

7

Reconstitution des perturbations anciennes d'une forêt tropicale humide de Guyane par l'étude des dépôts sédimentaires et l'analyse des graines de plantes pionnières contenues dans un carottage

PIERRE CHARLES-DOMINIQUE, MICHEL SERVANT

Introduction

En régions de forêts tropicales humides, les espèces végétales pionnières se trouvent essentiellement dans les jeunes formations secondaires installées dans les zones perturbées (plantations, bordures de routes, grandes ouvertures, etc.), mais aussi, en tout petit nombre, dans les forêts naturelles où elles sont localisées dans les petites trouées formées par les chutes d'arbres (chablis). Ces plantes, qui sont les premières à s'installer dans les ouvertures nouvellement créées (Aubréville, 1947 ; Bazzaz et Pickett, 1980), sont exigeantes en lumière ; leur croissance est rapide et leur vie relativement brève. Elles sont donc progressivement supplantées par les espèces de la grande forêt en quelques décennies, et, dans les conditions naturelles, c'est grâce à la création des nouvelles trouées apparaissant de façon aléatoire qu'elles peuvent se maintenir. La proportion de plantes pionnières est donc corrélée au taux d'ouverture et de perturbation de la forêt, et leurs stratégies de colonisation sont le plus souvent associées à un certain nombre de caractères adaptés à ces contraintes d'opportunisme :

1. production d'un très grand nombre de graines de toute petite taille (Prévost, 1983) ;
2. distribution relativement homogène de ces graines par des petits animaux frugivores (oiseaux et chauves-souris) qui les disséminent à plusieurs centaines de mètres dans leurs fientes (Charles-Dominique, 1986) ;
3. adaptations physiologiques des graines leur permettant de rester en dormance dans les sols jusqu'à l'apparition de conditions d'illumination favorables consécutives à une ouverture de la canopée

(Whitmore, 1975,1983 ; Uhl et Clark, 1983 ; De Foresta et Prévost, 1986) ;

4. téguments suffisamment résistants leur permettant de survivre dans les sols forestiers durant la période de dormance.

Ces caractéristiques font des graines d'espèces pionnières de bons indicateurs des perturbations de l'écosystème forestier environnant. En effet, la « pluie de graines » (toutes espèces pionnières confondues) est dix à quinze fois plus importante dans les forêts secondarisées qu'en forêt primaire (De Foresta *et al.*, 1984). Par ailleurs, la relative bonne résistance de leurs téguments prédisposent ces graines à une longue conservation dans les sédiments, et leurs formes, associées à des ornements particuliers, permettent de les déterminer au niveau générique, et très souvent au niveau spécifique. À l'instar des pollens, les graines de plantes pionnières pourraient donc constituer un bon indicateur des perturbations passées de l'écosystème forestier, hypothèse que nous avons voulu tester dans le cadre du programme ECOFIT. Après un premier test montrant que de telles graines existaient dans la tourbe d'un petit marécage, deux carottages spécifiques y ont été pratiqués à l'occasion d'une campagne de prélèvements destinée à une étude palynologique.

Par ailleurs, ce marécage montrant l'existence de couches de sable et gravier intercalées dans le sédiment, signes de périodes de forte érosion des sols, donc de perturbations du couvert forestier, une étude complémentaire a été entreprise sur les sédiments de façon à mieux comprendre le fonctionnement de cette zone marécageuse, ainsi que sa partie aval.

Caractéristiques de la zone d'étude

L'étude a été faite à la station de recherche des Nouragues (Guyane), située à 100 km de la côte en forêt tropicale humide intacte. (4° 5' N, 54° 40' W). La pluviométrie annuelle y est supérieure à 3 000 mm, réparties à peu près 280 jours par an, avec deux périodes minimales : l'une, « saison sèche », entre septembre et octobre, et l'autre, « petit été », plus courte et parfois absente, vers le mois de mars. La région a été habitée jusqu'au XVIII^e siècle par les amérindiens Nouragues (Grenand, 1979 et com. pers.), mais dans la zone d'étude proprement dite, les traces d'occupation humaine n'ont été datées qu'entre 1 000 et 1 500 ans BP (Tardy, com. pers.), ce qui n'exclut pas d'autres sites d'occupation plus récents ou plus anciens, non encore mis en évidence. La zone d'étude n'a jamais été occupée pendant l'époque coloniale, jusqu'à la création de la station de recherche, en 1986. Le site de carottage choisi est une « pinotière », formation marécageuse où la strate supérieure est principalement occupée par le palmier « pinot » *Euterpe oleracea* (Arecaceae) et le « Manil » *Symphonia globulifera* (Clusiaceae). Le sous-bois y est clairsemé, colonisé par quelques plantes herbacées comme *Asplundia heteranthera*, *Cyclanthus bifida* (Cyclantaceae), *Anthurium* sp., *Spathiphyllum* sp. (Araceae), *Ischnosiphon* sp. (Maranthaceae). Le substrat est constitué d'une « pégasse », sorte de tourbe gorgée d'eau et composée de débris de fibres et de matières organiques accumulées sur une grande épaisseur. Même pendant les fortes pluies, l'écoulement de l'eau est lent, surtout dans les parties les plus larges de la pinotière où elle est évacuée autant en s'infiltrant au travers de cette matière spongieuse, qu'en surface, par un réseau de petits chenaux anastomosés où le courant reste toujours très faible.

