètre épisodiquement vers les latitudes tropicales (Garreaud, 2000; Hamilton and Tarifa, 1978; Marengo et al., 1997) (Garreaud, 2001) (Marengo and Rogers, 2001). Ce phénomène est observé à l'est des Andes. L'étendue spatiale ainsi que l'orographie de la Cordillère des Andes sont fondamentaux dans la synopsis de ce phénomène. De même que les différences de pression entre le Pacifique Sud à l'ouest et l'Atlantique Sud à l'est caractérisent les variations de fréquence et d'amplitude des remontées d'air polaire vers les basses latitudes. Sur le terrain, vers 23°S, l'arrivée des advections d'air polaire est annoncé par une chute brutale de la température suivie d'une brusque augmentation de la pression de surface et pendant 24h environ des vents forts soufflent vers le nord. Les modifications des fréquences et/ou intensités influent fortement la saisonnalité des régions du sud du Brésil. Elles sont par exemple à l'origine des pluies d'hiver qui permettent à la forêt d'*Araucaria* de

se développer dans ces régions aujourd'hui. Au Brésil, ces variations climatiques sont bien connues sous le nom de "friagem" ou "frente fria". Lorsqu'elles provoquent des gelées qui anéantissent les cultures, elles modulent les cours du café en bourse. Au cours des quatre dernières décennies, les cultures du café se sont déplacées de 3° vers le nord afin de faire face à l'augmentation de la fréquence de ces gelées (Marengo and Rogers, 2001).

Quand un système frontal peut atteindre des latitudes subtropicales, il peut aussi augmenter l'intensité de la convection le long de la ZCAS (exemple d'Ouro Preto en janvier 1997) en canalisant les masses d'air humide amazonien le long de la ZCAS et augmenter l'intensité des précipitations sur la zone centrale (Seluchi and Marengo, 2000). Lorsque la ZCAS est absente, les advections polaires peuvent alors remonter jusque sous l'équateur et provoquer des chûtes de température importantes sous ces basses latitudes (Marengo and Hastenrath, 1993).

## **2. Reconstruction paléoclimatique**

Ma connaissance du climat et des écosystèmes actuels du Brésil m'a permis de proposer des scénarios de reconstitution de la dynamique des climats sur quelques périodes clé du Quaternaire.

### **a. Le dernier maximum glaciaire (20 000 - 18 000 ans B.P.)**

J'ai effectué une synthèse des données disponibles afin de caractériser la période couvrant le dernier maximum glaciaire (LGM) en Amérique du Sud et les comparer aux sorties de modèle. A l'aide d'une carte, j'ai montré que presque la totalité du continent sud américain avait été alors soumis à une diminution drastique des précipitations à l'exception du nord de la Patagonie, où les niveaux des lacs étaient plus hauts qu'aujourd'hui (Bradbury et al., 2001) (Figure 9). Le modèle couplé utilisé par Ilana Wainer montrait un renforcement et une remontée vers le nord des vents d'ouest (westerlies) pouvant expliquer une augmentation régionale de l'humidité. Récemment, à São Paulo sur le site de Colônia, j'ai enregistré une expansion de la forêt dense humide datée entre 27 000 et 23 000 ans B.P. J'ai d'abord pensé que le dernier maximum glaciaire à 23°S était, à l'instar de la Patagonie, caractérisé par une très forte humidité mais avec un décalage chronologique. Les résultats d'autres analyses, notamment en Nouvelle Zélande (Vandergoes and Fitzsimons, 2003) ou dans la cordillère des Andes (Seltzer et al., 2002), venaient corroborer cette hypothèse. Les moraines des Andes attestaient une avancée maximum des glaciers antérieure au LGM (Smith et al., 2005). Les reconstitutions des variations du niveau du lac Titicaca étaient plus contradictoires. Certaines études ne montraient pas de variations entre le LGM, la déglaciation et le début de l'Holocène alors que d'autres montraient une baisse du lac d'au moins 20 m pendant le LGM (Argollo and Mourguiart, 2000). Mes données palynologiques obtenues sur le site de Siberia en Bolivie montraient une forte diminution des précipitations au moment du LGM. Pour expliquer ces différences, j'ai proposé un scénario paléoclimatique faisant intervenir deux étapes. La première étape est caractérisée par des hauts niveaux lacustres ou Minchin (Servant and Fontes, 1978), des avancées glaciaires maximales dans les Andes à l'ouest du continent sud américain et un maximum de précipitation à l'est dans les régions du sud du Brésil. Elle a eu lieu avant le maximum glaciaire. La

deuxième étape correspond au dernier maximum glaciaire et se caractérise par de faibles précipitations. Ces conditions climatiques particulières expliquent les conditions érosives que j'avais remarqué dans les sites tropicaux des basses latitudes, la faible baisse du niveau du Lac Titicaca après les niveaux maximum du Minchin, l'arrêt de l'avancée glaciaire enclenchée précédemment et la rapidité avec laquelle la déglaciation a commencé dans l'hémisphère sud. Je continue actuellement de travailler sur la succession des différents mécanismes à l'origine de ces changements.

Grâce à cette synthèse, j'ai été invitée à participer à une reconstitution de l'étendue de la forêt amazonienne pendant le dernier maximum glaciaire. J'ai organisé une réunion internationale sur ce sujet à l'Université de São Paulo, puis contribué à la publication d'un article de synthèse entre tous les participants (Anhuf et al., 2006). Les situations climatiques apparaissent contrastées selon la localisation. Le couloir sec amazonien est situé sur le flanc est du bassin et se caractérise par des précipitations moins abondantes et une saison sèche hivernale. Au contraire, pour les régions situées au nord du bassin amazonien, la plus grande partie des précipitations est enregistrée pendant les mois d'hiver, d'avril à septembre. Il y a 20 000, pendant l'hiver austral, une langue d'eau froide prenait naissance sur la côte africaine et remontait le long de la côte grâce au Courant de Benguela. Elle entraînait sur le continent sud américain par le sud-est de l'équateur et se propageait sur l'ouest de l'Atlantique au-delà de 30°S (Pflaumann et al., 2003). Ce refroidissement a eu un impact sur l'intensité de la mousson brésilienne ainsi que sur la répartition de l'humidité continentale. Une forte humidité était alors enregistrée sur tout le littoral, le long de la côte est, et pénétrait vers l'intérieur des terres entre 7 et 10°S de latitude. Cette augmentation des précipitations a permis la formation de travertins dans les régions calcaire (Wang et al., 2004). Les températures reconstituées à partir des carottes de glace en Antarctique (Petit et al., 1999) et au Groenland (Dansgaard et al., 1993) montrent que celles-ci enregistraient des minima vers 20 000 ans B.P. Par conséquent, les gradients de température entre les pôles et l'équateur étaient très intenses et les vents renforcés de part et d'autre de l'équateur. La bande saisonnière de déplacement de la ZCIT s'en est trouvée très réduite (Chiang et al., 2003). Le phénomène de mousson à l'origine des pluies d'été sur le bassin amazonien ne pouvait avoir lieu. On estime entre 30 et 40 % de précipitations en moins dans le nord et le nord-est amazonien contre 20% en moins dans le sud ouest et l'ouest (Anhuf et al., 2006). Ces reconstructions empiriques sont actuellement reprises par les modélisateurs pour tester leurs modèles couplés océan-atmosphère (Wainer et al., 2005). Elles me servent également à définir les régions clés pour les futures prospections.



