

# L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières

J. MALEY<sup>1</sup>

**RESUME** : Depuis plusieurs décades, on assiste, dans quelques secteurs de la forêt dense humide où la pression anthropique n'est pas trop forte, à une progression des limites de certaines formations forestières qui gagnent sur des savanes incluses (Mayombe) et parfois même directement dans des jachères périphériques (sud de l'Adamaoua). Dans des secteurs de savanes du Domaine soudanien on observe aussi un accroissement des boisements (Plateau de l'Adamaoua).

L'étude d'une forêt sempervirente, caractérisée par *Gilbertiodendron dewevrei* et s'étendant sur le flanc occidental du bassin du Congo-Zaïre, montre qu'elle subit des fluctuations à l'échelle séculaire ou pluri-décadaire, en étant actuellement remplacée plus ou moins complètement, suivant les secteurs, par des forêts de type semi-caducifolié. Ce phénomène semble essentiellement être sous la dépendance de processus naturels initiés par des changements climatiques qui font varier en particulier la longueur de la saison sèche annuelle.

Dans d'autres formations forestières, certains arbres dominant de la canopée, tels *Lophira alata* dans une formation littorale du Cameroun, ou l'Okoumé limité presque uniquement au Gabon, ne peuvent se reproduire dans l'ombre du sous-bois, du fait de leur héliophilie très marquée. Le renouvellement de ces arbres pose donc problème.

Une formation particulière, appelée "Forêt clairsemée à Marantaceae et Zingiberaceae" existe dans divers secteurs du bloc forestier africain. Cette formation semi-ouverte est caractérisée par une faible densité des arbres et, près du sol, par une brousse épaisse de grandes monocotylédones qui bloque la régénération. Cette formation, décrite récemment au Mayombe congolais, est assez largement représentée dans le prolongement septentrional des savanes Batéké (nord du Congo), ou bien dans le sud du Gabon et du Congo. Diverses observations montrent qu'elle joue un rôle important dans la cicatrisation de savanes incluses ou adjacentes au bloc forestier. Ensuite on émet l'hypothèse que la régénération d'arbres héliophiles comme *Lophira alata* ou l'Okoumé puisse intervenir durant la reconstitution ultérieure de la forêt dense.

L'extension actuelle d'un faciès particulier de formation clairsemée suivant une auréole limitée au flanc occidental du Mont Cameroun, montre que l'importance des couvertures nuageuses a probablement un rôle écologique important dans la dégénérescence de certaines formations forestières fermées, puis dans l'apparition de formations clairsemées de ce type.

Dans le sud-est du Cameroun, les îlots de forêt sempervirente à *Gilbertiodendron dewevrei*, dispersés dans des formations semi-caducifoliées, seraient les témoins d'une ancienne et vaste extension de ces formations sempervirentes vers l'ouest, à partir du rebord occidental de la Cuvette congolaise, durant une époque où la saison sèche annuelle s'était réduite à deux mois ou moins. Cette période pourrait se situer à l'Holocène moyen, entre environ 7000 et 3500 ans B.P.

L'histoire récente de la Forêt Dense Humide africaine, celle concernant les deux ou trois derniers siècles, peut être abordée d'une part à l'aide de témoignages historiques divers (Boulvert, p. 353 de cet ouvrage), mais aussi grâce à l'étude de la dynamique de certains groupements végétaux, comme cela a été tenté par Foresta (p. 326) à propos des Forêts Clairsemées du Mayombe, ou bien comme on se propose de le faire ici. Le texte qui suit regroupe de multiples observations à partir desquelles sont ébauchées quelques hypothèses qui devraient permettre d'initier une discussion.

## I - EXTENSION CONTEMPORAINE DES FORETS DENSES ET DES BOISEMENTS EN MILIEU SAVANICOLE.

L'évolution passée et contemporaine de la végétation en Centrafrique est abordée dans cet ouvrage, à l'aide de nombreux témoignages plus ou moins précis, par Boulvert (p. 353) qui en fait la critique, et s'interroge sur

1. Palynologue; Laboratoire de Palynologie ORSTOM-CNRS, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, place E. Bataillon, 34060 Montpellier Cedex, France.

le rôle de l'homme dans cette évolution. On constate ainsi que pour un même secteur, suivant les observateurs qui sont pour la plupart des scientifiques avertis, les avis s'opposent ou évoluent, ce qui est plus intéressant. C'est ainsi que, comparant et associant les observations effectuées dans d'autres pays de l'Afrique tropicale, Aubréville, a écrit en 1949 un de ses ouvrages célèbres "Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale", dans lequel il nous présente une vision apocalyptique conduisant à l'élimination de la majeure partie de la végétation tropicale arborée, remplacée par des savanes herbeuses pauvres en arbres (cf. son chapitre 9 intitulé "Vers la désertification de l'Afrique Tropicale"). Chevalier, autre grand botaniste ayant exploré au début du siècle divers pays et en particulier quelques régions de la Centrafrique, avait abouti aussi à des conclusions voisines. Toutefois vers la fin de leur carrière, ces deux grands scientifiques nuancèrent leurs opinions. Ainsi, concernant Aubréville (1967), on peut se reporter p. 227 de ce volume, où est discuté du problème des savanes "aberrantes" de la forêt du Gabon. Concernant Chevalier (1951), lors de sa dernière mission en Centrafrique en 1950, il découvrit dans l'est de ce pays "une forêt dense sèche absolument primitive, où sur d'immenses étendues le feu de brousse n'y trouve pas d'aliments".

Ces quelques exemples montrent bien la complexité des problèmes. S'il n'est pas possible de nier la pression que l'homme exerce actuellement sur la végétation dans les régions très peuplées, il ne faut pas non plus en faire une panacée qui expliquera toutes les situations, d'autant plus que, par exemple, des études polliniques effectuées sur de longues séquences en quelques points de la zone tropicale, retraçant les grands traits de l'évolution de la végétation à travers le Quaternaire ou même depuis le Tertiaire, montrent des fluctuations périodiques de grandes ampleurs à des époques ou des régions où l'Homme était absent. On voit donc ainsi que le climat et ses variations périodiques, à plusieurs échelles de temps - millénaires, séculaires ou même décennaires - ont toujours exercé une action majeure sur la végétation.

Or diverses observations récentes montrent que des végétations arborées savaniques sont en extension depuis au moins une cinquantaine d'années car c'est surtout à partir des années 50-60 que le phénomène a été rapporté. D'un point de vue anthropique, le fait est assez paradoxal car cette extension serait facilitée par certaines interventions liées à l'homme. Ces interventions, culturelles ou pastorales, seraient la cause d'un faible développement de la strate herbacée, ce qui réduirait l'impact des feux et, finalement, favoriserait le développement de la végétation arborée (Boutrais, 1980). Ce phénomène d'extension des boisements a été bien observé en divers points de l'Afrique tropicale humide,

comme par exemple dans le V Baoulé en Côte d'Ivoire (Spichiger et Pamard, 1973), ou sur le Plateau de l'Adamaoua, aussi bien du côté est Centrafricain (Boulvert, p. 353) que du côté ouest Camerounais (rapporté par Maley, 1981: p. 515). Les différents auteurs qui ont observé le phénomène sur l'Adamaoua l'ont rapporté à l'accroissement des troupeaux de bovidés qui, en consommant ou piétinant une grande quantité d'herbe, diminuerait beaucoup la puissance des feux (Boutrais, 1980). Toutefois, le phénomène est plus complexe qu'une simple action indirecte des bovidés, car les années allant de 1950 à environ 1965 ont été dans l'ensemble plus humides (Maley, 1973, 1981), ce qui a favorisé l'extension de la mouche tsé-tsé, vecteur des trypanosomes qui déciment les troupeaux (Boutrais, 1974). Il semblerait donc que dans un second temps, le climat plus humide ait eu aussi un rôle important dans l'extension des boisements. En comparant deux séries de photographies aériennes prises sur l'Adamaoua Camerounais à 20 ans d'écart (1950 et 1970), Hurault (1975) montre que le taux de boisement a plus que doublé.

Concernant le domaine forestier africain, il est nécessaire de replacer l'extension forestière contemporaine dans le cadre du Quaternaire récent. En effet, dans cet ouvrage (Maley, p. 383), on a vu que durant l'Holocène récent (Kibangien B, de ca. 3500 ans BP à l'Actuel) la forêt dense humide a régressé, avec en même temps une nouvelle extension des savanes incluses ou adjacentes au bloc forestier. Toutefois, si la tendance générale au cours des 4 derniers millénaires est à la régression forestière, le phénomène n'est pas continu : il y a eu des phases de fortes régressions, mais aussi des phases, sans doute assez brèves, où la forêt s'est de nouveau étendue au dépens des savanes. Ainsi Mortelmans (1968) a écrit que la forêt du Mayumbe (zaïrois) serait "instable". Il rapporte les faits suivants : "Sous la forêt et à quelques décimètres de profondeur, on trouve une ancienne surface du sol avec des débris de plantes herbacées. Ce niveau paraît se poursuivre jusque dans la falaise de Moanda. Il semble indiquer qu'il a dû se passer un événement important qui aurait pu faire régresser la forêt jusqu'à un type de végétation de savane herbeuse" (ibid.). Par contre durant la période contemporaine on assiste plutôt à une extension de la forêt qui semble affecter aussi bien le nord que le sud du bloc forestier.