Contrairement à la majeure partie des pinotières qui occupent le plus souvent les bas-fonds, celle-ci est située à mi hauteur d'un plateau, à près de 40 m au-dessus du niveau du système hydrographique auquel elle est reliée par un ruisseau franchissant une série de petites cascades, sur une longueur de 200 m. La pinotière étudiée est composée de deux unités distinctes, l'une (P1), de 50 m de large et 0,475 ha de surface, recevant les eaux d'un bassin versant de 12 ha, l'autre (P2), de 40 m de large et 0,725 ha, recevant les eaux d'un bassin versant de 18 ha. Ces deux unités confluent dans une troisième (P3) de 100 m de large et 1,363 ha de surface, correspondant à un drainage total de 51 ha. Le déversoir du dernier bassin est encaissé entre deux pentes abruptes encombrées de gros blocs de latérite. Le fond de ces pinotières est rempli par plusieurs mètres d'épaisseur d'une argile plus ou moins riche en matière organique, surmontée de 80 à 150 cm de tourbe. Une à trois couches fines composées d'un mélange de sable, graviers et petits cailloux sont intercalées dans le sédiment. Le soubassement est une altérite provenant de la dégradation de roches vertes métamorphiques.

Méthodes

Cent trente-trois sondages de la pinotière ont été pratiqués par enfoncement d'une perche métallique graduée dans le sédiment, tous les 4 m, le long de 12 transects

espacés de 30 à 40 m les uns des autres (Figure 1). Lorsqu'un obstacle (bois mort) s'opposait à l'enfoncement de la perche, un emplacement proche était recherché par tâtonnement de façon à atteindre le sédiment argileux compact. La traversée de la tourbe était très facile et les couches de sable et graviers étaient détectées grâce au crissement caractéristique transmis le long de la perche. Par contre, dès que la sonde atteignait la couche profonde argilo-sédimentaire, il devenait impossible de la faire pénétrer plus de quelques décimètres (limite indiquée en pointillé sur le graphique). La profondeur et l'épaisseur de chaque couche d'éléments grossiers (sable et gravier) ont été systématiquement relevées.

En aval du déversoir, un examen des berges a été pratiqué pour y rechercher les restes de terrasses alluviales, témoins d'anciens épisodes d'érosion/dépôt. Ces anciennes terrasses sont actuellement entaillées par la crique principale, surtout au moment des fortes pluies. Des fragments de feuilles mortes inclus à la base d'une terrasse ont été prélevés par tamisage, pour les datations C¹⁴, ainsi que des échantillons de bois collectés directement sur des souches dégagées sous la base des terrasses.

Les carottages ont été pratiqués dans la pinotière à l'aide d'un carottier à vibration par L. Martin, à l'occasion d'une campagne de prélèvements destinée à une étude palynologique (Ledru *et al.*, 1997). Deux carottes prélevées dans un sédiment tourbeux reposant sur un lit de sable et gravier ont été réservées à la recherche des graines. Chacune a été divisée en tranches de un centimètre d'épaisseur, conservées dans des sacs en matière plastique à une température de 4 °. La recherche des graines a été faite sous loupe binoculaire sur la totalité de l'échantillon, sans traitement préalable. La carotte 92/2bis, de 86 cm, provient du bassin P1 et la carotte 92/4 bis, de 134 cm, du bassin P3. Seuls les résultats obtenus en P1 seront présentés, car l'échantillon issu de P3, bien que reflétant les mêmes tendances que le premier, contenait trop peu de graines.

Résultats

Traces d'érosion et de dépôt

Les couches de sable et gravier incluses dans le sédiment organique de la pinotière ont quelques centimètres d'épaisseur. Elles sont irrégulières, parfois absentes, mais souvent organisées en deux, voir trois niveaux superposés, espacés de 5 à 25 cm. Les éléments les plus grossiers mis à jour lors des carottages, mais aussi à l'occasion du creusement d'une fosse de 180 cm de profondeur, peuvent atteindre une taille de quelques cm. La reconstitution graphique des profils montre nettement une légère déclivité de ces couches, des bords vers le centre, indiquant bien qu'il s'agit d'un transport. La couche d'éléments grossiers sur laquelle s'appuie la carotte 92/2 bis est estimée inférieure à 1 390 ans BP, en se basant sur une datation AMS faite à partir des graines situées dans sa limite supérieure. Dans la partie resserrée du bassin P1, avant sa confluence en P3, les couches de sable et gravier semblent être organisées en trois niveaux plus ou moins interrompus (Figure 1).

