

**V**ariabilité du climat  
et des régimes  
hydrologiques.....



**L**e rôle de l'hydrologie comme facteur structurant de l'écologie aquatique est maintenant reconnu (STATZNER et HIGHLER, 1986; JUNK *et al.*, 1989; LOWE-McCONNELL, 1987). On sait également qu'il est nécessaire de connaître l'histoire des milieux aquatiques pour interpréter correctement la composition actuelle des peuplements (LÉVÊQUE, 1997 a). Pour toutes ces raisons, les ichtyologistes accordent beaucoup d'attention aux conditions hydrologiques des milieux dans lesquels vivent les poissons. La variabilité hydrologique qui résulte de la répartition saisonnière des pluies ou la variabilité interannuelle des précipitations ont, en effet, des conséquences importantes sur la biologie des espèces et sur la dynamique des peuplements de poissons.

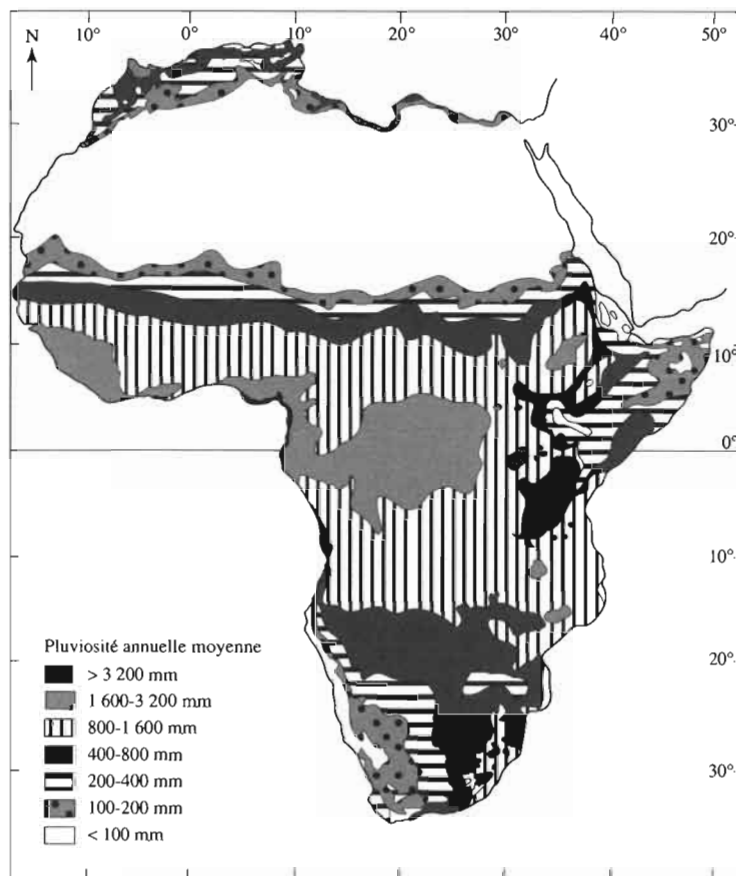
Les pluies sont inégalement réparties sur le continent africain (fig. 11). Schématiquement, la pluviosité annuelle est plus importante au niveau de l'équateur, et diminue vers les tropiques, avec cependant des variations locales qui peuvent être liées au relief ou à d'autres facteurs morphologiques.

L'existence et l'étendue des milieux aquatiques dépendent étroitement des conditions climatiques et notamment des bilans entre les apports et les pertes en eau, que ce soit au cours d'un cycle saisonnier ou dans une perspective à long terme à l'échelle géologique. Il en résulte une distribution très contrastée des milieux aquatiques, avec de vastes zones (40 à 50 % du continent) dans lesquelles le réseau hydrographique permanent superficiel est extrêmement réduit ou absent (voir fig. 7, p. 20).

### Variations saisonnières du climat et du débit des fleuves

Les caractéristiques du climat sont sous la dépendance de la circulation de masses d'air dont le moteur est le bilan d'énergie du système terre-atmosphère. L'équateur est une zone d'ascendance des masses d'air qui se refroidissent en s'élevant et retombent au niveau d'anticyclones subtropicaux pour converger ensuite de nouveau vers l'équateur, formant ainsi les alizés. L'équateur météorologique, ou zone de convergence des alizés, ne coïncide pas tout à fait avec l'équateur géographique, et se situe vers 5°N durant l'hiver boréal et vers 10°N durant l'été boréal.

Les pluies sont inégalement réparties au cours de l'année en fonction de la latitude. Au niveau de l'équateur, la pluie tombe toute l'année avec deux maxi-



**FIGURE 11**

Répartition de la moyenne annuelle des pluies (d'après BALEK, 1977).

mums, l'un en avril, l'autre en novembre. Au nord et au sud de l'équateur, le mode de distribution des pluies devient beaucoup plus saisonnier et on tend vers une saison des pluies unique. Au niveau des tropiques, la saison des pluies devient relativement courte, culminant en juillet-août dans l'hémisphère nord et en janvier-février dans l'hémisphère sud.

