

24

Reconstitution de l'écosystème forestier guyanais au cours de l'Holocène supérieur: apport de la palynologie

MARIE-PIERRE LEDRU, PATRICK BLANC, PIERRE CHARLES-DOMINIQUE,
MARC FOURNIER, LOUIS MARTIN, BERNARD RIERA, CHRISTOPHE TARDY

Introduction

Les forêts tropicales ont été soumises selon les régions à des forçages climatiques très différents, voire opposés comme cela a été enregistré entre l'ouest du Cameroun et l'ouest du Congo par exemple (Vincens *et al.*, 1994; Vincens *et al.*, 1996a; Vincens *et al.*, 1996b) au cours des 4 000 dernières années, et également sur une plus grande échelle, entre l'Afrique et l'Amérique du Sud (Servant *et al.*, 1993). L'objectif du programme ECOFIT démarré en 1992 est d'aboutir à une comparaison des changements de l'écosystème forestier intertropical de part et d'autre de l'Atlantique (Cameroun, Congo, Brésil et Guyane) à partir d'études pluridisciplinaires réunissant l'observation des écosystèmes actuels (botanique, pédologie, écologie, etc.) et les analyses des sédiments déposés sous ces couvertures arborées (palynologie, minéralogie, géochimie, anthracologie, etc.), afin de définir les forçages climatiques auxquels ils ont été soumis au cours de l'Holocène. Notre travail au sein de ce groupe de recherche a consisté en l'analyse palynologique des sédiments carottés (trois carottes) en Guyane afin d'en détecter les éventuelles perturbations du manteau forestier. Nous présentons ici les résultats palynologiques de la carotte NO 92-2.

Le site d'étude

La station des Nouragues (4° 5' N de latitude et 52° 40' W de longitude) a été choisie par sa situation en forêt naturelle inhabitée depuis deux siècles ainsi que par sa richesse en faciès forestiers et la proximité de l'inselberg et de sa végétation xérophytique. Les études qui y sont entreprises réunissent de nombreuses disciplines

et consistent en un recensement exhaustif de la végétation, une cartographie de la végétation sur 100 ha, une étude des dépôts de charbon (détermination, datation au radiocarbone), analyse palynologique, analyse des graines, exploration archéologique. Elle occupe une surface de 1 000 km², à 100 km au sud de l'Atlantique (Figure 1). La végétation y est constituée principalement

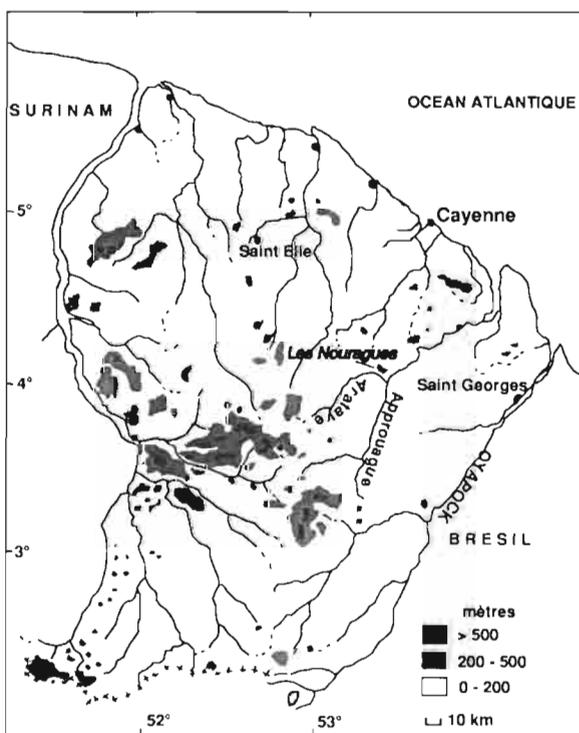


Figure 1 Localisation de la station des Nouragues en Guyane.