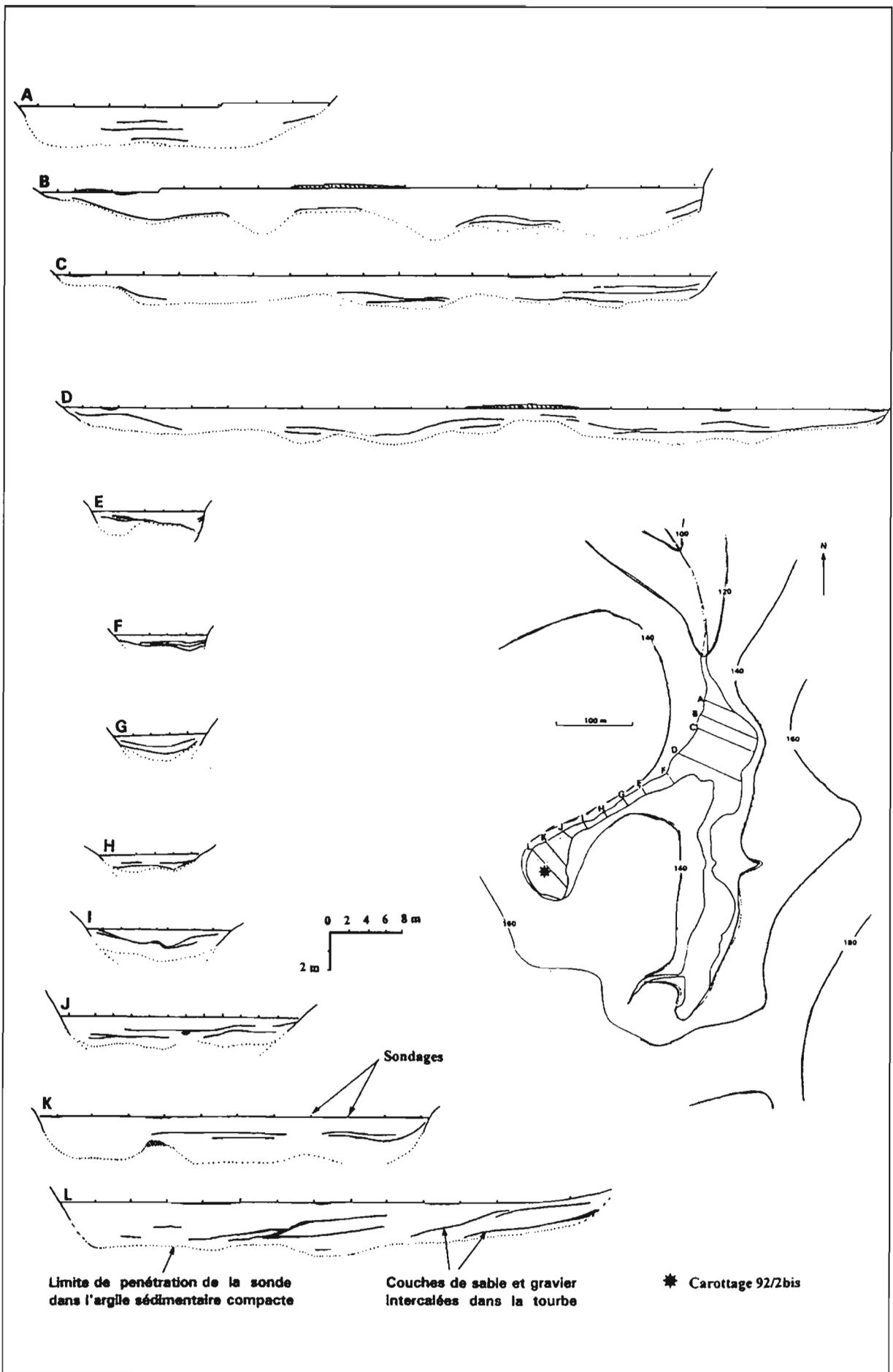


Figure 1 Topographie des coupes transversales de la pinotière perchée (tourbière), d'aval en amont, montrant les différentes couches de sable et gravier incluses dans la tourbe.

En aval de l'exutoire de ce marécage, dans la partie basse de la vallée où de nombreux ruisseaux alimentent la « crique Nourague », cours d'eau principal dont la profondeur moyenne varie entre 30 et 60 cm, des restes de deux terrasses alluviales anciennes, plus ou moins érodées, ont été mis en évidence sur au moins 3 km le long du cours. La plus haute, qui n'a pu être datée, surmonte le lit actuel d'environ 3 m dans le cours supérieur. La plus récente, dont l'âge serait compris entre 556 et 601 ans BP, mesure 1 m de hauteur dans le cours supérieur et environ 1,50 m plus en aval. À la base de cette terrasse, actuellement entaillée par le cours d'eau, se trouvent des lits d'argile et sable mélangés à des charbons, mais aussi à des débris de feuilles mortes qui ont servi à dater le dépôt. L'analyse de graines extraites de ce sédiment indique une forte proportion de plantes pionnières. Des vieilles souches d'arbres, encore enracinées, ont été retrouvées d'une part dans l'eau, à la limite de la basse terrasse en cours de dégagement par le courant, mais aussi sous cette basse terrasse en creusant la berge sur une largeur d'environ 80 cm à partir de la rive actuelle (Figure 2). Les datations C^{14} faites sur ces échantillons de bois donnent des valeurs difficiles à interpréter (Deux dates trop récentes: 130 et 350 ans BP correspondant vraisemblablement à des arbres établis postérieurement à la formation de la terrasse, en bordure de rive, ont été éliminées): 810 ± 60 ans BP, $1\ 250 \pm 50$ ans BP, $1\ 390 \pm 40$ ans BP, $2\ 380 \pm 50$ ans BP, $4\ 310 \pm 50$ ans BP. Peut-être des événements successifs ont-ils permis de protéger ces souches de la décomposition, par recouvrement d'une couche de vase, les dégagant à nouveau avant un nouveau recouvrement (?). Le dernier enfouissement correspondrait à la formation de la basse terrasse et remonterait à l'âge du dépôt des feuilles. En effet, du fait de leur fragilité et donc de l'impossibilité d'une conservation après remaniement, la formation de cette terrasse devrait être contemporaine de l'âge de ces restes de feuilles (530 ± 70 ans BP).