Ainsi par exemple au sud, à peu près dans le même secteur où Mortelmans a mis en évidence une phase de régression forestière récente, Vermoesen (cité par Vanderyst, 1923) écrit en 1921 que, pour les régions du cours inférieur et moyen du fleuve Congo-Zaïre, "il est incontestable pour nous que, dans les conditions de

climat règnant actuellement, la forêt possède encore toujours une tendance irrésistible à s'étendre de toutes parts, à occuper tous les terrains disponibles...". Foresta (p. 326) montre que durant les dernières années le phénomène se poursuit dans le Mayombe congolais.

Au nord du bloc forestier, dans le district Ubangi-Uélé, le phénomène a été noté dans les années 50 par le botaniste Robyns (cité in Boulvert, p. 353). Toutefois, c'est au Cameroun que cette extension a été bien mise en évidence par Letouzey (1985) qui montre que la reprise des essences forestières semi-caducifoliées\* est un phénomène récent survenu vers le sud de l'Adamaoua depuis une vingtaine d'années et qui se fait directement dans les jachères après l'abandon des champs par les paysans, et donc sans un stade intermédiaire de végétation savanicole, comme l'hypothèse en avait souvent été avancée. "En réalité l'occupation agricole temporaire favorise l'embroussaillage et l'afforestation de certains sites... Un tel phénomène d'afforestation (par la forêt dense humide) de savanes est parfaitement visible sur photographies aériennes et intéresse, répétons-le, des surfaces considérables, de l'ordre de grandeur de plusieurs centaines de milliers d'hectares (au sud de l'Adamaoua : plaines de la Kadei, du Lom-Pangar-Djérem, du Ndjim-Mbam-Noun-Kim)" (Letouzey, *ibid.*). Ainsi on constate que la forêt dense possède un dynamisme considérable, même en plein 20<sup>ème</sup> siècle, et il est évident que ce dynamisme est lié à une pulsation climatique positive qu'il faudrait décrire dans le détail (total annuel des pluies et surtout leur répartition annuelle, les types de pluie, l'hygrométrie, etc.). A cette conclusion on peut rapprocher celle de Foresta (p. 326), qui, dans son étude des savanes incluses dans la Forêt du Mayombe au Congo occidental, établit le constat que l'Homme actuel, dont l'impact sur le milieu n'a jamais été aussi fort, ne crée pas de savane en forêt.

## II - DYNAMISME DES ASSOCIATIONS VEGETALES EN FORET DENSE HUMIDE

Les botanistes qui ont étudié la végétation de la Forêt Dense Humide africaine ont montré qu'elle comportait deux grandes catégories (cf. par exemple, Aubréville, 1948, 1949, 1962):

— les forêts sempervirentes\*, dont les feuillages se renouvellent quasiment en permanence. D'un point de vue climatique, ces forêts nécessitent un climat plus humide que les suivantes, avec une saison sèche annuelle qui ne dépasse pas 2 mois durant chacun desquels les pluies totalisent moins de 50 à 100 mm;

— les forêts semi-caducifoliées qui peuvent supporter un climat moins humide, avec en particulier

une saison sèche annuelle de 3 mois, au cours de laquelle la plupart des espèces de la canopée\* perdent leurs feuilles durant une courte période.

En se fondant sur leur composition floristique, ces deux grandes catégories forestières ont été subdivisées en divers groupements caractérisés par une ou plusieurs espèces dominantes. Or des études détaillées effectuées dans les grands massifs forestiers ont rarement montré des forêts complètement homogènes, avec soit uniquement des formations sempervirentes, soit des formations semi-caducifoliées. Le plus souvent on constate une dualité dans leur composition, qui se manifeste par la dominance d'un type principal dans lequel existent des îlots plus ou moins vastes du second type.

### 1°) La Forêt sempervirente à *Gilbertiodendron dewevrei*.

Lorsqu'on prend l'exemple du bloc forestier Camerouno-Congolais vers les latitudes 2°-3° Nord et sur le bassin versant du fleuve Congo-Zaïre, on y rencontre un des principaux types africains de forêt sempervirente, caractérisée par la forte dominance de la Caesalpiniaceae *Gilbertiodendron dewevrei*. Cet arbre, qui évite les sols inondés même temporairement, préfère surtout les sols bien drainés des flancs des interfluvies. Cette formation sempervirente se développe largement dans une vaste auréole qui constitue une zone de transition entre la Cuvette centrale et une zone externe constituée de terrains un peu plus élevés où dominent des forêts denses de type semi-caducifolié (Lebrun et Gilbert, 1954 ; Begue, 1967 ; White, 1983). La Cuvette centrale supporte surtout des formations végétales adaptées aux conditions marécageuses. Dans la zone externe la forêt sempervirente se rencontre encore, mais uniquement sous forme d'îlots au milieu de forêts de type semi-caducifolié. Ce mélange, qui se rencontre assez fréquemment au Cameroun oriental, a été étudié par Letouzey (1968, 1983, 1985) qui a montré que de tels îlots, atteignant parfois 1000 à 5000 hectares d'un seul tenant, pouvaient se retrouver jusqu'à la longitude de Yaoundé, à plus de 500 km de la zone de transition définie ci-dessus.

Cette dualité dans la composition de certains secteurs forestiers a entraîné beaucoup de discussions parmi les botanistes. Ainsi Aubréville (1957), à la suite d'une mission sur le territoire actuel du Zaïre, rapporte que pour certains botanistes la formation semi-caducifoliée serait "une formation de transition vers la forêt ombrophile sempervirente : ils estiment qu'elle n'est pas un climax\*". Cet auteur poursuit en faisant cependant remarquer que dans la formation semi-caducifoliée "on trouve des arbres magnifiques, à gros diamètres, qui

témoignent d'essences bien adaptées au milieu local, lequel, rappelons-le, comporte une saison sèche irrégulière, mais qui suffit à donner la raison de la présence d'essences de grands arbres caducifoliées". Puis il conclut : "Peut-être faut-il considérer l'extension de *Gilbertiodendron dewevrei* comme la survivance d'une invasion ancienne". Ainsi était proposée l'idée importante que la répartition en mosaïque de ces deux formations forestières, écologiquement différentes, est la résultante d'une histoire climatique contrastée du bloc forestier africain.

Au Cameroun oriental, Letouzey (1983) a observé que "ces peuplements de *Gilbertiodendron dewevrei* de vallées ou de replats, constituent des îlots de forêt toujours verte sous un climat en fait beaucoup plus propice à la forêt semi-caducifoliée, au Cameroun comme au Zaïre... Ceci peut expliquer l'invasion assez rapide, favorisée parfois par des déprédations humaines ou bien dans des trouées naturelles dues à la simple mort sur pied de très vieux arbres, d'éléments de la forêt semi-caducifoliée". Cet auteur, notant que tous ces processus sont sous la dépendance essentielle du climat, aboutit, comme Aubréville, à la conclusion que dans la zone externe définie plus haut, "le caractère relictuel de ces peuplements ne fait aucun doute" (ibid.).

D'autres régions du Cameroun présentent une dualité comparable des formations forestières, comme par exemple le secteur de la forêt sempervirente biafréenne, près du Golfe de Guinée, où existent, au contraire, des îlots de forêts semi-caducifoliées qui seraient les témoins actuels d'une phase climatique antérieure caractérisée par une saison sèche un peu plus longue. La présence de tels îlots reliques pourrait être parfois favorisée par des conditions édaphiques moins (ou plus) favorables, suivant les types forestiers considérés.

Etant donné qu'à l'intérieur de ces peuplements isolés de *Gilbertiodendron dewevrei* la régénération s'effectue normalement (Letouzey, 1968, 1983), il est difficile de savoir depuis quand la forêt semi-caducifoliée les remplace progressivement. On peut penser que le phénomène serait cyclique et que l'extension de la forêt semi-caducifoliée survient lorsque la saison sèche annuelle a tendance à accroître sa longueur, comme actuellement, et par contre, durant les périodes où la saison des pluies accroît sa longueur, les peuplements à *Gilbertiodendron dewevrei* pourraient peut-être regagner une partie du terrain perdu.

