

FLUCTUATIONS MAJEURES DE LA FORÊT DENSE HUMIDE AFRICAINE au cours des vingt derniers millénaires

Jean MALEY

Introduction

Les grandes variations des paléoenvironnements et des végétations survenues sur la zone tropicale africaine depuis la fin du Néogène peuvent s'interpréter dans un contexte global de variation des températures et en particulier des périodes de refroidissement qui ont été synchrones de l'extension des calottes glaciaires sur les zones polaires antarctique et arctique (Ruddiman *et al.*, 1989 ; Maley, 1980 et à paraître, a). Concernant la forêt dense et les savanes adjacentes, les variations révélées par la palynologie dans les dépôts du delta du Niger (Poumot, 1989 ; Morley et Richards, 1993) se situent dans ce même contexte. Au cours du Pliocène puis du Pléistocène, l'étude du $\delta^{18}\text{O}$ (variations des proportions de cet isotope de l'oxygène dans les sondages effectués sous la mer) montre un accroissement progressif de l'amplitude des variations glaciaires, avec deux étapes principales, la première survenue vers 2,5 millions d'années et la seconde il y a environ 800 000 ans (Ruddiman *et al.*, 1989). Un fort accroissement de la variabilité climatique est intervenu depuis cette dernière date, avec en particulier des phases de refroidissement plus intenses suivant une périodicité dominante de 100 000 ans (Start et Prell, 1984). Pour la fin du Quaternaire, des données polliniques obtenues sur des enregistrements sédimentaires marins dans le Golfe de Guinée (depuis environ 250 000 ans) et lacustres dans le domaine forestier (depuis environ 25 000 ans) illustrent bien l'impact de ces variations sur la végétation, avec une réduction maximum de la forêt dense entre 20 000 et 15 000 BP (*Before Present*, nombre d'années écoulées jusqu'à 1950).

Reculs et fragmentations de la forêt dense synchrones des phases glaciaires

L'étude des paléoenvironnements et de leur variation a souvent mis en évidence des phases de forte aridité. Ainsi, par exemple, les « stone lines » présentes à la base de nombreux profils pédologiques, témoignent que de vastes régions actuellement forestières ont perdu une grande partie de leur couverture arborée et que les sols ont subi de fortes érosions à diverses époques du Quaternaire. Une de ces dernières phases, grâce à des ateliers d'une industrie préhistorique (Sangoen) en place sur une stone line, a pu être située entre 70 000 et 40 000 BP (Lanfranchi et Schwartz, 1991 ; Schwartz et Lanfranchi, 1993). Cette période aride, dénommée régionalement « Maluékien », a été synchrone d'une longue phase glaciaire aux latitudes moyennes et hautes. On doit toutefois remarquer que les périodes les plus arides en terme de végétation, associées à de fortes baisses de la pluviosité et à une fragmentation maximum du bloc forestier (voir *infra*), n'ont pas été nécessairement accompagnées de fortes érosions, comme cela semble avoir été le cas pour la période 20 000 à 15 000 BP avec de faibles vitesses de sédimentation en milieu lacustre (voir le Barombi Mbo, Giresse *et al.*, 1994) ou en mer au débouché du fleuve Congo-Zaïre (Giresse *et al.*, 1982).

Par contre une phase de forte érosion semble être intervenue peu après, à la fin du Pléistocène (Giresse *et al.*, 1982 ; Schwartz, 1990 ; Schwartz et Lanfranchi, 1993). En effet, des données précises ont été obtenues récemment par Runge (1992) dans l'est du Zaïre, au sud-est de Kisangani. L'étude de coupes dégagées le long la Route N 3 en direction de Bukavu, dans la région de Osokari à Walikale (vers 1°20'S - 28°E), dans un secteur actuellement forestier et situé à environ 100 km de la limite forêt-savane, a mis en évidence deux générations de « stone-lines ». Dans l'altérite et à environ 1 m sous la plus ancienne se trouvent des restes de troncs d'arbres qui ont été datés de 17 650 ± 1020 et 18 310 ± 860 BP ; la stone-line la plus récente a été datée de l'Holocène récent (J. et F. Runge, à paraître). La première « stone line » se situerait donc entre environ 17 000 et le début de l'Holocène et probablement durant la transition du dernier glaciaire à l'interglaciaire actuel car Giresse *et al.* (1982) ont montré qu'au débouché en mer du fleuve Congo-Zaïre les apports terrigènes avaient été multipliés par 6 vers 11 500 ans, preuve d'une forte érosion sur le bassin versant. La vitesse de sédimentation a été aussi multipliée par 3 dans le lac Barombi Mbo vers cette époque (Giresse *et al.*, 1994). Une stone-line pouvant être rattachée à cette phase érosive a été retrouvée dans le sud du Cameroun (Kadomura et Hori, 1990) et du Nigéria (Maley, 1993). En effet, dans la partie inférieure du colluvium situé juste au-dessus de cette stone-line, ont été récoltés des charbons de bois

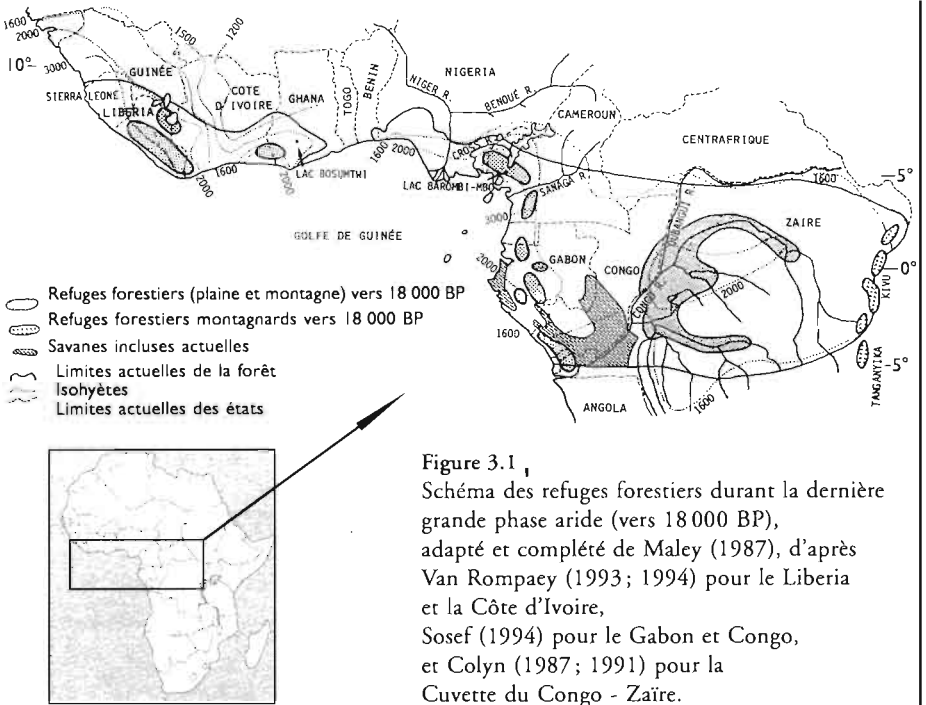


Figure 3.1 ,
 Schéma des refuges forestiers durant la dernière grande phase aride (vers 18 000 BP), adapté et complété de Maley (1987), d'après Van Rompaey (1993; 1994) pour le Liberia et la Côte d'Ivoire, Sosef (1994) pour le Gabon et Congo, et Colyn (1987; 1991) pour la Cuvette du Congo - Zaïre.

ayant donné des âges compris entre 11 200 et 8 500 BP (5 datations rapportées dans Maley, 1993).

