

La destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale survenue il y a environ 2500 ans exerce encore une influence majeure sur la répartition actuelle des formations végétales

Jean Maley

Fonds Documentaire IRD

Cote: B* 32181 Ex: 1

Paléoenvironnements et Palynologie (CNRS/ISEM & IRD/UR-Paléotropique)
Université de Montpellier2, F-34095 Montpellier, France
[jmaley@isem.univ-montp2.fr]

Abstract. – The catastrophic destruction of Central African rain forests occurring about 2500 years ago still exerts a major influence on the present distribution of vegetation formations. A phase of climatic disturbance and catastrophic destruction of Central African forests (in the region of south Cameroon, south Central African Republic, Gabon and Congo) occurred 2500 years BP (1^{st} C). This synchronous event for the different sites studied was manifested in either a brutal extension of the savannas, especially for the sites near the north (West Cameroon) and towards the south (Mayombe) of the Forest Domain, or a brutal extension of pioneer vegetation. Forest reinvasion began from 2000 years BP for some sites, or was a little later for others, according perhaps to the position of residual forests. This reinvasion still continues at the present time. Fires in the peripheral savannas can slow up this reinvasion, but in the long term the forests have continued to transgress into open regions. These major variations in the forest environment are illustrated by the history of two tree species of which numerous data have been able to be obtained: oil palm (*Elaeis guineensis*) and Okoumé (*Aucoumea klaineana*). This massive disturbance which culminated about 2500 years BP is contextualised at the global and regional scale in the broader paleoclimatic framework of the upper Quaternary. Concerning climatic change and the dynamics of the monsoon on Central Africa, the key role which has always been played by Sea Surface Temperatures is shown. It is also shown that this vast disturbance which occurred alongside relatively “warm” regional and global conditions could be an “analog” to what could occur in Central Africa during the phase of “Global Warming” predicted for the 21st century.

Key words: Central African forests, pollen analysis, climatic changes, Holocene, long-term forest dynamics, fire, *Elaeis guineensis*, *Aucoumea klaineana*.

Résumé. – Une phase de perturbation climatique et de destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale (secteurs Sud Cameroun, Sud Centrafrique, Gabon et Congo) est survenue vers 2500 ans BP (1^{st} C). Ce phénomène, synchrone pour les différents sites étudiés, s'est traduit soit par une extension brutale des savanes, surtout pour les sites vers le nord (Ouest Cameroun) ou vers le sud (Mayombe) du Domaine Forestier, soit par une brutale extension des végétations pionnières. La reconquête forestière a débuté dès 2000 ans BP pour quelques sites, soit elle a été plus tardive pour d'autres, suivant peut-être la position des îlots forestiers résiduels. Cette reconquête forestière se poursuit encore à l'époque contemporaine. Les feux dans les savanes périphériques peuvent retarder cette reconquête mais, sur le long terme, les forêts ont toujours transgressé sur les milieux

E. Robbrecht, J. Degreef & I. Friis (eds.) *Plant systematics and phytogeography for the understanding of African biodiversity*. Proceedings of the XVth AETFAT Congress, held in 2000 at the National Botanic Garden of Belgium.

Subject to copyright. All rights reserved.

© 2002 National Botanic Garden of Belgium

Permission for use must always be obtained from the National Botanic Garden of Belgium.

ISSN 1374-7886



ouverts. Ces variations importantes du Domaine Forestier sont illustrées par l'histoire de deux arbres pour lesquels de nombreuses données ont pu être obtenues: le palmier à huile (*Elaeis guineensis*) et l'Okoumé (*Aucoumea klaineana*). Cette vaste perturbation, qui a culminé vers 2500 ans BP, est replacée dans le cadre paléoclimatique plus général du Quaternaire récent, au niveau global et régional. Concernant les changements climatiques et la dynamique de la mousson sur l'Afrique centrale, on montre le rôle clé qui a toujours été joué par les variations des Températures Marines de Surface. Enfin, on montre que cette vaste perturbation qui est survenue avec des conditions régionales et globales relativement «chaudes» peut être un «analogue» de ce qui pourrait se produire en Afrique centrale au cours de la phase de «Réchauffement Global» qui est prédite pour le XXI^{ème} siècle.

Abréviations: BP, avant l'Actuel; AD, après J.C.

Introduction

De nombreuses recherches ont clairement montré que les forêts tropicales se sont fragmentées et ont considérablement régressé durant le dernier Maximum Glaciaire qui a débuté il y a environ 20.000 ans BP (date ¹⁴C standard) (Maley 1987,1996) et qui a résulté d'une extension considérable des glaces sur les Hautes Latitudes des deux Hémisphères. La dernière phase d'extension forestière maximum a débuté il y a environ 10.000 ans BP en même temps qu'est intervenue la dernière phase de réchauffement global qui correspond à l'époque Holocène. Jusqu'à très récemment, de nombreux spécialistes estimaient que les forêts d'Afrique centrale (fig. 1) n'avaient pas subi de perturbations majeures durant l'Holocène jusqu'au début du XX^{ème} siècle, lorsqu'a débuté la phase contemporaine d'exploitation intensive des forêts. Or cette estimation est inexacte car des recherches géologiques et palynologiques effectuées depuis une dizaine d'années sur des sédiments lacustres prélevés dans plusieurs sites de cette région ont clairement montré que vers 2500 ans BP les forêts d'Afrique centrale ont subi des destructions catastrophiques qui ont été associées à une phase de forte extension des savanes (Maley & Brenac 1998a).

Le présent article présentera d'abord les principales données actuellement disponibles concernant cet évènement en Afrique centrale, comment il se situe dans l'évolution de la végétation au cours de l'Holocène et comment il a pu influencer cette évolution jusqu'à l'époque actuelle. Ensuite, en prenant l'exemple de deux arbres, on montrera comment leur histoire a été profondément affectée par cet évènement. Finalement, tout en comparant cet évènement avec d'autres phases antérieures d'ouvertures du milieu forestier, on essayera de le replacer dans un cadre paléoclimatique régional et global.

Les variations de la végétation en Afrique centrale durant l'Holocène

Un seul site d'Afrique centrale atlantique, le lac Barombi Mbo dans l'Ouest Cameroun, présente un enregistrement pollinique détaillé qui remonte au-delà de l'Holocène jusque vers 28.000 ans BP (Maley & Brenac 1998a) (fig. 2). Les enregistrements des autres sites débutent au cours de l'Holocène. Au Barombi Mbo, il est ainsi possible d'analyser l'installation du milieu forestier au début de l'Holocène puis ensuite la variation des principaux taxons arborés, ce qui a été décrit en détail par Maley & Brenac (1998a). Une des caractéristiques de cette variation est de présenter, pour plusieurs taxons arborés typiques rattachés aux Forêts Matures (ou «primaires»), des pseudo-périodes de l'ordre de 2000 à 2500 ans (fig. 3a). Un minimum pour toutes ces courbes est intervenu entre 2500 et 2000 ans BP, durant la phase majeure de destruction. Par contre les pics, ou maximum d'extension, ne sont pas synchrones entre eux. Ces variations pourraient ainsi être interprétées comme correspondant à des grandes phases de sylvigénèse, avec des remplacements progressifs ou brusques de groupes de taxons par d'autres. Des cycles de plus courtes durées (par exemple, 1000, 500 ou 100 ans) n'ont pas pu être

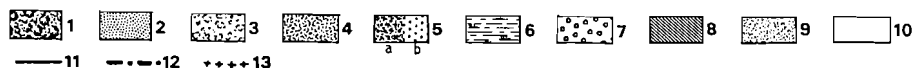
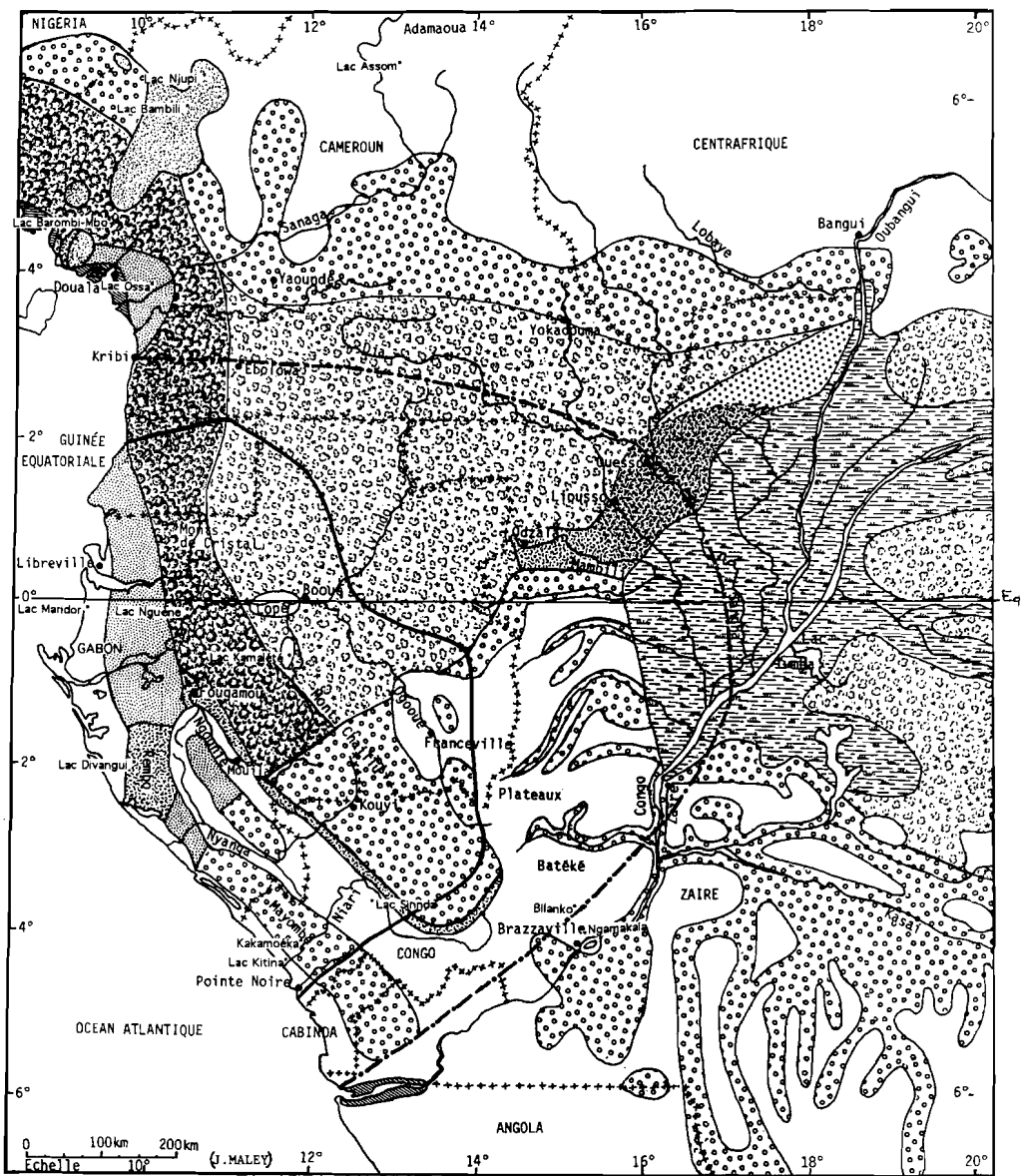


