

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.

J. MALEY¹, G. CABALLE² et P. SITA³

RESUME : La station de Kouyi, située vers 600-700 m d'altitude sur le flanc congolais du massif du Chaillu, est caractérisée par un peuplement résiduel de *Podocarpus latifolius*, arbre montagnard qui vit habituellement en Afrique tropicale au-dessus de 1500 m d'altitude. Sa permanence à Kouyi est due probablement d'une part aux conditions climatiques, avec en particulier une nébulosité assez élevée une grande partie de l'année, ce qui est une caractéristique habituelle du climat montagnard, et d'autre part à un facteur de compétition édaphique, lié à la quasi-absence de sol sur ce site, empêchant l'implantation de la forêt environnante. Une première liste de plantes collectées sur ce site est commentée : on y note aussi trois autres taxons montagnards, dont surtout *Rapanea melanophloeos* et *Ocotea gabonensis*.

La présence de *Podocarpus latifolius* à basse altitude est une confirmation importante de l'extension en plaine des végétations montagnardes durant les périodes froides du Quaternaire. Ce site est aussi un jalon important sur une voie de migration possible entre l'Afrique orientale et les montagnes du Cameroun.

Les analyses polliniques effectuées sur quelques sédiments actuels de ce site montrent que cette méthode fournit une image fidèle de la végétation locale et régionale.

I - INTRODUCTION

Dans les études sur les paléoenvironnements quaternaires, les témoignages des changements passés sont à rechercher non seulement dans les dépôts géologiques (données sédimentologiques, polliniques, diatomologiques, etc.), mais aussi dans la répartition actuelle des flores et des faunes.

Il est évident que de rencontrer, par exemple, une plante montagnarde vivant habituellement au-dessus de 1500 m, dans une station isolée à basse altitude, est un fait apparemment anormal. La présence de cette plante ne pourra s'expliquer que dans le cadre d'un paléoenvironnement très différent de l'actuel.

Tel est le cas d'un peuplement de *Podocarpus latifolius* (Thunb.) R Br. ex Mirb. (syn. *P. milanjanus* Rendle) que l'un de nous (P. Sita) a découvert en 1974 dans une station isolée sur le flanc méridional congolais du Massif du Chaillu, vers 600-700 m d'altitude, à environ 7 km au nord du village de Kouyi (fig. 1). Les plus proches peuplements de cet arbre montagnard se rencontrent, d'une part à environ 900 km vers le nord, sur les montagnes de l'Ouest Cameroun (Mt. Koupé, entre 1600 et 2000 m : Letouzey, 1968) et d'autre part à environ 1150 km vers le sud, sur les montagnes de l'Angola occidentale (Mt. Moco, vers 2500 m : White, 1978) (fig. 4).

II - GEOMORPHOLOGIE ET CLIMATOLOGIE

a) Géomorphologie (fig. 2).

Le Massif du Chaillu est une vaste croupe qui culmine entre 1100 et 1200 m. Il est constitué d'un cœur en roches cristallines, entouré d'enveloppes gréseuses d'âge Précambrien. L'érosion a découpé cet ensemble en paliers successifs, formant des surfaces que Petit (1975) a

1. Palynologue ; Laboratoire de Palynologie ORSTOM-CNRS, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.
2. Botaniste ; Laboratoire de Botanique, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, 163 rue A. Broussonnet, 34000 Montpellier, France.
3. Botaniste ; ORSTOM, B.P. 181, Brazzaville, Congo.

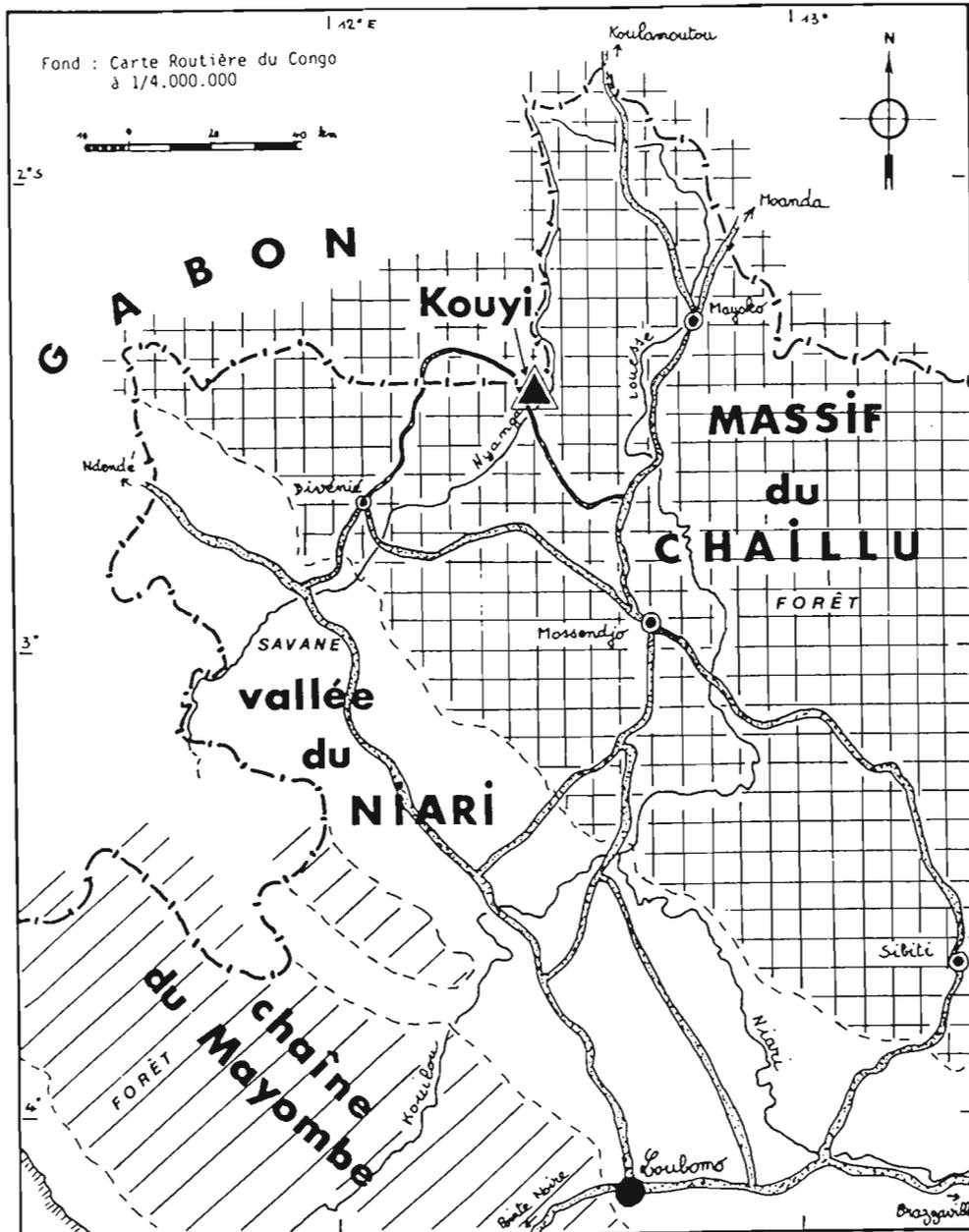


Figure 1 : Carte de situation. Le Congo occidental, du massif du Chaillu à la mer. Localisation du site de Kouyi.