D'autre part, l'humidité relative de l'air diminue, alors que l'évaporation augmente considérablement lorsqu'on s'éloigne de l'équateur vers les tropiques.

Le débit des rivières varie considérablement en fonction de la distribution saisonnière des pluies et deux grands types de régime hydrologique, reconnus, reflètent étroitement le régime des pluies :

- le régime équatorial, caractérisé par un débit soutenu toute l'année, avec deux périodes de crue (fig. 12) ;
- le régime tropical, avec une seule période de crue plus ou moins étalée sur l'année.

Au sein de ce dernier, on distingue :

- le régime tropical de transition (intermédiaire entre le régime tropical et le régime équatorial), avec une période de hautes eaux plus importante que la période d'étiage (cas de la Sanaga au Cameroun ; fig. 12) ;

**FIGURE 12**

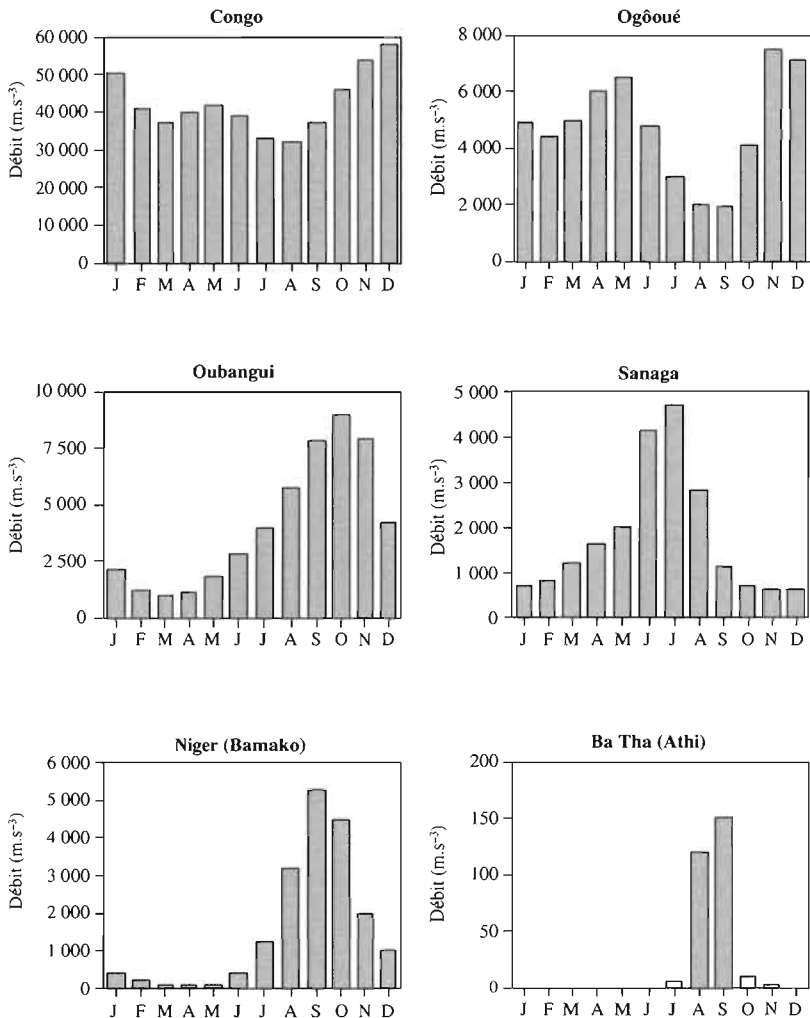
Comparaison du régime hydrologique de quelques rivières africaines (débits en  $m.s^{-3}$ ).

Type sahélien : Ba Tha à Athi (Tchad) (données Orstom).

Type tropical : Niger à Bamako (Mali) (données Orstom) ; Sénégal (moyenne 1903-1968, données Orstom).

Type tropical de transition : Sanaga à Édéa, Cameroun (d'après OLIVRY, 1986) ; Oubangui à Bangui, Centrafrique (données Orstom).

Type équatorial : Ogooué à Lambaréné, Gabon (données Orstom) ; Congo à Brazzaville (données Orstom).



► le régime de type tropical, avec une période d'étiage un peu plus importante que la période de crue (cas du Niger, par exemple ; fig. 12) ;

► le régime de type sahélien, dans lequel la période de crue est limitée à quelques mois dans l'année, alors que le débit est interrompu durant plusieurs mois (cas du Ba Tha à Athi, Tchad ; fig. 12). La situation extrême est celle de rivières en zone désertique qui ne coulent que de manière très occasionnelle, à la suite d'orages par exemple.