Graines d'espèces pionnières dans le carottage

7 237 graines, dont 5 617 appartenant à 14 espèces pionnières reconnues, ont été dénombrées : 4 592 Melastomataceae (9 espèces des genres *Henriettea*, et *Miconia*), 618 *Piper* (types de graines correspondant aux espèces héliophiles comme *P. hostmannianum* et *P. aduncum*, difficiles à distinguer l'une de l'autre, mais bien distinctes des *Piper* de sous-bois), 131 *Solanum*, 267 *Cecropia obtusa*, 29 *Cecropia sciadophylla*, 42 *Cecropia palmata*. Il faut signaler la présence d'une espèce abondante, non encore déterminée (sp 8, 1 148 graines) dont la distribution est identique à celle des *Solanum* et des *Piper*, ainsi que 124 Cyclantaceae, espèces non pionnières liées aux zones humides et dont les graines sont réparties régulièrement le long du profil. La plupart de ces graines sont de toute petite taille : de 0,25 à 1 mm pour les Melastomataceae, 1 à 5 mm pour les *Cecropia*, *Solanum*, *Piper*, et Cyclantaceae.

Les grosses graines, qui appartiennent toutes à des espèces non pionnières, sont produites en beaucoup plus faible quantité si bien que seulement quelques éléments non significatifs ont été retrouvés dans le carottage dont le diamètre (8 cm) était trop petit pour pouvoir en inclure une quantité suffisante. En outre, leur conservation est moins bonne.

Pour la carotte 92/2 bis, cinq datations AMS ont été effectuées sur des petits lots de graines, chacun provenant de la même profondeur: $1\ 390 \pm 60$ ans BP à 86 cm; $1\ 290 \pm 90$ ans BP à 85 cm; $1\ 230 \pm 42$ ans BP à 68-66 cm; 695 ± 48 ans BP à 38 cm; 336 ± 40 ans BP à 20-18 cm (Beta analytic et Université d'Utrecht, données en âges C^{14} conventionnels). La solution de faire les datations sur les graines, plutôt que sur des fragments de bois, nous a semblé plus fiable, dans la mesure où leur formation ne peut être que contemporaine du dépôt, sans remaniement secondaire. Les taux de sédimentation cal-