## 2°) La forêt Littorale Camerounaise à *Lophira alata*.

Au Cameroun, la "Forêt Littorale Atlantique" (fig.1) semble illustrer aussi dans son dynamisme le caractère cyclique, évoqué ci-dessus, des formations forestières. Cette forêt, qui se trouve dans le domaine de la forêt sempervirente, est caractérisée par l'association de *Lophira alata* (Ochnaceae) et de *Sacoglottis gabonensis* (Humiriaceae). Une saison sèche de deux mois plus longue généralement en décembre et janvier, et un peu plus longue certaines années, ce qui explique peut-être la caducité du feuillage de *Lophira alata* durant une ou deux semaines en décembre. Letouzey (1968, 1985), dans une étude détaillée, montre tout d'abord que dans cette "Forêt littorale" d'apparence primaire, *Lophira alata* domine sur les interfluves tout en étant absent des thalwegs aux sols plus humides où se développe par contre en abondance *Sacoglottis gabonensis* qui constitue l'autre dominante de l'association. Letouzey (ibid.) a aussi montré que parmi les *Lophira alata*, seuls existaient des arbres adultes à la circonférence supérieure à 40 cm (mesurée à hauteur d'homme) et qu'aucune jeune tige n'apparaissait dans le sous-bois, bien que les graines de cet arbre germent normalement en donnant des plantules; mais celles-ci végètent quelques années pour finalement mourir. Ainsi, actuellement, il n'y a pas de régénération et si cet état de fait devait se poursuivre dans les décades à venir, tous les *Lophira alata* seraient condamnés à disparaître, laissant la place à un autre type de forêt. Cette absence de régénération des arbres de la strate supérieure est un phénomène que les botanistes ont assez souvent observé dans diverses formations et qui s'explique aisément car ces émergents tel *Lophira alata* sont des essences héliophiles qui ne peuvent se développer, particulièrement dans leur jeune âge, que dans des espaces dégagés - leur propre ombre bloque le développement de leurs plantules. Pour qu'il y ait régénération, la première condition pourrait donc être l'ouverture de la voûte forestière, comme cela se produit par exemple lorsqu'il y a des chablis par chute de grands arbres, ou encore par défrichements. Etant donné que 95 % des *Lophira* ont ici des circonférences comprises surtout entre 120 et 420 cm, en adoptant un accroissement moyen annuel de 3 cm, Letouzey (1968) aboutit à des âges approximatifs de 40 à 140 ans pour la grande majorité de ces arbres.

Afin d'expliquer le début de cette phase forestière, Letouzey (1968) avance une hypothèse anthropique, fondée en particulier sur la découverte de tessons de poterie, de charbons de bois, etc.. sous la surface des sols et aussi sur des traditions historiques locales, comme quoi "toute cette zone a été autrefois habitée et cultivée durant un siècle environ, puis complètement, ou presque,

abandonnée, non pas brusquement sur toute sa superficie mais progressivement..., et la forêt à *Lophira alata* s'est étendue sur toute cette surface" (ibid., p. 144).

On peut cependant se demander si cette hypothèse qui s'appuie sur des données incontestables, est vraiment à l'origine de la domination de *Lophira alata*, ou bien si ces cultures, dont l'ampleur pourrait être exagérée, n'ont pas suivi le phénomène, plutôt que d'en avoir été véritablement à l'origine. La critique repose sur les points suivants :

— comme Letouzey (1968) le fait remarquer : "Aux cultures contemporaines, déjà abandonnées, paraissent se substituer des friches postculturales où *Lophira alata* n'existe pratiquement plus, alors que (l'espèce pionnière) *Pycnanthus angolensis* fait son apparition sur une vaste échelle". Cette observation vient à l'encontre de l'hypothèse proposée ;

— La "Forêt littorale" caractérisée par *L. alata* présente une limite orientale assez nette, alors que l'installation des populations s'est étendue largement à l'intérieur des terres (cf. par exemple le développement colonial de l'axe Yaoundé-Ebolowa). Cette constatation n'est pas non plus favorable à l'hypothèse anthropique, d'autant plus que cette limite orientale a une forme en arc de cercle, suivant de loin la zone côtière, ce qui semble indiquer que l'influence maritime sur le climat de ce secteur aurait ici un rôle écologique, d'une façon peut-être voisine à ce qui sera montré plus bas pour l'Okoumé (3°).

— Il est aussi difficile de concevoir que l'origine d'un tel type de forêt puisse remonter seulement à quelques siècles, voire quelques millénaires, par exemple depuis l'arrivée des Bantous. Il est très probable qu'un tel type de forêt a dû exister avant que l'homme puisse tant soit peu perturber ce biotope.

Par contre, dans un autre secteur forestier situé plus à l'ouest au Nigéria, et qui semble bénéficier de conditions climatiques d'ensemble assez voisines, Jones (1950, 1955, 1956) a décrit une régénération abondante de *Lophira alata*. En effet, dans la Forêt d'Okumu, qui est située non loin de Bénin City, certains secteurs qui constituent une forêt mature (high forest), non cultivés depuis au moins 1 à 2 siècles (Jones, 1956), présentent les premiers stades d'une régénération qui s'effectue au milieu d'une brousse (open scrub) riche en Marantaceae et Zingiberaceae. En résumé, Jones (1950) donne la description suivante : "Structurally the forest was a mosaic of patches of closed well-stocked high forest with patches of various forms of degenerating forest and various forms of scrub. There were considerable numbers

of standing or dying dead emergents of large size, particularly of *Lophira procera* (syn. *L. alata*), and the whole gave the impression of being an overmature more or less even-aged crop that was breaking down by the action of old age and tornados. On the whole it seems safe to say that in the undisturbed forest regeneration of certain emergent species, at least, is present in considerable amounts and is reaching the pole stage. Of the limited number of "economic" species of which regeneration was assessed, *Lophira* and *Terminalia superba* were the only species that approached any of the Meliaceae in the amount of their regeneration". Cette description correspondrait donc à plusieurs stades d'une dynamique cyclique naturelle des *Lophira* et d'autres essences forestières héliophiles. La mort sur pied d'un grand nombre d'émergents est un phénomène remarquable qui semble être sous la dépendance de conditions climatiques particulières et on peut penser qu'il en est probablement de même pour la persistance des grandes Monocotylédones (4°, b).

### 3°) La forêt à Okoumé du Gabon

Dans les forêts voisines du Gabon (fig. 1a) il existe une association végétale assez comparable à la précédente. Elle occupe de grandes étendues et elle est caractérisée par deux espèces, dont l'une est encore *Sacoglottis gabonensis* qui se développe là aussi dans les bas-fonds. Dans cette seconde association *L. alata* est remplacé par l'Okoumé (*Aucoumea klaineana*, Burseraceae) (Aubréville, 1948, 1962 ; Letouzey, 1968 ; Leroy-Deval, 1973 ; Caballé, 1978). Cette essence a aussi un comportement héliophile bien que ses plantules ne résistent pas à un ensoleillement trop intense. Toutefois, à la différence de *L. alata* qui se rencontre de la Sierra Leone au Zaïre nord-occidental, l'Okoumé n'existe pratiquement qu'au Gabon (fig. 1b, 11). Les botanistes qui ont étudié cette essence très importante sur le plan commercial, ont, comme pour *L. alata*, développé des hypothèses anthropiques pour expliquer sa répartition actuelle (cf. par exemple Leroy-Deval, 1973). On peut opposer à cette conception les mêmes critiques que pour *L. alata*. Par contre, lorsqu'on examine la figure 1b (11 et 12) on voit clairement que l'aire d'extension de l'Okoumé est nettement associée à un élément essentiel du climat de ces régions, en rapport direct avec la longue saison sèche (environ 4 mois, de juin à septembre) caractérisée par une couverture nuageuse de type stratiforme quasi permanente d'où résulte une humidité atmosphérique très élevée, malgré la quasi absence des pluies (Saint-Vil, 1977, 1979) (cf. aussi l'exposé sur le climat de cette région dans Maley et al., p. 336 de cet ouvrage). Un déterminisme écologique lié à ce climat régional paraît donc logique, d'autant plus que si



l'extension de cet arbre dépendait uniquement du développement des cultures, d'une part on ne voit pas pourquoi il ne se serait pas répandu davantage au Cameroun, par exemple, et d'autre part sa limite orientale serait anarchique, alors qu'elle est relativement régulière, formant un arc de cercle approximatif centré vers la mer. On peut encore préciser ici que dans les essais de plantation d'Okoumés en dehors de son aire naturelle, ceux-ci ne fructifient pas.

En conclusion, le contrôle climatique ainsi esquissé - mais qui reste à préciser - paraît être un des éléments déterminants du dynamisme de l'Okoumé, particulièrement pour le contrôle de la limite extrême de son aire. Cette essence héliophile nécessitant une ouverture de la voûte forestière pour sa régénération, cette discussion va pouvoir se poursuivre dans le paragraphe suivant.

#### 4°) Les formations forestières clairsemées à Marantaceae et Zingiberaceae.

Parmi les formations ouvertes en milieu forestier, l'étude présentée par Foresta (p. 326 de cet ouvrage) est importante, en particulier par la description dans la forêt du Mayombe Congolais (fig. 1a), proche de petites savanes incluses en voie de reforestation, d'une formation particulière appelée "Forêt clairsemée à Marantaceae". Pour définir brièvement cette formation on peut citer l'essentiel de la description donnée par cet auteur :

— les arbres présents dans cette formation sont "très clairsemés et forment une voûte irrégulière de hauteur moyenne (20-30 m), émaillée de nombreuses trouées atteignant parfois de grandes dimensions : les trouées de 500 à 1000 m<sup>2</sup> sont fréquentes, mais on peut rencontrer des surfaces de l'ordre du demi-hectare sans aucun arbre!" Les arbres de la voûte sont surtout des espèces de la forêt primaire voisine, associées à des espèces plus franchement héliophiles et à des espèces pionnières.