Figure 1. Carte schématique de la végétation actuelle de l'Afrique centrale atlantique (Maley 1990). 1: Forêts Sempervirentes Biafréennes et Gabonaises à nombreuses *Caesalpinaceae*; 2: Forêts Littorales Atlantiques à *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* au Cameroun, auxquelles s'ajoute *Aucoumea klaineana* au Gabon (la limite entre 1 et 2 est irrégulière et souvent progressive); 3: Forêts de type Congolaises caractérisées surtout par l'alternance ou le mélange de formations sempervirentes et semi-caducifoliées; 4: Forêts Clairsemées à *Murantaceae* et *Zingiberaceae*; 5a: Mélange des types 4 et 5b; 5b: Forêts Sempervirentes à *Gilbertiodendron dewevrei* (*Caesalpinaceae*); 6: Zone inondée presque toute l'année, avec des formations sempervirentes, des raphiales et autres formations hygrophiles; 7: Forêts semi-caducifoliées; 8: Mangroves; 9: Formations montagnardes diverses; 10: Savanes; 11: Limite de l'extension vers l'est et le sud-est de l'Okoumé; 12: Extension maximum saisonnière des influences «rafraîchissantes», dues à la persistance des couvertures nuageuses stratiformes non précipitantes qui s'étendent sur une grande partie de l'Afrique centrale pendant la grande saison sèche annuelle (environ quatre mois, de juin à septembre) (d'après Saint-Vil 1984). L'abaissement marqué des températures, en réduisant l'évaporation, favorise le maintien d'une humidité atmosphérique élevée, supérieure à 80%. C'est surtout ce dernier facteur qui permet à la végétation forestière de perdurer sans dommage durant cette longue saison «sèche» particulière; 13: Frontières.

mis en évidence car la maille des échantillons étudiés n'est pas assez fine. Dans la présente étude, quatre à cinq échantillons ont été étudiés pour chaque 1000 ans durant l'Holocène. Pour détecter des périodicités séculaires, il aurait été nécessaire d'étudier au moins dix échantillons par millénaire. Les pseudo-périodes de 2000 à 2500 ans peuvent être mises en rapport, d'une part avec des cycles climatiques de même durée observés fréquemment sur l'ensemble du Globe, en particulier durant l'Holocène, et d'autre part avec une des périodicités dominantes de l'activité solaire qui est d'environ 2300 ans (Magny 1993; Maley & Brenac 1998a).

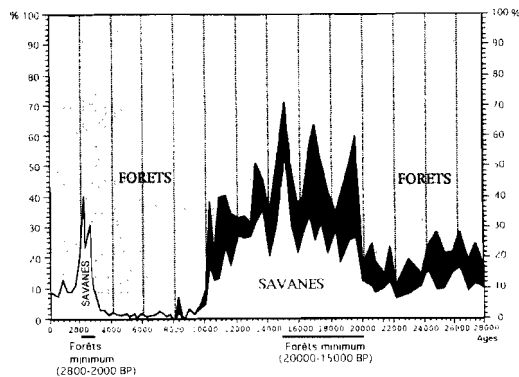
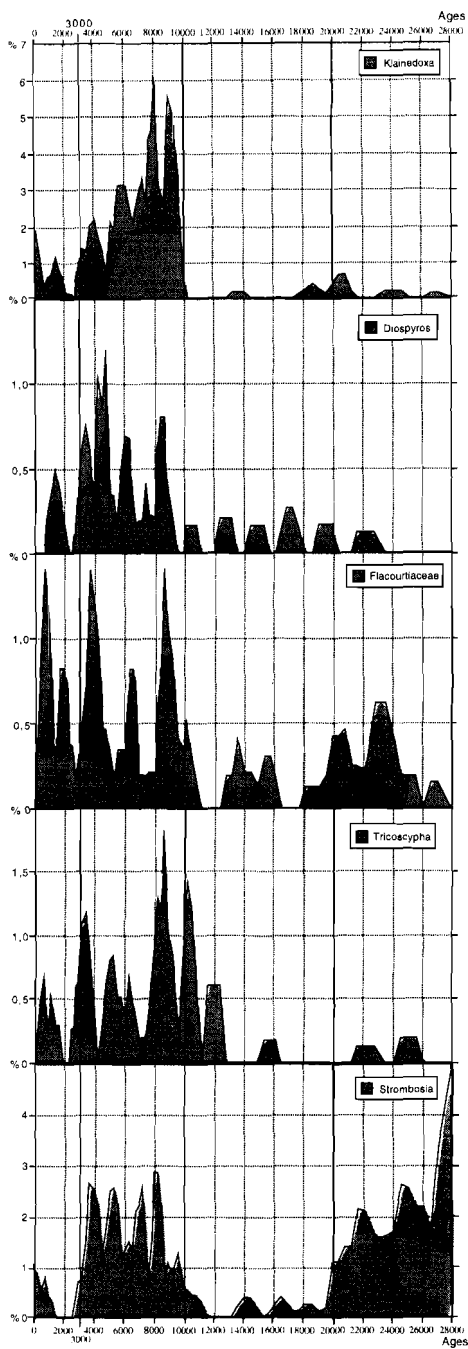


Figure 2. Site du lac Barombi Mbo, vers 300 m d'altitude dans les forêts de l'Ouest Cameroun (d'après Maley & Brenac 1998a). (gris: total des pourcentages des pollens d'arbres; blanc: total des pourcentages des pollens d'herbacées, surtout les Graminéeae qui dominent en savane; noir: pollens de Cyperaceae, herbacées aquatiques).

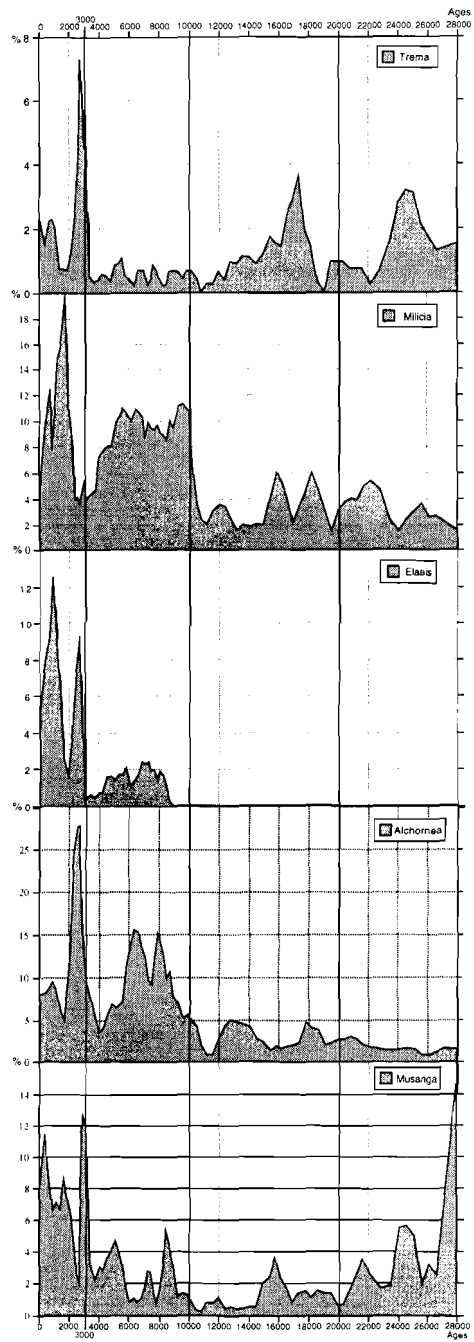
La phase de destruction forestière qui a culminé vers 2500 ans BP

Le caractère général et synchrone de cette phase de destruction forestière en Afrique centrale (fig. 4) résulte du fait qu'elle est survenue d'une manière très brusque entre 3000 et 2500 ans BP et qu'elle a été retrouvée dans tous les sites de cette région qui ont fait l'objet d'études détaillées: d'abord dans la partie nord du Domaine Forestier dans l'Ouest et le Sud Cameroun: Barombi Mbo (Maley & Brenac 1998a), Mboandong (Richards 1986), Njupi (Zogning et al. 1997), Ossa (Reynaud-Farrera et al. 1996; Van Geel et al. 1998); ensuite dans la partie sud du Domaine Forestier, dans le Mayombe au Congo occidental: Kitina (Elenga et al. 1996), Kakamoéka (Maley & Giresse 1998), Songolo près de Pointe-Noire (Vincens et al. 1999) et Ngamakala sur les Plateaux Batéké au Congo oriental (Elenga et al. 1994). Dans ces sites, lorsque les datations encadrent bien l'évènement, on peut le situer plus précisément entre 2800 et 2500 ans BP.

Cette forte perturbation des forêts d'Afrique centrale s'est marquée d'abord par une quasi disparition des arbres de type primaire et, pour certains sites comme ceux de l'Ouest Cameroun (Barombi Mbo, Mboandong, Njupi) et aussi pour les sites du Sud Congo et des Plateaux Batéké, par une forte extension des savanes. Plusieurs données montrent aussi que cette phase de destruction forestière a dû être très brève car dans les mêmes niveaux où a été observée une brutale quasi disparition des arbres de type primaire, il a été aussi noté pour certains sites, comme au lac Barombi Mbo dans l'Ouest Cameroun (Maley & Brenac 1998a) (fig. 3b) et au lac Kitina dans le Mayombe au Congo occidental (Elenga et al. 1996), une «explosion» des végétations arborées pionnières, ce qui montre que cette expansion rapide des arbres pionniers a dû correspondre à une première phase de cicatrisation qui a initié la reconstitution de la canopée. Les taxons polliniques pionniers les plus fréquents lors de cet évènement sont *Alchornea cordifolia*, *Musanga*, *Trema*, *Macaranga*, *Elaeis guineensis*, etc. Pour certains sites, comme au lac Ossa près d'Edea dans le Sud Cameroun (Reynaud-Farrera et al. 1996), la forte perturbation du milieu forestier préexistant n'a pas été associée à une extension régionale des



a. Arbres des Forêts matures ou «Primaires»



b. Arbres de type pionnier

Figure 3. Site du lac Barombi Mbo, pourcentages de divers pollens arborés, moyenne glissante effectuée sur trois échantillons successifs (d'après Maley & Brenuc 1998a). a, durant tout l'Holocène plusieurs arbres des Forêts Matures («primaires») se sont développés avec des pseudo-périodes de l'ordre de 2000 à 2500 ans qui peuvent être mises en rapport avec des cycles climatiques de même durée observés sur l'ensemble du Globe, eux-mêmes en rapport avec une des périodicités dominantes de l'activité solaire, 2300 ans; b, brutale extension de divers arbres de type pionnier, en partie synchrone de la phase d'extension des savanes qui a culminé vers 2500 ans BP.