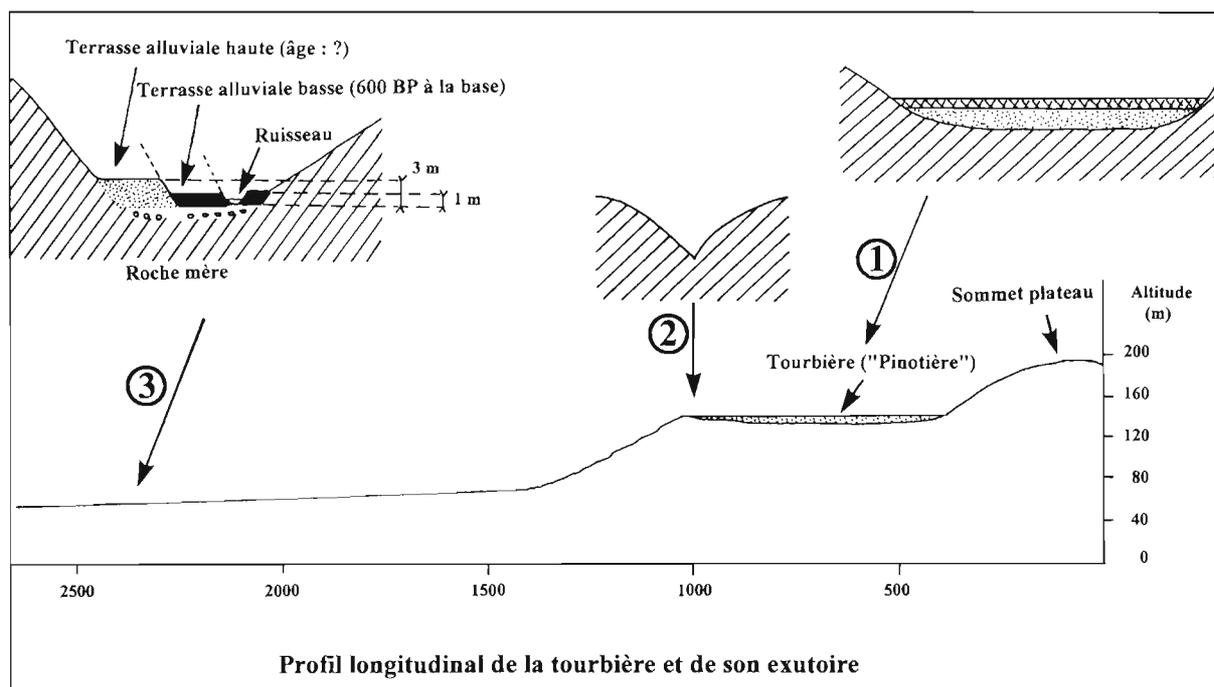


Figure 2 Profil longitudinal et coupes transversales de la pinotière perchée (tourbière) et de son exutoire montrant les terrasses alluviales dans la partie aval : (1) profil transversal au niveau de la tourbière ; (2) profil transversal au niveau du déversoir ; (3) profil transversal au niveau de la vallée.

culés sont les suivants : 1, 1 ou 3 mm/an entre 86 et 68 cm ; 0,056 mm/an entre 68 et 38 cm ; 0,056 mm/an entre 38 et 20 cm ; 0,059 mm/an entre 20 et 0 cm. Ce taux semble donc important dans le bas de la carotte, zone surmontant les graviers, puis plus faible mais homogène tout au long de la carotte.

Les périodes suivantes peuvent être distinguées : 1 400 à 1 200 ans BP, abondance des *Piper*, *Solanum* et *Cecropia palmata* ; 1 200 à 900 ans BP, faible quantité de graines pionnières ; 900 à 600 ans BP, pic de Melastomataceae, accompagné de *Cecropia obtusa* et quelques *Solanum* et *Piper* ; 600 à 300 ans BP, diminution progressive de ce pic, avec prédominance de quelques Melastomataceae ; 300 ans BP à l'actuel, très peu de graines de plantes pionnières (Figure 3).

Interprétation

Dans l'état actuel de l'écosystème forestier on n'observe pas de phénomènes d'érosion des sols capables de générer des dépôts identiques à ceux qui ont été formés dans un passé relativement récent. En effet, l'importante couverture végétale stratifiée, sur 30 à 45 m d'épaisseur, amortit considérablement les fortes pluies qui arrivent sans force en sous-bois. En outre, les sols forestiers sont envahis par un chevelu racinaire qui se développe dans les couches superficielles jusqu'au contact de la litière, formant un immense « filtre » arrêtant les particules. Une partie seulement du drainage se fait en surface, le reste circulant au travers des sols dont l'érosion est essentiellement chimique (Grimaldi *et al.*, 1992). Lors des fortes pluies qui augmentent notablement le débit des petits cours d'eau, très peu de matériaux solides arrivent en provenance des sous-bois. Ce sont essentiellement des sédiments anciens qui sont remaniés par les courants dont la vitesse est ralentie tout au long du trajet par les multiples troncs et branches mortes qui encombrant les lits. Il en va de même pour la zone maré-

cageuse étudiée qui, actuellement, ne reçoit aucun dépôt d'éléments grossiers pendant les fortes pluies. Pour expliquer de tels dépôts dans le passé il faut donc envisager des ouvertures du couvert forestier à grande échelle ayant pu entraîner une fragilisation des sols et leur érosion sur de vastes surfaces. Actuellement, même dans les régions de Guyane où l'agriculture traditionnelle sur brûlis est pratiquée, les sols sont peu exposés à l'érosion. Il est donc vraisemblable qu'à l'époque précolombienne, où l'usage de haches de pierre devait limiter l'étendue des abatis (Harris, 1977), l'impact de l'agriculture sur l'érosion devait être encore plus réduit qu'aujourd'hui. L'hypothèse de perturbations consécutives à des paléocendres, seuls événements capables de destructions massives et simultanées, paraît plus vraisemblable.

La forte proportion de plantes pionnières pendant des périodes étendues sur plusieurs siècles fait penser à des séries d'incidents brefs, répétés au moins tous les 10 à 30 ans, plutôt qu'à un événement unique. En effet, les plantes pionnières ont une durée de vie relativement courte et sont normalement remplacées par les arbres de la grande forêt qui leur succèdent après quelques décennies. Seuls des accidents répétés peuvent donc expliquer leur maintien en abondance sur de si longues périodes.

L'ensemble de ces données suggère l'existence de deux époques ayant connu de fortes perturbations du couvert forestier, séparées par une période pendant laquelle la densité et le spectre de graines pionnières sont semblables à la situation actuelle :

1. Depuis la base de la carotte, c'est-à-dire 1 390 ans BP, jusqu'à 1 200 ans BP, de très grandes perturbations apparaissent, faisant probablement suite à une période plus longue, non analysée ici, et marquée par les sédiments grossiers sur lesquels s'appuie la couche de tourbe. L'étude pollinique faite par Ledru (ce