— au sol, dans les trouées, "et ce sur 2-3 m de haut, règne un fourré extrêmement dense et très difficilement pénétrable, composé de grandes herbacées appartenant aux familles des Marantaceae et Zingiberaceae". Ces Monocotylédones qui possèdent de puissants rhizomes, ont un grand pouvoir couvrant grâce à leurs larges feuilles.

Foresta conclut que cette formation naît actuellement sous nos yeux, près de la lisière des savanes, après le dépérissement du front des espèces pionnières qui réalisent effectivement la progression forestière sur la savane.

— A l'abri des espèces pionnières, surtout arborées, et à peu près en même temps qu'elles s'installent, apparaissent des Marantaceae et des Zingiberaceae ainsi que quelques espèces arborées primaires qui se retrouveront ensuite parmi les rares arbres de la formation clairsemée.

*Fig. 1 (a) : Carte schématique de la végétation forestière de l'Afrique centrale. Synthèse et adaptation d'après Aubréville (1948, 1962, 1967), Bahuchet (1978), Begue (1967), Boulvert (p. 511 de cet ouvrage), Caballé (1978), CTFT (1972), Gibert (1984), Koechlin, (1962), Lebrun et Gilbert (1954), Le Testu (1938), Letouzey (1968, 1985), Nicolas (1977), Rollet (1964) et White (1983). 1: forêts sempervirentes biafréennes et gabonaises à nombreuses Cesalpinoaceae; 2: forêts atlantiques littorales (ou maritimes), à Sacoglottis gabonensis et Lophira alata au Cameroun, ce dernier étant remplacé au Gabon par Aukoumea klaineana; 3: forêts de type congolais caractérisées par l'alternance ou le mélange de formations sempervirentes et semi-caducifoliées ; 4: forêts clairsemées à Marantaceae et Zingiberaceae; 5a: mélange de forêts de type 4 et 5b; 5b: forêts sempervirentes à Gilbertiodendron dewevrei ; 6: zone inondée presque toute l'année, avec forêts sempervirentes, raphiales, et autres formations hygrophiles; 7: forêts semi-caducifoliées; 8: mangroves; 9: formations montagnardes diverses; 10: savanes; 13: frontières entre états.*

*Fig. 1 (b) : Relation entre l'extension de l'Okoumé (11), d'après Leroy-Deval (1973) et le maximum des influences rafraichissantes (12), d'après Saint-Vil (1979), exercées par des couvertures nuageuses persistantes mais non précipitantes, qui s'étendent sur une grande partie de l'Afrique centrale pendant la grande saison sèche annuelle (environ 4 mois, de juin à septembre). Ces couvertures nuageuses de type stratiforme réduisent considérablement la radiation solaire au sol, d'où un abaissement marqué des températures qui, en même temps, maintient une humidité atmosphérique très élevée, supérieure en moyenne à 80%. C'est finalement ce dernier facteur qui permet à la végétation de perdurer sans dommage pendant cette longue saison sèche (voir Maley et al., p. 489 de cet ouvrage; Maley, 1987, et à paraître).*

— Par la suite, le maintien des grandes Monocotylédones va bloquer le développement de presque toutes nouvelles plantules d'espèces arborées, conduisant à un paysage ouvert ou semi-ouvert.

De cette manière, cette formation forestière clairsemée, à la suite d'un front d'essences arborées pionnières, joue actuellement un grand rôle dans le "comblement" progressif de ces savanes incluses.

A plus grande échelle, des formations clairsemées comparables participent à la transgression de blocs forestiers beaucoup plus vastes. Ainsi à l'extrémité nord-occidentale des savanes qui s'enfoncent en doigt de gant dans le massif forestier Gabonais, sur le flanc oriental du bassin de la Ngounié, de Mouila à Fougamou, deux localités distantes d'environ 100 km (fig. 1a), Le Testu (1938) a décrit il y a une cinquantaine d'années une vaste zone couverte par une telle formation qu'on peut estimer avoir été gagnée autrefois sur la savane :

"Tout le pays, entre le fleuve et les hauteurs, sur une profondeur de 10 kilomètres est couvert d'une brousse assez basse, comprenant peu d'arbres et constituée surtout par des Marantées et des Zingibérées. Le *Pteridium aquilinum* y habite des clairières touffues, impraticables car cette plante y atteint 2 m. Partout l'*Elaeis* (Palmier à huile) est abondant et y forme des palmeraies qui mériteraient l'aménagement et l'exploitation" (Le Testu, 1938, p. 95). La présence du Palmier à huile est l'indice que les savanes antérieures avaient abrité des palmeraies et peut-être des villages qui ont aujourd'hui complètement disparu.

Il serait intéressant de retourner dans ce secteur pour examiner l'état actuel de cette végétation, car plus au sud-est, en territoire Congolais, dans le prolongement de la formation décrite par Le Testu (1938) (cf. aussi dans ce secteur les "brousses" cartographiées au Gabon par Caballé, 1978), on rencontre encore actuellement une formation forestière clairsemée assez comparable qui s'étend tout le long du flanc méridional du Massif du Chaillu, par Divénié, Makabana, Sibiti, puis remonte vers le nord-est le long de la rivière Bouenza pour disparaître vers Kitembé au contact des Sables Batékés (P. Sita, en préparation et commun. pers.). Cette formation qui est en contact vers le sud-ouest avec des savanes (Koechlin, 1961), se situe topographiquement au niveau d'une rupture de pente entre la plaine du Niari, ou de ses prolongements, et les premiers contreforts du Chaillu (Martin et Bosseno, 1977). Cette situation topographique favorise un regain de condensation et la formation de brouillard comme en témoignent les épiphytes et les Usnées qui y sont bien développées. D'un point de vue plus général, la persistance des savanes de ces vallées,

telles celles du Niari, est due probablement à un effet de foehn (phénomène de subsidence) au dévers des reliefs prononcés, puis, lorsque le flux des masses d'air humide est forcé à nouveau à l'ascendance par la topographie, la condensation peut reprendre. Cette formation forestière clairsemée qui s'étend sur une profondeur de 10 à 20 kilomètres suivant les points, est composée aussi d'une brousse basse à Marantaceae et Zingiberaceae, avec comme arbres typiques *Parinari excelsa* et *Maranthes glabra* (Chrysobalanaceae), ainsi que quelques Caesalpiniaceae (P. Sita, ibidem). En première approximation cette association pourrait se comparer à celle de la "Forêt Atlantique Sempervirente à rares Caesalpiniaceae de type oriental et central" décrite par Letouzey (1985) dans le sud Cameroun vers Ebolowa, Sangmelima et Djoum, et qui est incluse dans le vaste secteur où dominant les influences rafraîchissantes d'origine australe (fig. 1b), avec comme conséquence la quasi permanence à l'échelle annuelle d'une humidité atmosphérique très élevée (voir 3°).

Vers le sud-ouest du Gabon, dans le secteur maritime des rivières Remboué (fig. 1a), Saint-Aubin a décrit "des forêts claires caractérisées par une densité très faible d'arbres de tous diamètres. La souille arbustive est absente et le sol recouvert d'une façon continue par les Marantacées et les Zingibéracées... Par endroits, le peuplement forestier disparaît presque totalement, à l'exception de quelques arbustes ne dépassant pas cinquante centimètres. L'Okoumé est absent, sauf parfois en bordure, sous forme de peuplements assez denses" (Rapport cité par Nicolas, 1977, p. 106). Plus au nord-est, à proximité des savanes de la Lopé, cette formation clairsemée occupe aussi de vastes surfaces qui sont souvent fréquentées par les gorilles (Rogers et Williamson, 1987).

D'une manière plus générale, des formations clairsemées plus ou moins comparables sont largement répandues dans divers secteurs du bloc forestier africain ; elles ont été reconnues et décrites par divers auteurs en Côte d'Ivoire, au Nigéria, Cameroun, Congo et Gabon. Suivant les auteurs, la caractérisation de cette formation varie un peu. Ainsi au Cameroun oriental, Letouzey (1985) la considère comme un "faciès" particulier des forêts semi-caducifoliées. Dans le nord du Congo, Rollet (1964) constate la présence de cette formation en mélange intime avec la forêt sempervirente à *Gilbertiodendron dewevrei* et il en est aussi de même par place au Cameroun oriental (Letouzey, 1968). Quelque soit le type de forêt, des faciès clairsemés à grandes Monocotylédones apparaissent en particulier là où la forêt recolonise des secteurs préalablement ouverts, quelque soit leur surface et que ce soit dans une ouverture naturelle comme à la suite de chablis (cf.

Florence, 1981), ou bien artificiellement dans des jachères. D'une manière comparable, Letouzey (1968) parle aussi de "forêts clairsemées" pour des formations végétales issues "de petites parasolaires postculturales, plus ou moins équiennes\* qui, vers l'âge de 25 ou 30 ans, meurent très rapidement sur pied, alors que la strate inférieure se couvre d'un tapis relativement dense de Zingibéracées et de Marantacées". De même en Côte d'Ivoire, Kahn (1982) a décrit l'évolution de jachères dans certaines desquelles, comme pour les premiers stades de la forêt clairsemée, les Marantaceae et Zingiberaceae ne s'installent qu'après une première phase de recolonisation effectuée par des espèces arborées pionnières. Elles y "monopolisent l'espace et retardent le déroulement de la reconstitution".