Si l'allure de la courbe des débits moyens des fleuves et des grandes rivières, qui cumulent les débits de plusieurs cours d'eau, est assez régulière au cours de l'année, les petites rivières au contraire sont caractérisées par des fluctuations importantes du niveau de l'eau au cours de la saison des pluies, fluctuations qui reflètent d'une certaine manière la distribution irrégulière des pluies.

Certaines rivières ont également des étiages plus ou moins prononcés, avec parfois des périodes durant lesquelles l'écoulement est interrompu. Ces rivières intermittentes, comme la Volta rouge au Burkina ou le Baoulé au Mali, n'offrent pas les mêmes conditions écologiques pour la faune aquatique que les rivières pérennes.

### Variabilité climatique et hydrologique à l'échelle de la décennie et du siècle

La forte variabilité interannuelle de l'importance et de la distribution des pluies, ainsi que ses conséquences sur le débit des fleuves, ont fait l'objet de nombreuses recherches, à la suite notamment de la sécheresse du Sahel qui s'est manifestée au début des années soixante-dix. Les hauteurs annuelles de précipitations dans les régions soudano-guinéennes montrent une tendance à la baisse particulièrement accusée dès 1968.

Cette raréfaction paraît se poursuivre sur une vingtaine d'années. Au cours des années quatre-vingt, l'extension de la sécheresse en Afrique centrale devient plus marquée et les grands fleuves de l'Afrique humide des zones tropicales et équatoriales sont à leur tour sérieusement affectés par des écoulements déficitaires. Si une amélioration récente a été constatée, elle reste encore très relative puisque les précipitations annuelles sont toujours déficitaires (OLIVRY *et al.*, 1995).

On dispose de données recueillies depuis le début du xx<sup>e</sup> siècle sur les débits de quelques grands fleuves sahélo-soudaniens comme le Sénégal, le Niger, le Nil (fig. 13), ainsi que de quelques séries portant sur plusieurs décennies pour d'autres fleuves.

Ces observations permettent de constater que la récente sécheresse observée dans le Sahel n'est pas un phénomène unique, mais que des situations similaires ont existé au cours du xx<sup>e</sup> siècle, en particulier au cours des années dix et des années quarante. Pour la période 1950-1990, la période la plus humide dans la région sahélienne a été observée entre 1951 et 1970, avec un maximum en 1962-1963 (MAHÉ, 1993 ; MAHÉ *et al.*, 1990). Les années les plus sèches ont été enregistrées durant la période 1980-1990, avec un minimum en 1983.

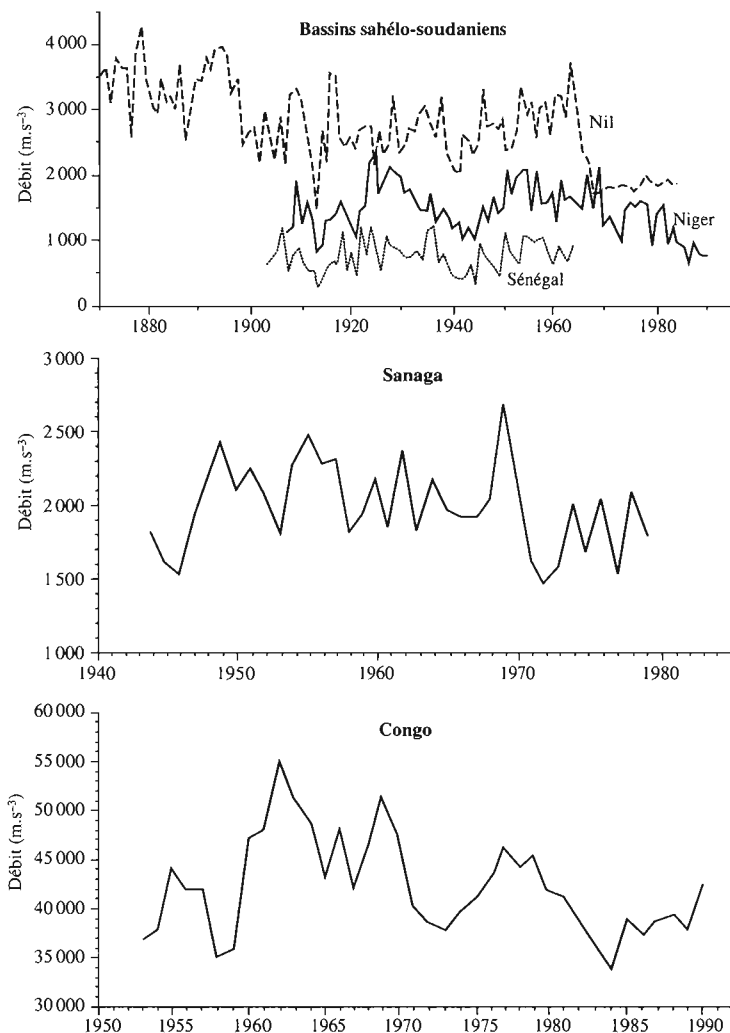
En ce qui concerne la zone équatoriale, le module interannuel du fleuve Congo est de 41 000 m<sup>3</sup>.s<sup>-3</sup> pour une période d'observation de 86 ans, avec des modules extrêmes allant de 55 200 m<sup>3</sup>.s<sup>-3</sup> en 1962 à 33 300 m<sup>3</sup>.s<sup>-3</sup> en 1984. Le fleuve a été relativement régulier sur toute la période antérieure à 1960, alors que la période 1960-1970 est marquée par des crues exceptionnelles en 1961, 1962 et 1969.