## PPT Difference LGM-Present

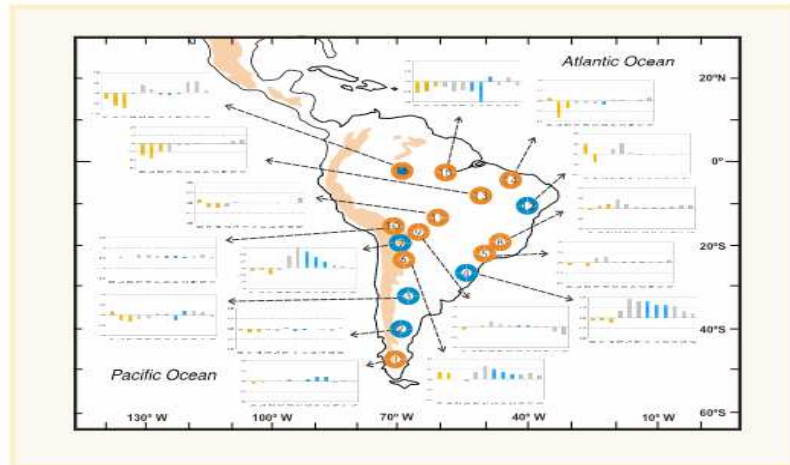


Figure 9: Carte des données paléoclimatiques disponibles en Amérique du Sud d'après (Ledru and Marengo, 2002) où les cercles rouges représentent les sites marquées par une sécheresse pendant le LGM et les cercles bleus les sites où au contraire l'humidité était plus importante. Les histogrammes sont les résultats de la modélisation couplée et montrent la répartition saisonnière des précipitations pendant le dernier maximum glaciaire en Amérique du Sud (Wainer et al, 2003).

### **b. Le tardiglaciaire ou la déglaciation de 18 000 à 12 000 ans B.P.**

Dans le cadre du programme Pole - Equator - Pole Amériques (PEP I) j'avais établi en 1998 une compilation des données palynologiques disponibles afin de définir les climats du tardiglaciaire entre l'Alaska et la terre de Feu. Une de mes conclusions était que le Tardiglaciaire se caractérise par de nombreuses oscillations climatiques abruptes et de courtes durées mais pas toujours synchrones sur l'ensemble du continent. J'avais également montré que cette période restait très mal caractérisée du fait du manque de datations radiocarbone effectuées sur les sites d'analyse et de la faible résolution d'analyse des échantillons, un échantillon prélevé chaque 10 cm donc chaque 700-1500 ans environ ne permet pas d'analyser dans le détail des événements dont la durée n'excédait pas 500 ans.

L'enregistrement palynologique du Lac Caço caractérisait une expansion des conifères du genre *Podocarpus* entre 16,000 et 15,500 ans cal B.P. (Figure 5). A partir d'une synthèse des données palynologiques disponibles, j'ai montré que cette expansion s'était produite dans tout le nord de l'Amérique du Sud (Ledru et al., 2001).

En me référant aux analogues actuels les plus proches de ces formations à *Podocarpus*, j'ai associé cette brève expansion des conifères à une augmentation des pluies d'hiver et une diminution des températures sur les régions amazoniennes et sur le Nordeste brésilien. Cette situation climatique est observée aujourd'hui lorsque des remontées d'air froid parviennent à l'équateur (Kousky, 1979; Marengo and Hastenrath, 1993) et correspond à un gradient de température entre le pôle et l'équateur plus élevé dans l'hémisphère sud que dans l'hémisphère nord. De plus, dans les régions polaires, les changements de température reconstitués à partir des variations en teneur isotopique dans les carottes de glace de l'Antarctique et du Groenland, montrent une anti-corrélation entre les deux hémisphères (Broecker, 1998; Jouzel et al., 1995; Wunsch, 2003) (Blunier and Brook, 2001; Blunier et al., 1998). Dans l'hémisphère sud, le réchauffement des températures apparaît continu, sans brusque réversion de température alors que dans l'hémisphère nord de nombreuses oscillations allant de quelques dizaines à quelques centaines d'années apparaissent tout au long de la déglaciation (Blunier et al., 1998; Jouzel et al., 1995). J'ai donc montré pour la première fois comment une végétation tropicale pouvait répondre aux changements abrupts du climat induites par des différences inter-hémisphériques. Malheureusement nous manquons actuellement de données ayant une résolution suffisante pour observer de tels changements abrupts et courts qui nous permettraient de valider cette hypothèse pour les régions tropicales de basse altitude d'Amérique centrale et du nord du continent sud américain.