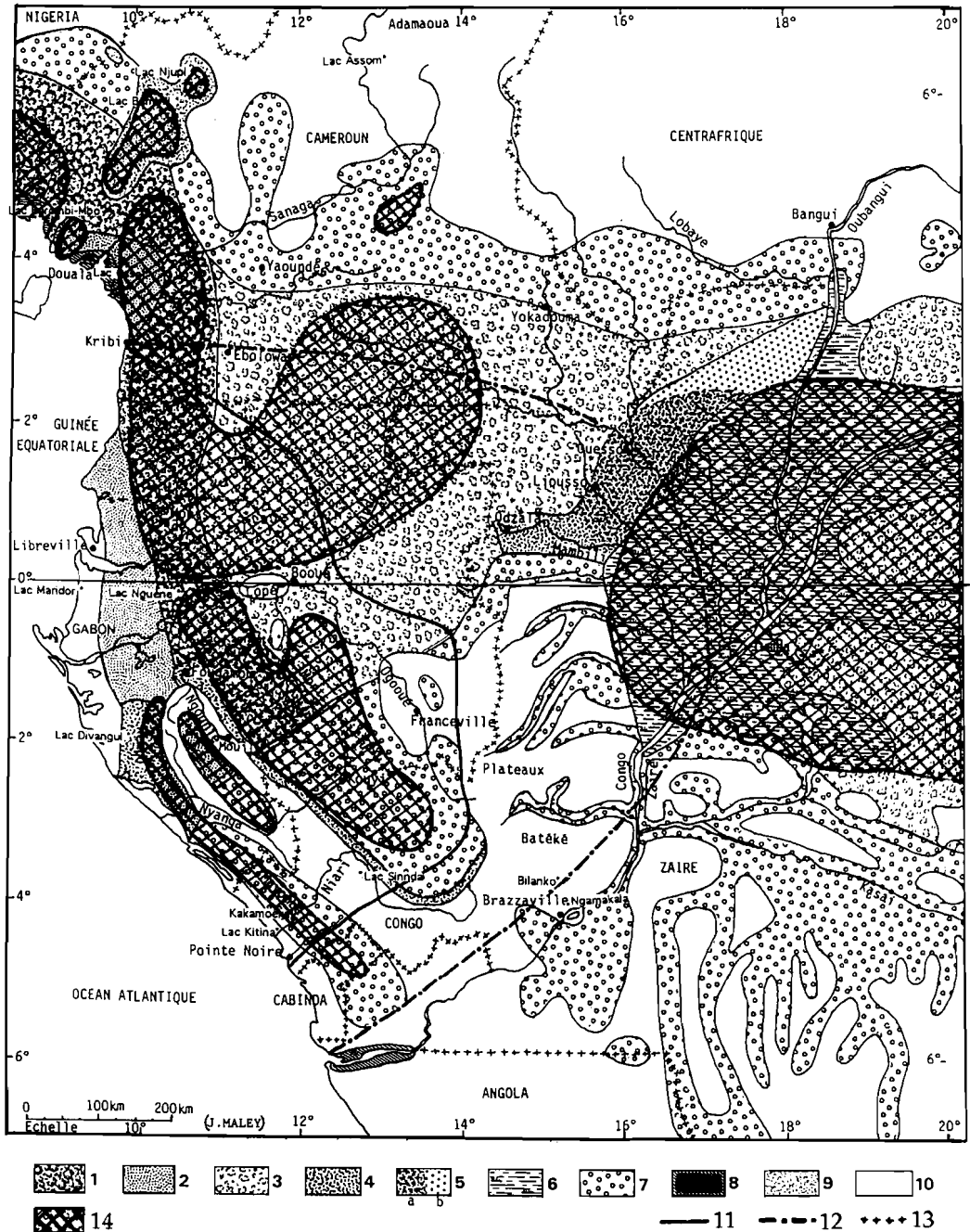


Figure 4. Estimation schématique de l'état de l'Afrique centrale lors de la phase de perturbation et de destruction maximum des milieux forestiers qui a culminé vers 2500 ans BP. Les aires quadrillées (figuré n°14) schématisent le Domaine Forestier résiduel vers 2500 ans BP qui devait être surtout constitué par des mosaïques forêt-savane dans lesquelles les îlots forestiers étaient dominants. Toutes les surfaces restantes autour de ces secteurs résiduels devaient être colonisées par des végétations ouvertes, surtout des savanes, mais aussi des forêts clairsemées, etc. Le fond de cette figure présente l'état actuel des différents biotopes (forêts et savanes) de l'Afrique centrale (d'après fig. 1).

savanes, mais elle s'est seulement marquée par une brutale extension des formations pionnières. Ces diverses données montrent que la phase de destruction forestière qui a culminé vers 2500 ans BP a été un phénomène très bref mais très intense. Certains auteurs estiment que cette phase d'ouverture des forêts d'Afrique centrale serait une des principales causes de la migration des Bantus et en particulier de leur traversée vers le sud du Domaine Forestier (Schwartz 1992; Lavachery et al. 1996).

La reconstitution des forêts d'Afrique centrale au cours des deux derniers millénaires

Le retour des conditions humides favorables à la forêt est intervenu très tôt dans l'Ouest Cameroun, en particulier au Barombi Mbo où on observe une nouvelle extension forestière dès 2000 ans BP. Toutefois, suivant les sites et probablement la position des secteurs forestiers résiduels entre 2500 et 2000 ans BP (fig. 4), le retour des milieux forestiers et en particulier des formations forestières de type «primaire» n'a pas été synchrone entre les divers sites: il y a donc eu un phénomène de retard qui peut être assimilé à un phénomène d'hysteresis (Maley & Brenac 1998a).

Au cours de la période contemporaine du XX^{ème} siècle, un phénomène de reconquête forestière très actif et généralisé à l'ensemble du Domaine Forestier africain a été mis en évidence (Blanc-Pamard & Peltre 1984; Maley 1990, 1996; Fairhead & Leach 1995, 1998; Servant 1996; etc.). Ce phénomène a été prouvé par la comparaison de plusieurs séries successives de photographies aériennes et satellitaires, dont les premières remontent souvent au début des années '50. Pour le Sud Cameroun seulement, les surfaces gagnées durant la période récente par la forêt sont de l'ordre d'un million d'hectares (Letouzey 1985; Youta Happi et al. 1996; Achoundong et al. 2000). Des recherches historiques et palynologiques (Côte d'Ivoire, Nigéria, Cameroun, Congo) ont montré aussi clairement que ce phénomène se poursuit depuis plusieurs siècles (Fairhead & Leach 1998; Maley 1999; Vincens et al. 2000) et, avec diverses fluctuations, il correspond à la continuation du phénomène de reconquête forestière qui a débuté vers 2000 ans BP. Ce phénomène apparaît donc comme une conséquence à long terme de la vaste phase d'ouverture et de perturbation des milieux forestiers qui a culminé vers 2500 ans BP.

Les nombreuses données qui ont été rassemblées sur le palmier à huile et l'Okoumé illustrent l'histoire des écosystèmes forestiers au cours des derniers millénaires.

Histoire du palmier à huile et de l'Okoumé en Afrique centrale au cours de l'Holocène: impact de la perturbation forestière qui a culminé vers 2500 ans BP

Le palmier à huile, *Elaeis guineensis* Jacq.

Le palmier à huile possède un pollen très typique qui est souvent produit en abondance. De ce fait, il apparaît fréquemment dans les analyses polliniques. Il faut aussi rappeler que ce palmier est d'origine africaine car son pollen ou certains macrorestes (noyaux) ont été retrouvés en plusieurs points d'Afrique équatoriale dans des dépôts remontant à diverses périodes du Tertiaire (Zeven 1964; Dechamps et al. 1992; Maley 1996, 1999; Maley & Brenac 1998a; Maley & Chepstow-Lusty 2001). Certains agronomes, botanistes, archéologues, etc considèrent d'une manière assez systématique, et peut-être aussi par manque de recherches approfondies, que les palmiers à huile ont toujours été plantés par l'Homme à travers l'Afrique tropicale. Toutefois, d'autres spécialistes estiment qu'il s'agit d'un phénomène récent remontant au début du XX^{ème} siècle et lié surtout à la période coloniale et au développement des plantations industrielles. En fait, dans la plupart des sociétés africaines traditionnelles, il a été souvent constaté que lorsque l'Homme défriche de jeunes forêts pionnières, ou bien des jachères proches des villages dans lesquelles le palmier à huile est naturellement abondant, il «nettoie» le terrain en conservant uniquement les plantes qu'il considère comme utiles. De nombreux exemples existent de ce type d'exploitation au Cameroun, en Centrafrique, en Côte d'Ivoire, au Togo et au Bénin (Mondjannagni 1969; etc. voir Maley 1999; Maley & Chepstow-Lusty 2001). Concernant, par

exemple, cette dernière région, un botaniste fort renommé, Aubréville (1937), a écrit que «l'immense palmeraie du Bas-Dahomey serait une formation naturelle simplement aménagée par les indigènes au cours des siècles». Après plusieurs années d'étude sur le terrain, surtout au Nigéria, l'agronome Zeven (1967) a publié un Mémoire intitulé «The semi-wild oil palm and its industry in Africa», dans lequel il conclut que «most oil palms in Africa are semi-domesticated, i.e. no attempts are made to propagate the palm by sowing and/or transplanting seedlings» (voir aussi Zeven 1972).

D'un point de vue écologique, cet arbre est d'abord un pionnier qui a besoin de lumière pour effectuer les premières étapes de sa croissance, c'est pourquoi il se développe naturellement en forêt dans les chablis et surtout à la périphérie de la forêt dense. Un exemple spectaculaire d'un vaste développement naturel du palmier à huile a été décrit au Cameroun par le botaniste Letouzey (1978, 1985) (fig. 5). En effet, dans l'Ouest Cameroun et près de la limite nord-ouest du massif forestier, entre 500 et 800 m d'altitude, s'étend sur plus de 150 km une bande forestière, large de 10 à 20 km, qui est dominée par de grands et nombreux *Elaeis guineensis*. Cette bande qui suit la limite forêt-savane, mais parfois en retrait de 5 à 30 km suivant les points, est incluse dans une variété régionale de forêt semi-caducifoliée. D'après divers critères, en particulier du fait de l'absence d'arbres rencontrés classiquement dans les plantations anthropiques, Letouzey (1978, 1985) conclut que cette vaste palmeraie constitue un peuplement naturel. Un autre exemple voisin a été décrit sur le flanc oriental du Mont Nimba (ouest de la Côte d'Ivoire) par Schnell (1946) qui avait aussi constaté que la dissémination des noyaux de ce palmier était le fait de toucans et de chimpanzés dont les excréments en contiennent souvent en abondance. Ce palmier est en fait un constituant naturel des recrûs forestiers qui se développent surtout au niveau de la limite forêt-savane après le passage d'incendies (Swaine & Hall 1986). La résistance au feu des troncs de ce palmier résulte d'une absence de cambium et de leur protection par des couches de feuilles persistantes (Swaine 1992). Il est donc évident que ces longues palmeraies n'ont pas été plantées. Toutefois, après une première phase de croissance naturelle, elles sont devenues très attractives et ont entraîné des migrations ou des transformations sociologiques pour certaines populations régionales (Guille-Escuret 1990; Fairhead & Leach 1996; Maley 1999). C'est ainsi que divers groupes de Bamiléké sont venus exploiter la longue palmeraie de l'Ouest Cameroun décrite ci-dessus et dont la période d'origine se situe probablement vers le milieu du XIX^{ème} siècle (Barbier 1981; Warnier 1985; Perrois & Notué 1997; Maley 1999).

Au nord du massif forestier de l'Ouest Cameroun s'étendent les «Grass Fields», vaste région de mosaïque forêt-savane. Dans cette mosaïque, les flots forestiers sont actuellement encore en phase d'extension, grâce en particulier au palmier à huile qui est un des principaux arbres pionniers. Ces peuplements naturels ont été colonisés par différentes peuplades régionales en vue d'exploiter surtout les palmiers à huile. Parmi ces peuplades, les Wuli, qui vivent près de la rivière Donga, ont été récemment étudiés par l'ethnologue Viviane Baeke (1996) (fig. 5). Elle explique comment les Wuli installent leurs villages dans les palmeraies pour lesquelles des tabous et diverses règles sociales s'opposent à toute plantation de palmiers. Elle rapporte aussi qu'un des mythes d'origine des Wuli «met en évidence l'antériorité de l'exploitation du palmier à huile sur le travail de la terre et distingue nettement les deux types d'exploitation des plantes que sont la cueillette et l'agriculture».