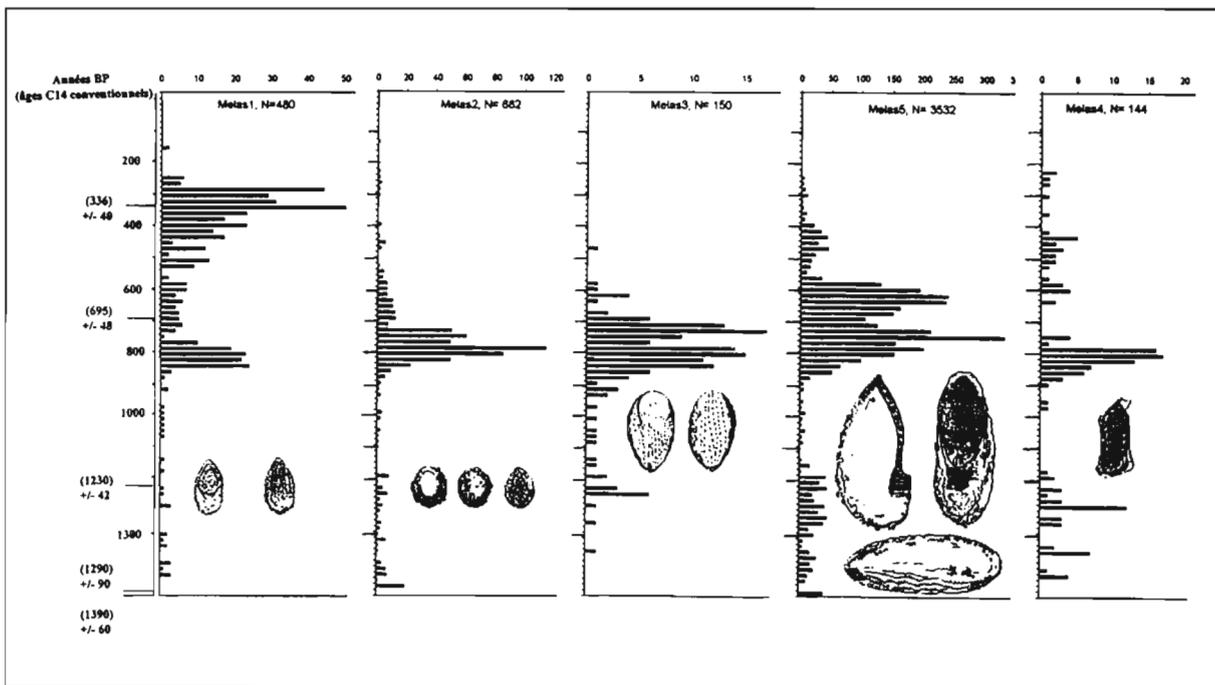


Figure 3a Analyse des graines collectées dans la carotte 92/2. Variations de l'abondance (exprimée en nombre total de graines par tranche de 1 cm) de cinq espèces de Melastomataceae en fonction du temps.