Les années soixante-dix sont proches de la normale avec cependant une période largement déficitaire, centrée sur 1972-1973, qui correspond chronologiquement au début de la sécheresse sahélienne. La période 1980-1990 connaît un appauvrissement général des écoulements, notamment en 1984 (OLIVRY *et al.*, 1995).

L'influence de la sécheresse sur le débit des fleuves africains ne se manifeste pas seulement par une diminution des débits de crue, mais également par une diminution des débits d'étiage, résultant d'une baisse des nappes phréatiques

**FIGURE 13**

Évolution du débit moyen de quelques grands fleuves africains au cours du xx<sup>e</sup> siècle (données Orstom).



qui ne sont plus alimentées de manière aussi abondante que par le passé. La dégradation de l'écoulement de certaines rivières tropicales, avec l'interruption plus fréquente et plus longue de l'écoulement en période d'étiage, a bien entendu des effets sur les peuplements de poissons.

Les variations à moyen terme des pluies et des apports des fleuves ont des conséquences importantes sur l'évolution de certains écosystèmes aquatiques continentaux comme le lac Tchad, et de manière générale pour les lacs endoréiques sans émissaires dont le bilan hydrologique dépend principalement des apports par ruissellement et de l'évaporation. Des changements spectaculaires de l'environnement aquatique ont ainsi été observés dans le lac Tchad durant la période 1965-1978, avec des conséquences importantes sur la biologie des espèces et la composition des peuplements ichtyologiques (CARMOUZE *et al.*, 1983; BÉNECH et QUENSIÈRE, 1989). La superficie du lac, d'environ 25 000  $km^2$  en 1965, n'était plus que de 5 000  $km^2$  au milieu des années soixante-dix,

**TARISSEMENT DES FLEUVES SAHÉLO-SOUDANIENS** (d'après OLIVRY *et al.*, 1995)

Les fleuves de la région sahélo-soudanienne présentent, après la crue annuelle et une décrue liée à la fin de la saison des pluies, une période de décroissement des débits correspondant à la vidange des nappes du bassin qu'on appelle tarissement. Ce dernier se traduit par une loi exponentielle :  $Q_i = Q_0 e^{-a(t_i - t_0)}$ , où  $Q_0$  est le débit au temps  $t_0$ ,  $Q_i$  le débit au temps  $t_i$ , et  $a$  un coefficient journalier, qui est fonction des caractéristiques physiques et géométriques des aquifères.

Sur le fleuve Sénégal, le coefficient de tarissement a été relativement stable depuis le début du siècle, avec des valeurs extrêmes oscillant entre 0,022 et 0,016. Depuis 1975, avec l'installation de la sécheresse, le coefficient de tarissement atteint

des valeurs de 0,04 en 1985. Une évolution similaire est observée sur le Niger ainsi que sur le Chari dont le coefficient de tarissement passe de 0,019 en moyenne pour la période 1933-1975 à 0,045 en période de sécheresse.

À la sécheresse climatique, qui se traduit par des débits annuels moins élevés, se surimpose donc une « sécheresse phréatique » résultant d'un appauvrissement des nappes phréatiques, lequel se traduit par une modification importante du régime de tarissement.

Si la sécheresse persiste, les réserves en eaux souterraines s'épuiseront et certains fleuves cesseront d'être pérennes. À la limite, ce schéma conduit au régime hydrologique des fleuves sahéliens et subdésertiques dont l'écoulement est intermittent et, à terme, aux réseaux hydrographiques fossiles du Sahara.

avec une diminution du niveau moyen de près de 3 m et le passage d'un système à dominante lacustre à un système de type marécageux. Une situation comparable a été observée pour le lac Chilwa qui s'est asséché en 1968, puis s'est remis en eau de 1969 à 1972 (KALK *et al.*, 1979). Le lac Naivasha (Kenya) a connu une période de bas niveaux entre 1945 et 1955 (fig. 14).