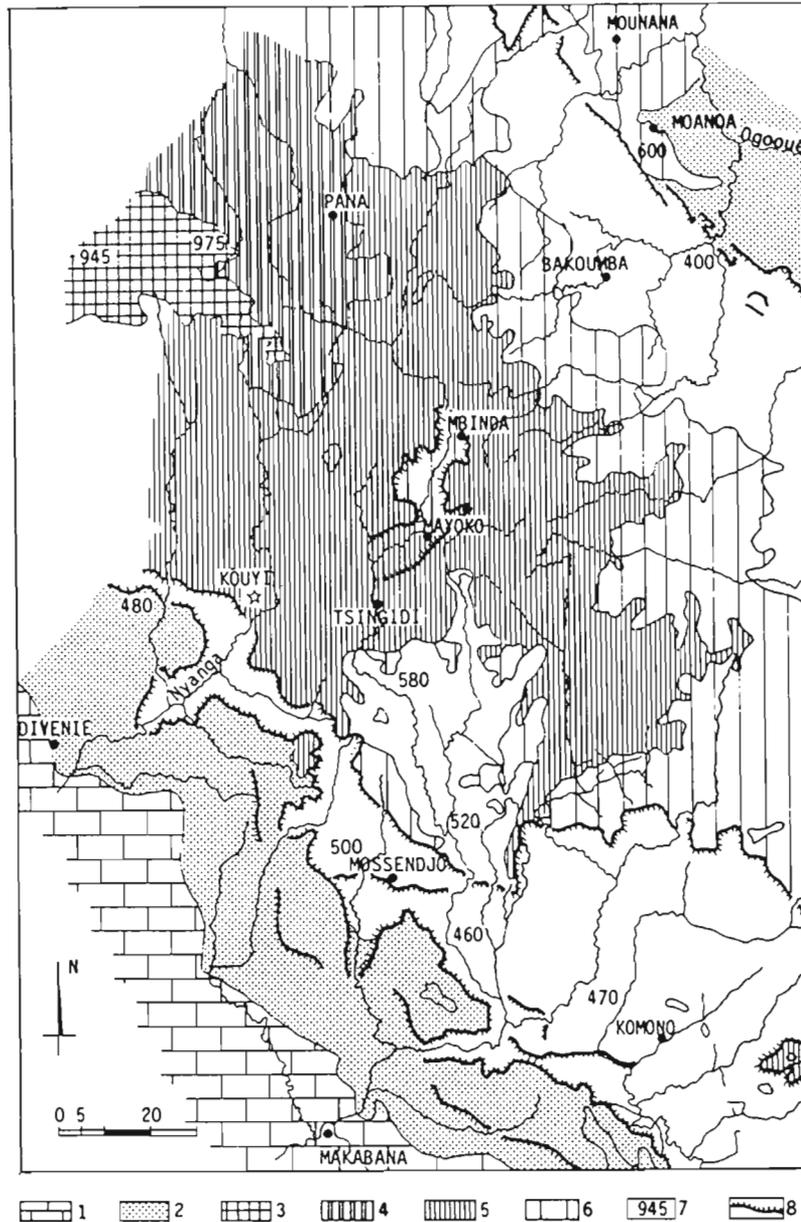


Figure 2 : Carte géomorphologique de la partie méridionale congolaise du Massif du Chaillu et de sa périphérie. (Adapté de Petit, 1975, fig. 34) ; 1 : série schisto-calcaire précambrienne ; 2 : grès précambriens ; 3 : Niveau supérieur proche de 950 m ; 4 : Niveau de 800-850 m ; 5 : Niveau de 700-750 m ; 6 : Niveau de 600-640 m ; 7 : points cotés ; 8 : lignes de relief.

défini ainsi : entre 400 et 500 m des basses terres au pied des côtes gréseuses, puis une succession de niveaux étagés, taillés dans le cristallin et séparés par des talus, situés vers 520-550 m, 600-650 m, 720 m, 800 m et enfin 900 m. Le site de Kouyi se situe sur un plateau appartenant au second niveau, vers 600-650 m. Ce niveau a été entaillé par un réseau assez complexe de vallées profondément encaissées. Le site où ont été observés les *Podocarpus* est constitué par deux grands plateaux cuirassés, le bowal* de Mboumba au sud et le bowal de Missanda au nord. Le cuirassement*, qui est une caractéristique de ce second niveau, se développe ici sur une épaisseur de 5 à 15 m.

L'érosion, associée à des phénomènes de dissolution, a provoqué en surface de ces plateaux la formation de petites dépressions, comparables aux dolines des pays calcaires, de quelques mètres à quelques dizaines de mètres de diamètre. En saison des pluies, ces dolines se remplissent puis évacuent leur trop-plein d'eau par des déversoirs qui s'écoulent en surface du plateau, formant un réseau de canaux plus ou moins larges, reliant plusieurs dépressions entre elles.

b) Climatologie

Afin d'essayer de comprendre comment cet arbre montagnard peut actuellement subsister à basse altitude, il est nécessaire d'avoir tout d'abord des informations assez précises sur le climat de cette région. Les éléments climatiques principaux sont la pluviosité, la température et la nébulosité.

— La pluviosité

Les données disponibles pour cette région du Chaillu méridional ont été rassemblées par Petit (1975) qui a utilisé en particulier les données des stations météorologiques de Divénié, Tsingidi et Mbinda (fig. 2) qui sont les plus proches de Kouyi et à des altitudes voisines pour Tsingidi et Mbinda. Il apparaît ainsi que la pluviométrie du secteur de Kouyi est comprise en moyenne entre 1800 et 1900 mm par an (Petit, 1975). A une longue saison des pluies, allant d'octobre à mai, succède une saison "sèche" de 4 mois, de juin à septembre, de pluviométrie mensuelle inférieure à 50 mm.

— La température

D'après les informations recueillies par Petit (1975) pour l'ensemble du Chaillu, durant la saison des pluies, la température moyenne est de 25°C. Pendant la saison sèche, celle-ci s'abaisse de 2° à 4°C et probablement plus

sur les parties les plus hautes pour lesquelles on manque de données.

— La nébulosité (d'après ORSTOM, 1969 ; Saint-Vil, 1977 ; Samba-Kimbata, 1978 ; Leroux, 1983 ; Maley, 1987).

Ce facteur est un élément important du climat, non seulement pour le Bas-Congo, mais aussi pour tout le Gabon voisin (Saint-Vil, 1977) ; il permet de comprendre l'évolution de la pluviosité et de la température. En effet, sur ces régions, les couvertures nuageuses sont relativement abondantes durant les deux saisons : 5 à 6 octas* en moyenne pendant la saison des pluies et 5 à 7 octas en saison sèche, d'après Saint-Vil (1977) pour le sud du Gabon tout proche.

Pour comprendre ce paradoxe, il faut rappeler succinctement les caractéristiques principales des nuages de la saison des pluies et de la saison sèche.

- La saison des pluies est dominée par des nuages cumuliformes, nuages à grand développement vertical, mais à durée de vie assez courte. Entre le passage des cumuliformes l'ensoleillement est important, ce qui explique les températures élevées de cette période.

- La saison sèche, de juin à septembre, survient au moment où baisse la température de surface de la mer. Ce phénomène joue ici un rôle capital : en effet, lorsque cette température devient inférieure à celle du flux de mousson, le refroidissement par la base provoque la stabilisation de ce flux, ce qui entraîne la formation de nuages stratiformes. Une caractéristique de ces nuages est leur évolution très lente qui se traduit par leur incapacité à produire des pluies (la taille des gouttelettes reste trop faible pour être entraînées vers le sol par la gravité : cf. Maley, 1981, 1982). Ces nuages présentent donc une grande stabilité qui est renforcée par des conditions anticycloniques d'altitude qui s'avancent vers le nord durant l'hiver austral. Poussés par les vents, ces nuages vont pouvoir s'étendre très loin des côtes. Des perturbations localisées du flux, liées surtout à l'orographie, vont permettre parfois la formation de faibles pluies, de type crachin. De plus, les brouillards sont aussi très fréquents durant cette période.