Comme on l'a vu plus haut, lors de la vaste perturbation qui a frappé les milieux forestiers vers 2500 ans BP, le palmier à huile a été un des principaux arbres pionniers qui se sont alors fortement développés (fig. 3b). Dans l'Ouest Cameroun, la forte reprise forestière qui est intervenue dès 2000 ans BP dans le secteur du Barombi Mbo (Maley & Brenac 1998a) s'est accompagnée d'un recul du palmier à huile. Une seconde phase de développement de ce palmier est intervenue ultérieurement, à partir d'environ 1400 ans BP, dans ce secteur et aussi en d'autres régions d'Afrique centrale pour culminer vers la fin du 2^{ème} millénaire BP au lac Ossa près d'Edéa (Reynaud-Farrera et al. 1996), dans l'est de la Centrafrique à Nouabalé-Ndoki (Fay 1997; Maley 1999) mais aussi plus au sud au Gabon à La Lopé (White et al. 2000; Maley, ined.) et au Congo occidental près du lac Kitina (Elenga

et al. 1996). Cette phase, qui s'est achevée vers 700–800 ans BP, est intervenue suite à une nouvelle perturbation des milieux forestiers, mais d'intensité nettement moins forte que celle qui a culminé vers 2500 ans.

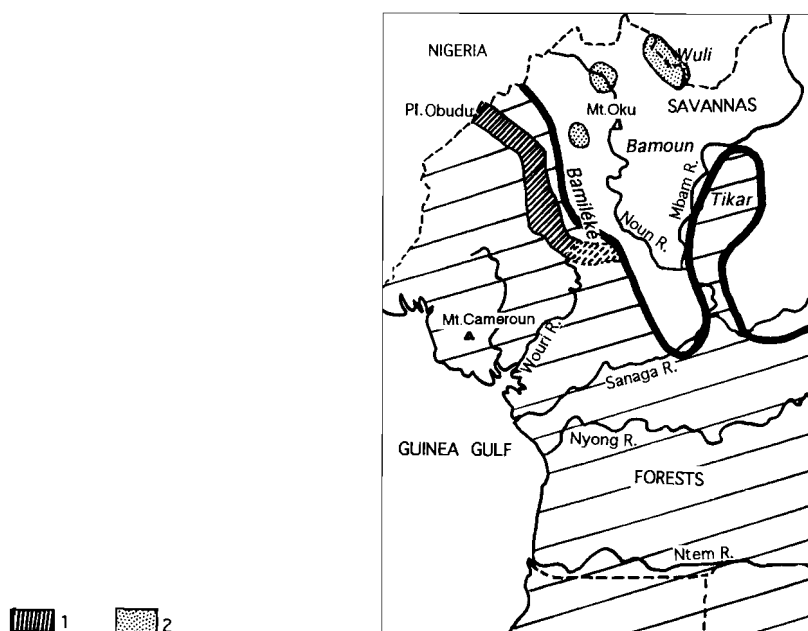


Figure 5. Une palmeraie naturelle longue de plus de 150 km dans l'Ouest Cameroun. (1) Près de la limite nord des forêts de l'Ouest Cameroun, bande forestière dominée par *Elaeis guineensis* (palmier à huile), haut de 20 à 25 m et plus, formant un peuplement naturel en association avec une forêt de type semi-caducifoliée; (2) Dans les "Grass Fields" (savanes) îlots de forêts pionnières avec de fortes concentrations d'*Elaeis guineensis*. En italique, le nom de quelques populations régionales (fig. extraite de Maley 1999; Maley & Chepstow-Lusty 2001; adaptée de Letouzey 1978, 1985).

Cette perturbation secondaire peut être aussi associée à une phase érosive mineure qui s'est traduite par une discontinuité dans les dépôts de la «Basse Terrasse» observés en divers points de l'Afrique centrale (Maley & Brenac 1998b). En rapport avec cette phase érosive, un accroissement des flux détritiques a été mis en évidence entre environ 1200 et 800 ans BP pour les sites de Kitina et Sinnda au Congo occidental (Bertaux et al. 2000).

Postérieurement à 800 ans BP, c'est-à-dire à partir du XIII^{ème} siècle AD, une reprise forestière est intervenue dans les forêts d'Afrique centrale. Ce phénomène s'est surtout marqué par un nouveau développement des forêts matures et un recul assez général du palmier à huile, et cela, il faut le remarquer, malgré un accroissement régional des peuplements humains au cours du dernier millénaire (Alexandre 1965; Vansina 1990). Toutefois, pour la partie orientale du Domaine Guinéen située dans le sud-ouest du Nigéria, la reprise forestière semble avoir été beaucoup plus tardive. En effet, le vaste secteur déforesté que les biogéographes nomment «Coupure du Dahomey» («Dahomey Gap» des auteurs anglais) et qui s'étend actuellement sur le sud du Togo et du Bénin, est couvert par une immense palmeraie d'origine naturelle, comme l'ont décrite Aubréville (1937) et Mondjannagni (1969). Quelques données ont montré que tout ce secteur devait être couvert par la forêt à l'Holocène inférieur et moyen (Dupont & Weinelt 1996) et que l'ouverture du paysage se serait produite assez brusquement vers 3700 ans BP suite à un changement climatique bien mis en évidence dans le secteur voisin du Ghana, au lac Bosumtwi (Maley 1991, 1997, 1999). De plus, il semblerait que cette coupure de l'ancien bloc forestier ait été originellement beaucoup plus large qu'elle n'est actuelle-

ment et qu'en fait, elle se soit étendue à presque tout le sud-ouest du Nigéria en direction du fleuve Niger. En effet, quelques données montrent qu'entre le début du dernier millénaire et le XVI^{ème} siècle AD, ce vaste secteur n'était pas de type forestier (Barber 1985) et que la végétation était dominée par le palmier à huile, d'une manière similaire, semble-t-il, à ce qui existe encore actuellement sur le sud du Togo et du Bénin. Des données en ce sens existent pour un secteur proche de l'ancienne cité de Bénin (Okomu Forest, à environ 100 km à l'ouest du fleuve Niger) et qui montrent aussi que l'extension forestière ne serait intervenue qu'à partir du XVII^{ème} ou du XVIII^{ème} siècle (Jones 1956; White & Oates 1999). De nouvelles recherches seront nécessaires pour préciser ces divers points et en particulier savoir ce qui est intervenu dans ce secteur vers 2500 ans BP.

L'histoire de l'Okoumé (*Aucoumea klaineana* Pierre) au cours de l'Holocène

L'aire actuelle de l'Okoumé (Burseraceae) est restreinte quasiment à l'ouest et au centre du Gabon, avec une extension réduite dans le sud-ouest du Congo et une autre vers le nord en Guinée Equatoriale (Brunck et al. 1990) (fig.1). D'un point de vue écologique, l'Okoumé est une espèce de lumière dont le comportement et le dynamisme sont ceux des espèces pionnières; son écologie présente cependant certaines particularités qui semblent l'empêcher de vivre ailleurs qu'en Afrique centrale (Brunck et al. 1990; Maley 1990; Nasi 1997). Dans son aire, cet arbre est parfaitement adapté à la colonisation des fronts forestiers pionniers qui progressent sur les savanes et dans lesquels il est souvent dominant (Nasi 1997; White et al. 2000; White 2001). Cette aptitude explique aussi pourquoi il est abondant dans les jachères ou le long des pistes forestières. Lors de la maturation et du vieillissement de ces fronts pionniers, d'autres arbres viennent s'installer, surtout des espèces d'ombre, de type primaire, comme par exemple des Caesalpiniaceae; les Okoumés qui subsisteront seront alors dispersés et correspondront à ceux dont la cime a atteint la canopée. Dans les forêts matures, les vieux Okoumés peuvent atteindre parfois des âges de 100 à 150 ans avec des diamètres de plus de 1,2 m (Nasi 1997). De tout cela on peut conclure que les grands Okoumés présents actuellement dans les massifs forestiers inclus dans l'aire naturelle de l'espèce sont nés au contact de savanes.

L'endémisme de l'Okoumé, caractérisé par son aire limitée presque uniquement au Gabon, résulte en partie de son histoire, comme on le verra plus bas, mais aussi de son écologie car il a été constaté que cet arbre «supporte mal le déficit hydrique et les températures élevées de la longue saison sèche (de décembre à début mars) du climat tropical (qui règne actuellement sur le sud du Cameroun), alors que dans son aire gabonaise la saison sèche du climat équatorial (de fin mai à début septembre) conserve une humidité de l'air élevée et des températures modérées» (Brunck et al. 1990; Maley 1990) (fig. 1).

Des travaux récents ont apporté des précisions importantes sur l'histoire de l'Okoumé. Tout d'abord des données palynologiques obtenues dans le Sud Cameroun au lac Ossa près d'Edéa (Reynaud-Farrera et al. 1996) ont montré qu'entre 7500 et 3000 ans BP (Holocène moyen), l'aire de l'Okoumé s'étendait nettement plus au nord, jusqu'autour de ce lac situé à environ 170 km au nord de sa limite actuelle. De ce fait, durant l'Holocène moyen l'aire de l'Okoumé devait être nettement plus grande et s'étendre aussi peut-être davantage vers l'est et vers le sud au Congo occidental. Ensuite, des recherches de génétique moléculaire (Muloko et al. 1998, 2000; Muloko 2001) ont mis en évidence deux haplotypes. Le type A est nettement dominant au nord de son aire, tandis que le mélange des types A et B se rencontre uniquement au sud. La limite entre ces deux aires est approximativement Est-Ouest et se situe à moins d'un degré au sud de l'équateur.

En associant ces deux données, on peut donc conclure que l'aire actuelle de l'Okoumé a résulté d'abord de la fragmentation d'une grande aire ancienne remontant à l'Holocène moyen. En effet, vu le caractère très général de la phase de perturbation forestière qui a culminé vers 2500 ans BP, celle-ci a aussi causé la fragmentation de l'aire ancienne de l'Okoumé avec peut-être, vu les deux variétés mises en évidence par la génétique moléculaire, formation de deux sous-ensembles très dispersés, un au sud et l'autre vers le nord. La forte extension des paysages ouverts, entre 2500 et 2000 ans BP, a dû être

très favorable à une nouvelle phase de développement de l'Okoumé, et cela d'une manière probablement similaire à ce qui a été mis en évidence au Barombi Mbo pour plusieurs arbres pionniers (fig. 3b). Le schéma auquel on aboutit est celui d'une recolonisation forestière très générale, surtout à partir d'environ 2000 ans BP, dans un environnement extrêmement fragmenté et avec de nombreux écotones favorables au développement de l'Okoumé. Il est donc vraisemblable que l'aire actuelle de l'Okoumé remonte tout au plus à 2000 ans. Un modèle dynamique et chronologique qui suit de près ce canevas historique a été établi par White (1995) en se basant sur l'examen de la végétation actuelle de la partie nord de la Réserve de La Lopé, située au coeur du massif forestier gabonais et comportant encore de larges taches de savanes résiduelles (Aubrèville 1967; White 2001). White (1995, 2001) a montré comment la forêt s'est reconstituée progressivement grâce aux larges bandes de forêts pionnières qui entourent ces savanes et qui sont riches en Okoumé et aussi en grandes Monocotylédones, Marantaceae et Zingiberaceae. La progression des fronts forestiers pionniers peut être entravée par les feux en savane, souvent d'origine anthropique (Oslisly & White 2000). Toutefois on doit noter que sur le long terme, depuis environ 2000 ans, la tendance a toujours été en faveur de la reforestation (Ngomanda & Maley sous presse).