L'étude des pollens fossiles conservés dans des sédiments lacustres accumulés depuis des millénaires, permet de retracer l'histoire des végétations régionales. Ces études polliniques ont apporté des arguments importants qui prouvent la réalité de la fragmentation de la forêt entre 20 000 et 15 000 BP, confirmant et précisant les conclusions auxquelles avaient abouti divers biogéographes qui ont analysé les flores et les faunes qui vivent actuellement en régions forestières et dont la répartition porte encore la trace de ces bouleversements passés (Moreau, 1966; Hamilton, 1976; Maley, 1987; Colyn, 1991; Sosef, 1994). Ainsi les analyses polliniques effectuées au lac Bosumtwi (Ghana) ont montré la disparition régionale de la forêt entre environ 19 000 et 15 000 BP (Maley, 1987, 1989, 1991). Par contre, les analyses polliniques faites au lac Barombi Mbo (figure 3.1) ont montré qu'entre 20 000 et 15 000 BP environ, bien que la forêt ait fortement reculé, elle s'était maintenue dans l'Ouest Cameroun sous forme d'importants îlots forestiers (Brenac, 1988; Maley, 1987, 1991; Maley *et al.*, 1990a; Giresse *et al.*, 1994) qui correspondent au refuge décrit dans cette région par divers biogéographes (Richards, 1963; Lachaise *et al.*, 1988; Sosef, 1991).

La fragmentation du bloc forestier lors de cette période aride s'est traduite aussi par l'extension dans la zone occupée actuellement par la forêt

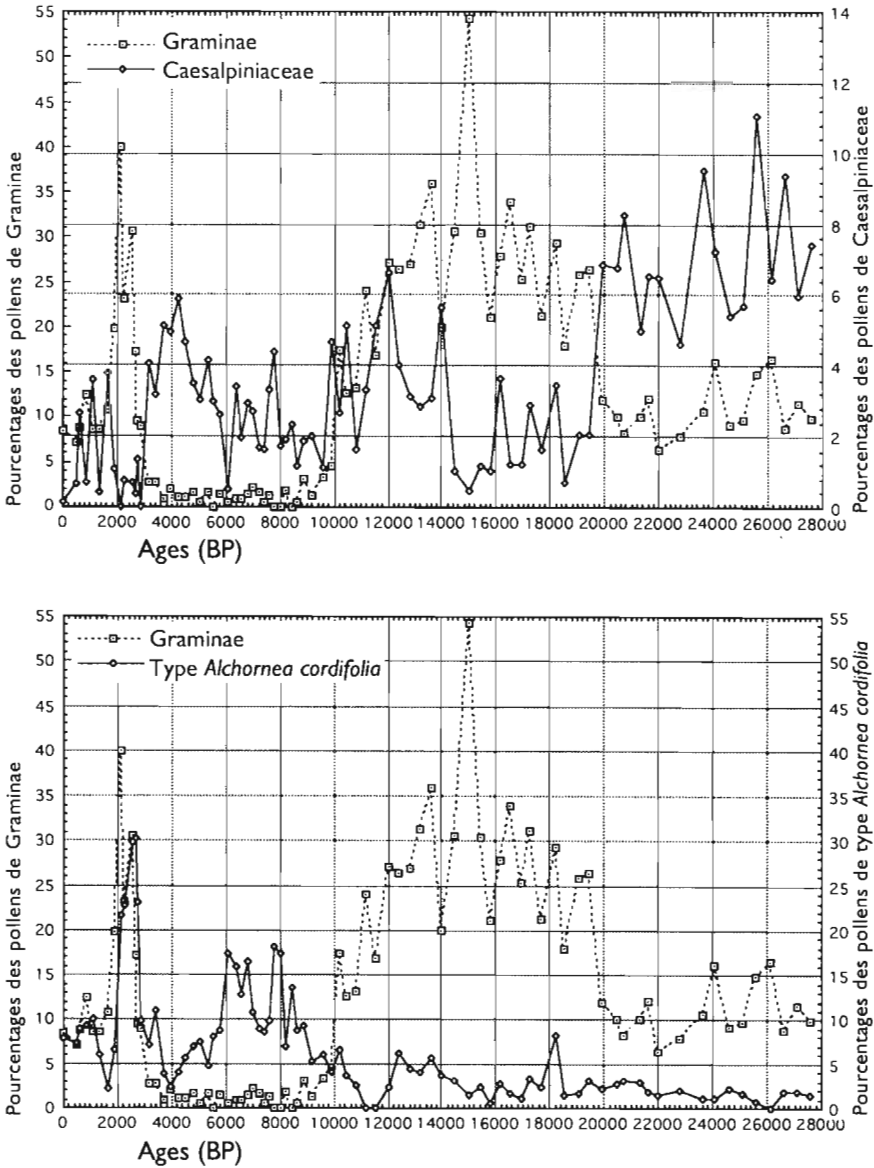


Figure 3.2

Évolution des pourcentages relatifs des pollens de deux taxons caractéristiques par rapport à celui des graminées dans les dépôts quaternaires (carotte BM-6) du lac Barombi Mbo, Ouest Cameroun (d'après Brenac et Maley, en préparation). Les âges sont interpolés à partir de 12 dates au radiocarbone; pour toutes les questions concernant ce site et les données botaniques, géologiques, stratigraphiques, etc., cf. Letouzey, 1985; Brenac, 1988; Maley, 1989, 1991, 1992; Maley *et al.*, 1990a; Giresse *et al.* 1991, 1994.

(voir suite de légende, page ci-contre)

(suite de légende de la page ci-contre)

- **Gramineae.** Ce taxon constitue la quasi totalité des pollens d'herbacées non aquatiques et il est caractéristique des milieux ouverts de type savane. Son extension a été la plus forte entre 20 000 et 10 000 BP. Par contre le fait que les pollens d'arbres ont continué à largement dominer entre 20 000 et 15 000 BP avec une moyenne de 50 à 60 %, montrent que les milieux forestiers, sous forme d'une mosaïque forêt/savane, ont persisté dans cette région en formant un « refuge ».
- **Type *Alchornea cordifolia*.** Ce taxon correspond à des arbustes pionniers caractéristiques des forêts « secondaires » : ils se développent en abondance dans tous les types d'ouverture du milieu forestier où ils participent activement à la reconstitution de la forêt, comme par exemple lors de la phase de péjoration climatique du début de l'Holocène récent (vers 3 000 - 2 000 BP) où la courbe de ses pollens suit assez étroitement celle des pollens de Gramineae.
- **Caesalpiniaceae** (total des pollens de Caesalpiniaceae). Cette famille est surtout caractéristique des milieux forestiers « primaires » de type sempervirent (voir le texte). Les Caesalpiniaceae produisent peu de pollens, de ce fait même 1 ou 2 % sont significatifs d'une certaine importance locale (cf. Brenac, 1988 ; Reynaud, en préparation). Il faut noter leurs pourcentages élevés avant 20 000 ans indiquant leur forte domination du milieu forestier. Ensuite, bien qu'ils aient baissé fortement entre 20 000 et 15 000 BP, ils se maintiennent dans le refuge forestier régional. Ensuite, à partir d'environ 14 000 ans, ils sont relativement abondants jusque vers 3 000 BP lorsqu'ils régressent très fortement durant la phase de péjoration climatique qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP. Depuis 2 000 ans leur importance est relativement faible et très variable.

dense de diverses formations végétales de milieux ouverts et de type plus ou moins xérique. Cela est bien illustré pour la dernière grande période aride par les analyses polliniques dans les deux sites indiqués ci-dessus (réf. *supra*) : au Bosumtwi, les pollens de taxons de milieux ouverts ont dominé complètement à cette époque, tandis qu'au Barombi Mbo, ces pollens ont beaucoup augmenté, mais ils n'ont quasiment jamais dominé sur ceux des arbres (figure 3.2). Or actuellement, jusqu'au coeur des forêts les plus humides, on trouve des végétations xériques rélictuelles en position de refuges (inverses) isolés en divers points de la forêt africaine, où pour des raisons surtout de sols ou de climat local défavorable, les forêts denses périphériques n'ont pas pu les submerger, comme par exemple au Mont Nimba (Côte d'Ivoire et Guinée ; Schnell, 1952) ou en quelques points des Monts de Cristal (Gabon ; Reitsma *et al.*, 1992), ou encore dans la large enclave savanicole de la Lopé, vers le centre du Gabon (Aubréville, 1967 ; L.J. White, 1992). Dans le sud-ouest du Cameroun, près de Bipindi, Villiers (1981) a aussi décrit sur la grande colline rocheuse de Nkoltsia une prairie à Euphorbes cactiformes (figure 3.3) et surtout une forêt basse claire à *Julbernardia letouzeyi* que cet auteur, ainsi que Letouzey (1983), ont rattaché aux forêts zambéziennes australes.