Ces formations clairsemées prennent une extension considérable au Cameroun oriental et surtout dans le nord du Congo. Reprenant des observations antérieures d'Aubréville (1948) et de Rollet (1964), Letouzey (1968, 1985) a montré que les forêts clairsemées se rencontrent d'une manière discontinue depuis le haut bassin de la Lokomo, non loin de Yokadouma vers le nord du bloc forestier, et vers le sud, au contact de la partie septentrionale des savanes Batéké (fig. 1a) où elles sont très développées et appelées par certains "forêts claires". Dans tout ce dernier secteur se rencontrent en forêt des îlots de savanes dont la surface va de 100 à 1000 hectares et qui sont en voie de reforestation "avec tous les intermédiaires entre les savanes proprement dites, les savanes reforestées et ces "forêts claires" et les forêts denses plus septentrionales, tout ceci suivant un gradient général sud-nord" (Letouzey, 1968). Dans certains secteurs (Réserve d'Odzala), les forêts clairsemées occupent seulement le sommet des collines, entre 500 et 700 m d'altitude. Aubréville (1948) en avait donné la description suivante : "Les arbres sont de taille médiocre..., bas branchus ; les fûts sont souvent tortueux, mal conformés. Des barbes de lichens pendant fréquemment des branches".

Pour donner une idée de l'importance de ces forêts clairsemées, on peut citer un inventaire des ressources forestières de la région de Ouesso (CTFT, 1972), où, sur une surface totale inventoriée d'environ 1.180.000 ha, ces formations en occupent 15 % d'une manière dispersée. Dans le prolongement des savanes Batéké, entre Liouesso et la rivière Mambili (fig. 1a, cartouche n°4), ces formations clairsemées occupent des surfaces considérables d'un seul tenant, dont le total est estimé à environ 250.000 ha (Letouzey, 1968). Cet auteur a émis l'hypothèse d'un ancien couloir de savanes ayant coupé autrefois le bloc forestier à ce niveau.

Il ne fait aucun doute que le bloc forestier a été largement fragmenté au Léopoldvillien (voir Maléy, p.

383 de cet ouvrage), particulièrement dans toute cette région, comme le montre par exemple la présence il y a environ 7000 à 8000 ans BP dans les savanes du Niari vers le sud du Congo, du Rhinocéros noir, animal originaire des savanes soudaniennes septentrionales (Van Neer, p. 195 de cet ouvrage). Il faudrait alors considérer ces forêts clairsemées, soit comme les derniers témoins de la cicatrisation de ces couloirs à l'Holocène moyen, soit plutôt comme des vestiges, également en voie de cicatrisation, de nouveaux couloirs réapparus il y a 3000-4000 ans B.P. lors de la diminution de l'humidité du Kibangien B.

Concernant le rôle joué par les formations clairsemées, deux questions principales se posent :

— Ces formations participent-elles uniquement à des processus de cicatrisation, comme cela a été observé pour certaines savanes incluses ?

— Ou bien, dans certaines circonstances, ces formations clairsemées ne pourraient-elles pas être aussi à l'origine de savanes ?

En effet, alors que, d'après ses observations au Mayombe, Foresta estime que cette formation clairsemée n'apparaîtrait que durant la reconquête forestière des savanes (p. 326 de cet ouvrage, et supra), Rollet (1964), lors de son étude dans le nord du Congo, aussi bien sur le terrain qu'en examinant des photographies aériennes, constate "en forêt dense la naissance vermiculaire de forêts claires". Ce dernier note aussi "une petite savane en auréole autour d'un noyau de forêt claire, le tout au milieu de la forêt dense" et ailleurs "la naissance de la savane au contact de la forêt claire ou de la forêt dense". Il conclut : "ces faits semblent indiquer qu'on peut envisager une évolution de la forêt dense vers la forêt claire, puis vers la savane. Une évolution spontanée n'est pas à écarter sans qu'on aperçoive clairement la cause".

Il serait donc nécessaire pour conclure d'avoir des informations sur les conditions écologiques et climatiques régnant dans un secteur où cette formation se développe actuellement. A cet égard, les formations clairsemées qui existent sur le Mont Cameroun pourraient apporter d'importantes précisions.

## 5°) Les formations clairsemées du Mont Cameroun

### a) Description

Des formations forestières clairsemées sont en effet largement présentes sur le flanc occidental du Mont Cameroun (fig. 2, n° 7). Elles forment entre environ 500 et 1000 à 1500 m d'altitude, une vaste auréole bien

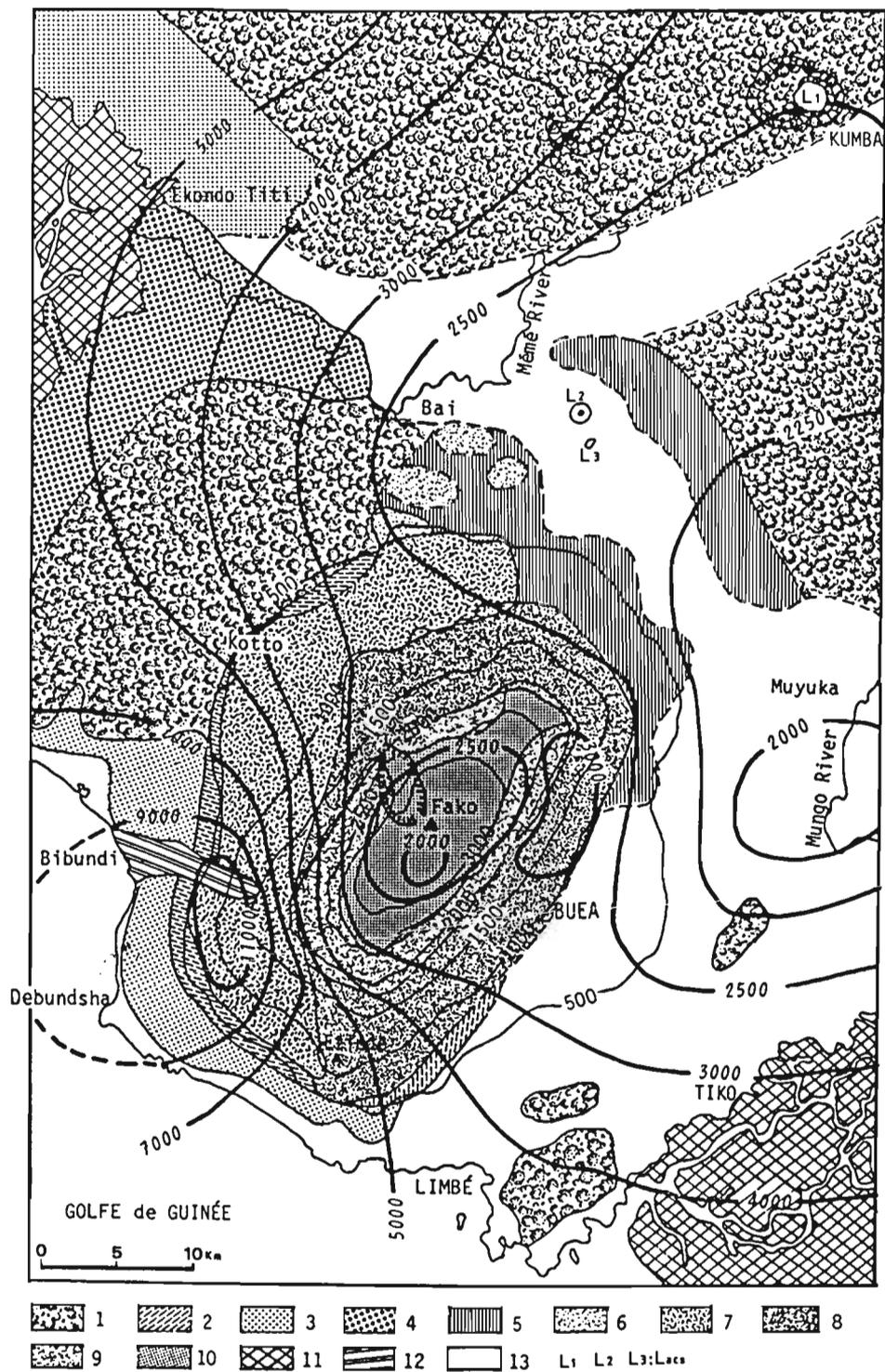


Figure 2 (voir légende page de droite)

délimitée, longue d'environ 35 km qui couvre une superficie de 20.000 à 25.000 ha. Ces formations clairsemées se développent dans une région quasiment inhabitée, en opposition au flanc oriental du Mont Cameroun où se situe la capitale provinciale Buea ainsi que de nombreuses plantations (fig. 2). Cette végétation a été décrite par Letouzey (1968) comme "brousse à éléphants" car elle est le domaine favori de ces pachydermes qui y trouvent une nourriture abondante et des caches. Cette brousse avec des arbres épars, est riche en Marantaceae et Zingiberaceae et elle comporte aussi quelques espèces de Gramineae et d'Acanthaceae. Les taxons arborés sont soit de type pionnier, soit de type semi-caducifolié, ce qui correspond à certains faciès de forêts clairsemées (voir 4° par.), d'autant plus que l'extrémité septentrionale de cette auréole entre en contact, d'une part avec des îlots de quelques centaines d'hectares de savanes incluses tout à fait typiques, contenant de nombreux rôniers (*Borassus aethiopum*) et d'autres arbres savanicoles (Letouzey, 1978, 1985), et d'autre part avec quelques larges taches de forêts semi-caducifoliées dont des îlots existent aussi au-delà dans les forêts sempervirentes biafréennes qui entourent tout cet ensemble (voir II°).