de forêt dense équatoriale mis à part les sommets des inselbergs environnants qui culminent à 464 m. Les précipitations moyennes annuelles sont de 3 000 à 3 250 mm avec une courte saison sèche en mars et une plus longue de août à novembre et la température moyenne annuelle est de 26,1 °C. Des relevés botaniques effectués le long de transect ou en parcelles depuis 1987 (Sabatier et Prévost, 1992 ; Riéra, en cours) dressent un inventaire des espèces qui s'y développent. Celles-ci sont réunies dans une banque de données (Hoff *et al.*, 1989). La flore comporte 1 300 espèces environ dont quelques endémiques. Celles-ci ne sont pas uniformément réparties sur l'ensemble de la station mais constituent une mosaïque forestière. Les cinq familles d'arbres les mieux représentées en ce qui concerne les groupements sur sol drainé sont les Lecythidaceae, les Caesalpiniaceae, les Sapotaceae, les Chrysobalanaceae et les Burseraceae. Un autre type de formation végétale important pour notre étude est la « pinotière ». Celle-ci désigne un terrain marécageux dont le niveau d'eau varie selon la saison avec dépôt de pégasse ou tourbe fibreuse et spongieuse. Elle se retrouve sur la quasi totalité du territoire amazonien dès que les conditions édaphiques hydromorphes nécessaires à son développement sont présentes. Les espèces caractéristiques de la « pinotière » sont, outre le palmier « pinot » *Euterpe oleracea*, de nombreuses lianes, herbacées et épiphytes de la famille des Cyclanthaceae, Araceae, Bromeliaceae et Orchidaceae (aux grains de pollen fragiles) et des saprophytes de la famille des Gentianaceae. Si l'on se rapproche des limites sèches de la « pinotière », d'autres espèces arborées de la forêt exondée sont rencontrées telles que *Virola surinamensis* (Rol.) Warb. (Myristicaceae), *Symphonia globulifera* L. (Clusiaceae), *Pterocarpus officinalis* Jacq. (Fabaceae), *Carapa guianensis* Aubl. (Meliaceae) et *Eschweilera* sp. (Lecythidaceae) principalement (Oldeman, 1969). Dans les analyses palynologiques ce sont ces dernières qui seront utilisées afin de caractériser la « pinotière » car les grains de pollen du pinot sont très fragiles et absents des dépôts sédimentaires. Elles sont dénommées respectivement *Virola*, *Symphonia*, *Poiretia* type, Meliaceae, Lecythidaceae.

Matériel et méthodes

Le carottage de NO 92-2 a été effectué dans une pinotière. 345 cm de sédiment ont été prélevés dans des tubes en aluminium à l'aide d'un carottier à vibration et ont été échantillonnés à l'ORSTOM (Bondy). La carotte NO 92-2 montre 2 zones sédimentaires séparées par un important dépôt de graviers entre 140 et 131 cm : l'une argileuse orangée entre 345 cm et 140 cm de profondeur, l'autre organique entre 131 cm et la superficie et elle-même divisée en quatre sous-zones avec, de 131 à 85 cm, de l'argile gris clair ainsi que des graviers et morceaux de bois, de 85 à 71 cm, de l'argile gris foncé, quelques graviers et morceaux de bois, de 71 à 16 cm, de la pégasse et de 16 à 0 cm, des fibres organiques. Six datations dont quatre AMS réalisées sur des morceaux de bois ou des fibres et deux au radiocarbone sur matière organique totale ont été obtenues et ont donné respectivement des âges de 2 921 ± 45 BP à 210-220 cm de profondeur,

3 000 ± 80 BP à 218-222 cm, 405 ± 40 BP à 218-228 cm, 3 040 ± 70 BP (3 341 à 3 063 ans BP calibré Stuiver et Becker, 1993) à 141 cm, 1 570 ± 50 BP à 67-71 cm (1 525 à 1 375 ans BP calibré) et moderne (16,63 ± 0,1 dpm/g carbone) à 8-14 cm. Les datations de la partie inférieure de la carotte, c'est à dire située entre 345 et 140 cm de profondeur ne s'avèrent pas cohérentes, ceci peut être dû à la sédimentation rapide de cette argile ou au mauvais choix du matériel destiné à l'AMS, et de plus celle-ci s'étant révélée stérile en matériel sporo-pollinique, seule la partie organique située entre 131 et 0 cm de profondeur a été analysée, c'est-à-dire cinquante échantillons avec un échantillon tous les 2 cm et par conséquent un taux de sédimentation moyen de 0,04 cm/an. Le traitement des échantillons est réalisé selon la méthode classique de Faegri et Iversen (1975) à laquelle est ajouté un traitement à l'acide nitrique 50 % suivant la technique de Lüber du fait de la richesse des sédiments en matière organique. Les grains de pollen sont identifiés à partir de notre collection de référence constituée d'environ 500 taxons de la forêt guyanaise prélevés dans l'herbier de l'ORSTOM (Cayenne) en 1992 et de l'Atlas de Roubik et Moreno (1991).