Figure 3.3

Sur les flancs du rocher d'Ako-Akas, inselberg isolé au sein de la forêt dense humide du sud Cameroun, près d'Ebolowa, existe une prairie de Cyperaceae avec une végétation basse composée surtout d'euphorbes cactiformes (*Euphorbia letestui*). Ce peuplement végétal correspond à une végétation relictuelle de type xérique, en position de refuge inverse, isolée au sein du bloc forestier (photo J. Maley, ORSTOM).

Les analyses polliniques effectuées dans des sites de basse altitude de l'Afrique équatoriale, en-dessous de 500 m, au Bosumtwi, au Barombi Mbo (figure 3.4) ainsi que dans la région de Brazzaville, à Bilanko, qui est situé vers 600 m (Elenga, 1992; Elenga *et al.*, 1991; Maley et Elenga, 1993; Elenga *et al.*, 1994), ont montré qu'avant l'Holocène des taxons forestiers montagnards – *Olea capensis* (syn. *O. hochstetteri*), *Podocarpus* cf. *latifolius* et *Ilex mitis* (ces deux derniers seulement à Bilanko) – s'étaient étendus à basse altitude. Comme pour les végétations xériques, des refuges (inverses) de végétation montagnarde, avec essentiellement *Podocarpus latifolius*, se retrouvent encore actuellement à basse altitude (cf. White, 1981), comme pour le site de Kouyi, entre 600 et 700 m dans la forêt du Chaillu au Congo (Maley *et al.*, 1990b). Ces extensions montagnardes à basse altitude ont été la conséquence des abaissements de la température qui ont accompagné certaines phases arides et fraîches, particulièrement celle qui a culminé vers 18.000 ans et dont la température a été estimée inférieure à l'actuelle de 3° à 4° C en moyenne annuelle (Maley et Livingstone, 1983; Maley, 1987, 1989, 1991). Les études effectuées dans les montagnes de l'Afrique orientale ont abouti à des valeurs similaires (Bonnefille *et al.*, 1992; Vincens *et al.*, 1993).



Figure 3.4 ,

Le Barombi-Mbo est un grand cratère d'explosion avec en son centre un lac de 2 km de diamètre. Il est situé dans les forêts denses humides de basse altitude de l'ouest Cameroun. Les carottages effectués en son centre, sous 110 mètres d'eau, permettent, par l'étude des pollens, de reconstituer l'histoire de la végétation de cette région depuis environ 28 000 ans (photo J. Maley, ORSTOM).

Toute la zone occupée actuellement par la forêt dense humide a donc subi durant cette période relativement aride et froide, synchrone des grandes extensions glaciaires des latitudes moyennes et hautes, de profonds bouleversements des environnements, ainsi que de sa végétation et de sa faune. Toutefois les secteurs forestiers qui présentent actuellement des biodiversités élevées et un nombre relativement grand de taxons endémiques ont été interprétés par la plupart des biogéographes comme correspondant à des zones refuges qui auraient été peu ou pas affectées par les phases arides (Moreau, 1969 ; Hamilton, 1976 ; Mayr et O'Hara, 1986 ; Maley, 1987 ; Colyn, 1991 ; Sosef, 1994 ; etc.).

Les recherches menées en Afrique et en Amazonie depuis une dizaine d'années ont aussi montré que, durant l'Holocène, les forêts tropicales avaient subi des fragmentations et reculs qui, toutefois, n'ont pas eu l'ampleur des phénomènes survenus entre 20 000 et 15 000 BP. On doit ainsi conclure que les périodes globalement chaudes de type interglaciaire ne sont pas uniquement des périodes d'extension forestière, comme cela était généralement avancé, mais qu'elles ont pu aussi conduire à d'importantes destructions dans les massifs forestiers. Le paragraphe suivant est une synthèse des données actuellement disponibles concernant les principales fluctuations de ces massifs forestiers durant l'Holocène.

Les principales fluctuations des forêts de l'Afrique équatoriale et de l'Amazonie durant l'Holocène

Les études palynologiques et sédimentologiques effectuées depuis une dizaine d'années sur les dépôts de divers lacs situés dans les zones forestières d'Amazonie et d'Afrique ont apporté des informations importantes sur l'évolution de la végétation et des paléoenvironnements au cours du Quaternaire récent. L'évolution comparée de ces deux blocs forestiers montre tout d'abord entre 15 000 et 20 000 BP une phase de forte aridité et de régression forestière synchrone pour l'Afrique (*cf. supra*) et pour l'Amazonie (Absy *et al.*, 1991; Servant *et al.*, 1993; Van der Hammen et Absy, 1994; Cooke et Piperno, 1996, chapitre 4 du présent ouvrage). Après environ 15 000 ans, les blocs forestiers amazonien et africain ont été le théâtre de longues phases de recolonisation, entrecoupées de reculs temporaires. Vers 9 500 ans les forêts étaient complètement réinstallées (Amazonie: Absy *et al.*, 1991; Servant *et al.*, 1993; Afrique: Maley, 1991; Giresse *et al.*, 1994). Ensuite, alors que la forêt s'est maintenue ou s'est même accrue en Afrique (Maley, 1991), il s'est produit à partir d'environ 8 000 ans une nouvelle régression d'une partie de la forêt amazonienne, particulièrement dans la région périphérique sud-est de Carajas, actuellement un peu moins humide (Absy *et al.*, 1991; Servant *et al.*, 1993), et dans la Mata Atlantica, forêt côtière située plus au sud (Ledru, 1993). Cette régression a été maximum entre 7 000 et 4 000 BP. Toutefois dans la région plus humide du piémont des Andes, en Equateur, la forêt a été présente depuis 7 000 BP (base des carottes étudiées) jusqu'à l'Actuel (Bush et Colinvaux, 1988). Après 5 000 BP la forêt amazonienne a recolonisé le secteur de Carajas et, avec des oscillations, a atteint une limite proche de l'actuelle vers 3 600 BP (Absy *et al.*, 1991; Sifeddine *et al.*, 1994). La régression forestière a été d'un type particulier dans la région de Carajas car elle a été caractérisée d'une part par le développement de *Piper* qui est un taxon forestier pionnier, et d'autre part par la grande abondance dans les sédiments étudiés de fins débris végétaux carbonisés, preuve du rôle des incendies dans l'ouverture de la forêt (Absy *et al.*, 1991; Martin *et al.*, 1993; Servant *et al.*, 1993). Des incendies ont eu lieu à peu près pendant la même période en divers points de l'Amazonie orientale (Soubiès, 1980) et dans la Mata Atlantica, entre 6 500 et 3 500 BP (Vernet *et al.*, 1994). Ces auteurs concluent que, quel que soit l'origine de ces incendies, naturelle ou anthropique, ils n'ont pu se produire que pendant des périodes sèches qui fragilisent la forêt et la rendent plus facilement inflammable soit par la foudre, soit par l'Homme (Sifeddine *et al.*, 1994). Le contrôle des incendies apparaît comme un phénomène essentiellement climatique, car après la reconstitution de la forêt, vers 3 600 BP, les feux ont diminué considérablement, bien que rien

n'indique que l'Homme ait quitté ces diverses régions (cf. Cooke et Piperno, 1996). Une dernière période de recrudescence des incendies a été mise en évidence à Carajas, entre 2 700 et 1 500 BP (Sifeddine *et al.*, 1994).