La première conséquence est donc une quasi absence des pluies. La seconde conséquence, tout aussi importante, qui résulte de ce manteau nuageux quasi permanent, est une forte diminution de la radiation solaire au sol, d'où un abaissement très net de la température. Une autre conséquence, qui découle de la seconde est une évaporation réduite. Tout ceci permet le maintien d'une humidité atmosphérique importante,

supérieure en moyenne à 80 %, bien que les pluies soient nulles à très faibles. C'est finalement ce dernier facteur qui autorise la permanence de la forêt, car sans cette humidité atmosphérique élevée, une saison sèche de 4 mois conduirait inéluctablement à l'établissement de savanes. A la limite, on pourrait dire que la forêt de ces régions est une "forêt de nuages", tout au moins durant les 4 mois de la saison sèche.

III - ETUDE PRELIMINAIRE DE LA VEGETATION

La partie orientale du Massif du Chaillu, dans le secteur frontalier gabonais proche de Kouyi, est couverte par une forêt dense humide à tendance semi-caducifoliée, caractérisée par des Myristicaceae, ainsi que par *Terminalia superba* (Limba) et *Aucoumea klaineana* (Okoumé) (Caballé, 1978). Mais lorsqu'on atteint le rebord du plateau de Mboumba, on constate que cette forêt n'est présente que sur les versants et dans les vallées environnantes. Le plateau cuirassé est occupé par deux autres types de formation végétale (fig. 3) :

— une savane herbeuse parsemée de rares arbustes

— et dans cette savane des îlots forestiers à physionomie différente de la forêt dense environnante. Les arbres sont beaucoup moins hauts, 10 à 20 m au maximum, avec un aspect "tourmenté" caractéristique.

a) La savane

La présence de nombreuses savanes incluses dans le massif forestier congolo-gabonais est un phénomène maintenant bien connu depuis les travaux de Koechlin (1961, 1962) puis Descoings (1974, 1975) et Makani (1973), pour ne citer que les principaux auteurs. D'un point de vue floristique, ces savanes sont relativement pauvres. La flore herbacée, largement dominée par les Gramineae, comporte par exemple pour les bowé de Mboumba et Missanda, près de Kouyi (récolte et détermination de P. Sita) : *Loudetiopsis glabrata*, *Hyparrhenia diplandra*, *Panicum griffonii*, *Scleria lagoensis*, *Sorghastrum* sp..

La flore arbustive est très pauvre, elle comprend essentiellement des Euphorbiaceae avec *Hymenocardia acida* et *Bridelia ferruginea* et des Rubiaceae avec *Crossopteryx febrifuga* et *Nauclea latifolia* (Koechlin, 1961).

Toutefois si ces savanes sont bien inventoriées et décrites, les raisons de leur enclavement en forêt sont mal connues. Dans deux articles synthétiques, Aubréville (1962, 1967) a bien résumé les données botaniques et écologiques majeures et les hypothèses en présence, particulièrement dans son article de 1967 à propos des "étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon". Effectivement ces savanes sont étranges car elles baignent dans un climat général tout à fait favorable, semble-t-il, à la grande forêt équatoriale qui les entoure de toute part. Les caractéristiques principales de ce climat sont comparables à celles qui règnent du Bas-Congo au nord du Gabon et qui ont été rappelées ci-dessus. Aubréville, comme il l'explique lui-même, avait été un temps tenté par une explication purement anthropique, mais il rejette finalement cette hypothèse (1962, p. 34-37), en observant surtout les surfaces considérables occupées par ces savanes et en même temps la très faible densité des populations humaines. Il conclut (1967, p. 22) que "sa préférence irait à la thèse d'une forêt en extension réoccupant un territoire perdu au cours d'une péjoration climatique du Quaternaire récent" (voir également Schwartz et al., p. 314, et Foresta, p. 326 de cet ouvrage).

b) Les îlots forestiers

Le caractère exceptionnel du site de Kouyi réside surtout dans la flore des îlots forestiers, puisque ce sont eux qui comportent des *Podocarpus latifolius*. Cet arbre est le plus souvent situé en bordure de ces îlots forestiers. Toutefois quelques *Podocarpus*, ont été observés à l'intérieur des îlots. Cet arbre ne semble pas être en situation précaire car, d'une part on observe fréquemment de nombreux jeunes aux pieds des adultes et d'autre part ces derniers atteignent facilement 10 à 15 m de haut. Le plus gros pied rencontré faisait entre 25 et 30 cm de diamètre. Ces caractéristiques, en particulier pour la hauteur, sont celles qu'on rencontre dans des peuplements montagnards bien différenciés tels ceux du Mont Oku dans l'Ouest Cameroun.

Les îlots forestiers s'installent autour des plus larges dolines, au centre desquels subsistent des mares. A noter que les îlots boisés sont sur leurs lisières externes (côté savane) et internes (côté plan d'eau), particulièrement riches en lianes ligneuses (Pl. I), avec plusieurs familles : Menispermaceae, Loganiaceae, Hippocrateaceae, Icacinaceae, Asclepiadaceae, etc., ce qui dénote une végétation à "équilibre dynamique" précaire (cf. Caballé, 1986, pp. 137-139). L'un de nous (P. Sita) a effectué une importante collecte d'échantillons d'herbier parmi les arbres et arbustes de ces îlots. Les espèces déterminées par P. Sita sont classées ci-dessous, à l'exclusion du