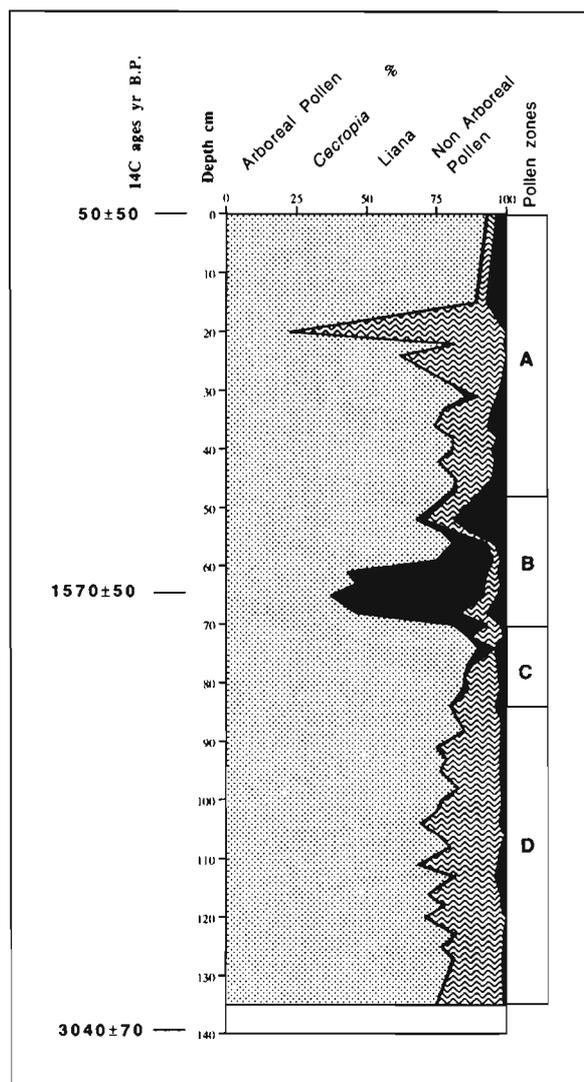


Figure 2 Diagramme palynologique synthétique de NO 92-2 où les pourcentages palynologiques sont exprimés en face d'une échelle des profondeurs.

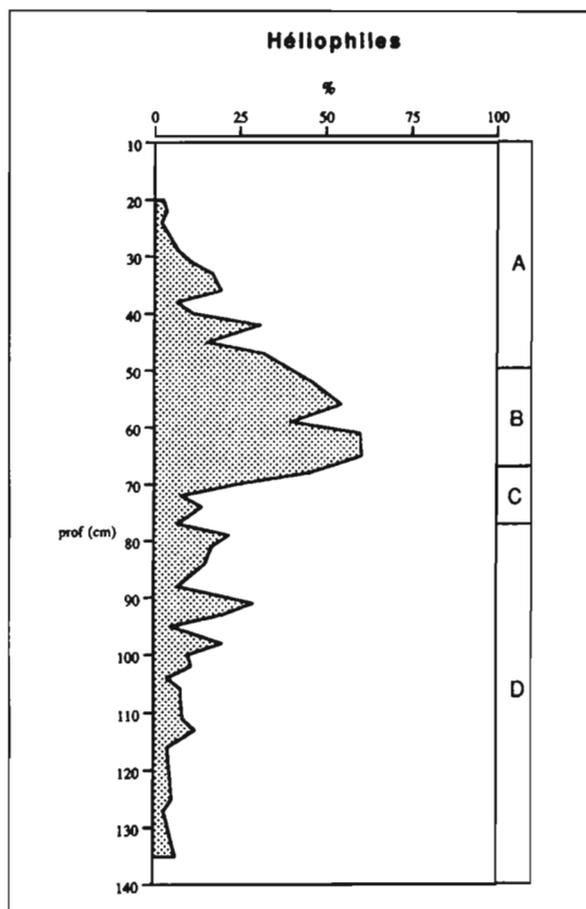


Figure 3 Fréquence des taxons héliophiles enregistrés dans la carotte N° 92-2. Les pourcentages sont reportés en face d'une échelle des profondeurs.