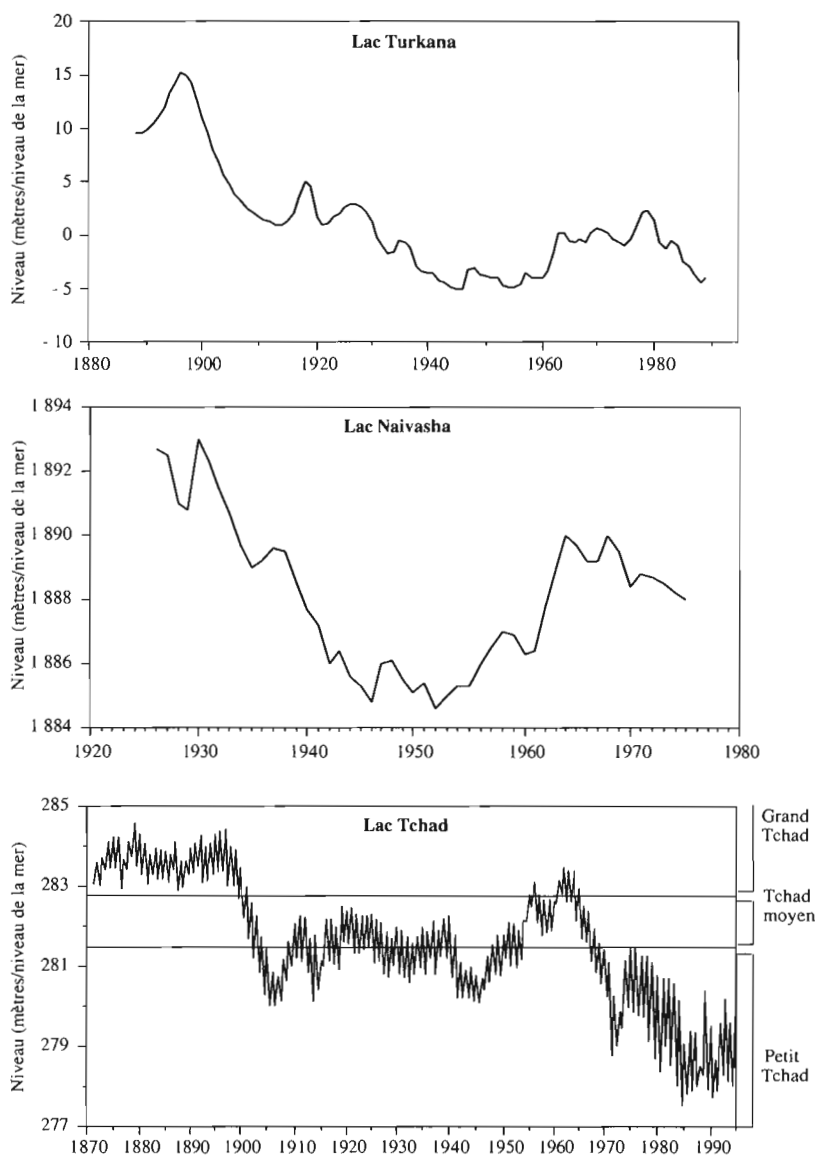
Des changements importants dans les niveaux lacustres ont également été observés pour d'autres lacs d'Afrique de l'Est. Ainsi, le niveau du lac Turkana a baissé de près de 15 m en un siècle (fig. 14). En revanche, le lac Victoria a connu de très hauts niveaux au milieu des années soixante. Le lac Malawi déborde chaque année dans le Zambèze via la rivière Shire, mais cette communication a été interrompue entre 1915 et 1935 alors que les pluies étaient à un niveau en dessous de la normale.

## Changements climatiques et hydrologiques à long terme

L'histoire à long terme de la pluviométrie et de l'évolution des milieux aquatiques peut être reconstituée de diverses manières (étude des sédiments, étude de diatomées fossiles, etc.) ou déduite à partir des fluctuations climatiques anciennes (paléoclimats) mises en évidence par les changements de la végétation terrestre. En particulier, les variations d'extension des forêts tropicales denses humides qui occupent des régions recevant au moins 100 mm de pluie chaque mois, et présentant une température moyenne annuelle de 24 °C sans gel, servent de traceur pour l'étude des changements climatiques à l'échelle géologique.

**FIGURE 14**

Changements dans le niveau du lac Turkana (KOLDING, 1989), du lac Naivasha (LITTERICK *et al.*, 1979) et du lac Tchad.



### CHANGEMENTS CLIMATIQUES À L'ÉCHELLE DES MILLÉNAIRES

Le niveau de la mer a commencé à remonter il y a 140 000 ans pour atteindre un maximum il y a 125 000 ans. Ce phénomène s'est accompagné d'une augmentation des températures et de la pluviosité, qui s'est traduite notamment par une phase humide majeure en plein cœur du Sahara (PETIT-MAIRE, 1994 ; LEROUX, 1994).