Le fait que l'aire actuelle de l'Okoumé, qui paraît donc en extension depuis près de 2000 ans, ne s'est pas étendue largement dans le sud du Cameroun, comme cela avait été le cas à l'Holocène moyen, résulte probablement du changement des conditions climatiques entre cette époque et l'Holocène récent depuis environ 2000 ans. Cette déduction est intéressante car, vu certaines particularités écologiques de l'Okoumé qui le lie étroitement au climat équatorial, on pourrait en déduire qu'un climat de type équatorial avait du régner sur le Sud Cameroun durant l'Holocène moyen, alors que le climat de type tropical qui y règne actuellement, s'y serait installé depuis seulement 2000 ans. Tout ceci paraît traduire, pour l'Holocène moyen, un accroissement des influences australes vers le nord, associé à une diminution des influences boréales (par exemple avec diminution de la longueur de la saison sèche qui est associée à l'hiver boréal).

Le problème des feux de savane et l'extension, à la partie orientale du bassin du Congo, de la phase de perturbation forestière du début de l'Holocène récent

Concernant l'influence des feux de savane sur la régénération forestière contemporaine, les observations et les avis sont parfois divergents. En effet, certains observateurs rapportent que les feux peuvent soit empêcher cette régénération, comme dans le secteur des savanes incluses de La Lopé au Gabon (Oslisly & White 2000), soit seulement la retarder, comme dans divers autres secteurs du Domaine Forestier. Letouzey (1968) note ainsi, pour la zone de contact forêt/savane du Sud Cameroun, que «les feux ne s'opposent pas nécessairement à la formation de recrûs forestiers»; il indique aussi que des conclusions similaires ont été obtenues en Centrafrique par Sillans et même au Congo occidental (ex-Zaïre) pour le sud du bloc forestier. Dans la même ligne, Youta Happi & Bonvallet (1996) rapportent «qu'à la périphérie d'une ville de 76.000 habitants comme Bertoua (Est Cameroun), plusieurs golfes de savanes en forêt, d'une surface de deux à plus de dix hectares, ont été comblés par des recrûs forestiers malgré les feux de brousse pratiqués chaque année par les pasteurs nomades Bororo». Un peu plus au sud, dans la Réserve d'Odzala qui est située à l'extrémité septentrionale des savanes Batéké (Nord Congo), Dowsett-Lemaire (1996) rapporte: «il ne fait aucun doute qu'on se trouve actuellement dans une phase d'extension de la végétation forestière, et ce malgré des feux de brousse très fréquents». Cet auteur souligne plus loin «le rôle de coupe-feu des lisières grâce à des bosquets dominés par *Gaertnera paniculata*».

On voit donc que la composition floristique des lisières joue un rôle important dans ce phénomène. Cela a été mis en évidence dans le sud-est du Cameroun par l'envahissement récent de l'adventice *Chromolaena odorata* qui s'installe dans les lisières où elle joue un rôle de pare-feu très efficace; elle accueille aussi sous son couvert des semences de ligneux qui peuvent alors germer et se dévelop-

per (Youta Happi et al. 2000). Diverses observations, comme à Kandara non loin de Bertoua (Achoundong et al. 2000) montrent que, dans les lisières forestières, *Chromolaena odorata* remplace en fait les grandes Marantaceae et Zingiberaceae qui, lorsqu'elles subsistent, ont aussi un rôle de pare-feu très efficace. Ces formations à Marantaceae sont très développées sur le pourtour des savanes incluses ou périphériques du bloc forestier de l'Afrique centrale (Gabon, Congo) (Maley 1990; White 2001) où elles pourraient expliquer en partie le phénomène assez général de recolonisation forestière sur le long terme, depuis plusieurs siècles (White 1995; Ngomanda & Maley sous presse). D'autres observations ont aussi montré que les pratiques agricoles traditionnelles et le passage du bétail sont, *in fine*, favorables à la recolonisation forestière, en particulier en éliminant ou en écrasant les herbes qui sont responsables de la propagation et de l'intensité des feux: ces processus ont été bien décrits au Sud Cameroun (Letouzey 1968, 1985) et en Côte d'Ivoire (Spichiger & Pamard 1973; Blanc-Pamard & Peltre 1984; Gautier 1990).

Ces diverses observations indiquent donc qu'en général au cours du XX^{ème} siècle et surtout à plus long terme, la transgression forestière au niveau du contact forêt-savane est le processus largement dominant. Il n'en demeure pas moins que certaines années exceptionnelles, durant lesquelles la saison sèche s'est allongée de un à deux mois, les feux de savane qui, en année normale, sont stoppés au niveau des lisières, ont pénétré plus ou moins profondément dans les formations forestières périphériques. C'est ainsi que vers le début de l'année 1983, année exceptionnellement sèche causée par un allongement de presque deux mois de la saison sèche, de nombreux témoignages rapportent qu'une forte propagation des feux en forêt est intervenue en Côte d'Ivoire (Bertault 1990), au Ghana (Hawthorne 1990; Swaine 1992) et au Cameroun, vallée du Nyong (Amougou 1986). A ces informations concernant l'Afrique centrale on peut en ajouter d'autres venant d'Indonésie et concernant la même année qui a été aussi très sèche du fait d'un phénomène El Niño exceptionnel; dans la province du Kalimantan, les feux ont détruit de très vastes étendues forestières (Goldammer & Seibert 1990).

Ces observations indiquent donc que la pénétration des feux en forêt ne peut intervenir qu'en conjonction avec une année très sèche. De ce fait, on pourrait penser que les feux auraient pu avoir un grand rôle lors de la phase de fragmentation des milieux forestiers vers 2500 ans BP. Un exemple d'un tel rôle des feux a été mis en évidence en Amazonie brésilienne durant une phase de forte perturbation des milieux forestiers qui s'est produite à l'Holocène moyen dans le Brésil oriental. La trace des incendies, qui ont été fréquents à cette époque, se retrouve sous forme de très nombreux micro-charbons de bois déposés dans les sédiments lacustres du site de Carajas (Martin et al. 1993; Servant et al. 1993). Or, lorsqu'on examine les dépôts lacustres datés de l'Holocène récent pour les sites étudiés en Afrique centrale, il apparaît que ces dépôts ne contiennent quasiment aucun fragment de charbon de bois, en particulier pour la période 3000–2000 BP (Giresse et al. 1994; Maley & Brenac 1998a; Bertaux et al. 2000). Il en est de même pour la partie supérieure des nombreux profils de sol qui ont pu être observés dans cette région, comme par exemple dans le Sud Cameroun (Vallée 1973). Toutefois, dans les talwegs, les dépôts grossiers de la partie inférieure de la «Basse Terrasse» contiennent parfois des charbons de bois ou des fragments de bois fossiles (Maley & Brénac 1998b). Les sites archéologiques de l'Age du Fer qui remontent au début de l'Holocène récent, comme par exemple dans le secteur des savanes de La Lopé, présentent assez fréquemment des charbons de bois (Oslisly & White 2000). Il semble donc qu'on puisse provisoirement conclure que les feux ont existé mais qu'ils ont eu des extensions limitées.

Les charbons trouvés dans les dépôts archéologiques de l'Age du Fer et en particulier ceux associés à des structures de fonte du fer (bas-fourneaux) ne peuvent pas être la cause de la perturbation des milieux forestiers et encore moins être responsables de l'extension des savanes vers 2500 ans BP. Goucher (1981) avait avancé l'hypothèse que la fonte du fer aurait été une cause majeure de la déforestation de l'Afrique de l'Ouest, mais Fairhead & Leach (1998) ont démontré que cette hypothèse n'avait aucun fondement sérieux. Pour l'Afrique centrale, il faut mentionner l'importante étude de Pinçon (1990) sur la métallurgie du fer des Plateaux Batéké au cours des deux derniers millénaires.

Cet auteur arrive à la conclusion que «les prélèvements en bois avaient été globalement minimes et ne sauraient expliquer la présence des savanes qui constituent l'essentiel du paysage». Il est en fait bien établi que les savanes Batéké résultent surtout d'une sécheresse édaphique élevée causée par des sols très sableux dans lesquels les pluies s'infiltrèrent rapidement à grande profondeur (Laraque & Pandi 1996).

A la différence de ce qui a été observé pour l'Afrique centrale atlantique (Sud Cameroun, Gabon et Congo), des charbons de bois ont été trouvés en abondance dans l'Ituri près d'Epulu (environ 1°20'N–28°35'E), au nord-est du bassin du Congo. En effet, dans ce secteur qui se situe dans le massif forestier congolais à environ 180 km des plus proches savanes, 416 profils de sol ont été examinés et presque tous contenaient de nombreux charbons de bois dans leur partie supérieure, entre la surface et 50 cm (Hart et al. 1996). La quasi totalité des 1817 échantillons de charbon de bois qui ont été déterminés par Dechamps appartiennent à des arbres qui se rencontrent dans les diverses formations forestières régionales, sauf pour quelques charbons venant de deux profils et appartenant à deux espèces d'arbustes typiques des savanes boisées. Les 28 datations obtenues sur ces charbons montrent que les feux sont intervenus quasi exclusivement au cours des trois derniers millénaires et avec une phase d'extension régionale des savanes boisées qui a été datée d'environ 2200 ans BP (Hart et al. 1996).

De plus, à environ 300 km au sud d'Epulu et à 100 km de la limite orientale forêt/savane, dans la tranchée d'une route près d'Osokari (1°16'S–27°48'E), Runge (1996) a observé un profil pédologique remarquable qui présente, sous la stone-line principale, des restes de troncs d'arbres qui ont été datés d'environ 18.000 ans BP. De ce fait, et par corrélation avec des données obtenues dans le delta sous-marin du fleuve Congo, l'âge de cette stone-line a pu être situé vers 11.500 ans BP (Maley 1996). Vers le sommet de ce profil existe un second niveau grossier qui le recoupe en oblique et qui contient des charbons de bois qui ont été datés d'environ 2200 et 1850 ans BP. Ces résultats importants montrent que la phase de perturbation et d'ouverture forestière qui a culminé vers 2500 ans BP en Afrique centrale atlantique, s'est étendue aussi en Ituri et a affecté une grande partie du secteur oriental du bassin du fleuve Congo, mais contrairement à ce qui s'est passé dans les régions proches de l'Atlantique, les feux y ont eu un grand rôle.

Concernant le secteur d'Epulu en Ituri, un autre résultat de l'étude de Hart et al. (1996) a montré que certains des arbres présents actuellement n'ont pas été retrouvés dans les charbons de bois. Cela est particulièrement remarquable pour *Gilbertiodendron dewevrei* qui est une Caesalpiniaceae très abondante et quasi monodominante dans certains des secteurs forestiers où cette étude a été menée (Hart 2001). L'aire des forêts dominées par *Gilbertiodendron dewevrei* s'étend à une grande partie de l'est et du nord du bassin du Congo jusqu'à l'est du Cameroun (Léonard 1953). Il semblerait donc que cette Caesalpiniaceae aurait colonisé très récemment une partie des forêts de l'Ituri. De ce fait, on pourrait aussi émettre l'hypothèse que la grande auréole qui est occupée actuellement par les forêts dominées par *Gilbertiodendron dewevrei* (Léonard 1953) serait une résultante de la phase de perturbation forestière qui a culminé vers 2500 ans BP. Si une telle hypothèse se confirmait, cette aire pourrait alors correspondre, au moins en partie, à une aire forestière plus ancienne (aux caractéristiques inconnues) qui aurait été détruite par cette vaste perturbation.

Une certaine comparaison pourrait être tentée avec l'Okoumé qui, au Gabon, comme on l'a vu plus haut, a aussi tendance à dominer les secteurs qu'il a colonisé depuis moins de 2000 ans. Toutefois, lors du vieillissement du milieu forestier, l'Okoumé perd son caractère dominant. Par contre, en Ituri, *Gilbertiodendron dewevrei* reste dominant, probablement parce que sa régénération peut s'effectuer en abondance à l'ombre des arbres géniteurs et aussi parce que sa démographie particulière lui donne un avantage sur les autres arbres de cette formation (Hart 2001).