### **c. Le Dryas récent: un changement extrême et abrupt de 1000 ans. (12 000-11 000 cal B.P.)**

Cet événement abrupt a été défini pour la première fois à partir des carottes marines de l'Atlantique Nord. Il se caractérise par une diminution globale des températures océaniques, un climat plus sec et la régression des forêts sous les latitudes tempérées. Vers la fin des années 80, les enregistrements sédimentaires disponibles dans les régions tropicales de basse altitude n'avaient pas reconnu cet événement froid. Seules les analyses palynologiques réalisées dans la cordillère de Colombie l'avaient détecté (van der Hammen and Hooghiemstra, 1995). Dans les régions tempérées de l'hémisphère sud, sa caractérisation a provoqué de nombreuses discussions entre notamment Markgraf et Heusser (Heusser, 1993; Markgraf, 1991). Plus tard, cette réversion de température a été bien enregistrée dans les carottes de glace du Pérou et de Bolivie (Thompson et al., 1998; Thompson et al., 1995) ainsi que sur les bassins englacés de la Cordillère (Osborn et al., 1995). D'autres comparaisons entre le Groenland, le bassin de Cariaco au Vénézuéla, le delta amazonien et les cordillères andines ont montré que cet événement avait eu lieu de façon globale et synchrone sur tout l'hémisphère nord (Hughen et al., 1996) (Maslin and Burns, 2000) (Stuiver et al., 1995). Dans l'hémisphère sud et en Antarctique, les signatures climatiques paraissent opposées entre les deux hémisphères (Blunier and Brook, 2001; Blunier et al., 1998) i.e. au refroidissement au Groenland correspond un réchauffement en Antarctique, ce qui corroborait les premières observations de Margraf (Markgraf, 1993b). Plus tard, les enregistrements climatiques obtenus en Nouvelle Zélande et au Chili sont venus appuyés cette opposition de signal entre les hémisphères (Bennett et al., 2000; Singer et al., 2000). Un changement abrupt de l'environnement, caractérisé par la disparition totale de la forêt dense humide, est bien marqué dans l'enregistrement palynologique du Lac Caço vers 5°S (Ledru et al., 2002). A partir des résultats que j'avais obtenus dans Nordeste du Brésil, j'ai proposé un mécanisme atmosphérique qui permettait d'expliquer les différences entre les deux hémisphères. A mon avis, l'influence océanique exprimée sous la forme d'un changement dans la circulation thermohaline ne pouvait être seule invoquée pour pouvoir causer un changement climatique aussi court abrupt et intense sur le continent. Mon scénario soulignait l'impact des gradients de température entre les pôles et l'équateur sur la position de la ZCIT et par conséquent, sur la répartition des précipitations dans les régions tropicales (figure 10). Lorsque le gradient de température entre le pôle et l'équateur est plus élevé dans l'hémisphère nord que dans l'hémisphère sud, la position moyenne de la ZCIT est repoussée vers le Sud. De l'air froid en provenance de l'Arctique peut alors être transporté jusque sous des latitudes tropicales. J'ai donc montré que ce changement climatique abrupt, qui avait pris naissance dans le nord de l'Atlantique, a eu un impact jusque sous les latitudes tropicales de l'hémisphère sud, environ 19°S à l'ouest du continent mais est resté sans effet au-delà.

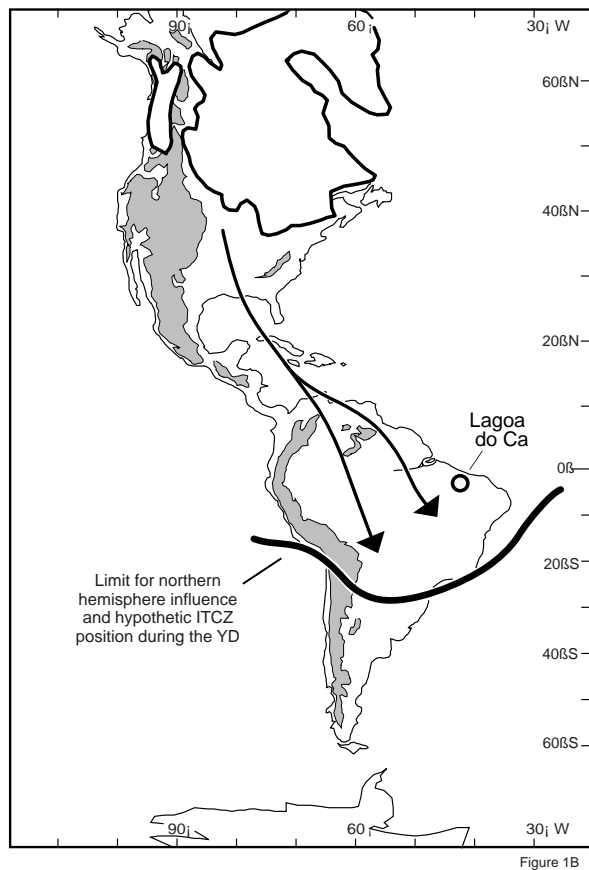


Figure 10: Carte de reconstitution de la limite d'influence de l'hémisphère nord sur les régions tropicales et de la position extrême de la ZCIT pendant l'été austral au cours du Dryas récent d'après Ledru et al 2002.

### 3. Spécificité de l'hémisphère sud

Mes reconstitutions paléoenvironnementales et paléoclimatiques m'ont permis de montrer que la dichotomie observée entre le Groenland (l'hémisphère nord) et l'Antarctique (l'hémisphère sud) se retrouve au niveau des régions tropicales. Il est important aujourd'hui de mieux définir ces différences de comportement latitudinaux dans la perspective d'un changement climatique à venir afin de mieux évaluer les conséquences sur les populations les plus denses de la planète.

### III. DEVELOPPEMENTS FUTURS, PERSPECTIVES

Les recherches paléoenvironnementales menées sur le continent sud-américain sont peu développées en France bien qu'il s'agisse d'une plate-forme d'observation idéale pour analyser le rôle des deux hémisphères et les interactions pôle-équateur-pôle sur la variabilité climatique globale. Alors que les modèles de reconstitution du climat et de l'environnement occupent une place de plus en plus importante dans les programmations et les financements des recherches sur la variabilité climatique, l'Amérique du Sud, tout comme l'hémisphère sud en général, est encore sous-exploitée dans ce domaine. Actuellement, les modélisateurs du climat et de l'environnement constatent que le manque de données de qualité risque de freiner l'évolution des prédictions climatiques sur le court et le long terme. En tant que « productrice » de données, mes efforts pour les années à venir se porteront sur le traitement et la diffusion des données disponibles ainsi que sur le choix de nouveaux sites d'étude judicieusement choisis et en accord avec la programmation scientifique quadriennale de l'IRD.

#### **1. Climat**

Les paléoclimatologues reconstituent les variations climatiques du passé à partir de l'interprétation de leurs données. Ils caractérisent notamment les extrêmes climatiques globales ou régionales et leur impact sur l'environnement à 20000 ans, 12000 ans, 6000 ans..etc. Toutefois afin de mieux cerner les mécanismes qui sont à l'origine de ces changements climatiques il est nécessaire de confronter ces événements extrêmes du passé à ceux d'aujourd'hui que l'on peut étudier de façon détaillée et suivie comme, par exemple, l'excès de précipitations au Brésil en 1976, la sécheresse prolongée du Brésil en 2001, les chûtes de neige dans les Andes tropicales en 2005.

Je dispose actuellement d'une banque de données climatiques mondiales comportant des relevés mensuels des précipitations et des températures depuis 1903 pour les plus anciens. De son côté, l'UR 32 de l'IRD dispose de relevés météorologiques et hydrologiques des 20 dernières années sur de nombreuses stations dans les Andes. Après avoir rassemblé ces données climatiques, j'ai proposé un travail de recherche en M2 à l'université de Montpellier 2 en association avec Olivier Mestre de Météo France à Toulouse afin de travailler sur ces données dès 2007.

Nous nous attacherons à dégager des années marquées par des extrêmes climatiques en Amérique du Sud tels que des précipitations neigeuses sur l'Altiplano, des sécheresses prolongées, des précipitations excessives, puis au cours d'une deuxième étape, à analyser les mécanismes à l'origine de ces extrêmes afin de caractériser les liens entre l'Atlantique et Pacifique, entre hautes et basses latitudes, entre hautes et basses altitudes et reconstituer les trajectoires suivies par les différentes masses d'air.