Après 115000 BP<sup>1</sup>, on observe une détérioration progressive du climat, avec des périodes de dégradation puis de régénération de l'environnement terrestre qui varient beaucoup selon la latitude. On connaît peu de chose sur la période comprise entre 100000 et 50000 BP. Une phase aride a été observée au Niger entre 50000 et 40000 BP, suivie jusqu'à 20000 BP par deux épisodes humides. En Afrique, durant la période 25000 à 22000 BP, le climat a été chaud et humide, avec une température et une pluviosité légèrement supérieures à celles que nous connaissons actuellement.

Le dernier maximum glaciaire s'étend en Afrique de 18000 BP à 15000 BP. La situation est caractérisée par une baisse d'ensemble de la température moyenne, estimée à 8 °C par rapport à l'actuelle pour toute l'Afrique septentrionale (FRENZEL *et al.*, 1992), et un froid plus accentué sur les marges nord et sud de l'Afrique. Le niveau de l'océan est à 130 m sous le niveau actuel. Au Sahara, les hauts reliefs des massifs centraux, Hoggar et Tibesti, reçoivent des précipitations relativement élevées. En revanche, les zones de basse altitude s'assèchent, ainsi que les zones subsahariennes. La diminution générale de la pluviosité s'accompagne d'une baisse du niveau des lacs et le Tchad disparaît aux environs de 15000 BP. Les systèmes fluviaux sont désorganisés. Ainsi, le Niger est arrêté par les dunes dans son delta intérieur et celles-ci envahissent également la basse vallée du Nil après 17000 BP.

En Afrique de l'Est, le lac Tanganyika connaît une phase de régression de 17000 à 12500 BP, avec une exondation quasi totale de la partie sud et une baisse du niveau de près de 300 m par rapport au niveau actuel (TIERCELIN *et al.*, 1988). Le lac Victoria a connu peu avant 40000 BP des conditions similaires à celles que nous connaissons actuellement. Son niveau le plus bas (75 m sous le niveau actuel) se situerait entre 14700 et 13700 BP (STAGER *et al.*, 1986). Il est alors salé et sans exutoire, et n'occupe plus qu'une petite surface. JOHNSON *et al.* (1996) estiment même que le lac Victoria était asséché il y a 17 000 ans, ce qui rend quelque peu perplexes les ichtyologistes qui s'intéressent aux centaines d'espèces de Cichlidae endémiques du lac et à leurs origines. S'il en était ainsi, les centaines d'espèces endémiques auraient évolué depuis 12 400 ans, date de la remise en eau du lac Victoria qui se déverse de nouveau dans le Nil vers 12000 BP.

De manière générale, durant la dernière période glaciaire, la végétation s'est fortement dégradée sur le continent africain, avec une quasi-disparition de la forêt dense qui ne subsiste que sur certains sites abrités, au bénéfice des formations de savane et de steppe, et une extension considérable des édifices dunaires, surtout dans le Sahara. Autour du lac Barombi-Mbo (Cameroun), la forêt a subsisté sous forme d'îlots dans un environnement semi-aride (GIRESSE *et al.*, 1994), mais de manière générale le milieu forestier dense est remplacé par des prairies de montagne qui s'installent à des altitudes plus basses de 800 à 1 000 m, sur les plateaux Bamiléké (MALEY, 1987), ce qui correspond à une baisse de température d'environ 5 à 6 °C. Dans le bassin du Congo, les savanes progressent au détriment des forêts denses humides qui ne subsistent que dans quelques refuges (hautes terres, bordure des cours d'eau) (COLYN, 1987). Ces changements des conditions climatiques et de l'environnement terrestre (fig. 15) ont eu sans aucun doute une influence sur les systèmes aquatiques et les peuplements de poissons, mais nous manquons malheureusement d'informations précises sur ce point.

### NOTE 1

BP : « Before Present » : nombre d'années avant la période actuelle.