Conclusion: le rôle majeur des conditions climatiques et de leurs changements au cours de l'Holocène

L'aspect en mosaïque de nombreuses forêts actuelles, caractérisées par un mélange ou une juxtaposition de groupements d'espèces de type sempervirent et de type semi-caducifolié, est probablement une conséquence à long terme des perturbations qui ont affecté le Domaine Forestier au cours des trois derniers millénaires, particulièrement la perturbation majeure qui a culminé vers 2500 ans BP. Le synchronisme apparent de cette perturbation pour les différents sites étudiés à travers l'Afrique centrale (Sud Cameroun, Gabon, Congo et jusqu'à l'est du bassin du fleuve Congo) et son association avec une phase érosive généralisée permettent de conclure qu'elle a résulté d'un important changement climatique.

Le climat de cette période particulière a présenté certaines caractéristiques d'une phase relativement aride puisqu'elle a conduit à la destruction des milieux forestiers et, dans certaines régions, à l'extension de savanes. Toutefois, d'autres caractéristiques, comme par exemple la forte extension synchrone de divers taxons pionniers, indiquent qu'il n'y aurait pas eu véritablement de diminution des pluies mais plutôt des changements dans leur répartition annuelle. L'absence d'une baisse du total annuel des pluies a pu être démontrée au lac Barombi Mbo (Maley & Brenac 1998a) et, pour le lac Ossa, il y a même eu une nette montée de ce lac entre 2500 et 2200 ans, avec seulement une courte baisse entre 2200 et 2000 ans BP (Nguetsop et al. 2000). Il est donc préférable de désigner cette période comme une «péjoration climatique» qui aurait été causée par un accroissement de la saisonnalité lié à une diminution de la longueur de la saison des pluies et, corrélativement, à un accroissement de la longueur de la saison sèche (Maley 1997). En effet, pour rendre compte des fortes érosions de cette période, il est nécessaire de concevoir des pluies importantes et brutales mais concentrées sur six ou sept mois de l'année, comme on l'observe actuellement dans la zone des savanes périphériques. Cet accroissement de la saisonnalité aurait pu être associé à une domination des «lignes de grains» (ou «squall lines» en anglais) qui constituent habituellement les formations nuageuses dominantes des zones de savanes et qui sont formées par des alignements Nord/Sud de nuages cumuliformes (nuages de type convectif ou orageux). La domination, à cette époque, de ces formations nuageuses a dû se faire au détriment des autres types de nuage, principalement des nuages stratiformes de type «pluie de mousson» qui donnent des pluies relativement fines et régulières (Maley 1982). Par contre, ces «pluies de mousson» ont dû dominer durant la phase qui a précédé, entre environ 4000 et 3000–2800 ans BP (Maley 1997), comme cela a pu être montré par le développement relatif des Caesalpiniaceae dans les forêts de basse altitude et, sur les montagnes, par l'extension des *Podocarpus* qui sont des arbres typiques des forêts de nuage, avec en particulier des nuages stratiformes (Kerfoot 1968; Maley 1996, 1997; Maley & Brenac 1998a).

Les recherches effectuées en climatologie dynamique tropicale depuis une vingtaine d'années ont montré que les Températures Marines de Surface (TMS), aussi bien sur le plan régional dans le Golfe de Guinée que global, jouent un très grand rôle (Fontaine & Bigot 1993; Moron et al. 1995; Bigot et al. 1997). Le phénomène El Niño, qui affecte surtout l'Océan Pacifique, fait partie de ce système. Afin de caractériser plus précisément les relations entre les pluies de mousson et les TMS, particulièrement durant l'été boréal, plusieurs études des anomalies climatiques survenues depuis le début des années '60 sur l'ensemble de l'Afrique tropicale ont mis en évidence deux modes dominants de répartition des pluies qui sont chacun associés à des répartitions particulières des TMS. Le premier mode se caractérise, d'une part par des températures plus chaudes que la moyenne dans le Golfe de Guinée et sur l'Atlantique Sud, et d'autre part par des températures plus froides sur l'Atlantique Nord tropical, au large de l'Afrique de l'Ouest. Le deuxième mode présente des répartitions opposées pour le continent africain et l'océan. Il a ainsi été mis en évidence un dipôle Atlantique tropical Nord/Sud qui oscille d'un mode à l'autre (Fontaine & Bigot 1993; Wotling et al. 1995; Bigot et al. 1997).

Le résultat le plus important de nos recherches sur les derniers millénaires a été de montrer que la répartition spatiale sur l'Afrique tropicale des anomalies paléoclimatiques (secteurs plus humides ou plus secs) (fig. 6) et des TMS sur l'Atlantique voisin, est très semblable à la répartition spatiale qui a été obtenue pour les deux anomalies contemporaines dominantes (Maley 1997; Maley et al. 2000). On peut donc en déduire que les mécanismes climatiques sont les mêmes aux échelles de temps annuelles, séculaires ou millénaires.

La variation des climats et des types de pluies sur l'Afrique centrale au cours de l'Holocène récent et leurs rapports avec les TMS sur l'Atlantique tropical ont été discutés dans Maley (1997) ainsi que



Figure 6. Les grandes tendances des précipitations en Afrique tropicale et en Amérique du Sud pour deux périodes climatiquement opposées, env. 3700 à 3000 ans BP et env. 2800–2500 à 2000 ans BP (d'après de nombreuses sources présentées dans Maley 1997). La répartition géographique de ces tendances est comparable aux deux «anomalies» dominantes (écarts positifs ou négatifs par rapport aux valeurs moyennes) des pluies actuelles et des TMS (Températures Marines de Surface) (fig. extraite de Maley 1997; voir aussi Maley et al. 2000); P/E (Précipitations/Evaporation) + climat plus humide, - climat plus sec.

Maley et al. (2000). Pour comprendre les fluctuations climatiques qui ont affecté cette région, il faut faire appel au dynamisme de la mousson et surtout à des changements dans son évolution annuelle. On a montré plus haut que la phase de perturbation des milieux forestiers qui a culminé vers 2500 ans BP et qui a été associée à des TMS relativement «chaudes» sur le Golfe de Guinée, aurait résulté d'une domination des nuages de type cumuliforme, en particulier des «lignes de grains».

La phase antérieure entre environ 4000–3800 à 2800 ans BP a été associée à des TMS relativement «froides», en forte diminution par rapport aux TMS de l'Holocène inférieur et moyen. En effet, les TMS qui ont pu être reconstituées sur le Golfe de Guinée (Maley 1997; Maley et al. 2000, d'après Morley & Dworetzky 1993; Cohen et al. 1992) indiquent, entre environ 9000 et 6500–6000 BP une phase avec des TMS «chaudes» relativement élevées (environ 4°C au-dessus des TMS actuelles durant l'été boréal qui est synchrone de l'hiver austral), puis un premier palier de baisse relative entre 6500–6000 et 4500 ans BP, les TMS étant encore supérieures aux actuelles. En se basant sur la dynamique actuelle de la mousson, on pourrait en déduire pour l'Afrique centrale atlantique que la baisse relative des TMS à partir d'environ 6000 BP, surtout durant l'hiver austral, aurait conduit à générer principalement des nuages de type stratiforme. Toutefois, en se basant sur les grands types de végétation qui ont été reconstitués pour ces époques (Jolly et al. 1998) et particulièrement pour les sites d'Afrique centrale présentés plus haut, il apparaît que l'évolution de ces nuages a dû être différente entre, d'une part l'Ouest et le Sud Cameroun et, d'autre part, le Congo occidental (les données *in situ* manquent actuellement pour la région intermédiaire du Gabon. De nouvelles recherches sont en cours dans le cadre du Programme PALEOFORGA, les Paléoenvironnements des Forêts du Gabon. Les trois sites étudiés, formant un transect proche de l'équateur, sont positionnés sur la figure 1. Entre 4500–4000 et 3000–2800 ans BP sur l'Ouest et le Sud Cameroun les pluies relativement importantes et certaines caractéristiques de la végétation indiquent probablement une évolution vers des nuages de type nimbostratus qui sont habituellement très précipitants (Maley 1997), alors qu'au Congo occidental cette période a été caractérisée par une

diminution des pluies, amorcée en fait dès 5000 ans BP (Bertaux et al. 2000), qui s'est surtout marquée par le développement des forêts semi-caducifoliées (Vincens et al. 2000), ce qui pourrait indiquer que dans cette région les nuages stratiformes auraient évolué surtout vers des nuages non précipitants. La grande saison sèche de cette dernière région, qui est caractérisée par des nuages stratiformes non précipitants (Saint Vil 1984) et qui est longue d'environ quatre mois, de juin à septembre, a dû probablement se mettre en place progressivement entre 5000 et 4000 ans BP. Il y a donc eu un renforcement des influences australes, conclusion similaire à celle à laquelle on avait abouti pour l'histoire de l'Okoumé. Concernant la période environ 2800–2500 à 2000 ans BP, on doit remarquer que le climat et les pluies qui ont résulté des TMS «chaudes» mises en évidence plus haut ont eu un impact très différent sur la végétation par rapport aux TMS «chaudes» de la période environ 9000 et 6500–6000 ans BP. A titre d'hypothèse, cette différence pourrait résulter d'un brutal renforcement sur l'Afrique centrale des influences boréales, au détriment des influences australes, à partir d'environ 2800–2500 ans BP. Antérieurement à la phase de perturbation majeure des écosystèmes forestiers qui a culminé vers 2500 ans BP, d'autres perturbations importantes sont intervenues au cours du Quaternaire (Maley 1996). La perturbation antérieure la mieux caractérisée est celle qui est survenue entre environ 20.000 et 15.000 ans BP (Maley 1987, 1996; Maley & Brenac 1998a). Ce qui pourrait rapprocher ces deux phases concernerait surtout la localisation des milieux forestiers résiduels qui auraient pu correspondre à une série de «refuges». Il faut remarquer que ces «refuges» n'ont pas dû être constitués par de petits blocs forestiers relativement homogènes mais plutôt correspondre à des paysages de mosaïque forêt/savane (Leal 2000) dans lesquels les îlots forestiers seraient restés majoritaires. Par contre, deux caractéristiques importantes différencient nettement ces deux phases de fragmentation forestière: d'une part la durée relativement longue de la plus ancienne, et d'autre part et surtout les conditions climatiques générales très différentes et même opposées qui ont accompagné chacune d'elles. En effet la perturbation située entre 20.000 et 15.000 ans BP a coïncidé avec le développement maximum des conditions glaciaires sur les latitudes moyennes et hautes; des conditions plus fraîches de quelques degrés ont affecté aussi toute la région du Golfe de Guinée (Maley 1996; Maley & Brenac 1998a) ainsi que l'Afrique orientale (Bonafille et al. 1992; Elenga et al. 2000). Par contre la perturbation plus récente est intervenue durant l'Interglaciaire Holocène qui, sur le plan global, est caractérisé par des extensions glaciaires réduites et des températures relativement chaudes. Concernant la période entre 2500 et 2000 ans BP et par rapport aux diverses phases de l'Holocène récent, elle a été associée à des conditions climatiques un peu plus chaudes sur le plan régional mais aussi global (Maley 1997; Maley et al. 2000; De Menocal et al. 2000). Une conclusion importante découlant de ces constatations est que le recul et la fragmentation du massif forestier africain peuvent se produire sous des climats très différents, soit relativement froids, soit relativement chauds, et donc avec des situations climatiques très différentes (Maley 1996, 1997); des constatations similaires ont été faites pour l'Amazonie à l'Holocène moyen (Van der Hammen & Hooghiemstra 2000).