Fait remarquable, c'est approximativement lorsque la forêt amazonienne avait atteint à nouveau une extension proche de l'actuelle que la forêt africaine a commencé à son tour à régresser. En effet, des données polliniques venant du Cameroun, du lac Barombi Mbo (Maley, 1992; Giresse *et al.*, 1994; Brenac et Maley, en préparation), du lac Mboandong (Richards, 1986) et d'autres lacs en cours d'étude (lac Njupi: Maley, en préparation; lac Ossa: Reynaud, en préparation) et du Congo central (Elenga *et al.*, 1992, 1994; Schwartz, 1992) et occidental (Niari: Vincens *et al.*, 1994) montrent à partir de 3 000 BP une forte régression des pollens arborés au profit de ceux des milieux ouverts. Au Barombi Mbo, par exemple, où les dépôts holocènes ne présentent pas de hiatus sédimentaires, les pollens de Gramineae culminent entre 2 500 et 2 000 BP (Maley, 1992; Brenac et Maley, en préparation) (Figure 3.2). Pour le lac Bosumtwi au Ghana, situé dans le bloc forestier occidental, le changement climatique majeur s'est produit un peu plus tôt vers 3 700 BP, se traduisant par une régression brutale du lac de plus de 120 mètres (Talbot *et al.*, 1984), sans que la forêt diminue dans la région proche de ce lac (Maley, 1991). Toutefois, on peut penser que dès cette époque les forêts périphériques régionales ont été affectées, particulièrement au niveau du Bénin et du Togo, initiant une nouvelle coupure (*Dahomey gap*) de la bande forestière située au nord du Golfe de Guinée (Maley, 1991). Un tel déphasage entre le bloc forestier occidental (guinéen) et le bloc plus central (congolais) est attribué, en particulier, à l'influence contrastée, sur le dynamisme de la mousson, des températures marines de surface dans le Golfe de Guinée (Maley, 1995; à paraître, b).

Pour la partie orientale du Domaine Guinéo-Congolais, des données convergentes avec celles du Cameroun et du Congo occidental ont été obtenues récemment en deux points de la partie orientale de la cuvette congolaise, dans l'est du Zaïre. Tout d'abord le premier site étudié se situe en Ituri près d'Epulu, vers 1° 30' N - 28° 30' E, où des recherches ont été effectuées sur des charbons de bois provenant de la partie supérieure des sols (T. et J. Hart et R. Deschamps, commun. pers.). Ce secteur d'Epulu se situe actuellement en forêt et à plus de 100 km de la limite forêt-savane. Les principaux résultats ont montré que depuis environ 2 500 BP les incendies ont été relativement fréquents et qu'en particulier deux arbres typiques des milieux savanicoles y ont été aussi déterminés et placés plus précisément entre 2 500 et 2 000 BP, environ (T. et J. Hart, R. Deschamps, comm. pers.). Le second site se situe plus au sud, à plus de 300 km au sud-est de Kisangani, non loin

du Kivu (Runge, 1992): les coupes observées se situent entre Osokari et Walikale (vers 1° 20' S - 28° E). La stone-line la plus récente mise en évidence dans ces coupes contient des charbons de bois qui ont été datés de $2\,170 \pm 175$ et $1\,835 \pm 130$ BP (J. et F. Runge, à paraître). La phase érosive associée à cette stone-line est approximativement synchrone de la période à incendies plus fréquents qui a été repérée en Ituri. On peut donc conclure qu'entre environ 2 500 et 2 000 - 1800 BP la forêt ne recouvrait plus ces deux secteurs du Zaïre oriental, ce qui témoigne donc d'une phase relativement aride vers le début de l'Holocène récent.

Cette phase aride a été retrouvée en dehors du bloc forestier africain, grâce à des données polliniques et sédimentologiques venant d'autres points de l'Afrique tropicale, montrant qu'il s'agit d'une phase de péjoration climatique généralisée qui a affecté la majeure partie de la zone tropicale africaine et suivant les régions, à des périodes différentes entre 3 700 et 2 000 BP (Maley, 1990a; 1992). Cette péjoration a aussi frappé la zone sahélienne (Sénégal et Tchad: Maley, 1981; Lézine, 1989) et la zone des savanes boisées plus méridionales du Cameroun et du Nigéria, en y provoquant, vers 2 500 - 2 000 BP, une érosion intense associée au dépôt de sédiments grossiers qui constituent la base d'une « Basse Terrasse » (Maley, 1981; 1992). Cette formation fluviale relativement généralisée a été retrouvée aussi en zone forestière au Gabon et au Zaïre (Maley et Brenac, à paraître). Des analyses polliniques effectuées en Afrique orientale témoignent aussi d'importantes destructions forestières au sud-ouest de l'Uganda (Taylor, 1990) et au nord du lac Tanganyika (Vincens, 1993).

Pour cette phase climatique défavorable qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP, le terme de « péjoration climatique » serait peut-être mieux adapté que celui de phase « aride », car on pourrait penser que cette phase climatique particulière a résulté d'une accentuation de la saisonnalité due à un certain raccourcissement de la saison des pluies annuelles et en même temps à un accroissement des lignes de grain dans une ambiance chaude et évaporante (cf. Maley, 1981, 1982; Maley et Elenga, 1993). La vaste extension de cette péjoration climatique ne peut donc résulter que d'un important changement climatique généralisé à la zone tropicale africaine et dont divers indices semblent montrer qu'elle aurait pu s'étendre aux zones tropicales d'autres continents.

La pénétration des feux en milieu forestier

Le rôle des feux, particulièrement en forêt, a dû être important à cette époque, d'une manière comparable à ce qui a été observé à Carajas en Amazonie (cf. *supra*). Actuellement et habituellement les feux allumés par l'Homme et

qui parcourent les savanes périphériques ne pénètrent pas à travers les lisières de la forêt (Swaine, 1992). Ils sont en particulier arrêtés par la végétation basse et luxuriante (lianes, fougères, arbustes) qui matérialisent les lisières et qui restent vertes durant la saison sèche (Spichiger et Pamard, 1973). Toutefois certaines années nettement plus sèches que la normale, les feux réussissent à pénétrer dans les forêts semi décidues périphériques. Au Ghana, Hall et Swaine (1981) et Swaine (1992) ont ainsi défini dans la forêt au contact des savanes une « zone du feu » où le feu pénétrerait environ tous les 15 ans. De nombreux témoignages rapportent qu'au début de 1983, année exceptionnellement sèche causée par un allongement de presque 2 mois de la saison sèche annuelle, une propagation exceptionnelle des feux en forêt est intervenue en Côte d'Ivoire (Bertault, 1990), au Ghana (Swaine, 1992 ; Hawthorne, 1993), mais aussi au Cameroun, en Centrafrique, au Zaïre et probablement dans d'autres régions forestières. À Bornéo il en a été de même cette année là durant laquelle des feux ont pu même se propager à travers des forêts humides sempervirentes. Cette sécheresse à Bornéo a été associée au développement d'un El Niño très intense (fort réchauffement des eaux marines de surface) (Goldammer et Seibert, 1990). La propagation des feux dans l'intérieur du bloc forestier est donc un phénomène très inhabituel et il en est de même pour les feux naturels déclenchés en forêt par la foudre, qui restent circonscrits. On peut citer l'exemple d'un *Pterocarpus soyauxii*, haut de 40 m, qui a brûlé dans une forêt du centre du Gabon (Tutin *et al.*, 1994).