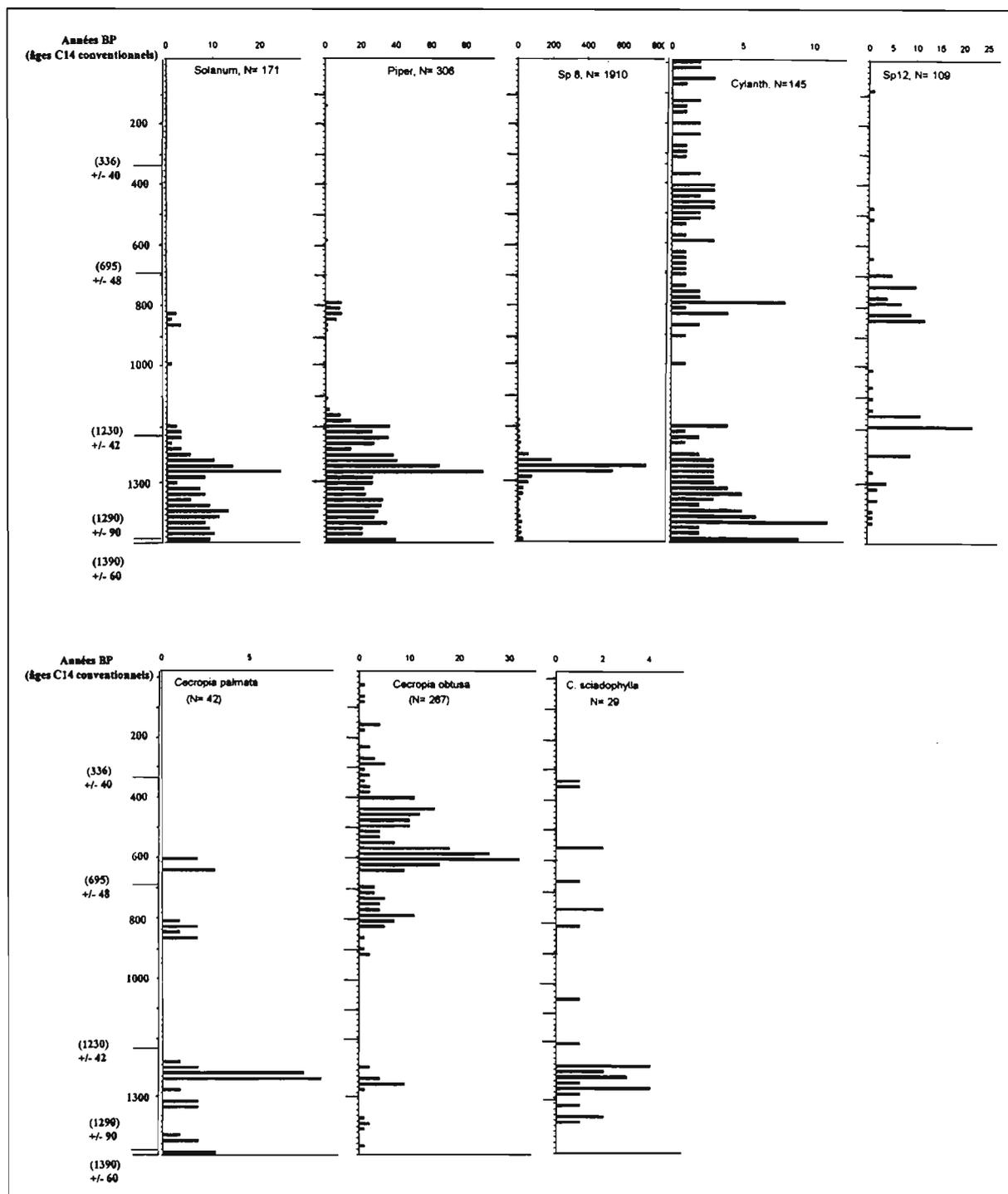


Figure 3b Analyse des graines collectées dans la carotte 92/2. Variations de l'abondance (exprimée en nombre total de graines par tranche de 1 cm) de *Solanum* spp., *Piper* spp., Sp 8, Sp 12, Cyathaceae et *Cecropia palmata*, *C. obtusa* et *C. sciadophylla*, en fonction du temps.

volume, chapitre 24), montrant une abondance de pollens de *Cecropia* et de *Piper*, ainsi qu'un assèchement de la pinotière, fait remonter cette période à 1 700 ans BP. La base de la carotte 92/2 bis faisant l'objet de la présente étude est caractérisée, entre 86 et 65 cm, par l'abondance relative de *Solanum* spp., *Piper* spp. et *Cecropia palmata*, plantes particulièrement exigeantes en lumière et trouvées normalement dans les jeunes recrûs de grande taille. À remarquer que l'espèce *Cecropia palmata*, caractéristique des grands défrichements côtiers, n'existe actuellement plus dans la région des Nouragues où elle apparaît pour la dernière fois, en très petite quantité, pendant la seconde période de perturbation entre 900-600 ans.

2. La seconde période de perturbations, située entre 900 et 600 ans BP et qui diminue progressivement de 600 jusqu'à 300 ans BP, paraît d'un type différent. Elle est dominée par la famille des Melastomataceae, avec plusieurs espèces différentes en succession, et par *Cecropia obtusa*. La rareté des *Solanum* spp., *Piper* spp. et *Cecropia palmata* fait penser à des perturbations moins prononcées que pendant la période précédente. La basse terrasse observée en aval de la crique pourrait lui être contemporaine.

L'utilisation des graines d'espèces pionnières pour analyser les perturbations anciennes de l'écosystème forestier s'avère être une voie intéressante, surtout si elle est associée à d'autres approches, en particulier la palynologie.

logie et la sédimentologie. Les connaissances acquises sur la biologie des plantes pionnières et sur les modes de dispersion de leurs graines permettent une analyse plus précise de la végétation, plutôt à l'échelle du paysage qu'à l'échelle régionale, du fait de leurs distances de dissémination à quelques centaines de mètres. Cependant, la plus grande fragilité des graines limite l'utilisation de cette méthode à une partie des espèces pionnières, et aux sédiments les mieux conservés. Par ailleurs, le nombre de graines, bien inférieur à celui des pollens, demande une adaptation technique par l'augmentation de la section des carottages et par un système de tri sélectif plus efficace. Dans cette optique, un essai réalisé récemment sur une masse de sédiment plus importante (section de 25 × 25 cm par prélèvement le long d'une fosse), traitée par filtrations et sédimentation, a permis de collecter plusieurs milliers de graines par niveau, ce qui pourrait conduire à une méthodologie plus performante.