Lorsqu'on examine les modèles climatiques concernant le phénomène de «réchauffement global», que la plupart des climatologues estiment devoir intervenir au cours du XXI^{ème} siècle, il apparaît qu'un accroissement moyen de la température d'environ 4°C conduirait aussi à un accroissement de l'évaporation d'environ 30% mais avec seulement 12% de pluie en plus pour l'Afrique tropicale (Rind 1995). Bien que les causes du réchauffement survenu vers 2500 ans BP soient naturelles (Magny 1993) et donc différentes du réchauffement prévu pour le XXI^{ème} siècle, qui serait dû à l'augmentation du CO₂ atmosphérique (Rind 1995), on peut cependant estimer que la destruction catastrophique des forêts d'Afrique centrale qui a culminé vers 2500 ans BP pourrait être un «analogue» mais aussi un signal d'alarme de ce qui pourrait survenir dans cette région au cours du futur «réchauffement global» (Maley 1997; Maley et al. 2000).

Remerciements. – Plusieurs des données présentées dans cet article ont été obtenues dans le cadre des programmes ECOFIT (ORSTOM et CNRS), PVC et PALEOTROPIQUE (IRD/ex ORSTOM). Cet article est la contribution 2001-055 de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM/CNRS).

Références

- Achoundong G., Youta Happi J., Guillet B., Bonvallot J. & Kamgang Beyala V.** (2000) Formation et évolution des recrus sur savanes (au sud Cameroun). In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux*: 31-41. Paris, Mémoires UNESCO.
- Alexandre P.** (1965) Proto-histoire du groupe Bédi-Boulou-Fang: essai de synthèse provisoire. *Cahiers d'Etudes Africaines* **20**: 503-560.
- Amougou Akoa** (1986) Etude botanique et écologique de la vallée inondable du Haut-Nyong (sud Cameroun) et de ses affluents: 315 pp. Thèse Sciences, Univ. Yaoundé.
- Aubréville A.** (1937) Les forêts du Dahomey et du Togo. *Bull. Comité d'Etudes Hist. & Scient. Afr. Occid. Fr.* **20**: 112 pp.
- Aubréville A.** (1967) Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia* **7**: 13-22.
- Backe V.** (1996) Le temps des rites. L'univers magico-religieux des Wuli (Mfumte du Cameroun occidental). Thèse Sc. Sociale, Univ. Libre Bruxelles.
- Barber R.J.** (1985) Land snails and past environment at the Igbo-Iwoto Esie site, southwestern Nigeria. *W. African J. Archaeol.* **15**: 89-102.
- Barbier J.C.** (1981) Le peuplement de la partie méridionale du plateau Bamiléké. In Tardits C. (ed.) *Contribution de la recherche ethnologique à l'histoire des civilisations du Cameroun, tome 2*: 331-353. Paris, Colloque Intern. Centre Nat. Rech. Sc.
- Bertault J. G.** (1990) Comparaison d'écosystèmes forestiers naturels et modifiés après incendie en Côte d'Ivoire. In Puig H. (ed.) *Atelier sur l'Aménagement et la Conservation de l'Ecosystème Forestier Tropical Humide*: 6pp. Paris, UNESCO.
- Bertaux J., Schwartz D., Vincens A., Sifeddine A., Elenga H., Mansour M., Mariotti A., Fournier M., Martin L., Wirrmann D. & Servant M.** (2000) Enregistrement de la phase sèche d'Afrique Centrale vers 3000 ans BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (sud-Congo). In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*: 43-49. Paris, Mémoires UNESCO.
- Bigot S., Camberlin P., Moron V. & Richard Y.** (1997) Structures spatiales de la variabilité des précipitations en Afrique: une transition climatique à la fin des années 1960. *C.R. Acad. Sc., série 2a* **324**: 181-188.
- Blanc-Pamard C. & Peltre P.** (1984) Dynamique des paysages préforestiers et pratiques culturelles en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire centrale). *Le Développement rural en question*: 55-74. Paris, Mémoires ORSTOM.
- Bonnefille R., Chalié F., Guiot J. & Vincens A.** (1992) Quantitative estimates of full glacial temperatures in equatorial Africa from palynological data. *Climate Dynamics* **6**: 251-257.
- Brunck F., Grison F. & Maitre H.F.** (1990) L'okoumé, *Aucoumea klaineana* Pierre: 102 pp. Nogent, Monographies CTFT/CIRAD.
- Cohen A.L., Perkington J.E., Brundirt G.B. & Van der Merwe N.J.** (1992) A Holocene marine climate record in Mollusc shells from the southwest African coast. *Quat. Res.* **38**: 379 – 385.
- Dechamps R., Senut B. & Pickford M.** (1992) Fruits fossiles pliocènes et pléistocènes du Rift occidental ougandais. Signification paléoenvironnementale. *C.R. Acad. Sc., série 2* **314**: 325-331.
- De Menocal P., Ortiz J., Guilderson T. & Sarnthein M.** (2000) Coherent high and low latitude climate variability during the Holocene warm period. *Science* **288**: 2198-2202.
- Dowsett-Lemaire F.** (1996) Composition et évolution de la végétation forestière au Parc National d'Odzala, Congo. *Bull. J. Bot. Nat. Belg.* **65**: 253-292.
- Dupont L.M. & Weinelt M.** (1996) Vegetation history of the savanna corridor between the guinean and the Congolian rain forest during the last 150,000 years. *Veget. Hist. & Archaeobot.* **5**: 273-292.
- Elenga H., Schwartz D. & Vincens A.** (1994) Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* **109**: 345-356.
- Elenga H., Schwartz D., Vincens A., Bertaux J., De Namur C., Martin L., Wirrmann D. & Servant M.** (1996) Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo): mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C.R. Acad. Sc., série 2a* **323**: 403-410.
- Elenga H., Peyron O., Bonnefille R., Prentice I.C., Jolly D., Cheddadi R., Guiot J., Andrieu V., De Beaulieu J.J., Hamilton A.C., Maley J. & Marchant R.** (2000) Pollen-based biome reconstruction for southern Europe and Africa 18,000 years ago. *J. Biogeog.* **27**: 621-634.
- Fairhead J. & Leach M.** (1995) False forest history, complicit social analysis: rethinking some West African environmental narratives. *World Development* **23**: 1023-1035.

- Fairhead J. & Leach M.** (1996) Enriching the landscape: social history and the management of transition ecology in the forest-savanna mosaic of the Republic of Guinea. *Africa* **66**: 14-36.
- Fairhead J. & Leach M.** (1998) Reframing deforestation. Global analyses and local realities: studies in West Africa: 238 pp. London, Global Environmental Changes Series.
- Fay J.M.** (1997) The ecology, social organization, populations, habitat and history of the western lowland Gorilla. Ph.D. Thesis, Saint Louis, Washington Univ.
- Fontaine B. & Bigot S.** (1993) West African rainfall deficit and sea surface temperatures. *International Journal of Climatology* **13**: 271-285.
- Gautier L.** (1990) Contact forêt-savane en Côte d'Ivoire centrale: évolution du recouvrement ligneux des savanes de la Réserve de Lamto (sud du V-Baoulé). *Candollea* **45**: 627-641.
- Giresse P., Maley J. & Brenac P.** (1994) Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclim., Palaeoecol.* **107**: 65-78.
- Goldammer J.G. & Seibert B.** (1990) The impact of droughts and forest fires on tropical lowland rain forest of East Kalimantan. In Goldammer J.G. (ed.) Fire in the Tropical Biota. *Ecological Studies* **84**. Berlin, Springer-Verlag.
- Goucher C.L.** (1981) Iron is iron, til it is rust: trade and ecology in the decline of West African iron-smelting. *J. African History* **22**: 179-189.
- Guille-Escuret G.** (1990) Palmier à huile, vin de palme et transformations sociales en Lobaye (Forêt Centrafricaine). *Information sur les Sciences Sociales* **29**: 327-353.
- Hart T.B.** (2001) Forest dynamics in the Ituri basin (DR Congo). Dominance, diversity and conservation. In Weber W., White L., Vedder A. & Naughton-Treves L. (eds.) African rain forest ecology and conservation. An interdisciplinary perspective: 154-164. Yale Univ. Press.
- Hart T.B., Hart J.A., Dechamps R., Fournier M. & Ataholo M.** (1996) Changes in forest composition over the last 4000 years in the Ituri basin, Zaire. In van der Maesen L.J.G., van der Burgt X.M. & van Medenbach de Rooy J.M. (eds.) The Biodiversity of African plants: 545-563. Dordrecht, Kluwer Acad. Publ.
- Hawthorne W.D.** (1990) Fire damage and forest regeneration in Ghana. Ghana Forestry Dept. & ODA Report.
- Jolly D., Harrison S.P., Damnati B. & Bonnefille R.** (1998) Simulated climate and Biomes of Africa during the Late Quaternary: comparison with pollen and lake status data. *Quat. Sc. Rev.* **17**: 629-657.
- Jones E.W.** (1956) Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The Plateau forest of the Okomu Forest Reserve. *J. Ecol.* **44**: 83-117.
- Kerfoot O.** (1968) Mist precipitation on vegetation. *Forestry Abstracts* **29**: 8-20.
- Laraque A. & Pandi A.** (1996) Rôle des données physiographiques dans la classification hydrologique des affluents congolais du fleuve Congo-Zaïre. *C.R. Acad. Sc., série 2a* **323**: 855-858.
- Lavachery P., Cornelissen E., Moeyersons J. & De Maret P.** (1996) 30000 ans d'occupation, 6 mois de fouilles: Shum Laka, un site exceptionnel en Afrique centrale. *Anthropologie et Préhistoire* **107**: 197-211.
- Leal M.** (2000) Microrefugia, small scale ice age forest remnants. In Robbrecht E. & Degreef J. (eds.) Abstracts XVIth AETFAT Congress. *Scripta Bot. Belg.* **20** (appendix): 3.
- Léonard J.** (1953) Les forêts du Congo belge. *Les Naturalistes Belges* **34**: 53-65.
- Letouzey R.** (1978) Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. *Adansonia* **18**: 293-325.
- Letouzey R.** (1985) Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000. Toulouse, Inst. Carte Intern. Végétation & Yaoundé, Inst. Rech. Agron.
- Magny M.** (1993) Solar influences on Holocene climatic changes illustrated by correlations between past lake-level fluctuations and the atmospheric 14C record. *Quaternary Res.* **40**: 1-9.
- Maley J.** (1982) Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical North Africa. *Quaternary Res.* **18**: 1-16.
- Maley J.** (1987) Fragmentation de la Forêt Dense Humide Africaine et extension des biotopes montagnards au Quaternaire récent: nouvelles données polliniques et chronologiques. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. *Palaeoecology of Africa* **18**: 307-334.
- Maley J.** (1990) Histoire récente de la forêt dense humide africaine: essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. In Lanfranchi R. & Schwartz D. (eds.) Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique: 367-382. Paris, Mémoires ORSTOM.
- Maley J.** (1996) The African rain forest: main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to the Quaternary. *Proceed. R. Soc. Edinburg, Biol. Sc.* **104B**: 31-73.
- Maley J.** (1997) Middle to late holocene changes in tropical Africa and other continents. Paleomonsoon and sea surface temperature variations. In Dalfes H.N., Kukla G. & Weiss H. (eds.) Third millenium BC climate change and old world collapse: 611-640. *NATO Adv. Sc. Inst. Series, Global Environmental Change*. Berlin, Springer.
- Maley J.** (1999) L'expansion du palmier à huile (*Elaeis guineensis*) en Afrique Centrale au cours des trois derniers millénaires: nouvelles données et interprétations. In Bahuchet S., Bley D. & Pagezy H. (eds.) L'homme et la Forêt Tropicale: 237-254. Trav. Soc. Ecologie Humaine. Paris, Publ. du Bergier.
- Maley J. & Brenac P.** (1998a) Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of West Cameroon during the last 28,000 years. *Rev. Palaeobot. & Palyno.* **99**: 157-188.