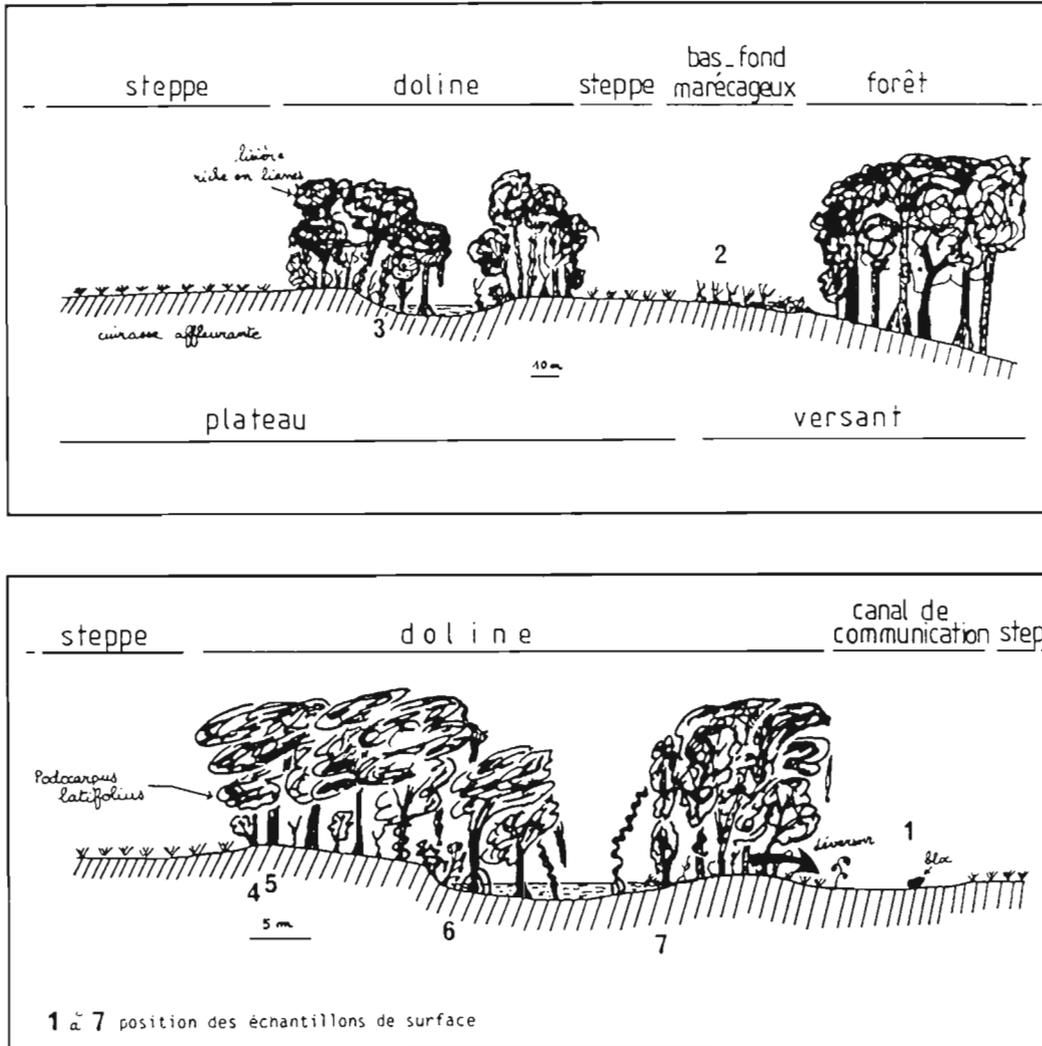


Figure 3 : Le site de Kouyi. Les différents types de végétation en une perspective schématisée. Les chiffres correspondent à la position des échantillons prélevés pour l'étude de la pluie pollinique actuelle (par. V).

Podocarpus, par ordre d'importance des familles (le nombre de taxons récoltés est indiqué entre parenthèse), accompagnées de leurs préférences stationnelles, telles qu'elles ont pu être relevées dans des flores du Gabon (Publication du Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris), du Congo (Koechlin, 1961 ; Makany, 1973) et du Cameroun (Letouzey, 1968, 1985 et commun. pers.). Les regroupements suivants ont été faits : (R), Milieux forestiers marécageux, ripicoles* littoraux, etc.; (FS), Forêt Sempervirente*; (FC), Forêt Semi-Caducifoliée*; (S), Plantes saxicoles*; (P), Plantes pionnières, s. lato ; (M), Plantes Montagnardes.

Annonaceae (9)

- *Artabotrys aurantiacus* Engl.; (R), Liane à crochets, forêt ou frange forestière ripicole
- *Enantia chlorantha* Oliv.; (FC), arbre de la Forêt Semi-Caducifoliée et, en Forêt Sempervirente, de l'étage dominé.
- *Friesodielsia enghiana* (Diels) Verdc.; (FC), Liane en Forêt Semi-Caducifoliée et liane à axes irritables en Forêt Sempervirente.
- *Monanthes cauliflora* (Chiop) Verdc.; (FS), Liane à axes irritables en Forêt Sempervirente.
- *Monanthes oligandra* Exell; (P), Arbuste ou

- liane de recru forestier (Cabinda).
 — *Uvaria brazzavillensis* A. Chev.; (FS), Arbuste de sous-bois, Forêt Sempervirente à *Parinari excelsa* sur Plateaux Batéké.
 — *Uvaria Poeggei* Engler et Diels; (FS), Liane en lisière de Forêt Sempervirente.
 — *Xylopia aethiopica* (Dunal) A. Rich.; (P), Arbre pionnier de Forêt Dense Humide.
 — *Xylopia wilwerthii* Th. Dur.; (FS), Arbre de la Forêt Sempervirente à *Parinari excelsa* sur Plateaux Batéké.

Caesalpinaceae (5)

- *Berlinia congolensis* (Bak.f.) Keay ; (R), Arbre ripicole en Forêt.
 — *Baphiopsis parvifolia* Benth. et Bak. ; (S), Arbuste saxicole en Forêt
 — *Microberlinia brazzavillensis* A. Chev. ; (R), Arbre sur sol sableux ; au Gabon en bordure de la lagune de Fernan Vaz.
 — *Monopetalanthus longiracemosus* A. Chev. ; (FS), Arbre abondant en Forêt Sempervirente des Monts de Cristal, Gabon.
 — *Monopetalanthus* sp.

Euphorbiaceae (5)

- *Alchornea floribunda* Müll. Arg. ; (FS), Arbuste abondant en sous-bois de Forêt Sempervirente.
 — *Bridelia micrantha* (Hochst.) Baill. ; (P), arbre de recru en Forêt Semi-Caducifoliée.
 — *Duvigneaudia inopinata* (Praim) J. Léonard ; (FS), arbre de Forêt Sempervirente, Congo.
 — *Hymenocardia ulmoides* Oliv. ; (S), arbuste saxicole en forêt, fréquent en lisière.
 — *Macaranga monandra* Müll. Arg. ; (P), arbre de recru forestier.

Rubiaceae (3)

- *Hymenodictyon floribundum* (Steud. et Hochst.) B.L. Robinson ; (M), Arbuste saxicole en Forêt et Savane, fréquent en zone montagnarde.
 — *Gaertnera longevaginalis* (Schweinf. ex. Hiern) Petit; (R), Arbuste ripicole et sur terrain marécageux en forêt.
 — *Tarenna laurentii* (De Wild.) Garcia ; (P), Arbuste de lisière forestière.

Loganiaceae (3)

- *Anthocleista obanensis* Wemham (FS), Liane en Forêt Sempervirente.
 — *Strychnos densiflora* Baill. ; (R), Liane de forêt ripicole.
 — *Strychnos ngouniensis* Pellegr. ; (FS), Liane en Forêt Sempervirente.

Apocynaceae (2)

- *Picralima nitida* (Stapf) Th. et H. Dur. ; (FS), Arbre de Forêt Sempervirente.
 — *Voacanga chaloitana* Stapf. ; (FC), Arbre de Forêt Semi-Caducifoliée, Plateaux Batéké.

Melastomataceae (2)

- *Memecylon lateriflorum* (G. Don) Brenan ; (P.), Arbuste pionnier sur inselberg, parfois en forêt ripicole.
 — *Spatandra blackeoides* (G. Don) Jacq. Fél. ; (R), Arbuste dans forêt littorale et en arrière mangrove.

Papilionaceae (2)

- *Baphia laurifolia* Baill ; (R), Arbuste de forêt littorale et marécageuse.
 — *Dalbergia saxatilis* Hook. f. ; (S), soit arbuste saxicole en savane et liane à vrilles, soit arbuste en Forêt Dense Humide ou forêt ripicole; il pourrait s'agir d'écotypes.

Acanthaceae

- *Thomandersia hensii* De Wild. et Th.Dur. ; (R), Arbuste en forêt ripicole ou Forêt Semi-Caducifoliée.

Araliaceae

- *Schefflera barteri* (Seem.) Harms; (M), Arbuste saxicole ou épiphyte, à tendance montagnarde.

Combretaceae

- *Combretum carrintonianum* Exell et Garcia ; (R), Arbre de forêt ripicole.

Ebenaceae

- *Diospyros dendo* Welw. ex Hiern. ; (R), Arbre de forêt littorale et sempervirente.

Gnetaceae

- *Gnetum africanum* Welw. ; (P), Liane en sous-bois et recru forestier.

Guttiferae

- *Garcinia punctata* Oliv. ; (R), trouvée aussi en Mangrove au Cameroun.

Icacinaceae

- *Leptaulus* sp.

Lauraceae

- *Ocotea gabonensis* R. Fougilloy ; (M), Arbuste endémique collecté vers 1000 m sur une crête dans le nord Gabon.

Meliaceae

- *Trichilia gilgiana* Harms ; (FC), Arbre de Forêt

Semi-Caducifoliée.

Menispermaceae

- *Tiliacora* sp. (FS), Arbuste et Liane en Forêt Sempervirente.

Moraceae

- *Ficus* sp.