Il y a quelques années, le présent auteur avait accompagné le botaniste D.W. Thomas lors d'une randonnée sur le flanc occidental du Mont Cameroun, au départ d'un point situé vers 500 m, un peu au sud du petit village de Kotto, jusqu'à une altitude d'environ 1300 m. Cette formation clairsemée était très largement dominante le long de ce transect (Thomas, 1986) et comme cet auteur l'avait observé, ainsi que Letouzey (1985) en d'autres points, des formations basses typiquement montagnardes peuvent apparaître dès 700-800 m d'altitude et se mélanger avec elle. Par ailleurs, contrairement à ce que pensait Letouzey (ibid.), cette formation clairsemée ne se développe pas sur des coulées de laves plus ou moins récentes, mais, au contraire, sur des sols formés sur d'anciennes coulées boueuses très

consolidées et largement étalées sur ce flanc ; la mise en place de ces coulées boueuses remonte au Pléistocène supérieur ou à l'Holocène inférieur (Maley et al., 1987). Sur le flanc oriental, des coulées boueuses comparables et aussi largement étalées, supportent des formations forestières fermées classiques (fig. 2). On ne peut donc pas interpréter les formations clairsemées du flanc occidental comme résultant "de la colonisation de laves" (Letouzey, 1985), c'est-à-dire comme étant une réponse directe de la végétation à un bouleversement mécanique sub-contemporain. Durant cette exploration, une seule petite coulée volcanique récente, estimée à moins d'un siècle, a été rencontrée vers 1200-1300 m ; elle était recouverte par une formation végétale basse au caractère montagnard accusé. En d'autres points se rencontrent des coulées volcaniques récentes ; la plus importante est celle qui a atteint la mer vers Bibundi en 1922 (fig. 2, n° 12). Sur sa partie distale proche de la mer se sont succédées diverses végétations pionnières nettement différentes des formations clairsemées discutées ici (cf. Letouzey, 1985, n° 115).

Il apparaît ainsi clairement que, d'une part, la végétation forestière clairsemée qui forme une vaste auréole sur le flanc oriental du Mont Cameroun constitue un faciès particulier des forêts clairsemées à Marantaceae et Zingiberaceae et que, d'autre part, le déterminisme de cette formation paraît avant tout climatique.

b) Les conditions climatiques particulières déterminées par la masse du Mont Cameroun

Sur la figure 2, on a reporté aussi les isohyètes annuels établis par Suchel (1980, 1988), en particulier à partir des pluviomètres installés par l'ORSTOM sur les flancs du Mont Cameroun. Le flanc sud-ouest, face au flux de la mousson, est celui où les précipitations moyennes annuelles sont les plus élevées avec des totaux de 10 à 11 mètres, ces totaux constituant d'ailleurs un record pour l'Afrique. Sur tout le secteur cartographié la

Figure 2 : Carte phytogéographique de la région du Mont Cameroun (adaptée et simplifiée d'après Letouzey, 1985), et, superposés, les principaux isohyètes (d'après Suchel, 1988). 1 : forêts sempervirentes biafréennes à nombreuses *Cesalpinaeae* ; 2 : forêts sempervirentes atlantiques à rares *Cesalpinaeae* ; 3 : forêts sempervirentes atlantiques à rares *Cesalpinaeae* et *Sacoglottis gabonensis* ; 4 : forêts atlantiques littorales à *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* ; 5 : forêts semi-caducifoliées à *Sterculiaceae* et *Ulmaceae* ; 6 : savanes herbueses à *Borassus aethiopum* (*Palmæ*) ; 7 : forêts clairsemées à *Maranthaceae* et *Zingiberaceae* («brousse à éléphants» ; de 500 à ca 2000 m d'altitude) ; 8 : forêts submontagnardes (de 500 à 1800 m) ; 9 : forêts montagnardes (de 1800 à 3000 m) ; 10 : prairies montagnardes à taillis arbustifs (de 2000 à 3000/3500 m) et prairies subalpines (ca 2800 à 3800 m) ; 11 : mangroves ; 12 : coulée de lave émise en 1922, avec des végétations pionnières ; 13 : zones très anthropisées (villages, plantations, etc). Lacs : L1 : Barombi-Mbo ; L2 : Barombi-Kotto ; L3 : Mboandong. Mont Cameroun : 500 à 3000, altitude en mètres. Fako : sommet à 4095 m. Etindé : sommet secondaire, face à la mer, à 1713 m. Isohyètes : 2000 à 11000, en millimètres.

pluviométrie est très élevée et elle recoupe plus ou moins anarchiquement les diverses formations végétales, montrant clairement que, la pluviométrie totale annuelle étant largement suffisante, leur différenciation résulte d'autres paramètres climatiques.

L'allure générale des isohyètes ainsi que leur diminution relative vers le nord-est montre que c'est la masse du Mont Cameroun, par rapport à la direction et à l'épaisseur du flux de la mousson qui détermine le plus souvent la répartition et le caractère des pluies (Suchel, 1972, 1980, 1988 et *commun. pers.*; Fontes et Olivry, 1976 et les recherches en cours de J.C. Olivry, Orstom, Montpellier ; voir à ce propos L'Hostis, 1987). Le phénomène principal qui apparaît ici est un effet de foehn très net qui se manifeste d'abord par le minimum pluviométrique voisin de 1800 mm/an près de Muyuka. Ce phénomène est aussi responsable des larges taches de forêts semi-caducifoliées présentes vers la pointe septentrionale du Mont Cameroun, car dans ce secteur la longueur de la saison sèche atteint 3 mois et sans doute un peu plus pour les quelques îlots de savanes proches de Bai (Suchel, 1988).

Concernant un autre paramètre climatique, l'ennuagement, dont on va voir plus loin l'importance, les seules données chiffrées disponibles viennent de Tolé, vers 680 m d'altitude, en contre-bas de Buea qui est situé vers 1000 m. Pour cette station la durée moyenne annuelle de l'insolation n'est que de 1016 heures (Suchel, 1988), valeur très basse puisqu'elle correspond au quart de l'ensoleillement potentiel total (en prenant une moyenne de 12h par jour), ce qui signifie que les nuages occultent le soleil les 3/4 du temps. Paradoxalement, d'après Suchel (*commun. pers.*), la subsidence provoquée par l'effet de foehn sur le flanc oriental aurait plutôt comme conséquence la réduction ou la fragmentation des nuages. On pourrait donc penser que pour le Mont Cameroun, la valeur de l'ennuagement mesurée à Tolé serait un minimum. Le maximum de l'ennuagement interviendrait plutôt sur le flanc occidental où l'effet orographique accentue au contraire la condensation et le développement des nuages bas et des brouillards. Or étant donné que les deux extrémités de l'auréole de forêts clairsemées correspondent à peu près à l'axe de crête qui sépare le flanc où s'exerce l'effet de foehn de celui où l'ennuagement est favorisé par l'effet orographique, la conclusion qui s'impose est qu'il est très probable que c'est l'ennuagement et surtout sa persistance durant une grande partie de l'année qui serait le facteur primordial déterminant cette formation végétale.

Dans plusieurs publications on a déjà insisté sur le rôle des couvertures nuageuses dans l'extension à basse altitude des formations montagnardes (Maley, 1984,

1987 ; à paraître ; Maley et Livingstone, 1983 ; Brenac, 1988). Le phénomène qui intervient ici sur le flanc occidental du Mont Cameroun serait une amplification du "Massenerhebung effect" qui se manifeste par des variations altitudinales des biotopes montagnards que les écologistes attribuent aux couvertures nuageuses et aux brouillards, lesquels induisent des abaissements de la température ainsi que des perturbations du cycle nutritif de certains minéraux indispensables, tels l'azote et le phosphore (Grubb, 1971, 1974, 1977 ; Whitmore, 1975, chap. 16 ; Vitousek, 1984 ; etc.). Sur le flanc méridional du Mont Cameroun, vers le Mont Etindé (sommet secondaire culminant à 1713 m) où la forêt de type montagnard s'étend jusque vers 500 m d'altitude (fig. 2), le botaniste Richards (1963) ainsi que l'ornithologue Serle (1964) avaient déjà noté l'importance des nuages. Toutefois, à l'ouest de l'Etindé, le passage aux formations clairsemées qui incluent aussi dans ce secteur beaucoup de taxons montagnards (cf. Thomas, 1986), pourrait s'expliquer par une plus grande persistance des couvertures nuageuses, au-delà d'un seuil supérieur à celui mesuré à Tolé et pouvant affecter beaucoup la photosynthèse.