Enfin, une comparaison de ces extrêmes avec des situations analogues qui ont été reconnues dans le passé sera effectuée afin d'analyser la réponse d'une région ou d'un environnement à une variation climatique.

## **2. Pollen**

### **a. Les atlas**

Depuis ma thèse de doctorat en 1991, les outils de traitement de photographie se sont considérablement améliorés. Autrefois, il me fallait développer moi même mes photos de pollen prises avec un 24x36 au laboratoire. Aujourd'hui ce travail est grandement facilité grâce au système numérique. Il devient possible de produire soi même son atlas des types polliniques. Je dispose actuellement d'une collection de référence unique constituée au fil de mes séjours dans les herbiers sud-américains et regroupant différents écosystèmes tropicaux d'Amérique du Sud : Cerrados, forêt pluviale atlantique, forêt andine, forêt amazonienne. Ces photos sont progressivement numérisées et classées dans le cadre de stages de Licence que j'encadre depuis 2004. Mon projet est de les publier et de les diffuser sous forme d'un ouvrage de synthèse.

### **b. Les échantillons de surface**

Au cours des nombreuses sorties de terrain que j'ai pu effectuer au Brésil et dans les Andes dans le cadre de missions ou de congrès j'ai constitué une collection d'échantillons de surface afin de calibrer mes végétations en terme de pluie pollinique. Ces échantillons sont formés de prises successives de sol sur 1 à 2 cm d'épaisseur sous un couvert végétal préalablement défini qualitativement et lorsque c'est possible quantitativement. Ce sont les résultats de ces échantillons qui sont utilisés pour les fonctions de transfert et en particulier la recherche d'analogues dans les reconstitutions des environnements passés. Leur manque est à l'origine de l'échec de la modélisation des environnements en Amérique du Sud. Par exemple l'on voit sur les reconstructions de (Kohfeld and Harrison, 2000) le continent sud-américain est laissé en « blanc » sur les cartes. Le traitement de ces échantillons et leur exploitation sous forme de fonction de transfert (par exemple dans le cadre du projet ANR de Joël Guiot) me permettra de progresser dans ce domaine et de participer de façon active aux projets de modélisation de l'environnement.

### **c. Les transports de pollen sur les glaciers**

Depuis mon intégration dans l'UR 32, j'ai pu tester les modes de dépôt des grains de pollen sur les glaciers. Les premiers résultats sont prometteurs et montrent surtout que l'on dispose d'une quantité suffisante de matériel pour effectuer des analyses palynologiques.

Des prélèvements de surface seront effectués sur différents glaciers de Bolivie et d'Equateur et à différentes saisons. Ils serviront à calibrer les analyses qui seront effectuées sur des carottages courts sur différents glaciers andins. La résolution annuelle de ces analyses me permettra de caractériser les masses d'air ayant servi au transport de ces grains de pollen. Par exemple, mes récentes analyses sur les glaces du Nevado Coropuna situé dans le Sud du Pérou ont montré en 1913 un apport important de grains de pollen de *Nothofagus betuloidae*, un arbre qui se trouve aujourd'hui dans la région du détroit de Magellan. Cet événement extrême sera confronté aux données issues des analyses géochimiques et isotopiques. Je propose de poursuivre cette nouvelle voie de recherche en

l'étendant à l'ensemble des glaciers le long d'un transect Nord-Sud dans les Andes afin d'évaluer la circulation des masses d'air, polaire, atlantique, sur une plus grande échelle spatiale.

### **3. La variabilité climatique, la dynamique des environnements tropicaux**

Les résultats que j'ai obtenus depuis 1985 m'ont permis d'établir les constatations suivantes :

- Les forêts tropicales sont soumises aux variations du climat d'origine extratropicale
- Les forêts pluviales tropicales humides se sont étendues au cours de la dernière glaciation et se trouvent aujourd'hui en position de refuges
- L'étude de ces refuges permettra de mieux connaître les étapes de la conservation de la biodiversité
- L'analyse des variations climatiques fines et à haute résolution, synoptique d'événements extrêmes actuels, analyses de la variation des derniers millénaires dans des zones sensibles telles que les forêts andines permettra de mieux caractériser les variations abruptes auxquelles sont soumises toutes les forêts tropicales
- Caractériser les variations latitudinales des « westerlies » en fonction des gradients de température afin de délimiter les zones d'expansion des forêts pluviales
- Il existe une spécificité (paléoclimatique) de l'Hémisphère Sud

Dans le cadre du quadriennal 2005-2008 de l'IRD et de mon intégration dans l'UR 32 Great Ice en janvier 2005, j'interviens dans la définition de la variabilité du climat, surtout les précipitations et les températures, à partir de l'outil palynologique en liaison avec les autres marqueurs développés dans l'UR et utilisés pour retracer l'évolution des glaciers et des ressources en eau, dendroclimatique, géochimique, isotopique, historique...

Cette intégration me permet d'aborder un nouveau terrain, d'autres types de forêts, des climats plus contrastés et des milieux plus sensibles à la variabilité climatique interannuelle à décennale que les forêts du Brésil. Ceci est fondamental pour l'évolution de mes recherches après presque 15 années consacrées au Brésil. Ce cadre de travail me permettra d'approfondir les connaissances sur la dynamique des forêts tropicales avec plus particulièrement l'analyse de la réponse de la biodiversité tropicale aux variations du climat. Les forêts andines ressemblent beaucoup d'un point de vue de la composition floristique à la forêt pluviale atlantique et ces forêts ont eu des connexions dans le passé qui ont contribué à leur distribution et diversité actuelle ; elles sont aussi très menacées par les déforestations massives dues à l'expansion des monocultures (soja au Brésil, coca en Bolivie). Il est important de les étudier avant leur complète disparition et intervenir ainsi sur leur sauvegarde. Mes projets s'attacheront à définir de nouveaux sites d'étude ainsi qu'à établir des liens avec les équipes d'écologistes et de botanistes qui travaillent déjà sur l'évolution de la biodiversité de ces végétations

## **a. Les forêts andines tropicales**

Les recherches paléoenvironnementales menées dans les années 80 par des groupes nord-américains et suisses ont été entièrement consacrées aux milieux arides de l'Altiplano; mes recherches seront davantage orientées vers les forêts des contreforts orientaux des Andes juste au-dessus de la forêt amazonienne. En effet, celles-ci sont plus sensibles aux variations saisonnières du climat que la forêt amazonienne mais permettront d'aborder de façon indirecte la variabilité du climat en Amazonie : une diminution des précipitations de 1000 mm par an ne provoquera pas de changement majeur de la couverture végétale (là où il pleut 4000 mm) alors que les forêts d'altitude y seront plus sensibles.