Myrsinaceae

- *Rapanea neurophylla*, syn. *R. melanophloeo* (Linn.) Mez ; (M), Arbuste nettement montagnard, de 1200 à 3200 m sur la Dorsale Camerounaise.

Myrtaceae

- *Syzygium rowlandii* Sprague ; (FS), Arbre en Forêt Sempervirente.

Ochnaceae

- *Campylopermum reticulatum* (P. Beauv.) Farron; (FS), Arbre de Forêt Sempervirente.

Olacaceae

- *Heisteria parvifolia* Sm.; (R), Arbuste abondant en forêt ripicole et Forêt Dense Humide.

Orchidaceae

- *Solenangis scandens* (Schltr.) Schltr. ; (S), Saxicole en Forêt Sempervirente.

Sapotaceae

- *Manilkara fouilloyana* Aubrev. et Pellegr. ; (R), Arbre de forêt ripicole et Forêt Dense Humide.

Bien que l'inventaire présenté ici soit certainement incomplet, il donne probablement une image de la végétation de ces îlots. Pour les 45 espèces sur lesquelles des informations ont été obtenues, les préférences stationnelles suivantes apparaissent :

- (R) 13, soit 29 % en milieux forestiers marécageux, ripicoles, littoraux, etc.
- (FS) 13, soit 29 % en Forêt Sempervirente.
- (P) 7, soit 15 % de taxons Pionniers, s.lato.
- (FC) 4, soit 9 % en Forêt Semi-Caducifoliée.
- (S) 4, soit 9 % de taxons Saxicoles.
- (M) 4, soit 9 % de taxons Montagnards, s.lato.

Le groupe dominant (29 %) est celui des milieux forestiers ripicoles ou inondés temporairement, ce qui correspond bien à la situation des îlots forestiers étudiés ici. Ensuite on constate que les arbres de Forêts Denses Humides, soit de type Sempervirent, soit de type Semi-Caducifolié, forment un ensemble important (29+9 =

38 %). Ceci est assez logique puisque ces taxons sont issus probablement des Forêts Denses Humides environnantes. Ensuite, les espèces forestières pionnières (15 %) sont à leur place dans ces îlots. Les taxons saxicoles (9 %) sont adaptés à prospérer sur des cuirasses ferrugineuses. Enfin les 4 espèces montagnardes ou à affinités montagnardes sont particulièrement intéressantes car elles permettent de peut-être mieux comprendre la présence de *Podocarpus* sur les bowé de Kouyi. *Schefflera barteri* et *Hymenodictyon floribundum* sont fréquents en milieu montagnard. *Ocotea gabonensis* est endémique* du Gabon et affine de *Ocotea bullata*, espèce montagnarde d'Afrique orientale (White, 1981). *Rapanea melanophloeos*, au même titre que *Podocarpus latifolius*, est une espèce typiquement montagnarde qui se rencontre sur la Dorsale Camerounaise entre 1200 et 3200 m d'altitude (Letouzey, 1985) et en Afrique orientale de l'Ethiopie au Drakensberg en Afrique du Sud (White, 1978). Kouyi est donc actuellement l'unique station intermédiaire connue. Par ailleurs, l'aspect tourmenté et tordu de la plupart des arbres des îlots forestiers de Kouyi est comparable à celui des "Elfin Thicket" qui sont des Fourrés Sempervirents Montagnards, littéralement "Fourrés à aspect fantomatique" (d'après la traduction de Bamps, in White, 1986). *Hymenodictyon floribundum* et *Podocarpus latifolius* peuvent se rencontrer dans un tel milieu (cf. White, 1981); en particulier *Podocarpus latifolius* a été observé sur une falaise rocheuse vers 900 m d'altitude, près d'Ebolowa dans le sud du Cameroun (Letouzey, 1968). De plus, on a vu plus haut que la forte nébulosité sur la région de Kouyi induisait, surtout de juin à septembre, un climat assez comparable à celui des "Forêts de nuages" qui sont des formations existant habituellement sur le flanc ou au sommet des montagnes. En conclusion, on voit donc d'une part, que la présence à Kouyi de taxons typiques des Fourrés montagnards n'est pas vraiment anormale, malgré la faible altitude (cf. Maley, 1987, p. 318), et d'autre part que les *Podocarpus* ainsi que *Rapanea melanophloeos* participent certainement ici au même groupement.

Outre ce facteur montagnard, il y a aussi probablement un facteur de compétition lié à l'édaphisme* qui s'exerce sur ces plateaux. En effet, la quasi-absence de sol, qui se manifeste clairement par le nombre impressionnant des racines enchevêtrées en surface de la cuirasse, expliquerait d'une part l'installation (ou le maintien) en dehors des dolines d'une savane essentiellement graminéenne et d'autre part que les espèces forestières qui ont pu prendre pied sur le plateau, surtout autour des dolines, soient surtout des espèces spécialisées, de type pionnier, saxicole ou ripicole.

IV - IMPLICATIONS PALEOCLIMATIQUES ET BIOGEOGRAPHIQUES.

La présence de *Podocarpus latifolius* dans la station isolée de Kouyi ne peut se comprendre que si l'on considère qu'il s'agit d'une station relictuelle d'une aire autrefois étendue. En effet, les quelques analyses polliniques effectuées jusqu'à présent sur des dépôts lacustres de la zone forestière (Ghana : Maley et Livingstone, 1983 ; Talbot et al., 1984 ; Cameroun : Maley et Brenac, 1985, 1987 ; Brenac, à paraître. Congo : Elenga et Vincens, p. 271 de cet ouvrage) ont tous montré qu'au cours du Quaternaire récent des biotopes montagnards se sont étendus à basse altitude (Maley, 1987). Les données polliniques obtenues au Congo par Elenga et Vincens (ibid.) dans une petite dépression des Plateaux Batéké, au nord de Brazzaville, vers 600 m d'altitude, et distante de Kouyi d'environ 300 km, sont particulièrement importantes puisqu'elles montrent que jusque vers le début de l'Holocène les spectres étaient dominés par des taxons afromontagnards. Les pollens de *Podocarpus milanjanus* (syn. *P. latifolius*), *Ilex mitis* et *Olea welwitschii* (syn. *O. hochstetteri*) composaient environ 60 % du spectre qui était dominé par *Podocarpus* oscillant autour de 50 % (Elenga et Vincens, p. 271 de cet ouvrage). Il est donc certain que les formations afromontagnardes caractérisées par ces taxons devaient occuper de grandes surfaces dans cette région, en s'étendant certainement vers le Chaillu et le Mayombe, ainsi que le nord de l'Angola, au minimum, comme le prouvent deux autres études polliniques effectuées sur quelques échantillons de la fin du Pléistocène, l'une en mer au large du Mayombe (Caratini et Giresse, 1979), l'autre vers le nord de l'Angola (Van Zinderen Bakker et Clark, 1962).

Afin d'expliquer ces grandes extensions de végétations montagnardes à basse altitude, il est nécessaire d'envisager un abaissement de la température de quelques degrés C. En considérant que l'aire actuelle normale de ces végétations se situe entre 1200 et 2500 m (White, 1983), un abaissement de 600 m au minimum implique une diminution de la température d'au moins 3 à 4°C, avec un gradient moyen de 0,6°C par 100 m. Cette estimation est un minimum car les plus proches peuplements de ce *Podocarpus* sont au plus bas à 1600 m au Cameroun et à 2500 m en Angola (§ I). Dans un article récent, Maley (1987), replaçant cet abaissement de la température dans un contexte climatique plus général, a montré que la cause régionale première de ce phénomène était le refroidissement de la température des eaux de surface de l'Atlantique tropical ; ce dernier phénomène résultant de la grande intensification des upwellings* (Prell et al., 1976. Morley et Hays, 1979,

Mix et al., 1986). Ensuite, sur le continent, c'est l'action aridifiante et refroidissante des couvertures nuageuses stratiformes, générées par les eaux froides océaniques, qui ont été la cause de la fragmentation de la Forêt et de l'extension en plaine des biotopes montagnards (Maley, 1987).