En effet, des études effectuées sur cette question ont montré qu'une réduction importante de l'ensoleillement pouvait entraîner une forte diminution de la photosynthèse (Monteith, 1972 ; Saugier, 1983 ; Monteny, 1987). Durant plusieurs cycles annuels, ce dernier auteur a effectué des mesures précises sur l'absorption et le dégagement de CO<sub>2</sub> dans une plantation homogène d'Hévéa située en forêt dense humide de Côte d'Ivoire (Monteny, *ibid.*). Il a montré en particulier que durant la petite saison sèche estivale (généralement août-septembre), caractérisée par la quasi permanence de nuages bas stratiformes, ceux-ci induisent une forte réduction de l'énergie solaire, jusqu'à 80-85 % (Monteny, *ibid.*). Cette réduction affecte directement la productivité nette (bilan du produit synthétisé sur le produit consommé par la respiration) qui devient alors négative. Il est possible d'appliquer *grosso modo* cette conclusion aux arbres de la canopée\* et donc estimer qu'un fort ennuagement journalier durant une grande partie de l'année, neutraliserait considérablement la photosynthèse d'arbres normalement adaptés à des forts ensoleillements, ce qui, à terme, entraînerait probablement leur mort en grand nombre.

Il est évident que ces interprétations et hypothèses devront être discutées, et surtout devront être confrontées à des mesures concernant la nébulosité, la radiation solaire, la température, la photosynthèse, effectuées dans ces diverses végétations. Il sera nécessaire de préciser le rôle à attribuer à chacun de ces facteurs. Ainsi, dans le Mayombe congolais, où l'ensoleillement est d'environ

600 h/an (Foresta et Schwartz, comm. pers.), existent de très belles forêts denses : le seul ennuagement ne peut expliquer la présence des forêts clairsemées. Cet exposé montre toutefois que la région du Mont Cameroun peut être considérée comme un vaste laboratoire naturel où plusieurs questions importantes se rattachant à la dynamique de la végétation forestière africaine pourraient trouver des explications.

### III - CONCLUSIONS GENERALES ET HYPOTHESES

L'ennuagement important qui semble responsable des conditions climatiques particulières qui affectent l'auréole de forêts clairsemées du Mont Cameroun, dépend à l'origine d'un effet orographique limité à son flanc oriental. Bien que ce facteur physique soit constant, il est probable que cette auréole a été aussi affectée par les fluctuations climatiques survenues durant le Quaternaire récent et qui se sont traduites par des variations importantes de la végétation (Maley, 1987, à paraître et p. 383 de cet ouvrage). Ainsi, après la reconquête forestière survenue durant le "Kibangien A" (inférieur), depuis 12-13.000 ans BP, on peut penser que la nouvelle extension généralisée des savanes et des formations ouvertes survenues durant le "Kibangien B" (supérieur), depuis 3 à 4000 ans BP et dûe probablement à un certain accroissement des saisons sèches, aurait affecté aussi la région du Mont Cameroun en transformant cette auréole occidentale en savane. Actuellement et peut-être depuis quelques siècles cette auréole serait dans un stade avancé de recolonisation par une formation clairsemée à Marantaceae et Zingiberaceae dans laquelle subsiste encore de nombreuses plantes herbacées et en premier des Gramineae et des Acanthaceae, ce qui témoigne sans doute d'un état antérieur très ouvert dont il ne subsisterait actuellement que les quelques taches de savanes de la région de Bai (fig. 2).

Concernant la Forêt Littorale Atlantique à *Lophira alata*, on a montré que dans d'autres secteurs forestiers, comme dans la Forêt d'Okumu au Nigéria, on observe actuellement une régénération abondante du *Lophira alata* dans de petits secteurs où se développe une formation clairsemée à Marantaceae et Zingiberaceae. On pourrait donc penser que dans la Forêt Littorale Atlantique la régénération des *Lophira alata* ne pourrait se produire qu'à la suite de son envahissement par une telle formation forestière clairsemée.

Pour la Forêt à Okoumé, on pourrait envisager un processus comparable, ce qui correspond bien d'ailleurs à

ce qu'a observé Saint-Aubin dans le sud-ouest du Gabon où cet arbre se régénère parfois en abondance à la périphérie de formations forestières clairsemées (II, 4°).

Enfin, concernant la Forêt dense humide sempervirente à *Gilbertiodendron dewevrei*, on a vu plus haut que le remplacement des forêts sempervirentes par des formations forestières de type semi-caducifolié intervient lorsque la saison sèche passe à 3 mois. De ce point de vue, la seconde partie du Kibangien A, entre environ 7000 et 3500 ans BP, a dû être une période favorable à ce type forestier par diminution des saisons sèches, particulièrement celle d'origine australe, comme on l'a montré pour la région du lac Bosumtwi au Ghana (Maley, à paraître), ou encore dans la région de Pointe Noire, sur le littoral du Congo. Ce dernier secteur est actuellement couvert de savanes et de forêts qui sont déterminées par une saison sèche annuelle de 4 à 5 mois. Par contre Dechamps et al. (1988) et Schwartz et al. (p. 283 de cet ouvrage) ont montré qu'entre environ 6000 et 3500 ans BP ce secteur côtier avait été couvert par une forêt dense humide, ce qui ne peut s'expliquer que par une réduction marquée de cette saison sèche. A ce propos il est intéressant de remarquer qu'un tel phénomène s'est produit par exemple ponctuellement en 1983 pour toute la région qui est habituellement affectée par cette saison sèche d'origine australe (fig. 1b, n° 12). Dans tout ce secteur et particulièrement au Gabon, cette saison sèche a été remplacée par de fortes pluies à caractère orageux (Guillot, 1985). Cet auteur a montré que cette année là dans le Golfe de Guinée les eaux froides profondes ne sont pas remontées en surface et que, de ce fait, les eaux sont restées chaudes à la surface de la mer (cf. Servain et Seva, 1987). Tout ceci, en fin de compte, a permis le développement de nombreuses situations orageuses (cf. Maley, à paraître). En conclusion de ce paragraphe, on pourrait penser que les îlots actuels de forêts sempervirentes décrits ci-dessus, où dominant *Gilbertiodendron dewevrei*, seraient les restes de la dernière grande extension de ce type forestier extension qui serait survenue à l'Holocène moyen entre environ 7000 et 3500 ans BP.

Ces diverses hypothèses devront être précisées et discutées, d'une part à la lumière d'une meilleure connaissance des fluctuations climatiques contemporaines à très court terme, mais aussi d'autre part des variations à plus long terme, particulièrement durant l'Holocène. De plus il serait nécessaire de mieux caractériser le climat actuel des différents secteurs forestiers concernés ici, et aussi l'écologie des taxons forestiers, en premier lieu de ceux discutés ici. Enfin, de nouvelles études polliniques devront être effectuées sur des séquences sédimentaires déposées depuis 13.000 ans BP ou plus, afin de retracer l'histoire de ces diverses

formations forestières et ainsi confirmer ou infirmer les hypothèses présentées ici.

## REMERCIEMENTS

*L'auteur tient à remercier H. de Foresta, P. Giresse, D. Schwartz et P. Sita pour les critiques constructives et l'aide apportée à la réalisation de ce chapitre.*

## BIBLIOGRAPHIE

- AUBREVILLE A., 1948. - Richesses et misères des forêts de l'Afrique Noire française. Mission forestière A.E.F.- Cameroun -A.O.F., 1945-1946. Jouve, Paris, 250 p.
- AUBREVILLE A., 1949. - Climats, Forêts et Désertification de l'Afrique tropicale. Soc. Edit. Géogr. Marit. et Coloniales, Paris, 351 p.
- AUBREVILLE A., 1957. - Echos du Congo Belge. Bois et Forêts Trop., 51, 28-39.
- AUBREVILLE A., 1962. - Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, 1, 16-84.
- AUBREVILLE A., 1967. - Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogoué au Gabon. *Adansonia*, 7, 1, 13-22.
- BAHUCHET S., 1978. - Les contraintes écologiques en forêt tropicale humide (nord Congo - sud R.C.A.). *J. Agric. Trad. et Bot. Appl.*, 25, 257-285.
- BEGUE L., 1967. - Chronique phytogéographique. Les forêts du nord de la République du Congo (Brazzaville). *Bois et Forêts Trop.*, 111, 63-76.
- BOUTRAIS J., 1974. - Les conditions naturelles de l'élevage sur le Plateau de l'Adamaoua (Cameroun). *Cah. ORSTOM, sér. Sci. Hum.*, IX, 2, 145-198.
- BOUTRAIS J., 1980. - L'arbre et le boeuf en zone soudano-sahélienne. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. Hum.*, XVII, 3/4, 235-246.
- BRENAC P., 1988. - Evolution de la végétation et du climat dans l'Ouest-Cameroun entre 25000 et 11000 ans B.P. Actes Xème Symp. Ass. Palyno. langue Franç., Bordeaux, in : *Trav. Sect. Sci. et Techn. Inst. Franç. Pondichéry*, 25, 91-103.
- CABALLE G., 1978. - Essai phytogéographique sur la forêt dense du Gabon. *Adansonia*, 17, 425-440.
- CHEVALIER A., 1951. - Sur l'existence d'une forêt vierge sèche sur de grandes étendues aux confins des bassins de l'Oubangui, du Haut-Chari et du Nil (Bahr -el-Ghazal). *Rev. Bot. Appl.*, 31, 135-136.
- CTFT, 1972. - Inventaire des ressources forestières de la région d'Ouessou (nord Congo). *Rapp. multigr.*, Paris, 7 fasc.
- DECHAMPS R., GUILLET B. et SCHWARTZ D., 1988. - Découverte d'une flore forestière mi-Holocène (5800-3100 B.P.) conservée in situ sur le littoral ponténégrin (R.P. du Congo). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306, sér. II, 615-618.
- FLORENCE J., 1981. - Chablis et sylvigénèse dans une forêt dense humide sempervirente du Gabon. Thèse 3e cycle, Univ. Strasbourg, 250 p.
- FONTES J.C. et OLIVRY J.C., 1976. - Premiers résultats sur la composition isotopique des précipitations de la région du Mont Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.*, XIII, 3, 179-194.
- GIBERT G., 1984. - La masse forestière Congolaise. Son implantation, ses divers faciès. *Bois et Forêts Trop.*, 204, 3-19.
- GRUBB P.J., 1971. - Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature*, 229, 44-45.
- GRUBB P.J., 1974. - Factors controlling the distribution of forest-types on tropical mountains: new facts and a new perspective. In : J.R. Flenley (éd.), *Altitudinal zonation in Malesia. Trans. 3rd Aderbeen-Hull Symp. on Malesian Ecology*, p. 13-45.
- GRUBB P.J., 1977. - Control of forest growth and distribution on west tropical mountains, with special references to mineral nutrition. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 8, 83-107.
- GUILLOT B., 1985. - Température de surface de la mer et pluviosité autour du Golfe de Guinée. *Veille Climat. Satellit.*, Lannion, 6, 13-14.
- HURAUULT J., 1975. - Surpâturage et transformation du milieu physique. Formations végétales, hydrologie de surface, géomorphologie. L'exemple des hauts