## **b. Les forêts humides du sud du Chili**

Ces forêts tempérées sont des forêts denses humides à *Nothofagus*, *Araucaria*, *Pilgerodendron* ou *Fitzroya*, des espèces végétales anciennes qui se sont maintenues dans des zones « refuge ». La dendrochronologie réalisée par un groupe de chercheurs argentins a montré leur grande sensibilité aux variations du climat passées et actuelles. Des analyses palynologiques permettraient de mesurer l'étendue de ces variations passées. De telles recherches ne sont pas développées aujourd'hui au Chili. Tout comme les forêts humides du sud du Brésil elles sont soumises à la variabilité saisonnière des remontées d'air polaire amenées par les vents d'ouest ou « westerlies » le long de la côte du Chili. Les modifications des répartitions de ces forêts sont donc étroitement liées aux variations dans les couplages océan-atmosphère de la côte Pacifique. Les définir permettra de les comparer avec les résultats obtenus sur les forêts du Brésil et d'étendre nos connaissances sur les mécanismes de téléconnexion non seulement en Amérique du Sud mais aussi dans l'hémisphère sud.

## **4. Analyse de la variabilité climatique : intégration des différents marqueurs**

Les résultats palynologiques d'une région seront associés aux résultats obtenus à l'aide d'autres indicateurs afin de caractériser les variations d'environnement d'une région. Cette approche multiproxy me permettra également d'intégrer plusieurs échelles de temps, chaque indicateur est susceptible de nous informer. Cette approche multi-temporelle est destinée à replacer chaque indicateur dans la fenêtre temporelle qui le caractérise afin de distinguer les différents modes de réponse d'un même environnement sur le court, moyen et long terme. Trois échelles de temps sont distinguées : annuelle, décennale et séculaire.

L'échelle annuelle est celle décrite dans la partie « climat » du premier paragraphe. Elle concerne la compréhension et l'analyse des extrêmes saisonniers caractérisant des périodes El Niño Southern Oscillation (ENSO), la circulation atmosphérique hivernale et la mousson estivale liées aux déplacements de la ZCIT. Les extrêmes des marqueurs chimiques et des associations végétales observés sur les carottes de glace seront comparés aux données de précipitation et température mesurées. L'échelle décennale concerne la compréhension de la variabilité climatique récente, c'est à dire couvrant le dernier millénaire, avec notamment le Petit Age de la Glace (PAG). Avec un maximum du PAG daté à 1650 à l'aide des résultats de la lichénométrie, cette région enregistre un



réchauffement depuis presque deux siècles. Cette évolution climatique est différente de celle de l'hémisphère nord où à un premier réchauffement succédaient de nouvelles années froides jusqu'à environ 1900. Ces variations décennales réchauffement – glaciation – réchauffement ont affecté les civilisations andines précolombiennes et entraîné des migrations des populations entre la côte Pacifique et les hautes altitudes.

Les variations décennales de l'environnement et du climat seront caractérisées à partir de carottes sédimentaires dans les tourbières et de carottages dans la glace. L'échelle séculaire concerne l'évaluation des possibles cyclicités de la variation climatique dans les Andes sur plusieurs millénaires. Elle vise également à la caractérisation du réchauffement de l'Holocène moyen ayant entraîné la fonte des glaciers et une baisse du niveau des lacs dans les Andes. Ces variations seront caractérisées à partir des analyses dans les carottes sédimentaires prélevées dans les tourbières.

### **5. Recherche pour le Développement**

Dans le cadre de l'IRD et afin de poursuivre mon activité de formation commencée au Brésil à l'université de São Paulo en 1998, j'ai demandé pour 2007 une expatriation à Quito en Equateur afin de compléter mes données de terrain en association avec mes partenaires des universités sud américaines : Universidade de São Paulo (USP) au Brésil Universidad San Andres à La Paz (UMSA) en Bolivie et l'Université Catholique (PUCE) à Quito en Equateur.

Je me suis d'abord attachée à définir un espace de travail commun grâce à la réhabilitation d'un laboratoire de palynologie à La Paz en Bolivie. Puis grâce au partenariat que l'UR Great Ice a développé avec le département de Géologie de l'UMSA et plus particulièrement avec le professeur Jaime Argollo, j'ai pu établir une convention liant l'IRD, la Géologie et l'Herbier National de Bolivie. Dans le cadre de cette convention, deux étudiants ont travaillé en 2006 à réhabiliter le laboratoire de palynologie de l'UMSA avec un financement de l'IRD. Ces étudiants ont ainsi pu traiter eux-mêmes leurs échantillons de pollen de référence et commencer à construire un atlas des pollens des forêts humides de Bolivie. D'autres projets sont en cours en 2007 afin de compléter cet atlas et de l'étendre à d'autres types de végétations. D'autre part, une mission à Quito en Equateur et un premier contact avec les biologistes de la PUCE par l'intermédiaire de Jean-Christophe Pintaud (IRD UR 141) m'avait montré qu'il existait un réel intérêt pour le développement de disciplines paléoenvironnementales dans ce pays. J'ai donc déposé en juillet 2006 une demande d'expatriation à Quito afin d'y développer ce laboratoire de palynologie andine et créer des échanges entre les universités de Quito et de La Paz. De plus, l'enseignement de troisième cycle n'existant pas en Bolivie dans cette discipline et étant moi-même habilitée à diriger des recherches à l'université de São Paulo, il est possible d'envisager d'étendre ces échanges vers le Brésil.

### **6. Lien avec la biologie moléculaire**

Enfin, en 2000, lors de mon séjour à l'université de São Paulo, j'avais élaboré un projet de recherche liant la palynologie et la biologie moléculaire à partir d'une problématique commune qui

concernait la compréhension de la répartition actuelle et ancienne de deux espèces de conifères endémiques. Les résultats en cours de publication ont montré comment les changements climatiques ont contribué à la distribution des forêts tropicales telle que nous la connaissons aujourd'hui ainsi que l'importance de la gestion politique de ces refuges de forêt pour assurer leur préservation future. L'analyse m'a permis en tant que paléoclimatologue de délimiter des espaces prioritaires pour l'étude de ces forêts ce qui était difficile auparavant compte tenu de leur vaste territoire de répartition. J'envisage de continuer ce type d'association entre la biologie moléculaire et la palynologie en affinant les traitements statistiques et les méthodes d'extraction de l'ADN chloroplastiques sur les mêmes espèces ou sur d'autres espèces bonne productrice de pollens et reconnus dans les sédiments fossiles. Ce projet pourra se faire à travers une collaboration avec l'UR R141 - Diversité et génomes des plantes cultivées et leurs implantations en Amérique du Sud.

## **7. Conclusion**

Mes thématiques de recherche s'intègrent dans les problématiques de recherche internationales sur le rôle des Tropiques dans la variabilité climatique globale, le devenir des forêts tropicales et la gestion des extrêmes climatiques dans les pays en voie de développement où les populations humaines sont les plus denses.