### UNE FAUNE RELICTE DANS LE SAHARA

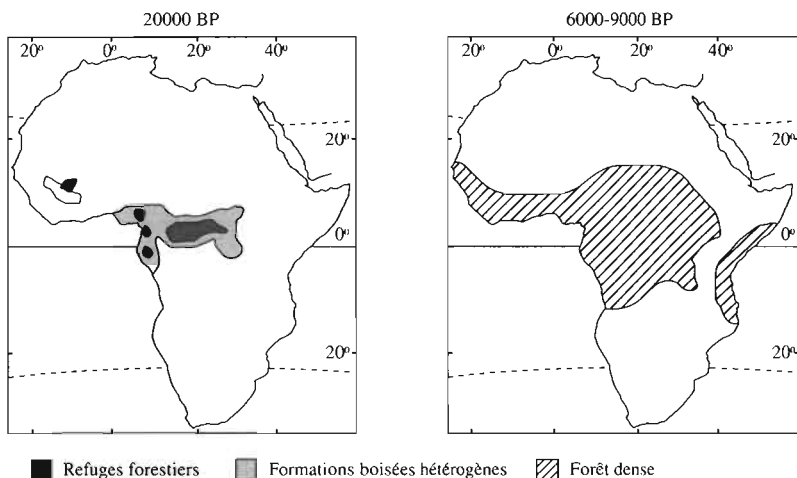
Depuis le début du siècle, de nombreux voyageurs ont ramené des poissons capturés dans les petites collections d'eau du Sahara (gueltas, oueds). Une quinzaine d'espèces ont ainsi été identifiées (LÉVÊQUE, 1990), comprenant plusieurs *Barbus* (*B. apleurogramma*, *B. bynni occidentalis*, *B. deserti*, *B. macrops*, *B. pobeguini*), deux espèces de *Labeo* (*L. niloticus* et *L. parvus*), *Raiamas senegalensis*, deux espèces de *Clarias* (*C. anguillaris*, *C. gariepinus*), un Cyprinodontidae (*Epiplatys spilargyreus*) et trois Cichlidae (*Hemichromis bimaculatus*, *Sarotherodon galilaeus*, *Tilapia zillii*). C'est dans la région Ennedi-Tibesti qu'a été collecté le plus grand nombre d'espèces, mais des poissons vivants ont été capturés dans l'Adrar de Mauritanie, le Hoggar, le Tassili N'Ajjer.

Presque toutes les espèces, à l'exception de *B. apleurogramma* et *B. deserti*, sont présentes dans les bassins nilo-soudaniens situés plus au sud. Il est maintenant bien établi que ces espèces sont des relictives d'une époque pluvieuse durant laquelle les bassins du Tchad et du Niger s'étendaient beaucoup plus au nord (SERVANT, 1973 ; TALBOT, 1980). Les populations actuelles ont été isolées il y a environ 5 000 à 6 000 ans. *B. apleurogramma* n'est connu actuellement que du lac Victoria et de ses affluents. Il s'agit probablement d'une espèce relictive d'une faune plus ancienne qui s'étendait plus au nord et qui aurait en partie disparu à la suite des nombreux changements climatiques qui ont affecté cette région depuis plus de 2 millions d'années. *B. deserti* quant à lui a été trouvé sur les versants du Tassili et en Libye.

L'humidité a de nouveau augmenté il y a environ 12 000 ans. L'optimum climatique holocène, qui s'étend schématiquement de 9000 à 6000 BP, est caractérisé par un réchauffement général. La forêt réapparaît brusquement au Ghana vers 9000 BP, en même temps que régresse l'élément montagnard.

La reconquête par la forêt de l'Afrique occidentale et du bassin du Congo se serait réalisée à partir des refuges en moins d'un millénaire (fig. 15). Il y a une augmentation de la pluviosité et une hausse consécutive du niveau des lacs. Le Sahara est particulièrement bien arrosé et parsemé de lacs et de marécages très nombreux (PETIT-MAIRE, 1991 ; PETIT-MAIRE *et al.*, 1994). Le lac Taoudeni, au nord du Mali, connaît son maximum d'expansion vers 8000 BP, et le Niger étend son delta intérieur au nord de Tombouctou. Les tributaires sahéliens du

**FIGURE 15**  
Variations de l'extension de la forêt tropicale humide au cours du dernier cycle glaciaire (d'après LÉROUX, 1994).



**LES SÉDIMENTS DES LACS ENREGISTRENT L'HISTOIRE CLIMATIQUE**

L'étude des sédiments lacustres permet de recueillir des informations relatives aux caractéristiques des écosystèmes aquatiques à différentes périodes historiques et d'en déduire des informations sur la variabilité des conditions climatiques.

Dans une carotte réalisée dans les sédiments du lac Tritrivakely à Madagascar, GASSE *et al.* (1994) et SIFEDDINE *et al.* (1995) ont mis en évidence une succession de milieux très différents.

Il y a 36 000 ans, le climat est humide, le lac est rempli d'eau et la sédimentation organique est due principalement au phytoplancton.

Entre 36000 et 20000 BP, il y a aridification progressive des conditions climatiques et colonisation du fond du lac par une végétation de tourbière qui traduit une baisse importante du niveau.