Remerciements

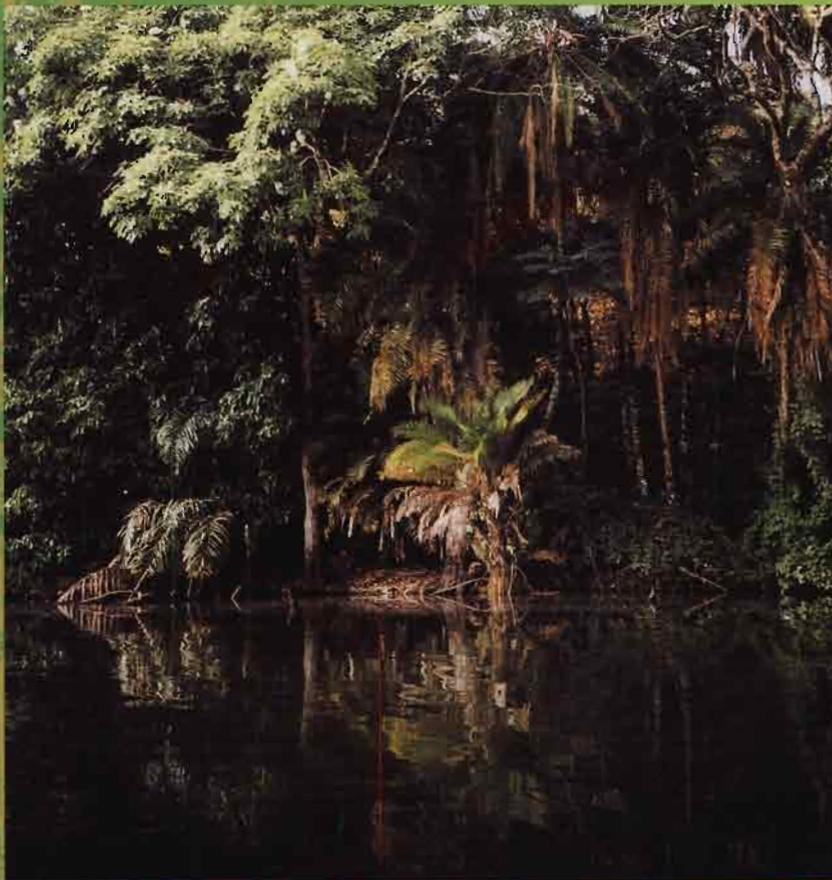
La carotte 92/2 bis a été triée et analysée par Sylvie Jouard au Laboratoire d'écologie générale (URA 1183) de Brunoy.

Références

- Aubréville, A. 1947. Les brousses secondaires en Afrique-Équatoriale. *Bois et Forêt des Tropiques*, **2**: 24-35.
- Bazzaz, F. ; Pickett, S. T. A. 1980. Physiological ecology of tropical succession. A comparative review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, **11**: 287-310.
- Charles-Dominique, P. 1986. Inter-relations between frugivorous vertebrates and pioneer plants : *Cecropia*, birds and bats in French Guyana. Dans : A. Estrada et T. H. Fleming (dir. publ.), *Frugivores and seed dispersal*, Dr W. Junk Publ., Dordrecht, p. 119-134.
- Foresta, H. de ; Prévost, M. F. 1986. Influence de la végétation pionnière sur les stocks de graines du sol en forêt guyanaise. *Biotropica*, **18**: 279-286.
- Foresta, H. de ; Charles-Dominique, P. ; Erard, C. ; Prévost, M. F. 1984. Zoochorie et premiers stades de la régénération naturelle après coupe en forêt guyanaise. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, **39**: 369-400.
- Grenand, P. 1979. Histoire des Amérindiens. *Atlas des D.O.M La Guyane*, pl. 17, 3-4.
- Grimaldi, C. ; Grimaldi, M. ; Boulet, R. 1992. Étude d'un système de transformation sur schiste en Guyane française. Approches morphologique, géochimique et hydrodynamique. Dans : J. M. Wackermann (dir. publ.), *Organisation et fonctionnement des altérites et des sols*. ORSTOM, Paris, p. 81-98.
- Harris, D. 1977. Alternative pathways toward agriculture. Dans : C. R. Reed (dir. publ.), *Origins of Agriculture*. Mouton, La Haye, p. 179-244.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. 1997. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3000 dernières années. *C. R. Acad. Sci. Paris Sér. II* a **324**, 469-476.
- Ledru, M. P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riéra, B. ; Tardy, C. Reconstitution de l'écosystème forestier guyanais au cours de l'Holocène supérieur : apport de la palynologie. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Prévost, M. F. 1983. Les fruits et les graines des espèces végétales pionnières de Guyane. *Rev. Écol. (Terre et Vie)*, **38**: 121-145.
- Uhl, C. ; Clark K. 1983. Seed ecology of selected Amazon Basin successional species. *Bot. Gaz.* **144**: 419-425.
- Whitmore, T. C. 1975. *Tropical rain forest of the Far East*. Oxford University Press.
- Whitmore, T. C. 1983. Secondary succession from seed in tropical rainforests. *Forestry abstracts*. **44**: 767-779.

Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux

MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY,
ÉDITEURS SCIENTIFIQUES



IRD

UNESCO

MAB

CRS



Les responsables d'édition adressent leurs sincères remerciements à
Christian Levêque, Samy Mankoto, Bernard Riéra et Léo Rona-Beaulieu.

Ouvrage publié avec le soutien de :

Centre national de la recherche scientifique, Programme Environnement,
vie et sociétés, 3, rue Michel-Ange, F-75016 Paris

UNESCO, 7 place de Fontenoy, F-75007 Paris
Programme sur l'Homme et la Biosphère (MAB)
Projet PNUD ZAI/97/001-ERAIFT

Ministère des affaires étrangères
Comité MAB France

IRD (Institut de recherche pour le développement),
313, rue Lafayette, F-75010 Paris

ISBN 92-3-203753-X
Mise en page : Valérie Herman
Impression : Imprimerie Jouve
Photo de couverture : Lac Tabéré, Adamaoua, Cameroun

© UNESCO 2000