## Références bibliographiques

- Absy, M. L., Cleef, A., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifeddine, A., Ferreira da Silva, M., Soubies, F., Suguio, K., Turcq, B., and van de Hammen, T. (1991). Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *Compte Rendu de l'Académie des Sciences de Paris* **312**, 673-678.
- Absy, M. L., and van der Hammen, T. (1976). Some palaeoecological data from Rondonia, southern part of the Amazon Basin. *Acta Amazonica* **6**, 293-299.
- Anhuf, D., Ledru, M.-P., Behling, H., Cruz Jr., F. W., Cordeiro, R. C., van der Hammen, T., Karmann, I., Marengo, J. A., De Oliveira, P. E., Pessenda, L., Siffeddine, A., Albuquerque, A. L., and Silva Dias, P. L. (2006). Paleo-environmental Change in Amazonian and African Rainforest during the LGM. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **in press**.
- Argollo, J., and Mourguiart, P. (2000). Late Quaternary climate history of the Bolivian Altiplano. *Quaternary International* **72**, 37-51.
- Barberi, M., Salgado-Labouriau, M. L., and Suguio, K. (2000). Paleovegetation and paleoclimate of "Vereda de Àguas Emendadas", central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **13**, 241-254.
- Behling, H. (1997). Late Quaternary vegetation, climate and fire history of the Araucaria forest and campos region from Serra Campos Gerais, Paraná state (South Brazil). *Review of Palaeobotany and Palynology* **97**, 109-121.
- Bennett, K. D., Haberle, S. G., and Lumley, S. H. (2000). The last glacial-Holocene transition in southern Chile. *Science* **290**, 325-327.
- Blunier, T., and Brook, E. J. (2001). Timing of millennial-scale climate change in Antarctica and Greenland during the last glacial period. *Science* **291**, 109.
- Blunier, T., Chappellaz, J., Schwander, J., Dällenbach, A., Stauffer, B., Stocker, T. F., Raynaud, D., Jouzel, J., Clausen, H. B., Hammer, C. U., and Johnsen, S. J. (1998). Asynchrony of Antarctic and Greenland climate change during the last glacial period. *Nature* **394**, 739-743.
- Bonnefille, R., Roeland, J.-C., and Guiot, J. (1990). Temperature and rainfall estimates for the past 40,000 years in equatorial Africa. *Nature* **346**, 347-349.
- Bradbury, J. P., Grosjean, M., Stine, S., and Sylvestre, F. (2001). Full and late glacial lake records along the PEP 1 transect: their role in developing interhemispheric paleoclimate interactions. In "Interhemispheric climate linkages." (V. Markgraf, Ed.), pp. 265-291. Academic Press, San Diego.
- Broecker, W. S. (1998). Paleocean circulation during the last deglaciation: a bipolar seesaw? *Paleoceanography* **13**, 119-121.
- Bush, M. B., Silman, M. R., and Urrego, D. H. (2004). 48,000 years of climate and forest change in a biodiversity hot spot. *Science* **303**, 827-829.
- Cartelle, C. (2000). Preguiças terrícolas, essas desconhecidas. *Ciência Hoje* **27**, 19-25.
- Chiang, J. C. H., Biasutti, M., and Battisti, D. S. (2003). Sensitivity of the Atlantic ITCZ to Last Glacial Maximum boundary conditions. *Paleoceanography* **18(4)**, 1094, doi:10.1029/2003PA000916.
- Colinvaux, P. A. (1979). The ice-age Amazon. *Nature* **278**, 399-400.

- Colinvaux, P. A., De Oliveira, P. E., and Bush, M. B. (2000). Amazonian and neotropical plant communities on glacial time-scales: the failure of the aridity and refuge hypotheses. *Quaternary Science Reviews* **19**, 141-169.
- Dansgaard, W., Johnsen, S. J., Clausen, H. B., Dahljensen, D. S., Gundestrup, N., Hammer, C. U., Hvidberg, C. S., Steffensen, J. R., Sveinbjörnsdóttir, A. E., Jouzel, J., and Bond, G. (1993). Evidence for general instability of past climate from a 250-kyr ice core record. *Nature* **364**, 218-220.
- De Oliveira, P., Franca Barreto, A. M., and Suguio, K. (1999). Late Pleistocene/Holocene climatic and vegetational history of the Brazilian caatinga: the fossil dunes of the middle São Francisco River. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **152**, 319-337.
- Ferraz-Vicentini, K. R., and Salgado-Labouriau, M. L. (1996). Palynological analysis of a palm swamp in Central Brazil. *Journal of South American Earth Sciences* **9**, 207-219.
- Garreaud, R. D. (2000). Cold air incursions over subtropical South America: mean structure and dynamics. *Monthly Weather Review* **128**, 2544-2559.
- Garreaud, R. D. (2001). Subtropical cold surges: regional aspects and global distribution. *International Journal of Climatology* **21**, 1181-1197.
- Garreaud, R. D., and Aceituno, P. (2002). Atmospheric circulation over South America: mean features and variability. In "The physical geography of South America." (T. Veblen, A. Orme, and K. Young, Eds.). Oxford University Press, Oxford.
- Haffer, J. (1969). Speciation in Amazonian forest birds. *Science* **165**, 131-137.
- Haffer, J., and Prance, G. T. (2001). Climatic forcing of evolution in Amazonia during the Cenozoic: on the refuge theory of biotic differentiation. *Amazoniana* **16**, 579-607.
- Hamilton, M. G., and Tarifa, J. R. (1978). Synoptic aspects of a polar outbreak leading to frost intropical Brazil, July 1972. *American Meteorological Society* **106**, 1545-1556.
- Heusser, C. J. (1993). Late-glacial of southern South America. *Quaternary Science Reviews* **12**, 345-350.
- Hooghiemstra, H. (1997). Tropical rain forest versus savanna: two sides of a precious medal?
- Hueck, K. (1972). "As florestas da America do Sul." USP e Poligono, São Paulo.
- Hughen, K. A., Overpeck, J. T., Petersen, L. C., and Trumbore, S. (1996). Rapid climate changes in the tropical Atlantic region during the last deglaciation. *Nature* **380**, 51-54.
- Jouzel, J.-R., Vaikmae, R., Petit, J. R., Martin, M., Duclos, Y., Stievenard, M., Lorius, C., Toots, M., Melières, M.-A., Burckle, L. H., Barkov, N. I., and Kotlyakov, V. M. (1995). The two-step shape and timing of the last deglaciation in Antarctica. *Climate Dynamics* **11**, 151-161.
- Kohfeld, K. E., and Harrison, S. P. (2000). How well can we simulate past climates? Evaluating the model using global paleoenvironmental datasets. *Quaternary Science Reviews* **19**, 321-346.
- Kousky, V. E. (1979). Frontal influences on Northeast Brazil. *Monthly Weather Review* **107**, 1140-1153.
- Ledru, M.-P. (1993). Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Research* **39**, 90-98.
- Ledru, M.-P. (2002a). Late Quaternary history and evolution of the cerrados as revealed by palynological records. In "The cerrados of Brazil: Ecology and natural history of a neotropical