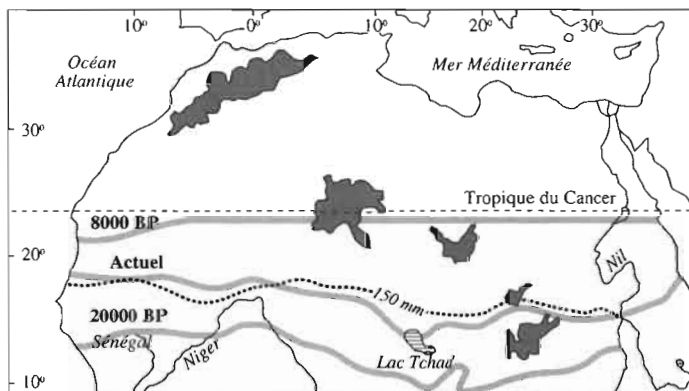
Il y a environ 20 000 ans, durant le dernier maximum glaciaire, la production biologique est très faible, avec une quasi-absence de diatomées et de plantes aquatiques dans les sédiments, ce qui suggère des périodes partielles d'assèchement. Les conditions favorables à la vie aquatique s'installent de nouveau vers 14500 BP avec la présence d'une matière organique dérivée du phytoplancton en grande abondance. Le climat redevient humide avec un maximum entre 9000 et 6000 BP.

La période de 6000 BP à l'époque actuelle débute par l'existence d'une tourbière, ce qui suppose une période d'assèchement. Celle-ci est suivie par une période humide qui se manifeste par une sédimentation de type lacustre, pour se terminer par la tourbière actuelle qui paraît liée au comblement progressif du lac.

Niger, du Sénégal et du Tchad ont un écoulement quasi permanent (TALBOT, 1980) et le Nil a un débit trois fois plus élevé que l'actuel. Les lacs Ziway, Langano, Abiyata et Shala, dans le Rift éthiopien, ne forment qu'un seul lac et le lac Ahabé, dans la dépression Dankali, est à 160 m au-dessus de son niveau actuel (GASSE *et al.*, 1980). En Afrique australe, la période de 10000 à 8000 BP semble également avoir été un optimum climatique.

Après la phase humide, la pluviosité diminue sur le Sahara mais le climat reste relativement humide jusque vers 4500 BP, qui marque un nouveau changement climatique en Afrique, avec une aridification au niveau du Sahara et un déclin des conditions hydrologiques. Il semble que l'évolution du climat tende actuellement vers un scénario froid, avec une baisse de la température globale d'environ 0,01 °C par siècle.

Au cours des derniers 20 000 ans, la position de la limite Sahara-Sahel a donc connu des fluctuations importantes liées aux variations climatiques (fig. 16).



**FIGURE 16**  
Déplacements de la limite Sahara-Sahel au cours des 20 000 dernières années (d'après PETIT-MAIRE, 1994).

## CHANGEMENTS CLIMATIQUES A L'ÉCHELLE DU MILLION D'ANNÉES

À l'échelle du continent africain, la répartition géographique des grands ensembles végétaux, telle que nous l'observons actuellement, date d'environ 14 millions d'années, c'est-à-dire de l'époque de la mise en place du continent africain dans sa position géographique actuelle. Auparavant, l'Afrique était située plus au sud, de telle sorte que l'équateur passait au niveau du Sahara actuel, et, il y a 60 millions d'années, la forêt dense humide occupait tout le nord de l'Afrique jusqu'aux côtes de la Méditerranée (fig. 17).

Il y a environ 6 millions d'années, le climat de la terre a subi des modifications importantes connues sous le nom de crise « messinienne », liée à l'extension de la glaciation antarctique. La première des grandes périodes arides, marquée en Afrique par l'extension des savanes, date de 2,5 millions d'années. À la même époque, on enregistre les signes d'un refroidissement important qui accompagne la mise en place d'une calotte glaciaire dans l'hémisphère nord.

À partir de cette période, le climat global connaît une répétition des cycles glaciaires/interglaciaires, avec une périodicité d'environ 40 000 ans entre 2,5 et 0,7 million d'années et de 100 000 ans pour la dernière période de 700 000 ans. Les périodes glaciaires coïncident avec le développement d'un climat aride en Afrique, et la plus récente a connu son apogée il y a 20 000 ans au moment de l'extension majeure de la calotte polaire. On a pu montrer que ces périodes glaciaires avaient duré en moyenne dix fois plus longtemps que les périodes interglaciaires. Il en résulte que les périodes de sécheresse tropicale ont, dans le passé, duré dix fois plus longtemps que les périodes humides.

L'histoire paléoclimatique au cours des trois derniers millions d'années témoigne ainsi d'une alternance de périodes sèches et humides qui a remanié en permanence les écosystèmes aquatiques (BONNEFILLE, 1993). La récente sécheresse du Sahel n'a donc rien d'exceptionnel, et s'inscrit dans cette variabilité du climat, sans que l'on sache encore s'il s'agit d'événements de longue ou de courte durée.

**FIGURE 17**  
Répartition  
des grands  
ensembles végétaux  
à l'ère tertiaire  
(d'après BONNEFILLE,  
1993).