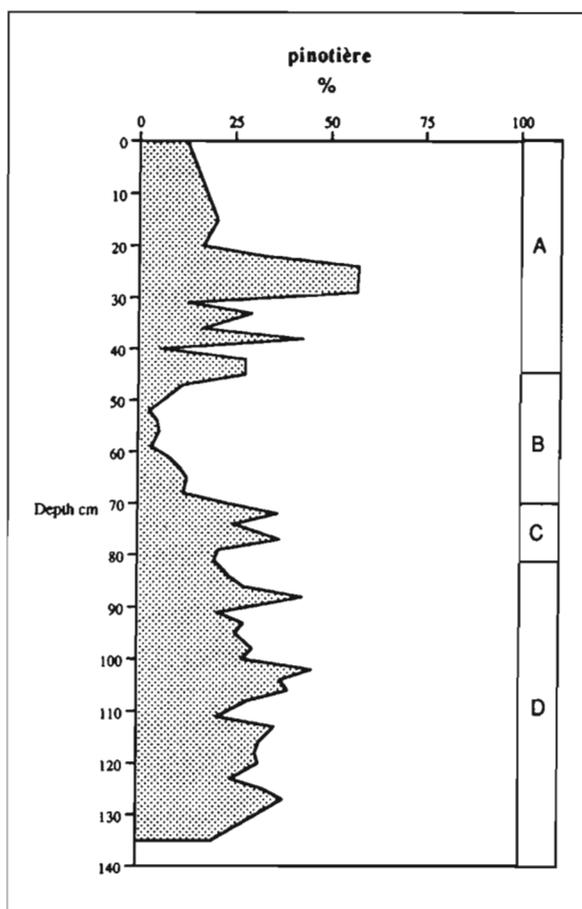


Figure 4 Fréquence des taxons de la pinotière enregistrés dans la carotte N° 92-2. Les pourcentages sont reportés en face d'une échelle de profondeur.

Résultats palynologiques

Au total 158 taxons arborés, 48 taxons caractéristiques des lianes et épiphytes, 31 taxons herbacés terrestres, 5 taxons aquatiques ou hygrophiles et 7 taxons de fougère (Annexe) ont été déterminés dans les 50 spectres palynologiques (Ledru *et al.*, soumis). Ils sont regroupés sous forme de diagrammes synthétiques sur la Figure 2. Les *Cecropia*, arbre héliophile, ont été séparés du total des arbres car ils sont utilisés comme marqueurs de l'ouverture du couvert arboré. L'évolution des fréquences des taxons héliophiles (cf. annexe) ainsi que celle des taxons attribués à la pinotière (*Virola*, *Symphonia* et *Poiretia* type), en fonction de la profondeur, sont représentées sur les Figures 3 et 4 respectivement.

Celles-ci sont exprimées en pourcentage de la somme de base regroupant les pollens d'arbres, de lianes et d'herbacées ; fougères et plantes aquatiques étant exclues. Elles sont décrites de D (la plus profonde) vers A (au sommet). La zone D, de 131 à 85 cm, échantillons 51 à 32, et dont l'âge calibré se situe entre 3 124-2 785 et 2 124-1 679 ans BP, est caractérisée par des fortes proportions de pollen d'arbres (70 à 85 %) dominées par *Symphonia*. Les lianes sont également bien représentées (jusqu'à 28 %).

Le paysage est représenté par un marécage ouvert entouré par une « pinotière ». Le niveau de l'eau est permanent (présence d'*Alismataceae*, Ledru *et al.*, soumis) ce qui correspondrait à une absence de saison sèche pen-

dant cette période. Cette zone est également la plus diversifiée en espèces de toute la carotte.

La zone C, de 85 à 71 cm, échantillons 31 à 26, calibrée entre 2 124-1 679 et 1 525-1 375 ans BP, enregistre une augmentation des *Cecropia* (jusqu'à 5 %) (*Cecropiaceae*), alors que les lianes de la zone D ont nettement diminué. Ceci indique une ouverture de la couverture arborée ainsi qu'une disparition ou une régression de la « pinotière » pouvant correspondre à un assèchement. Cette zone est une zone de transition entre une période humide très forestière et l'assèchement du bas fond.