- savanna." (P. S. Oliveira, and R. J. Marquis, Eds.), pp. 33-52. Columbia University Press, New York USA.
- Ledru, M.-P. (2002b). Migration et extinction au cours du Quaternaire: limites de la palynologie dans la reconstitution paléoenvironnementale. *Biosystema* **20**, 89-94.
- Ledru, M.-P., Behling, H., Fournier, M., Martin, L., and Servant, M. (1994). Localisation de la forêt d'Araucaria du Brésil au cours de l'Holocène. Implications paléoclimatiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* **317**, 517-521.
- Ledru, M.-P., Bertaux, J., Sifeddine, A., and Suguio, K. (1998a). Absence of Last Glacial Maximum records in lowland tropical forests. *Quaternary Research* **49**, 233-237.
- Ledru, M.-P., Campello, R. C., Landim Dominguez, J. M., Martin, L., Mourguiart, P., Sifeddine, A., and Turcq, B. (2001). Late-glacial cooling in Amazonia inferred from pollen at Lagoa do Caçó, northern Brazil. *Quaternary Research* **55**, 47-56.
- Ledru, M.-P., and Marengo, J. (2002). Extreme climatic events in South America: tropics extratropics links. *PAGES Newsletter* **10**, 21.
- Ledru, M.-P., Mourguiart, P., Ceccantini, G., Turcq, B., and Sifeddine, A. (2002). Tropical climates in the game of two hemispheres revealed by abrupt climatic change. *Geology* **30**, 275-278.
- Ledru, M.-P., Rousseau, D.-D., Cruz, J. F. W., Karmann, I., Riccomini, C., and Martin, L. (2005). Paleoclimate changes during the last 100 ka from a record in the Brazilian atlantic rainforest region and interhemispheric comparison. *Quaternary Research* **64**, 444-450.
- Ledru, M.-P., Salgado-Labouriau, M. L., and Lorscheitter, M. L. (1998b). Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology* **99**, 131-142.
- Lenters, J. D., and Cook, K. H. (1999). Summertime precipitation variability over South America: role of the Large-Scale circulation. *Monthly Weather Review* **127**, 409-431.
- Leroux, M. (1993). The Mobil Polar High: a new concept explaining present mechanisms of meridional air-mass and energy exchanges and global propagation of paleoclimatic changes. *Global and Planetary Change* **7**, 69-93.
- Marengo, J. A., Cornejo, A., Satyamurty, P., Nobre, C., and Sea, W. (1997). Cold surges in tropical and extratropical South America: the strong event in June 1994. *Monthly Weather Review* **125**, 2759-2786.
- Marengo, J. A., and Hastenrath, S. (1993). Case studies of extreme climatic events in the Amazon Basin. *Monthly Weather Review* **6**, 617-627.
- Marengo, J. A., and Rogers, J. C. (2001). Polar Air Outbreaks in the Americas: Assessments and impacts during modern and past climates. In "Inter-hemispheric climate linkages in the Americas." (V. Markgraf, Ed.), pp. 31-51. Academic Press, San Diego.
- Markgraf, V. (1989). Paleoclimates in central and South America since 18,000 BP based on pollen and lake-level records. *Quaternary Science Reviews* **8**, 1-24.
- Markgraf, V. (1991). Younger Dryas in southern South America? *Boreas* **20**, 63-69.
- Markgraf, V. (1993a). Climatic history of Central and South America since 18,000 yr B.P.: Comparison of pollen records and model simulations. In "Global Climate since the last glacial maximum." (H. E. Wright, Ed.), pp. 357-387. University of Minnesota Press, Minneapolis.

- Markgraf, V. (1993b). Younger Dryas in southernmost South America- an update. *Quaternary Science Reviews* **12**, 351-355.
- Markgraf, V. (1998). Past climates of South America. In "Climates of the southern continents." (J. E. Hobbs, J. A. Lindsay, and H. A. Bridgman, Eds.), pp. 249-264. J. Wiley and Sons, Chichester.
- Maslin, M. A., and Burns, S. J. (2000). Reconstruction of the Amazon Basin effective moisture availability over the past 14,000 years. *Science* **290**, 2285.
- Mayle, F., Burbridge, R., and Killeen, T. J. (2000). Millennial-scale dynamics of southern amazonian rain forests. *Science* **290**, 2291.
- Mourguiart, P., and Ledru, M.-P. (2003). Last glacial maximum in an Andean cloud forest (Eastern Cordillera, Bolivia). *Geology* **31**, 195-198.
- Nogués-Paegle, J., and Mo, K. C. (1997). Alternating wet and dry conditions over South America during summer. *Monthly Weather Review* **125**, 279-291.
- Oliveira Filho, A. T., and Fontes, M. A. L. (2000). Patterns of floristic differentiation among Atlantic forest in south-eastern Brazil, and the influence of climate. *Biotropica* **32**, 793-810.
- Oliveira-Filho, A. T., and Ratter, J. A. (2002). Vegetation physiognomies and woody flora of the cerrado biome. In "The cerrados of Brazil." (P. S. Oliveira, and R. J. Marquis, Eds.), pp. 91-120. Columbia University Press, New York USA.
- Osborn, G., Clapperton, C., Thompson, D. P., Reasoner, M., Rodbell, D. T., Seltzer, G. O., and Zielinski, G. (1995). Potential glacial evidence for the Younger Dryas event in the Cordillera of North and South America. *Quaternary Science Reviews* **14**, 823-832.
- Petit, J.-R., Jouzel, J., Raynaud, D., Barkov, N. I., Barnola, J.-M., Basile, I., Bender, M. L., Chappellaz, J., Davis, M. E., Delaygue, G., Delmotte, M., Kotlyakov, V. M., Legrand, M., Lipenkov, V. Y., Lorius, C., Pépin, L., Ritz, C., Saltzman, E., and Stievenard, M. (1999). Climate and atmospheric history of the past 420,000 years from the Vostock ice core, Antarctica. *Nature* **399**, 429-436.
- Pezza, A. B., and Ambrizzi, T. (2002). Uma associação entre as anomalias da temperatura da superfície do mar dos oceanos pacífico e atlântico e a temperatura, geadas e precipitação na estação meteorológica do IAG/USP em São Paulo durante o período de inverno. *Revista Brasileira de Meteorologia* **17**, 165-179.
- Pezza, A. B., and Ambrizzi, T. (2003). Variability of Southern Hemisphere cyclone and anticyclone behavior: further analysis. *Journal of Climate* **16**, 1075-1083.
- Pflaumann, U., Sartheim, M., Chapman, M., d'Abreu, L., Funnell, B., Huels, M., Kiefer, T., Maslin, M., Schulz, H., Swallow, J., van Kreveld, S., Vautravers, M., Vogelsang, E., and Weinelt, M. (2003). Glacial North Atlantic: sea-surface conditions reconstructed by GLAMAP-2000. *Paleoceanography* **18**, 1065, doi:10.1029/2002PA000774.
- Prance, G. T. (1973). Phytogeographic support for the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythidaceae. *Acta Amazônica* **3**, 5-28.
- Ratter, J. A., Bridgewater, S., Atkinson, R., and Ribeiro, J. F. (1996). Analysis of the floristic composition of the brazilian cerrado vegetation II: comparison of the woody vegetation of 98 areas. *Edinburg Journal Botany* **53**, 153-180.