Toutefois, lorsqu'exceptionnellement le feu dévaste un secteur forestier, si aucun autre feu ne survient dans les mois ou les années suivantes (Swaine, 1992), la régénération forestière est alors très rapide et elle débute par un faciès particulier où dominent des grandes Monocotylédones appartenant aux Marantaceae et Zingiberaceae et dans lesquelles la densité des arbres de type pionnier est faible car ils sont étouffés par le développement de ces grandes herbacées (De Foresta, 1990 ; L. White, sous presse). Ce faciès correspond aux « forêts clairsemées » décrites par divers auteurs et qui occupent parfois des étendues considérables, comme par exemple au Gabon, au nord du Congo et à l'extrême est du Cameroun (*cf.* Maley, 1990a). Ainsi on pourrait donc penser que le développement de ces « forêts à Marantaceae » est la trace d'anciens incendies (Swaine, 1992). Toutefois il apparaît aussi que ces « forêts clairsemées » ont leur propre dynamisme lorsqu'elles constituent les premiers stades de recolonisation de la forêt sur des savanes, comme à la Lopé (L. White, 1992 et sous presse) ou au Mayombe (De Foresta, 1990). Les grandes étendues des savanes périforestières qui encerclent actuellement d'une manière quasi continue tout le massif forestier, au nord et au sud, et qui sont caractérisées par une densité d'arbres très faible

(Letouzey, 1968, 1985; F. White, 1983), pourraient être la résultante des phases de retraits successifs du massif forestier survenus au cours des phases de péjoration climatique de l'Holocène récent (entre environ 3 700 et 2 000 BP, suivant les régions). À titre d'hypothèse, on pourrait penser que le retour fréquent des feux durant cette phase de retrait, surtout entre 2 500 et 2 000 BP, aurait peut-être détruit les premières régénérations dominées par les Marantaceae et ainsi conduit aux étendues herbeuses observées actuellement, dans lesquelles les arbres typiquement savanicoles auraient eu beaucoup de difficultés à s'implanter, du fait de la fréquence des feux d'origine humaine ou naturelle.

D'un point de vue historique, après la fin de cette péjoration climatique il y a environ 2 000 ans, les données sédimentologiques et polliniques disponibles montrent que le climat est redevenu rapidement humide sur l'Afrique tropicale et que la forêt dense s'est rapidement reconstituée en envahissant à nouveau progressivement les étendues précédemment savanisées (Maley, 1992; Elenga *et al.*, 1992; Brenac et Maley, en préparation). Alors que la destruction des forêts par le feu est un phénomène quasi instantané, leur reconstitution sur de vastes étendues est un phénomène très lent. De plus, il est probable qu'au cours des deux derniers millénaires la reconquête forestière a subi des arrêts ou même des retours en arrière (*cf.* Reynaud et Maley, 1994).

Quelques données concernant l'influence de l'Homme sur le milieu forestier :

L'Holocène

Dans la littérature on a rendu parfois l'Homme des époques préhistoriques responsable de grandes destructions du milieu forestier. Toutefois on peut rappeler à ce propos que de tout temps la forêt africaine a été parcourue par des groupes de Pygmées, mais leur mode de vie particulier et leur faible nombre font qu'ils ne laissent quasiment pas de traces (Bahuchet, 1996, chapitre 5 du présent ouvrage). Par contre, on sait que les agriculteurs Bantous ont des pratiques culturelles qui modifient localement la végétation (pratique des brûlis) et qui peuvent laisser des traces archéologiques diverses (outils de pierre ou de fer, poteries). Il serait donc important de savoir depuis quand le bloc forestier de l'Afrique centrale, après sa reconstitution au début de l'Holocène, a été habité par des agriculteurs. Dans une synthèse récente sur l'archéologie de la partie centrale du bassin du Congo-Zaïre, Eggert (1992, 1993) constate que le niveau à poterie le plus ancien (l'Horizon de Imbonga) se situe entre 2 500 et 2 000 BP. Plus à l'ouest, dans les régions occidentales du Gabon, des traces d'habitats accompagnés de

restes archéologiques de type « Néolithique » apparaissent dès 4 000 - 5 000 BP (Clist, 1990 ; Oslisly, 1993). Cependant, pour cette dernière région, la première période de relativement forte densité de l'habitat est plus tardive et correspond à l'introduction de la technologie du fer, probablement par les Bantous, à partir d'environ 2 500 BP (Clist, 1990 ; Oslisly, 1993, à paraître).

En effet, entre le sud Cameroun, le Gabon et les forêts du Congo occidental, Schwartz (1992), se basant sur les nombreuses datations au radiocarbone disponibles pour ces régions, constate que la métallurgie conquiert de 2 250 à 2 100 BP environ, soit environ deux siècles, tout l'espace compris entre Yaoundé et Pointe Noire (1000 km) : une telle vitesse de propagation ne paraît guère compatible avec la présence d'un couvert végétal forestier, dense et continu (Schwartz, 1992). Cet auteur (*ibidem*) émet finalement l'hypothèse que cette pénétration rapide des Bantous porteurs du fer n'aurait été possible que grâce aux multiples ouvertures du massif forestier d'origine paléoclimatique au cours de l'Holocène récent. Les données présentées ci-dessus qui montrent l'extension à toute l'Afrique centrale d'une phase de péjoration climatique qui a culminé entre 2 500 et 2 000 BP, correspondent bien à la période d'expansion de la métallurgie (Oslisly, à paraître). Ainsi les nombreuses ouvertures et reculs de la forêt causés par cette phase climatique défavorable, associée probablement à la propagation de nombreux incendies, auraient facilité et peut-être suscité une migration des Bantous à cette époque.

Ensuite, à partir d'environ 2 000 BP, le climat étant redevenu plus humide, les données disponibles montrent que la forêt s'est rapidement reconstituée (Maley, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992), bien que les Bantous aient continué à vivre en forêt africaine et à y pratiquer leurs techniques agricoles, comme cela apparaît avec l'accroissement des pollens de palmier à huile (*Elaeis guineensis*) dans quelques analyses polliniques (Elenga *et al.*, 1992 ; Vincens, 1993 ; Brenac et Maley, en préparation).

La période contemporaine

Diverses constatations ont été faites, surtout au cours du XX^e siècle, montrant qu'un processus de recolonisation forestière est en cours en divers points de la périphérie de la forêt africaine où des observations précises ont été effectuées (*cf.* Maley, 1990a). Ce phénomène a beaucoup étonné les observateurs car il se produit malgré la propagation annuelle des feux allumés par l'Homme et, fait apparemment encore plus étonnant, les pratiques agricoles traditionnelles ainsi que le passage du bétail accentuent le phénomène, en particulier en éliminant les herbes qui favorisent la propa-

gation et l'intensité des feux : ces processus ont été très bien décrits en Côte d'Ivoire dans le V Baoulé depuis une trentaine d'années (cf. Miège, 1966 ; Spichiger et Pamard, 1973 ; Blanc-Pamard et Peltre, 1984 ; Gautier, 1990). Au Cameroun, au sud de l'Adamaoua, le processus a été aussi bien décrit par un botaniste de grande expérience, Letouzey (1968, 1985). Le phénomène de colonisation forestière qu'il a pu observer depuis une trentaine d'années (observations de terrain confirmées par la comparaison des photos aériennes anciennes et récentes) se produit en particulier dans les jachères, après l'abandon des champs par les paysans, et donc sans un stade intermédiaire de végétation savanicole, comme cela avait été souvent avancé : « En réalité l'occupation agricole temporaire favorise l'embroussaillage et le reboisement de certains sites. Ce phénomène de reboisement des savanes est parfaitement visible sur photographies aériennes et intéresse des surfaces considérables (au sud de l'Adamaoua), de l'ordre de grandeur de plusieurs centaines de milliers d'hectares : bassins de la Kadei, du Lom-Pangar-Djerem, du Ndjim-Mbam-Noun-Kim, etc. » (Letouzey, 1985). Comme autre exemple, on peut aussi indiquer que les premiers explorateurs Allemands, Kund et Tappenbeck, avaient installé le poste de Yaoundé en 1888 au niveau du contact forêt/savane, comme cela a été décrit par le Chef de Poste Zenker en 1895 (in Laburthe-Tolra, 1970). Aujourd'hui, 100 ans plus tard, malgré – ou peut-être plutôt, à cause de – l'afflux des populations dans toute la région, on constate que la forêt s'est installée presque partout jusqu'au fleuve Sanaga qui est situé à une soixantaine de kilomètres au nord. On a ici un bel exemple d'agroforesterie réussie. En conclusion, on constate donc qu'en plein XX^e siècle les forêts tropicales possèdent toujours un dynamisme considérable qu'on pourrait peut-être associer à des observations plus générales concernant l'accélération actuelle de leur régénération (Phillips et Gentry, 1994).