La zone B, de 71 à 50 cm, échantillons 25 à 17, calibrée entre 1 525-1375 et 1 058-863 ans BP, est caractérisée par la dominance des *Cecropia* (jusqu'à 52 %). L'ouverture de la couverture arborée démarrée au cours de la zone C atteint son maximum comme l'indiquent les fréquences élevées de *Cecropia*. Cette période représente un épisode climatique plus sec, favorisant l'ouverture de la végétation et permettant aux populations de défricher de manière plus intensive par le feu comme semblent l'attester les résultats obtenus par l'analyse anthracologique (Tardy, en cours) entretenant ainsi l'ouverture de la forêt pendant une période dont la durée est comprise entre 662 ans au plus et 317 ans au moins.

La zone A, de 50 à 0 cm, échantillons 16 à 1 est calibrée entre 1 058-863 et 0 ans BP. Les taxons arborés sont bien représentés. Les NAP par l'apparition des *Asteraceae* (5 %). On remarque également une brève augmentation

des fréquences de *Cecropia* (3 %) dans l'échantillon 8 dont l'âge se situe entre 658 et 424 ans BP calibrés. Au cours de la zone A la couverture arborée s'est reconstituée.

Conclusion

L'étude palynologique réalisée à la station des Nouragues enregistre deux ouvertures de la forêt dense équatoriale au cours des 3 000 dernières années : l'une entre 1 525-1 375 et 1 058-863 ans BP et l'autre beaucoup plus brève vers 658-424 ans BP. D'autre part la forte accumulation de graviers et d'argile aux environs de 3 000 ans BP marque une perturbation importante de la couverture arborée enregistrée également en Afrique (déjà cités) et sur d'autres sites d'Amazonie (Meggers, 1994) à la même époque. Les rôles joués par le climat et l'homme sur l'évolution de la forêt au cours de l'Holocène supérieur seront précisés à l'aide des analyses de graines et de charbons qui sont en cours ainsi que par l'analyse palynologique de la carotte NO 92-3 prélevée sur une autre pinotière.

Références

- Fægri, K. ; Iversen, J. 1985. *Textbook of pollen analysis*. Copenhagen, Munksgaard.
- Hoff, M. ; Cremers, G. ; Feuillet, C. ; Granville de, J.-J. 1989. La banque de données « Aublet » de l'Herbier du Centre ORSTOM de Cayenne (CAY). *Bull. Jardin Bot. Nat. Belg.*, **59**, 171 - 178.
- Ledru, M.-P. ; Blanc, P. ; Charles-Dominique, P. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Riera, B. ; Tardy, B. 1996. Reconstitution palynologique de la forêt guyanaise au cours des 3 000 dernières années. *C.R. Acad. Sc. Paris*, **324** II, 469-476.
- Meggers, B. J. 1994. Archeological evidence for the impact of mega-Niño events on Amazonia during the past two millenia. *Climatic Change*, **28**, 321-338.
- Oldeman, R. A. A. 1969. Étude biologique des pinotières de la Guyane française. *Cah. ORSTOM sér. Biol.*, **10**, 3- 18.
- Roubik, D. W. ; Moreno, J. E. 1991. Pollen and spores of Barro Colorado Island. *Missouri Botanical Garden*, 268 p.
- Sabatier, D. ; Prévost, M.-F. 1992. Variations du peuplement forestier à l'échelle stationnelle : le cas de la station des Nouragues en Guyane française. *Atelier MAB*, 169-187.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Tucq, B. ; Absy, M.-L. ; Brenac, P. ; Ledru, M.-P. 1993. Tropical rainforest changes during the past 20 000 years. Comparison between South America and Africa. *Global Planetary Changes*, **7**, 25-40.
- Stuiver, M. ; Becker, B. 1993. High precision decadal calibration of the radiocarbon time scale, AD 1950-6000 BC. *Radiocarbon*, **35**, 35-65.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Namur de, C. ; Schwartz, D. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1994. Changement majeur de la végétation du lac Sinnda (vallée du Niari, Sud-Congo) consécutif à l'assèchement climatique holocène supérieur : apport de la palynologie. *C.R. Acad. Sc., Paris*, **318**, 1521-26.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Namur de, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6 000 ans. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 291-294.
- Vincens, A. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Mariotti, A. ; Meunier, J.-D. ; Nguetsop, F. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Servant-Vildary, S. 1996. Évolution de la forêt tropicale en Afrique équatoriale atlantique durant les 4 000 dernières années et héritage sur les paysages végétaux actuels. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 287-289.