Par ailleurs, les études floristiques et faunistiques effectuées sur les montagnes actuelles de l'Afrique tropicale, particulièrement sur le Rift de l'Est Africain et sur la Dorsale Camerounaise, ont montré une assez grande homogénéité taxonomique, bien que ces montagnes soient séparées par plusieurs milliers de kilomètres. Ainsi, par exemple, pour la végétation, les espèces communes entre le Mont Cameroun et les montagnes de l'Afrique orientale sont de 57 % pour la forêt montagnarde (Hall, 1973). Pour expliquer cette homogénéité relativement grande des flores afromontagnardes, il est donc nécessaire d'envisager durant certaines périodes du Quaternaire des migrations entre ces montagnes (Moreau, 1966 ; Maley, 1987). Les grandes extensions de végétations montagnardes à basse altitude mises en évidence ci-dessus pour le Congo et l'Angola, montrent clairement que la voie de migration principale a dû emprunter le flanc sud du bassin Congolais où existent encore actuellement de nombreuses stations résiduelles de taxons afromontagnards (White, 1981). L'Angola, qui a ici une position clé, a constitué une plaque tournante car le flux migratoire s'est ensuite poursuivi le long de l'Atlantique, en empruntant préférentiellement les collines du Mayombe, les Monts du Chaillu et les Monts de Cristal, avant de gagner la Dorsale Camerounaise (Maley, 1987) (fig. 4).

V - ANALYSES POLLINIQUES DE QUELQUES ECHANTILLONS DE SURFACE.

Au cours de la mission effectuée par G. Caballé sur le site de Kouyi, des échantillons de surface, soit de sol, soit de quelques mares, ont été prélevés en vue d'une étude de la pluie pollinique actuelle. La localisation des échantillons est présentée sur la figure 3.

Les résultats principaux sont portés sur deux figures (fig. 5 et 6). Ces données polliniques pourront être utiles pour l'interprétation de spectres obtenus sur des dépôts quaternaires de ces régions.

La constatation principale qui ressort de ces analyses est que les pollens dominants de chaque spectre reflètent

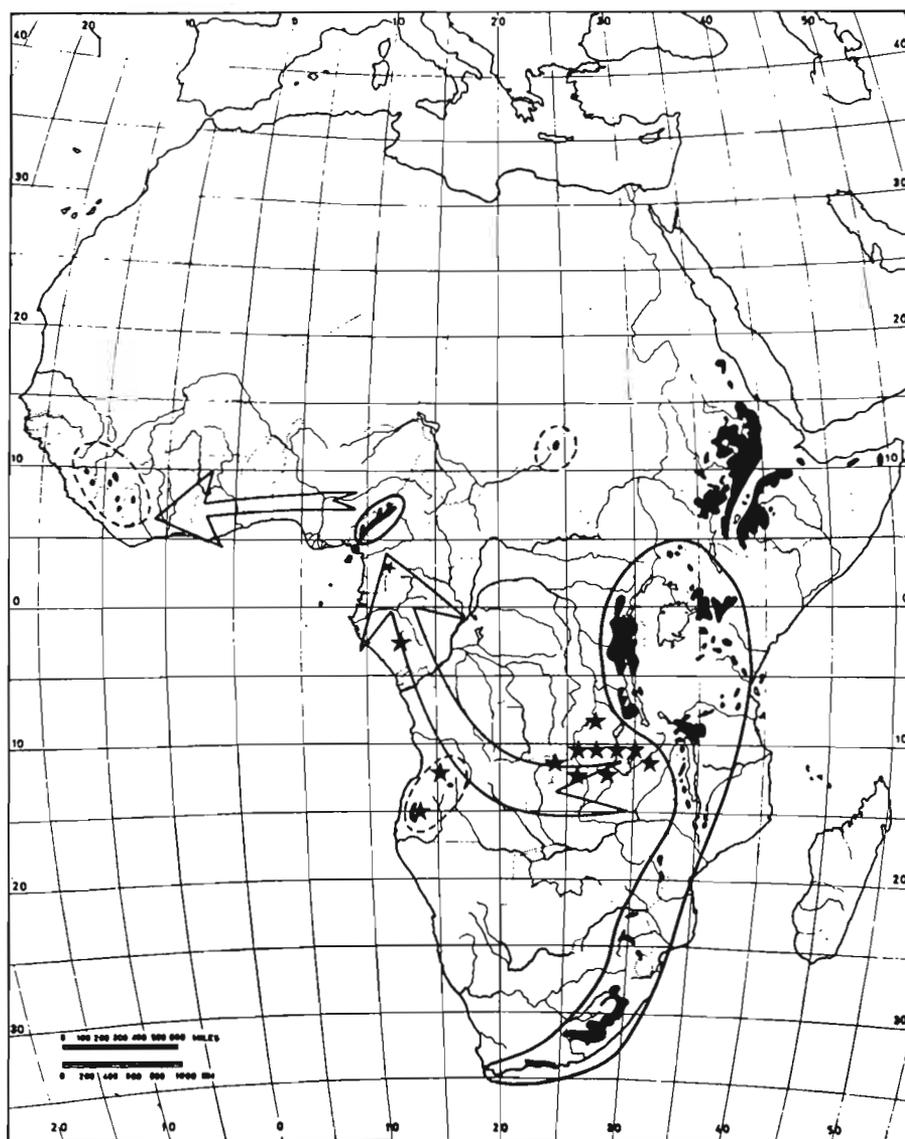


Figure 4 : *Podocarpus latifolius* en Afrique. Le trait continu entoure son aire principale en Afrique orientale et son aire secondaire au Cameroun. Les étoiles matérialisent des stations isolées en dehors des aires principales. Les zones en noir et les aires en pointillés délimitent les principales régions couvertes d'une végétation afromontagnarde (figure complétée d'après White, 1981). Les deux flèches schématisent la voie principale de migration des taxons forestiers afromontagnards durant certaines périodes du Quaternaire (cf. Maley, 1987). La flèche entre le Cameroun et les montagnes de la Dorsale Guinéenne (Guinée - Côte d'Ivoire) concerne aussi *Podocarpus latifolius* car des résultats poliniques obtenus récemment sur une carotte marine au large de la Côte d'Ivoire (Fredoux et al., à paraître) montrent que cet arbre montagnard était présent sur cette Dorsale durant le Stade Isotopique 5 (Eemien, pro parte) pour disparaître vers la fin du Pléistocène supérieur.

bien l'environnement végétal proche du point de prélèvement. Il semble donc que la majorité des pollens et des spores circulent peu d'un biotope à un autre. Ainsi, par exemple, les pollens de Gramineae et de Cyperaceae dominent très nettement dans les deux échantillons prélevés dans la savane (n° 1 et 2). Les pollens d'*Hymenocardia* présentent un brusque maximum dans un échantillon de lisière (n° 4) ; or justement l'espèce *Hymenocardia ulmoides* est fréquente en lisière forestière, ce qui semblerait indiquer que les pollens en question dans cet échantillon appartiendraient à cette espèce. Les spores de Ptéridophytes sont aussi à leur maximum dans la même station (n° 4), car les lisières sont des secteurs où les Fougères prennent un grand développement. De la même manière, les pollens de *Podocarpus* présentent des pourcentages élevés dans les deux prélèvements effectués près des *Podocarpus* situés en lisière d'un îlot forestier. Dans la savane herbeuse entourant ces îlots, aucun pollen de *Podocarpus* n'a été recensé dans les comptages. Etant donné que ce pollen est considéré comme un bon "voyageur" (cf. infra), ce fait signifie certainement que les pieds de *Podocarpus* sont en petit nombre à Kouyi.