Vu la généralisation du phénomène de transgression forestière à tout le massif forestier africain, celui-ci est certainement contrôlé à l'origine par des paramètres climatiques. D'après les recherches dans le sud Cameroun de Tsaléfac et Dagorne (1990) et de Tsaléfac (1991), il y aurait généralement chaque année au mois de mars, au début de la saison des pluies, une recrudescence des nuages convectifs, et donc des pluies, au niveau de la zone du contact forêt/savane, du simple fait que les sols des savanes sont plus chauds, ce qui favorise la convection dans les masses d'air qui se sont rechargées en humidité au dessus de la forêt par évapotranspiration. Toutefois cette recrudescence des nuages convectifs ne peut intervenir que parce que le front de la mousson subit des poussées précoces vers le nord, ce qui place ces phénomènes dans un cadre beaucoup plus global.

Conclusion

Alors que c'est essentiellement l'aridité du climat qui avait été la cause des grandes fragmentations forestières entre 15 000 et 20 000 BP, lors d'une période de refroidissement global, les fragmentations forestières qui se sont produites en Amazonie et en Afrique durant l'Holocène, période relativement chaude, sont aussi d'origine climatique, mais elles seraient dues surtout à la propagation de vastes incendies. Pour le bloc forestier guinéo-congolais, suite à l'extension maximum de l'Holocène moyen, un recul très important est intervenu entre 3 000 et 2 000 BP, accompagné de profondes ouvertures dans les secteurs climatiquement les plus instables. Ces ouvertures dans le bloc forestier, particulièrement dans le secteur Cameroun - Gabon - Congo, y aurait peut-être incité des migrations Bantous. L'aspect en mosaïque des forêts actuelles de type « congolais » (mélange de forêts de types sempervirent et semi-décidu) et même de quelques secteurs « biafréen », comme au Cameroun (Letouzey, 1968, 1985 ; Maley, 1990a), remonterait peut-être à l'Holocène récent et pourrait être rattaché à ces phénomènes. Enfin, l'opposition des tendances climatiques entre l'Afrique et l'Amazonie au cours de l'Holocène serait à associer aux fluctuations des températures marines de surface (Maley, 1989, 1991), en particulier à des phénomènes de type El Niño (Martin *et al.*, 1993) et à la circulation atmosphérique transversale de type Walker qui leur est associée (*cf.* Flohn, 1984, 1986 ; Maley, à paraître, b).

Remerciements

Certaines des données et des conclusions utilisées dans ce chapitre ont été obtenues dans le cadre de divers programmes réalisés avec l'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération), en particulier depuis 1992 avec le programme ECOFIT (Ecosystèmes et Paléocosystèmes des Forêts Intertropicales en rapport avec les Changements Globaux). L'auteur a aussi bénéficié de diverses informations inédites fournies par des scientifiques financés par la New-York Zoological Society : Teresa et John Hart (Ituri, Zaïre), et Lee White (La Lopé, Gabon). Ce chapitre est la contribution 95-071 de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (ISEM/CNRS, URA 327).

Références

- Absy, M.L., Cleef, A.L., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Sifeddine, A., Da Silva, M.F., Soubies, F., Suguio, K., Turcq, B. et Van der Hammen, Th. (1991). Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-

- est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. *Comptes Rend. Acad. Sc.*, Paris, II, 312, 673–678
- Aubréville, A. (1967). Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 7, 13–22
- Bahuchet, S. (1996). Fragments pour une histoire de la forêt africaine et de son peuplement : les données linguistiques et culturelles. *Chapitre 5 du présent ouvrage*, pp. 97–119
- Bertault, J.G. (1990). Comparaison d'écosystèmes forestiers naturels et modifiés après incendie en Côte d'Ivoire. In H. Puig (ed.) *Atelier sur l'Aménagement et la Conservation de l'Ecosystème Forestier tropical humide*, Cayenne, pp. 1–25 (Paris : UNESCO)
- Blanc-Pamard, C. et Peltre, P. (1984). Dynamique des paysages préforestiers et pratiques culturelles en Afrique de l'Ouest (Côte d'Ivoire Centrale). In *Le Développement rural en question* Mémoire 106, pp. 55–74 (Paris : ORSTOM)
- Bonnefille, R., Chalié, F., Guiot, J. et Vincens, A. (1992). Quantitative estimates of full glacial temperatures in equatorial Africa from palynological data. *Climate Dynamics*, 6, 251–257
- Brenac, P. (1988). Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest Cameroun entre 25.000 et 11.000 ans B. P. *Actes X^e Symposium Ass. Palynologues Langue Française, Trav. Sect. Sci. et Tech. Inst. Français Pondichéry*, 25, 91–103
- Bush, M.B. et Colinvaux, P.A. (1988). A 7000-year pollen record from the Amazon lowlands, Ecuador. *Vegetatio*, 76, 141–154
- Clist, B. (1990). Des derniers chasseurs aux premiers métallurgistes : sédentarisation et débuts de la métallurgie du fer (Cameroun, Gabon, Guinée équatoriale). In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*. pp. 458–478, Série Didactiques (Paris : ORSTOM)
- Colyn, M.M. (1987). Les Primates des forêts ombrophiles de la cuvette du Zaïre : interprétations zoogéographiques des modèles de distribution. *Revue Zool. afr.*, 101, 183–196
- Colyn, M.M. (1991). L'importance zoogéographique du bassin du fleuve Zaïre pour la spéciation : le cas des Primates Simiens. *Annales Musée Royal d'Afrique Centrale, Sc. Zool., Tervuren*, 264, 1–250
- Cooke, R.G. et Piperno, D. (1996). Le peuplement de l'Amérique Centrale et de l'Amérique du Sud et les adaptations aux forêts tropicales avant la colonisation européenne. *Chapitre 4 du présent ouvrage*, pp. 77–96
- De Foresta, H. (1990). Origine et évolution des savanes intramayombiennes (Congo). II. Apports de la botanique forestière. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique.*, pp. 326–335 (Paris : ORSTOM)
- Eggert, M.K. (1992). The Central African rain forest : historical speculation and archaeological facts. *World Archaeology, The Humid Tropics*, 24, 1–24
- Eggert, M.K. (1993). Central Africa and the archaeology of the equatorial rain forest : reflections on some major topics. In Shaw, Th., Sinclair, P., Andah, B.