Annexe Liste des taxons déterminés dans la carotte NO 92-2

H signifie « Arbres Héliophiles » ; les lianes étant considérées comme héliophiles en général.

AP (Arboreal Pollen)

Aegiphila (Verbenaceae) H, *Alchornea* (Euphorbiaceae), *Alnus* (Betulaceae), *Amaouia* (Rubiaceae), *Andira* t. (Fabaceae), *Apeiba* (Tiliaceae) H, *Apuleia* (Caesalpiniaceae), *Ardisia* (Myrsinaceae), *Arecaceae* C I, *Aspidosperma* (Apocynaceae), *Astrocaryum* (Arecaceae), *Astronium* (Anacardiaceae), *Banara guianensis* (Flacourtiaceae) H, *Bertiera* (Rubiaceae), *Bocoo* type (Fabaceae), *Bombacopsis* type (Bombacaceae), *Bunchosia* type (Malpighiaceae), *Caesalpinia* (Caesalpiniaceae), *Carapa* type (Meliaceae), *Carpotroche* (Flacourtiaceae), *Caryocar* (Caryocaraceae), *Casearia* type (Flacourtiaceae), *Cassia* (Caesalpiniaceae), *Cecropia* (Cecropiaceae) H, *Cedrela* type (Meliaceae), *Cestrum* type (Solanaceae), *Chimarrhis* (Rubiaceae), *Chrysophyllum* (Sapotaceae), *Clerodendrum* type (Verbenaceae), *Cochlosp. ermum* (Cochlospermaceae), *Copaifera* type (Caesalpiniaceae), *Cordia* (Boraginaceae), *Couma* type (Apocynaceae), *Couratari* (Lecythidaceae), *Coutarea* type (Rubiaceae), *Cupania* (Sapindaceae), *Cybianthus* (Myrsinaceae), *Dalbergia* type (Fabaceae), *Dendrobegia* (Icacinaceae), *Desmodium* type (Fabaceae), *Dialium* type (Caesalpiniaceae), *Dicorynia* type (Caesalpiniaceae), *Diospyros* (Ebenaceae), *Diospyros* cf *Duckei* (Ebenaceae), *Eperua falcata* (Caesalpiniaceae), *Eperua rubiginosa* (Caesalpiniaceae), *Erythroxylum* (Erythroxylaceae), *Eschweilera* (Lecythidaceae), *Euphorbia* type (Euphorbiaceae), *Faramea* (Rubiaceae), *Ficus* (Moraceae), *Gallesia* type (Rubiaceae), *Goupia* (Celastraceae) H, *Guapira* type (Nyctaginaceae), *Guarea* (Rubiaceae), *Guazuma* type (Sterculiaceae) H, *Guettarda* (Rubiaceae), *Hasseltia* (Flacourtiaceae) H, *Hippocrateaceae* sp. *Hirtella* (Chrysobalanaceae), *Humiria* (Humiriaceae), *Hyeronima* (Euphorbiaceae) H, *Hymenea* (Caesalpiniaceae), *Ilex* (Aquifoliaceae), *Iryanthera* (Myristicaceae), *Ixora* type (Rubiaceae), *Jacaranda* (Bignoniaceae) H, *Lacistema* t. (Flacourtiaceae), *Lacmellea* (Apocynaceae), *Laetia*