A titre de comparaison, on peut rappeler ici qu'au Gabon voisin, Aoutin (1967) a effectué une étude détaillée de la sédimentation pollinique actuelle dans le secteur côtier, de part et d'autre de Port-Gentil, et en particulier dans les cours inférieurs de l'Ogooué et de quelques rivières côtières à bassin versant réduit. Une des principales conclusions de Aoutin (1967) est que, dans l'ensemble, la translation des pollens est faible, que ce soit par transport fluvial ou atmosphérique : les spectres des différents secteurs étudiés sont dominés par des pollens de plantes qui y sont typiques et abondantes. Bien que l'échelle des secteurs étudiés soit très différente entre cette étude et celle effectuée à Kouyi, la conclusion est la même.

Toutefois, lorsque le milieu est très ouvert, avec une végétation régionale assez réduite, comme dans les savanes semi-arides de la région du lac Turkana en Afrique orientale (Bonfille et Vincens, 1977), on constate que les spectres provenant d'échantillons de surface de sol comportent un petit nombre de pollens nettement allochtones, comme par exemple *Podocarpus*, qui vient des montagnes du sud de l'Ethiopie, à plus de 100 km — mais avec des pourcentages très faibles, voisins ou inférieurs à 1 %. Vincens (1984) qui a effectué aussi une étude pollinique détaillée des sédiments actuels du lac Turkana, constate que les pollens allochtones lointains, tel *Podocarpus*, forment au maximum 5 à 7 % du spectre. Ces apports lointains sont dus surtout aux apports fluviaux car Vincens (1984) montre que dans l'ensemble, le transport fluvial est responsable

d'environ 90 % de l'apport allochtone total. Il apparaît donc que même dans ce cas, le transport par voie atmosphérique demeure très faible et que les spectres sont largement dominés par les pollens d'origine locale ou régionale. C'est la même conclusion qui avait été donnée pour une étude de la sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Maley, 1972, 1981). L'auteur avait montré que le fleuve Chari alimentant le Tchad, apporte des pollens venant du sud du bassin, en contribuant pour environ 2 % au spectre global. De plus, quelques pollens allochtones septentrionaux venant au plus près du Tibesti situé à 800 km au nord et transportés uniquement par voie aérienne, sont aussi observés dans les sédiments du lac Tchad, mais en pourcentages infimes, de 0,1 à 0,2 % (ibid.).

VI - CONCLUSIONS

Cette étude du site de Kouyi, caractérisé par un peuplement résiduel de *Podocarpus latifolius*, apporte une confirmation de l'extension à basse altitude de végétations montagnardes au cours de périodes froides du Quaternaire. Ce site est aussi un jalon important sur la voie de migration possible de ces végétations entre l'Afrique orientale et les montagnes du Cameroun. Les analyses polliniques de sédiments actuels de Kouyi, comparées à d'autres effectuées en divers points de la zone tropicale africaine, montrent que cette méthode apporte des images fidèles de la végétation locale et régionale et qu'elle est donc un outil particulièrement adapté pour reconstituer les végétations passées et suivre leur évolution au cours du temps.

REMERCIEMENTS

L'ORSTOM (Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération) doit être remercié en premier, car c'est à travers ses activités d'exploration et d'études de la végétation de la République Populaire du Congo, que fut découverte la station de Kouyi par P. Sita. R. Letouzey, qui a signalé à J. Maley l'intérêt de ce site, a bien voulu revoir la liste des plantes collectées par P. Sita. J. Koechlin (Bordeaux) et A. Le Thomas (Paris) ont aussi apporté quelques compléments taxonomiques. Le succès de la mission de G. Caballé sur le site de Kouyi en juin 1984 doit beaucoup au dynamisme de M. Frezil, alors Directeur du centre ORSTOM de Brazzaville, qui a prêté un véhicule et fourni l'assistance d'un chauffeur. Les Autorités Congolaises de la Recherche ont accordé

leur agrément à cette étude, en particulier par l'intermédiaire de M. N'Doulou, Directeur des affaires Scientifiques. Le financement de la mission a été donné par le programme Français d'Etude de la Dynamique du Climat (PNEDC). Les recherches en laboratoire ont été financées par l'ORSTOM (UR 103) et le CNRS (UA 327).

BIBLIOGRAPHIE

- AOUTIN J., 1967. - Les pollens et les spores des sédiments du delta de l'Ogooué (République du Gabon). Mémoire E.P.H.E., Paris, 190 p.
- AUBREVILLE A., 1962. - Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, 16-84.
- AUBREVILLE A., 1967. - Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 7, 13-22.
- BONNEFILLE R. et VINCENS A., 1977. - Représentation pollinique d'environnements arides à l'est du lac Turkana (Kenya). *Suppl. Bull. Ass. Franç. Et. Quat.*, 50, 235-247.
- BRENAC P., 1988. - Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest-Cameroun entre 25000 et 11000 ans B.P. Actes X^e Symp. Ass. Palyn. langue Franç., Bordeaux, manuscrit 13 p. à paraître in *Mém. Inst. Franc. Pondichéry*, t. 25.
- CABALLE G., 1978. - Essai phytogéographique sur la forêt dense du Gabon. *Adansonia*, 17, 425-440.
- CABALLE G., 1986. - La biologie des lianes ligneuses en forêt Gabonaise. Thèse Sciences, Univ. Sci. et Techn. Languedoc, Montpellier, 341 p.
- CARATINI C. et GIRESE P., 1979. - Contribution palynologique à la connaissance des environnements continentaux et marins du Congo à la fin du Quaternaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288, sér. D, 379-382.
- DESCOINGS B., 1974. - Les savanes du Moyen-Ogooué, région de Boué (Gabon). Rapport 69, CEPE Montpellier, CNRS, 76 p.
- DESCOINGS B., 1975. - Les grandes régions naturelles du Congo. *Candollea*, 30, 91-120.
- FREDOUX A., TASTET J.P., MALEY J. et GUILMETTE C., à paraître. - Caractérisation palynologique du stade isotopique 5 et présence de *Podocarpus latifolius* en Côte d'Ivoire au Pléistocène supérieur. 1er Symp. Palyn. Afr., Rabat, mai 1989, résumé, 1 p.
- HALL J.B., 1973. - Vegetational zones on the southern slopes of Mount Cameroon. *Vegetatio*, 27, 46-69.
- KOECHLIN J., 1961. - La végétation des savanes dans le sud de la République du Congo. Mémoire n° 1, ORSTOM, Paris, 310 p.
- KOECHLIN J., 1962. - Graminées. Flore du Gabon, *Mus. Nat. Hist. Nat.*, Paris, t. 5., 292 p.
- LEROUX M., 1983. - Le climat de l'Afrique tropicale. *Champion*, Paris, 633 p., Atlas avec 250 cartes.
- LETOUZEY R., 1968. - Etude phytogéographique du Cameroun. Paul Lechevalier, Paris, *Encycl. Biol.* n° 49, 511 p.
- LETOUZEY R., 1985. - Notice de la carte phytogéographique du Cameroun à 1/500.000. IRA, Yaoundé et Inst. Carte Intern. Végét., Toulouse.
- MAKANI L., 1973. - Recherches sur la végétation des Plateaux Teke (Congo). Thèse Science, Univ. Paris VI, 301 p.
- MALEY J., 1972. - La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du lac Tchad (Afrique centrale). *Pollen et Spores*, 14, 263-307.
- MALEY J., 1981. - Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30000 ans à l'époque actuelle. *Trav. Doc. n° 129, ORSTOM, Paris*, 586 p. (Thèse Science, Montpellier, 1980).
- MALEY J., 1982. - Dust, Clouds, Rain types and climatic variations in tropical North Africa. *Quat. 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. *Palaeoecol. Africa*, 18, 307-334.
- MALEY J. et BRENAC P., 1985. - Analyses polliniques