- et Okpoko, A. (eds) *The Archaeology of Africa: food, metals and towns*. pp. 289–329 (Londres et New-York: Routledge publ.)
- Elenga, H. (1992). *Végétation et climat du Congo depuis 24.000 ans BP. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Batéké et du littoral*. Thèse Science, Univ. Aix-Marseille 3
- Elenga, H., Schwartz, D. et Vincens, A. (1992). Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 83–90
- Elenga, H., Vincens, A. et Schwartz, D. (1991). Présence d'éléments forestiers montagnards sur les Plateaux Batéké (Congo) au Pléistocène supérieur: nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, **22**, 239–252
- Elenga, H., Schwartz, D. et Vincens, A. (1994). Pollen evidence of late Pleistocene-Holocene vegetation and climate changes in West Equatorial Africa: analysis of continental sequences of Bateke Plateaus (Congo). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 345–356
- Flohn, H. (1984). *Tropical rainfall anomalies and climatic change*. Bonner Meteo. Abhandl. **31**
- Flohn, H. (1986). Singular events and catastrophes now and in climatic history. *Naturwissenschaften* **73**, 136–149
- 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., Bongo-Passi, G., Delibrias, G. et Duplessy, J.C. (1982). La lithostratigraphie des sédiments hémipélagiques du delta du fleuve Congo et ses indications sur les paléoclimats de la fin du Quaternaire. *Bull. Soc. Géol. France*, **24**, 803–815
- Giresse, P., Maley, J. et Kelts, K. (1991). Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geol.*, **71**, 151–175
- Giresse, P., Maley, J. et Brenac, P. (1994). Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **107**, 65–78
- Goldammer, J.G. et 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)
- Hall, J.B. et Swaine, M.D. (1981). *Distribution and Ecology of vascular plants in a tropical rain forest: Forest vegetation in Ghana*. (La Haye: W. Junk Publ.)
- Hamilton, A.C. (1976). The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: a review. *Palaeoecology of Africa*, **9**, 63–97
- Hawthorne, W.D. (1993). *Fire damage and forest regeneration in Ghana*. Ghana Forestry Dept. Report (Londres: ODA et NRI)
- Kadomura, H. et Hori, N. (1990). Environmental implications of slope deposits in humid tropical Africa: evidence from southern Cameroon and western Kenya. *Geographical Report, Tokyo Metropolitan University*, **25**, 213–236

- Laburthe-Tolra, P. (1970). *Yaoundé d'après Zenker*. Ann. Fac. Lettres et Sc. Hum., 2 (Yaoundé: Fac. Lettres et Sc. Hum.)
- Lachaise, D., Cariou, M.L., David, J.R., Lemeunier, F., Tsacas, L. et Ashburner, M. (1988). Historical biogeography of the *Drosophila melanogaster* species subgroup. *Evolutionary Biology* 22, 159–225
- Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (1991). Les remaniements de sols pendant le Quaternaire supérieur au Congo. Evolution des paysages dans la région de la Sangha. *Cah. ORSTOM, série Pédologie*, 26, 11–24
- Ledru, M.P. (1993). Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quaternary Res.*, 39, 90–98
- Letouzey, R. (1968). *Etude phytogéographique du Cameroun*. Encyclopédie Biologique, (Paris: Lechevalier)
- Letouzey, R. (1983). Quelques exemples camerounais de liaison possible entre phénomènes géologiques et végétation. *Bothalia*, 14, 739–744
- Letouzey, R. (1985). *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1/500.000*. Inst. Carte Intern. Végétation, Toulouse et Inst. Rech. Agron., Yaoundé
- Lezine, A. M. (1989). Late Quaternary vegetation and climate of the Sahel. *Quaternary Res.*, 32, 317–334
- Maley, J. (1980). Les changements climatiques de la fin du Tertiaire en Afrique: leur conséquence sur l'apparition du Sahara et de sa végétation. In Williams, M.A.J. et Faure, H. (eds). *The Sahara and the Nile*, pp. 63–86, (Rotterdam: Balkema Publ.)
- Maley, J. (1981). *Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle*. Travaux et Documents, 129, (Paris: ORSTOM)
- 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. (1989). Late Quaternary climatic changes in the African rain forest: the question of forest refuges and the major role of sea surface temperature variations. In Leinen, M. et Sarnthein, M. (eds) *Paleoclimatology and Paleometeorology: modern and past patterns of global atmospheric transport*. NATO Adv. Sc. Inst., Ser. C, Math. & Phys. Sc., 282, 585–616, (Dordrecht: Kluwer Acad. Publ.)
- Maley, J. (1990a). Histoire récente de la forêt dense humide africaine: essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds), *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 367–382 (Paris: ORSTOM)
- Maley, J. (1990b). Synthèse sur le domaine forestier africain au Quaternaire récent. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 383– 389, (Paris: ORSTOM)
- Maley, J. (1991). The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79–98

- Maley, J. (1992). Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 363–365
- Maley, J. (1993). The climatic and vegetational history of the equatorial regions of Africa during the Upper Quaternary. In Shaw, Th., Sinclair, P., Andah, B. et Okpoko, A. (eds) *The Archaeology of Africa: food, metals and towns.*, pp. 43–52. (London et New-York: Routledge publ.)
- Maley, J. (1995). Holocene changes in the African rain forest: Paleomonsoon and sea surface temperature variations. *14^e Congrès Intern. Quaternaire*, Berlin: 10 (abstract)
- Maley, J. (à paraître, a). The African rain forest – main characteristics of changes in vegetation and climate from the upper Cretaceous to the Quaternary. In Watling, R., Swaine, M.D. et Alexander, I.J. (eds) *West African Forests: studies in the Guinea-Congolian Domain*, (Edimburg: The Royal society of Edimburg Publ.)
- Maley, J. (à paraître, b). Middle to late Holocene changes in tropical Africa and other continents. Paleomonsoon and sea surface temperature variations. In Dalfes, H.N. Kukla, G. et Weiss, H. (eds). *Third millenium BC abrupt climate change and Old World social collapse*, NATO Adv. Sc. Inst. Series
- Maley, J. et Brenac, P. (à paraître). Etude des variations de la végétation forestière et des paléoenvironnements du Sud Cameroun au cours de l'Holocène. In *La dynamique à long terme du contact forêt/savane*, Séminaire ECOFIT, Yaoundé, Nov. 1994. (Paris: ORSTOM)
- Maley, J., Caballé, G. et Sita, P. (1990b). Etude d'un peuplement résiduel à basse altitude de *Podocarpus latifolius* sur le flanc Congolais du Massif du Chaillu. Implications paléoclimatiques et biogéographiques. Etude de la pluie pollinique actuelle. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 336–352 (ORSTOM: Paris)
- Maley, J. et Elenga, H. (1993). Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique tropicale. *Veille Climatique Satellitaire, Lannion*, 46, 51–63
- Maley, J. et Livingstone, D.A. (1983). Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'Ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur: premières données polliniques. *C. R. Acad. Sc., Paris*, 2, 296, 1287–1292
- Maley, J., Livingstone, D.A., Giresse, P., Thouveny, N., Brenac, P., Kelts, K., Kling, G., Stager, C., Haag, M., Fournier, M., Bandet, Y. et Zogning, A. (1990a). Lithostratigraphy, Volcanism, Paleomagnetism and Palynology of Quaternary lacustrine deposits from Barombi Mbo (West Cameroon): preliminary results. In Le Guern, F. et Sigvaldason, G.E. (eds) *The Lake Nyos event and Natural CO₂ degassing*, II (Numéro spécial) *J. Volcan. et Geoth. Res.*, 42, 319–335
- Martin, L., Fournier, M., Mourguiart, P., Sifeddine A., Turcq, B., Absy, M.L. et Flexor, J.M. (1993). Southern Oscillation signal in South American palaeoclimatic data of the last 7000 years. *Quaternary Res.*, 39, 338–346
- Mayr, E. et O'Hara, R.J. (1986). The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40, 55–67