- plateaux de l'Adamaoua (Cameroun). Et. Phot. Interprét., I.G.N., Paris, 7, 218 p.
- JONES E.W., 1950. - Some aspects of natural regeneration in the Benin rain forest. *Empire For. Rev.*, 29, 108-124.
- JONES E.W., 1955. - Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part I. The environment, the vegetation types of the forest, and the horizontal distribution of species. *J. Ecol.*, 43, 564-594.
- JONES E.W., 1956. - Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria. IV. The plateau forest of the Okomu Forest Reserve. Part II. The reproduction and the history of the forest. *J. Ecol.*, 44, 83-117.
- KAHN F., 1982. - La reconstitution de la forêt tropicale humide, Sud-Ouest de la Côte d'Ivoire. Mémoire n° 97, ORSTOM, Paris, 150 p.
- 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, n° 5, 292 p. (carte des savanes, p. 5).
- LEBRUN J. et GILBERT G., 1954. - Une classification écologique des forêts du Congo [= Zaïre]. Publ. INEAC, Bruxelles, sér. Sci., n° 63, 89 p.
- LEROY-DEVAL J., 1973. - Biologie et sylviculture de *Aucounea klaineana* Pierre (Okoumé). Thèse Doct. Ing., Univ. Paris VI, 125 p.
- LE TESTU G., 1938. - Note sur la végétation dans le bassin de la Nyanga et de la Ngounié au Gabon. *Mém. Soc. Linn. Normandie, Nlle sér., Botanique*, 1, 4, 83-108.
- LETOUZEY R., 1968. - Etude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier, Paris, 508 p.
- LETOUZEY R., 1978. - Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. *Adansonia*, 18, 293-325.
- LETOUZEY R., 1983. - Quelques exemples camerounais de liaison possible entre phénomènes géologiques et végétation. *Bothalia*, 14, 3/4, 739-744.
- LETOUZEY R., 1985. - Notice de la carte phytogéographique du Cameroun à 1/500.000. *Inst. Carte Intern. Végét., Toulouse, et IRA, Yaoundé*.
- L'HOSTIS G., 1987. - Variabilité des précipitations dans la région du Mont Cameroun et mécanisme de la mousson. D.E.A., Univ. Orsay.
- MALEY J., 1973. - Mécanisme des changements climatiques aux basses latitudes. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 14, 263-307.
- 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 n° 129, ORSTOM, Paris*, 586 p.
- MALEY J., 1984. - Influence des nuages sur les paléoenvironnements : quelques exemples pris dans le Quaternaire africain. 10ème réunion annu. *Sci. Terre, Bordeaux*, p. 373.
- 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., à paraître. - Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea surface temperature variations. In: M. Leinen et M. Sarnthein (éds.), *Paleoclimatology and Paleometeorology : Modern and past patterns of global atmospheric transport*. NATO Atmospheric Sciences Series, Kluwer Acad., Dordrecht, 23 p.
- MALEY J., BRENAC P. et ZOGNING A., 1987. - Sédiments lacustres et coulées boueuses quaternaires récents de la région du Mont Cameroun. Xè Symp. Ass. Palyno. *Langue Fr., Talence, CEGET/CNRS*, p. 81.
- 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, sér. II*, 296, 1287-1292.
- MARTIN D. et BOSSENO R., 1977. - Etude pédologique de la région de Dihesse Makabana. *ORSTOM, Brazzaville*, 132 p.

- MONTEITH J.L., 1972. - Solar radiation and productivity in tropical ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, 9, 747-766.
- MONTENY B.A., 1987. - Contribution à l'étude des interactions végétation-atmosphère en milieu tropical humide. Thèse Sc., Univ. Orsay, 170 p.
- MORTELMANS G., 1968. - (Information écrite dans une discussion à la suite d'une communication de J. de Ploey, "Révision de la stratigraphie du site de Kalina, Kinshasa"). In : Symposium on the Nomenclature of the Stone Age Industries of the Lower Congo, with special reference to the Colette excavations at Kalina Point. Tervuren, 20-23 sept. 1968, Rapport ronéo, 20 p.
- NICOLAS P., 1977. - Contribution à l'étude phytogéographique de la Forêt du Gabon. Thèse 3è Cycle, Paris I, 383 p.
- RICHARDS P.W., 1963. - Ecological notes on West African vegetation. III. The upland forests of Cameroons Mountain. *J. Ecol.*, 51, 529-554.
- ROGERS M.E. et WILLIAMSON E.A., 1987. - Density of herbaceous plants eaten by gorillas in Gabon: some preliminary data. *Biotropica*, 19, 3, 278-281.
- ROLLET B., 1964. - Introduction à l'inventaire forestier du Nord-Congo. Rapport F.A.O. au Gouv. du Congo, n° 1782, Rome.
- SAINT-VIL J., 1977. - Les climats du Gabon. *Ann. Univ. Nat. Gabon*, 1, 101-125.
- SAINT-VIL J., 1979. - La grande saison sèche au Gabon. *Inst. Géogr. Trop., Univ. Abidjan*, 17 p.
- SAUGIER B., 1983. - Aspects écologiques de la photosynthèse. *Bull. Soc. Bot. France, Actual. Bot.*, 1, 113-128.
- SERLE W., 1964. - The lower altitudinal limit of the montane forest birds of the Cameroon mountains, West Africa. *Bull. British Ornith. Club*, 84, 87-91.
- SERVAIN J. et SEVA M., 1987. - On relationships between tropical Atlantic sea surface temperature, wind stress and regional precipitation indices: 1964-1984. *Ocean-Air Interact.*, 1, 183-190.
- SITA P. - Etude de la végétation forestière du Massif du Chaillu congolais. ORSTOM Brazzaville, en préparation.
- SPICHTER R. et PAMARD C., 1973. - Recherches sur le contact forêt-savane en Côte d'Ivoire: étude du recru forestier sur des parcelles cultivées en lisière d'un îlot forestier dans le sud du pays baoulé. *Candollea*, 28, 21-37.
- SUCHEL J.B., 1972. - La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. *Trav. et Doc. Géogr. Trop., CEGET, Bordeaux*, 5, 287 p.
- SUCHEL J.B., 1980. - La répartition des pluies dans la région du Mont Cameroun. *Actes 16è Cong. Int. Météo. Alpine, Soc. Météo. France*, p. 191-198.
- SUCHEL J.B., 1988. - Les climats du Cameroun. Thèse Sc., Univ. Saint Etienne, 4 tomes.
- THOMAS D.W., 1986. - Vegetation in the montane forest of Cameroun. In: N.S. Stuart (éd.), *Conservation of Cameroon montane forests*. Int. Council for Bird Preserv., Cambridge, England, p. 20-27.
- VANDERYST H., 1923. - Etudes agrostologiques et forestières (au Congo Belge). *Bull. Agric. Congo Belge*, 14, 1, 98-118.
- VITOUSEK P.M., 1984. - Litterfall, nutrient cycling, and nutrient limitation in tropical forests. *Ecology*, 65, 285-298.
- WHITE F., 1983. - The vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO Maps and Memoir, 356 p.
- WHITMORE T.C., 1975. - Tropical rain forests of the Far East (chap. 16: Mountain rain forests). Clarendon Press, Oxford.