- préliminaires du Quaternaire récent de l'Ouest Cameroun. IX^e Symp. Ass. Palyno. langue Franç., Montpellier, résumé, p. 22.
- MALEY J. et BRENA C P., 1987. - Analyses polliniques préliminaires du Quaternaire récent de l'Ouest Cameroun : mise en évidence de refuges forestiers et discussion des problèmes paléoclimatiques. Mém. Trav. E.P.H.E., Inst. Montpellier, 17, 129-142.
- 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. Sci. Paris, 296, sér. II, 1287-1292.
- MIX A.C., RUDIMAN W.F. et McINTYRE A., 1986. - Late Quaternary paleoceanography of the Tropical Atlantic, 2: the seasonal cycle of sea surface temperatures, 0-20000 years B.P. Paleocceanography, 1, 339-353.
- MOREAU R.E., 1966. - The bird faunas of Africa and its islands. Academic Press, New York, 424 p.
- MORLEY J.J. et HAYS J.D., 1979. - Comparison of glacial and interglacial oceanographic conditions in the South Atlantic from variations in calcium carbonate and Radiolarian distributions. Quat. Res., 12, 396-408.
- Museum National d'Histoire Naturelle de Paris, Laboratoire de Phanérogamie, divers auteurs, à partir de 1961. Flore du Gabon, 26 fasc. parus en 1987.
- ORSTOM, 1969. - Atlas du Congo. 10 cartes couleurs et notices.
- PETIT M., 1975. - Le massif granitique du Chaillu et ses enveloppes gréseuses. Etude de géographie physique. Trav. Doc. Géogr. Trop., CEET, Bordeaux, 22, 3-108.
- PRELL V.L., GARDNER J.V., BE A.W.H. et HAYS J.D., 1976. - Equatorial Atlantic and Caribbean foraminiferal assemblages, temperatures and circulation: interglacial and glacial comparisons. Geol. Soc. Am. Mem., 145, 247-266.
- SAINT-VIL J., 1977. - Les climats du Gabon. Ann. Univ. Nat. Gabon, 1, 101-125.
- SAMSA-KIMBATA M.J., 1978. - Le climat du Bas-Congo. Thèse 3^e cycle, Dijon.
- 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. Palaeoecol. Africa, 16, 173-192.
- VAN ZINDEREN BAKKER E.M. et CLARK J.D., 1962. - Pleistocene climates and cultures in north-eastern Angola. Nature, 196, 639-642.
- VINCENS A., 1984. - Environnement végétal et sédimentation pollinique lacustre actuelle dans le bassin du lac Turkana (Kenya). Rev. Paléobiol., Genève, vol. spéc., 235-242.
- WHITE F., 1978. - The Afromontane region. In: M.J.A. Werger (éd.), Biogeography and Ecology of Southern Africa. W. Junk, The Hague, vol. 2, p. 463-513.
- WHITE F., 1981. - The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. Afr. J. Ecol., 19, 33-54.
- WHITE F., 1983. - The vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO Memoir, 356 p. et cartes.
- WHITE F., 1986. - La végétation de l'Afrique (traduction de White, 1983, par P. Bamps). ORSTOM/UNESCO, Paris, 384 p. et cartes.

Planche I

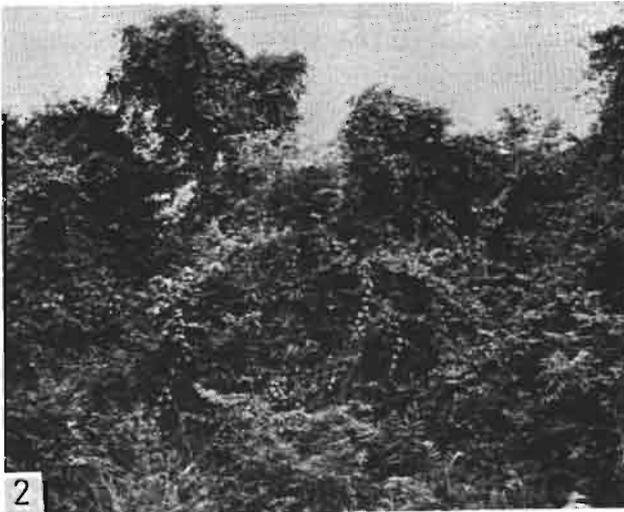
*Photo 1 : En plein paysage de savane, sur cuirasse ferrugineuse, surgissent des îlots boisés. Chaque îlot correspond exactement à une sorte de doline, dont la partie centrale circulaire, en contrebas par rapport au niveau de la savane, est inondée une grande partie de l'année ; elle ne s'assèche qu'en fin de saison sèche. La lisière de ces îlots arborés abrite un nombre impressionnant de lianes, ainsi que par endroits, l'espèce montagnarde *Podocarpus latifolius* qui descend ici exceptionnellement jusque vers 650 m d'altitude.*

Photo 2 : Bordure de la doline du côté de la savane ; remarquer l'abondance du feuillage des lianes.

Photo 3 : Amas de tiges de lianes suspendues à un arbre de la lisière (ph. prise de l'intérieur de la doline).

*Photo 4 : La partie encaissante de la doline est inondée ; une liane *Asclepiadaceæ* y pullule.*

Photo 5 : Les houppiers des arbres ne se rejoignent pas au-dessus du centre d'un plan d'eau ; une deuxième lisière est ainsi formée du côté interne ; les lianes s'y développent aussi avec beaucoup de vigueur.



ADDENDUM

Au cours d'une mission récente de deux d'entre nous sur le site de Kouyi (P. Sita et J. Maley, avril 1989), un certain nombre d'autres espèces ont été observées dans les savanes et ses bordures ainsi que dans les îlots forestiers. Celles-ci sont énumérées ci-dessous par ordre alphabétique des Familles.

Acanthaceae : *Adhatoda bolomboensis*, *Thomandersia congolana*. **Annonaceae** : *Uvaria rivularis*, *Xylophia rubescens*. **Apocynaceae** : *Alstonia bonei*, *voacanga thouarsii*. **Burseraceae** : *Okoumea klaineana*. **Caesalpiniaceae** : *Baikia insignis*, *Baphia cf. densiflora*, *Berlinia bracteata*, *Monopetalanthus letestui*, *M. pectinatus*, *M.*

pellegrini. **Chrysobalanaceae** : *Chrysobalanus icaco*, var. *congolensis*. **Ebenaceae** : *Diospyros hoyleana*. **Euphorbiaceae** : *Alchornea cordifolia*, *A. hirtella*, *Martretia quadricornis*. **Guttiferae** : *Symphonia globulifera*, *Garcinia* (2 sp.). **Hypericaceae** : *Harungana madagascariensis*. **Loganiaceae** : *Anthocleista vogelii*, *A. nobilis*. **Meliaceae** : *Khaya anthotheca*, *Lovoa trichilioides*. **Menispermaceae** : *Epinetrum* sp. **Myrtaceae** : *Syxygium giorgii*. **Ochnaceae** : *Campylospermum vogelii*. **Olocaceae** : *Strombosia glaucescens*. **Rubiaceae** : *Gaertnera paniculata*, *Gardenia imperialis*, *G. kalbreyeri*, *Hymenodictyon biafranum*, *Psychotria venosa*. **Sapotaceae** : *Tulestea koulamoutouensis*. **Verbenaceae** : *Vitex ripicola*, *V. sp.* **Xyridaceae** : *Xyris hildebrandtii*, *X. densa*.