- Miège, J. (1966). Observations sur les fluctuations des limites Savanes-Forêts en Basse Côte d'Ivoire. *Ann. Fac. Sc. Dakar*, 19, 149-166
- Moreau, R.E. (1966). *The bird faunas of Africa and its islands*. (New-York: Academic Press)
- Moreau, R.E. (1969). Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. *J. Zool. London*, 158, 39-61
- Morley, R.J. et Richards, K. (1993). Gramineae cuticle: a key indicator of Late Cenozoic climatic change in the Niger delta. *Rev. Palaeobotan. Palyno.*, 77, 119-127
- Oslisly, R. (1993). *Préhistoire de la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon)*. Trav. et Docu. ORSTOM/ Microfiches, 96 (Paris: ORSTOM)
- Oslisly, R. (à paraître). The middle Ogooué valley, Gabon, from 3500 yrs BP: cultural changes and palaeoclimatic implications. *Azania*
- Phillips, O.L. et Gentry, A.H. (1994). Increasing turnover through time in tropical forests. *Science*, 263, 954-958
- Poumot, C. (1989). Palynological evidence for eustatic events in the tropical Neogene. *Bull. Centres Rech. Explor.-Prod. Elf-Aquitaine*, 13, 437-453
- Reitsma, J.M., Louis, A.M. et Floret, J.J. (1992). Flore et végétation des inselbergs et dalles rocheuses: première étude au Gabon. *Bull. Mus. natl. Hist. nat., sect. B, Adansonia*, 14, 73-97
- Reynaud, I et Maley, J. (1994). Histoire récente d'une formation forestière du sud-ouest Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sc., Série II, Paris*, 317, 575-580
- Richards, P.W. (1963). Ecological notes on West African vegetation. II, Lowland forest of the Southern Bakundu Forest Reserve. *J. Ecology*, 51, 123-149
- 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
- Ruddiman, W.F., Sarnthein, M., Backman, J., Baldauf, J.G., Curry, W., Dupont, L.M., Janecek, T., Pokras, E.M., Raymo, M.E., Stabell, B., Stein, R. et Tiedemann, R. (1989). Late Miocene to Pleistocene evolution of climate in Africa and the low-latitude Atlantic: overview of Leg 108 results. *Proceed. Ocean Drill. Prog., Sc. Res.*, 108, 463-484
- Runge, J. (1992). Geomorphological observations concerning palaeoenvironmental conditions in eastern Zaïre. *Z. Geomorphologie, Suppl. Bd.*, 91, 109-122
- Runge, J. et Runge, F. (à paraître). Late Quaternary palaeoenvironmental conditions in eastern Zaïre (Kivu) deduced from remote sensing, morpho-pedological and sedimentological studies (phytoliths, pollen, C-14 data). manuscrit, 19 p
- Schnell, R. (1952). *Végétation et Flore de la région montagneuse du Nimba (A.O.F.)*. Mémoire Inst. Français Afrique Noire, 22, (Dakar: IFAN)
- Schwartz, D. (1990). Relations sols-reliefs-variations paléoclimatiques en Afrique centrale. In Lanfranchi, R. et Schwartz, D. (eds) *Paysages Quaternaires de l'Afrique centrale Atlantique*, pp. 186-192 (Paris: ORSTOM)

- Schwartz, D. (1992). Assèchement climatique vers 3 000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, 163, 353–361
- Schwartz, D. et Lanfranchi, R. (1993). Les cadres paléoenvironnementaux de l'évolution humaine en Afrique Centrale Atlantique. *L'Anthropologie*, 97, 17–50.
- Servant, M., Maley, J., Turcq, B., Absy, M.L., Brenac, P., Fournier, M. et Ledru, M.P. (1993). Tropical forest changes during the late Quaternary in African and South American lowlands. *Global Planet Change*, 7, 25–40
- Sifeddine, A., Fröhlich, F., Fournier, M., Martin, L., Servant, M., Soubiès, F., Turcq, B., Suguio, K. et Volkmer-Ribeiro, C. (1994). La sédimentation lacustre, indicateur des changements des paléoenvironnements au cours des 30 000 dernières années (Carajas, Amazonie, Brésil). *C. R.Acad. Sc., Série II, Paris*, 318, 1645–1652
- Sosef, M.S.M. (1991). New species of *Begonia* in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges. *Wageningen Agric. Univ. Papers, Studies in Begoniaceae*, 4, 120–151
- Sosef, M.S.M. (1994). Refuge *Begonias*: taxonomy, phylogeny and historical biogeography of *Begonia* sect. *Loasibegonia* and sect. *Scutobegonia* in relation to glacial rain forest refuges in Africa. Thesis Univ. *Wageningen Agric. Univ. Papers, Studies in Begoniaceae*, 5
- Soubiès, F. (1980). Existence d'une phase sèche en Amazonie brésilienne datée par la présence de charbons dans les sols (6 000 – 3 000 ans BP). *Cahiers ORSTOM, Géologie*, 11, 133–148
- Spichiger, R. et Pamard, C. (1973). Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: Etude du recrû forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, 28, 21–37
- Start, G.G. et Prell, W.L. (1984). Evidence for two Pleistocene climatic modes: data from DSDP site 502. In Berger A.L. et Nicolis C. (eds) *New perspectives in climate modelling*. Developments in Atmospheric Science, 16, 3–22 (Elsevier)
- Swaine, M.D. (1992). Characteristics of dry forest in West Africa and the influence of fire. *J.Vegetation Sc.*, 3, 365–374
- Talbot, M.R., Livingstone, D.A., Palmer, P.G., Maley, J., Melack, J.M., Delibrias, G. et Gulliksen, S. (1984) Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeoecology of Africa*, 16, 173–192
- Taylor, D.M. (1990). Late Quaternary pollen records from two Ugandan mires: evidence for environmental change in the Rukiga Highlands of southwest Uganda. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 80, 283–300
- Tsaléfac, M. (1991). Convection et formations végétales au Cameroun. *Veille Clim. Satel.*, 39, 26–31
- Tsaléfac, M. et Dagonne, D. (1990). Convection, relief et pluviométrie au Cameroun en Mars et Octobre. *Veille Clim. Satel.*, 34, 13–23
- Tutin, C.E., White, L.J., Mackanga-Missandzou, A. et Fernandez-Puente, M. (1994). Coup de foudre fatal pour un seigneur de la forêt : observation d'un

- phénomène naturel au coeur de la Réserve de la Lopé, au Gabon. *Canopée, Bull. ECOFAC*, 1, 9
- Van der Hammen, Th. et Absy, M.L. (1994). Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 109 : 247–261
- Van Rompaey, R.S. (1993). *Forest gradient in West Africa : a spatial gradient analysis*. Doctoral Thesis, Wageningen Agric. Univ.
- Van Rompaey, R.S. (1994). *Rain forest Refugia in Liberia*. Proceedings AETFAT Conference, (Wageningen : Kluwer Academic Publications)
- Vernet, J.L., Wengler, L., Solari, M.E., Ceccantini, G., Fournier, M., Ledru, M.P. et Soubiès, F. (1994). Feux, climats et végétations au Brésil central durant l'Holocène : les données d'un profil de sol à charbons de bois (Salitre, Minas Gerais). *C. R. Acad. Sc., série II, Paris*, 319, 1391–1397
- Villiers, J.F. (1981). *Formations climatiques et rélictuelles d'un inselberg inclus dans la forêt dense camerounaise*. Thèse Université Paris VI
- Vincens, A. (1993). Nouvelle séquence pollinique du Lac Tanganyika : 30 000 ans d'histoire botanique et climatique du bassin nord. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 78, 381–394
- Vincens, A., Chalié, F., Bonnefille, R., Guiot, J. et Tiercelin, J.J. (1993). Pollen-derived rainfall and temperature estimates from Lake Tanganyika and their implication for Late Pleistocene water levels. *Quaternary Res.*, 40, 343–350. et 41, 253–254
- Vincens, A., Buchet, G., Elenga, H., Fournier, M., Martin, L., De Namur, C., Schwartz, D., Servant, M. et Wirrmann, D. (1994). Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C. R. Acad. Sc., série II, Paris*, 318, 1521–1526
- White, F. 1981. The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. *Afr. J. Ecology*, 19, 33–54
- White, F. (1983). *The vegetation of Africa*. Maps and Memoirs (Paris : UNESCO/AETFAT/UNSO)
- White, L.J. (1992). *Vegetation history and logging disturbance : effects on rain forest mammals in the Lope Reserve*. Ph. D. Thesis, University of Edinburgh
- White, L.J. (sous presse). Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae forest in the Lopé Réserve, Gabon. In Weber, White, Vedder et Simons-Morland (eds) *African rain forest ecology and conservation*. (Yale : Yale University Press)