- Maley J. & Brenac P.** (1998b) Les variations de la végétation et des paléoenvironnements du sud Cameroun au cours des derniers millénaires. Etude de l'expansion du Palmier à huile. In Bilong P. & Vicat J.P. (eds.) Géosciences au Cameroun: 85-97. *Publications GEOCAM*. Yaoundé, Presses Univ. Cameroun.
- Maley J., Brenac P., Bigot S. & Moron V.** (2000) Variations de la végétation et des paléoenvironnements en forêt dense africaine au cours de l'Holocène. Impact de la variation des températures marines. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux: 205-220. Paris, Mémoires UNESCO.
- Maley J. & Chepstow-Lusty A.** (2001) *Elaeis guineensis* Jacq. (oil palm) fluctuations in central Africa during the late Holocene: climate or human driving forces for this pioneering species? *Veget. Hist. & Archaeobot.* 10: 4 pp.
- Maley J. & Giresse P.** (1998) Etude d'un niveau argileux organique du Mayombe (Congo occidental) riche en pollens d'*Elaeis guineensis* et daté d'environ 2800 ans BP. Implications pour les paléoenvironnements de l'Afrique Centrale. In Bilong P. & Vicat J.P. (eds.) Géosciences au Cameroun: 77-84. *Publications GEOCAM*. Yaoundé, Presses Univ. Cameroun.
- Martin L., Fournier M., Mourguiart P., Sifeddine A., Turcq B., Absy M.L. & Flexor J.M.** (1993) Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. *Quaternary Res.* 39: 338-346.
- Mondjannagni A.** (1969) Contribution à l'étude des paysages végétaux du Bas-Dahomey. *Ann. Univ. Abidjan, série Géographie* 1: 187 pp.
- Morley J.J. & Dwoertzky B.A.** (1993) Holocene temperature patterns in the South Atlantic, Southern, and Pacific Oceans. In Wright H.E., Kutzbach J.E., Webb III T., Ruddiman W.F., Street-Perrott F.A. & Bartlein P.J. (eds.) Global climates since the Last Glacial Maximum: 125-135. Minneapolis, Univ. Minnesota Press.
- Muloko N.** (2001) Phylogéographie de *Aucoumea klaineana* (Burseraceae): apport des marqueurs génétiques. Thèse Sciences, Univ. Montpellier2.
- Muloko N., Abernethy K., White L., Petit R. & Maley J.** (1998) Utilisation des marqueurs moléculaires dans la reconstitution de l'histoire de la forêt tropicale humide gabonaise : le modèle *Aucoumea klaineana*. In Nasi R., Amsallem I. & Drouineau S. (eds.) Actes Séminaire FORAFRI, Libreville: 8 pp. Montpellier, CIRAD-Forêt.
- Muloko-Ntoutoum N., Petit R., White L. & Abernethy K.** (2000) Chloroplast DNA variation in a rainforest tree (*Aucoumea klaineana*, Burseraceae) in Gabon. *Molecular Ecology* 9: 359-363.
- Nasi R.** (1997) Les peuplements d'Okoumés au Gabon. Leur dynamique et croissance en zone côtière. *Bois & Forêts des Tropiques* 251: 5-27.
- Ngomanda A. & Maley J.** (sous presse) Analyses polliniques préliminaires d'une série sédimentaire lacustre prélevée dans la Réserve de La Lopé, Gabon. In résumés du Congrès APLF, Sept. 2001, Arles.
- Nguetsop F., Servant-Vildary S., Roux M., Reynaud-Farrera I, Servant M. & Wirmann D.** (2000) Lac Ossa, Cameroun: relations statistiques diatomées/milieux aquatiques, application à l'estimation des paléo-niveaux lacustres durant les 5000 dernières années. Comparaisons avec les changements de la végétation. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux: 233-239. Paris, Mémoires UNESCO.
- Oslisly R. & White L.** (2000) La relation homme/milieu dans la réserve de La Lopé (Gabon) au cours de l'Holocène. Les implications sur l'environnement. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux: 241-250. Paris, Mémoires UNESCO.
- Perrois L. & Notué J.P.** (1997) Rois et Sculpteurs de l'Ouest Cameroun. La panthère et la mygale.: 387 pp. Paris, Publ. Karthala & ORSTOM.
- Pinçon B.** (1990) La métallurgie du fer sur les plateaux téké (Congo). Quelle influence sur l'évolution des paysages au cours des deux derniers millénaires? In Lanfranchi R. & Schwartz D. (eds.) Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique: 479-492. Paris, Mémoires ORSTOM.
- Reynaud-Farrera I, Maley J. & Wirmann D.** (1996) Végétation et climat dans les forêts du sud-est Cameroun depuis 4770 ans B.P.: analyse pollinique des sédiments du Lac Ossa. *C.R. Acad. Sci., série 2a* 322: 749-755.
- Richards K.** (1986) Preliminary results of pollen analysis of a 6,000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroun. *Hull Univ. Geography Dept. Misc. Ser.* 32: 14-28.
- Rind D.** (1995) Drying out the Tropics. *New Scientist* 5: 36-40.
- Runge J.** (1996) Palaeoenvironmental interpretation of geomorphological and pedological studies in the rain forest 'core-areas' of eastern Zaire. *South Afr. Geog. J.* 78: 91-97.
- Saint-Vil J.** (1984) La grande saison sèche au Gabon. *Ann. Univ. Nat. Gabon* 5: 107-119.
- Schnell R.** (1946) Note sur le Palmier à huile, sa répartition et sa dissémination dans la région forestière. *Notes Africaines, Bull. IFAN* 31: 30-31.
- Servant M.** (ed.) (1996) Dynamique à long terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux. Résumés du Symposium ECOFIT: 335 p. Bondy, ORSTOM & CNRS.
- Servant M., Maley J., Turcq B., Absy M. L., Brenac P., Fournier M. & Ledru M.P.** (1993) Tropical forest changes during the late Quaternary in African and South American lowlands. *Global & Planetary Change* 7: 25-40.
- Schwartz D.** (1992) Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique: quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France* 163: 353-361.
- Spichiger R. & Pamard C.** (1973) Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: Etude du recru forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays Baoulé. *Candollea* 28: 21-37.

- Swaine M.D.** (1992) Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *J. Veg. Sc.* 3: 365-374.
- Swaine M.D. & Hall J.B.** (1986) Forest structure and dynamics. In Lawson G.W. (ed.) *Plant Ecology in West Africa*: 47-93. Wiley Publ.
- Tardy C., Vernet J.L., Servant M., Fournier M., Leprun J.C., Pessenda L.C., Sifeddine A., Solari M.E., Soubiès F., Turcq B., Wengler L., Vacher S., Jérémie S., Ceccantini G., Cordeiro R. & Scheel R.** (2000) Feux, sols et écosystèmes tropicaux. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux*: 343-348. Paris, Mémoires UNESCO.
- Vallérie M.** (1973) Contribution à l'étude des sols du centre sud Cameroun. Types de différenciation morphologique et pédogénétique du sous-climat subéquatorial. *Travaux & Documents ORSTOM* 29: 111 pp.
- Van der Hammen T. & Hooghiemstra H.** (2000) Neogene and Quaternary history of vegetation, climate, and plant diversity in Amazonia. *Quat. Sc. Rev.* 19: 725-742.
- Van Geel B., Van der Plicht J., Kilian M.R., Klaver E.R., Kouwenberg J.H., Renssen H., Reynaud-Farrera I. & Waterbolk H.T.** (1998) The sharp rise of 14C ca. 800 cal. BC: possible causes, related climatic teleconnections and the impact on human environments. In Mook W.G. & Van der Plicht J. (eds.) *Radiocarbon* 40: 535-550.
- Vansina J.** (1990) Paths in the rainforests. Towards a history of political tradition in equatorial Africa. Madison, Wisconsin Univ. Press.
- Vincens A., Schwartz D., Elenga H., Reynaud-Farrera I., Alexandre A., Bertaux J., Mariotti A., Martin L., Meunier J.-D., Nguetsop F., Servant M., Servant-Vildary S. & Wirrman D.** (1999) Forest response to climate changes in Atlantic Equatorial Africa during the last 4000 years BP and inheritance on the modern landscapes. *J. Biogeogr.* 26: 879-885.
- Vincens A., Elenga H., Reynaud-Farrera I., Schwartz D. & Bertaux J.** (2000) Réponse des forêts aux changements du climat en Afrique Atlantique Equatoriale durant les derniers 4000 ans et héritage sur les paysages végétaux actuels. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux*: 381-387. Paris, Mémoires UNESCO.
- Warnier J.P.** (1985) Echanges, développement et hiérarchies dans le Banenda pré-colonial (Cameroun). *Studien zur Kulturkunde* 76: 323 pp. Wiesbaden, Steiner Verlag.
- White L.** (1995) Etude de la végétation de la Réserve de La Lopé: 140 pp. Rapport Final, Programme ECOFAC, Gabon
- White L.** (2001) Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in central Gabon. In Weber W., White L., Vedder A. & Naughton-Treves L. (eds.) *African rain forest ecology and conservation. An interdisciplinary perspective*: 165-182. Yale Univ. Press.
- White L. & Oates J.F.** (1999) New data on the history of the plateau forest of Okomu, southern Nigeria: an insight into how human disturbance has shaped the African rain forest. *Global Ecology & Biodiv. Letters* 8: 355-361.
- White L., Osilisy R., Abernethy K. & Maley J.** (2000). L'Okoumé (*Aucoumea klaineana*): expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique Centrale Atlantique au cours de l'Holocène. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux*: 399-411. Paris, Mémoires UNESCO.
- Wotling G., Mahé G., Lebarbe L. & L'Hôte Y.** (1995) Analyse par les vecteurs régionaux de la variabilité spatio-temporelle des précipitations annuelles liées à la mousson africaine. *Veille Climatique Satellitaire, Lannion* 52: 58-73.
- Youta Happi J. & Bonvallot J.** (1996) La disparition des savanes au centre Cameroun entre 1950 et 1990. In Servant M. (ed.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes Forestiers Intertropicaux*. In Servant M. (ed.) *Résumés du Symposium ECOFIT*: 199-200. Bondy, Publ. ORSTOM & CNRS.
- Youta Happi J., Hotyat M. & Bonvallot J.** (2000) La colonisation des savanes par la forêt à l'est du Cameroun. In Servant M. & Servant-Vildary S. (eds.) *Dynamique à long terme des Ecosystèmes forestiers intertropicaux*: 423-427. Paris, Mémoires UNESCO.
- Zeven, A.C.** (1964) On the origin of the oil palm (*Elaeis guineensis* Jacq.). *Grana Palynologica* 5: 121-123.
- Zeven A.C.** (1967) The semi-wild oil palm and its industry in Africa. *Agricult. Research Report* 689: 178 pp. Wageningen, Wageningen Univ.
- Zeven A.C.** (1972) The partial and complete domestication of the oil palm (*Elaeis guineensis*). *Econ. Bot.* 26: 274-279.
- Zogning A., Giresse P., Maley J. & Gadel F.** (1997) The Late Holocene palaeoenvironment in the Lake Njupi area, west Cameroon: implications regarding the history of Lake Nyos. *J. African Earth Sc.* 24: 285-300.

Manuscrit reçu en novembre 2000; accepté dans sa version remaniée en juin 2001.