- Rind, D. (1998). Latitudinal temperature gradients and climate change. *Journal of Geophysical Research* **103**, 5943-5971.
- Rind, D. (2000). Relating paleoclimate data and past temperature gradients: some suggestive rules. *Quaternary Science Reviews* **19**, 381-390.
- Saia, S. E. M. G. (2006). "Reconstrução paleoambiental (vegetação e clima) no Quaternário tardio com base em estudo multi/interdisciplinar no Vale do Ribeira (sul do estado de São Paulo)." Unpublished Phd thesis, University of São Paulo, Brazil
- Salgado-Labouriau, M. L. (1973). "Contribuição à palinologia dos cerrados." Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro, Brazil.
- Salgado-Labouriau, M. L. (1997). Late Quaternary palaeoclimate in the savannas of South America. *Journal of Quaternary Science* **12**, 371-379.
- Salgado-Labouriau, M. L., and Ferraz-Vicentini, K. R. (1994). Fire in the Cerrado 32,000 years ago. *Current Research in the Pleistocene* **11**, 85-87.
- Schmitz, P. I., Barbosa, A. S., Jacobus, A. L., and Barberi, M. (1989). Arqueologia nos cerrados do Brasil Central - Serranópolis I -. In "Pesquisas." pp. 208. Antropologia n 44. Instituto Anchieta de Pesquisas, São Leopoldo.
- Seltzer, G. O., Rodbell, D. T., Baker, P. A., Fritz, S. C., Tapia, P. M., Rowe, H. D., and Dunbar, R. B. (2002). Early warming of tropical South America at the last Glacial-Interglacial transition. *Science* **296**, 1685-1686.
- Seluchi, M. E., and Marengo, J. A. (2000). Tropical-midlatitude exchange of air masses during summer and winter in South America: climatic aspects and examples of intense events. *International Journal of Climatology* **20**, 1167-1190.
- Servant, M., and Fontes, J.-C. (1978). Les lacs Quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes: premières interprétations paléoclimatiques. *Cahiers ORSTOM* **10**, 5-23.
- Servant, M., Maley, J., Turcq, B., Absy, M. L., Brenac, P., Fournier, M., and Ledru, M.-P. (1993). Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change* **7**, 25-40.
- Sifeddine, A., Bertrand, P., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Soubies, F., Suguio, K., and Turcq, B. (1994). La sédimentation organique lacustre en milieu tropical humide (Carajas, Amazonie orientale, Brésil): relation avec les changements climatiques au cours des 60,000 dernières années. *Bull. Soc. géol. France* **165**, 613-621.
- Sifeddine, A., Martin, L., Turcq, B., Cecilia, V.-R., Soubiès, F., Campello Cordeiro, R., and Suguio, K. (2001). Variations of the Amazonian rainforest environment: a sedimentological record covering 30,000 years. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **168**, 221-235.
- Singer, B., Hildreth, W., and Vincze, Y. (2000). <sup>40</sup>Ar/<sup>39</sup>Ar evidence for early deglaciation of the central Chilean Andes. *Geophysical Research Letters* **27**, 1663-1666.
- Smith, J. A., Seltzer, G. O., Farber, D. L., Rodbell, D. T., and Finkel, R. C. (2005). Early local last glacial maximum in the Tropical Andes. *Science* **308**, 678-681.
- Stuiver, M., Grootes, P. M., and Braziunas, T. F. (1995). The GISP2 (18O climate record of the past 16,500 years and the role of the Sun, ocean and volcanoes. *Quaternary Research* **44**, 341-354.

- Thompson, L. G., Davis, M. E., Mosley-Thompson, E., Sowers, T. A., Henderson, K. A., Zagorodnov, V. S., Lin, P.-N., Mikhailenko, V. N., Campen, R. K., Bolzan, J. F., Cole-Dai, J., and Francou, B. (1998). A 25,000-year tropical climate history from Bolivian ice cores. *Science* **282**, 1858-1863.
- Thompson, L. G., Mosley-Thompson, E., Davis, M. E., Lin, P.-N., Henderson, K. A., Cole-Dai, J., Bolzan, J. F., and Liu, K.-B. (1995). Late glacial stage and Holocene tropical ice core records from Huascarán, Peru. *Science* **269**, 46-50.
- van der Hammen, T. (1974). The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *Journal of Biogeography* **1**, 3-26.
- van der Hammen, T. (2001). Ice age in tropical South America: what was it really like? *Amazoniana* **16**, 647-652.
- van der Hammen, T., and Hooghiemstra, H. (1995). The El Abra stadial, a younger Dryas equivalent in Colombia. *Quaternary Science Review* **14**, 841-851.
- Vandergoes, M. J., and Fitzsimons, S. J. (2003). The Last Glacial-Interglacial transition (LGIT) in south Westland, New Zealand: paleoecological insight into mid-latitude Southern Hemisphere climate change. *Quaternary Science Reviews* **22**, 1461-1476.
- Vanzolini, P. E., and Williams, E. E. (1970). South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. São Paulo* **19**, 1-298.
- Wainer, I., Clauzet, G., Ledru, M.-P., Brady, E., and Otto-Bliesner, B. (2005). Last glacial maximum in South America: proxies and model results. *Geophysical Research Letters* **32**, L08702 10.1029/2004GL021244.
- Wang, X., Auler, A. S., Edwards, R. L., Cheng, H., Cristalli, P. S., Smart, P. L., Richards, D. A., and Shen, C.-C. (2004). Wet periods in northeastern Brazil over the past 210 kyr linked to distant climate anomalies. *Nature* **432**, 740 - 743.
- Wunsch, C. (2003). Greenland-Antarctic phase relations and millennial time-scale climate fluctuations in the Greenland ice-cores. *Quaternary Science Reviews* **22**, 1631-1646.