(Flacourtiaceae) H, *Lafoensia* (Lythraceae), *Lecythidaceae*, *Licania* (Chrysobalanaceae), *Lithraea* type (Anacardiaceae), *Luehea* (Tiliaceae), *Lythraceae*, *Mabea* (Euphorbiaceae), *Maprounea* type (Euphorbiaceae) H, *Margaritaria* (Euphorbiaceae), *Matayba* (Sapindaceae), *Mayna* (Flacourtiaceae), *Maytenus* type (Celastraceae), Melastomataceae, *Meliaceae* sp., *Meliaceae/Sapotaceae*, *Miconia* type (Melastomataceae), *Micropholis* type (Sapotaceae), Mimosaceae, *Minuartia* (Olacaceae), Moraceae P2, Myrtaceae, *Neea* type (Nyctaginaceae) H, *Noisettia* (Violaceae), *Oxandra* (Annonaceae), *Palicourea* (Rubiaceae) H, *Paloue* (Fabaceae), *Pausandra* (Euphorbiaceae), *Peltogyne* (Caesalpiniaceae), *Pisonia* (Nyctaginaceae), *Podocarpus* (Podocarpaceae), *Poiretia* t. = *Pterocarpus* t. (Fabaceae), *Poraqueiba* (Icacinaceae), *Posoqueria* (Rubiaceae), *Pouteria* (Sapotaceae), *Pouteria caimito* (Sapotaceae), *Pradosia* type (Sapotaceae), *Protium sagotianum* (Burseraceae), *Pseudobombax* (Bombacaceae), *Psychotria* (Rubiaceae), *Pterodon* type (Fabaceae), *Pterogyne* type (Caesalpiniaceae), *Qualea* (Vochysiaceae), *Quararibea* (Bombacaceae), *Quiina* (Quiinaceae), *Rinorea* (Violaceae), *Roupala* (Proteaceae), *Rutaceae* sp., *Ryania* (Flacourtiaceae), *Sacoglottis* (Humiriaceae), *Sapium* (Euphorbiaceae) H, *Sapotaceae* sp., *Schefflera* type = *Didymopanax* type (Araliaceae) H, *Schinus* type (Anacardiaceae), *Sebastiana* (Euphorbiaceae), *Simaba* (Simaroubaceae), *Simarouba* (Simaroubaceae) H, *Sloanea* (Elaeocarpaceae), *Solanum* (Solanaceae) H, *Spondias* (Annonaceae), *Sterculiaceae* sp., *Styrax* (Styracaceae), *Swartzia* type (Fabaceae), *Symphonia* (Clusiaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Tabebuia* type (Bignoniaceae), *Tachigali* type (Caesalpiniaceae), *Talisia* (Sapindaceae), *Tapirira* type (Anacardiaceae), *Tapura* (Dichapetalaceae), *Tetragastris* type = *Protium* type (Burseraceae), *Trattinickia* type = *Protium* type réticulé (Burseraceae), *Trema* (Ulmaceae) H, *Trichilia* (Meliaceae), *Vantanea* (Humiriaceae), *Vataireopsis* (Fabaceae), *Virola* (Myristicaceae), *Vismia* type (Clusiaceae) H, *Vitex* type (Verbenaceae), *Vochysia* (Vochysiaceae), *Xylosma* (Flacourtiaceae), *Zizyphus* (Rhamnaceae).

Lianes et épiphytes

Adelobotrys (Melastomataceae), *Allamanda* type (Apocynaceae), *Anthurium* (Araceae), Apocynaceae sp., *Arrabidea* (Bignoniaceae), *Bauhinia guianensis* (Fabaceae), *Bauhinia* sp. (Fabaceae), Bromeliaceae sp., *Cavendishia* (Ericaceae), *Celtis* (Ulmaceae), *Chiococca* (Rubiaceae), *Clitoria* (Fabaceae), *Clusia* (Clusiaceae),

Condylocarpon (Apocynaceae), *Cydista* type (Bignoniaceae), *Davilla* (Dilleniaceae), *Dichapetalum* (Dichapetalaceae), *Dioclea* (Fabaceae), *Distictella* type (Bignoniaceae), *Doliocarpus* type (Dilleniaceae), *Forsteronia* (Apocynaceae), *Gochnatia* type (Asteraceae), *Heteropteris* type (Malpighiaceae), *Hillia* (Rubiaceae), Loranthaceae, *Malanea* (Rubiaceae), *Malouettia* (Rubiaceae), *Mandevilla* (Apocynaceae), *Manettia alba* (Rubiaceae), *Manettia coccinea* (Rubiaceae), *Mansoa* type (Bignoniaceae), *Marcgravia* (Marcgraviaceae), *Maripa* (Convolvulaceae), *Mesechites* (Apocynaceae) *Mussatia* type (Asteraceae) *Norantea* (Marcgraviaceae) *Odontadenia* (Apocynaceae) *Paragonia* (Bignoniaceae), *Passiflora* (Passifloraceae) *Paullinia* (Sapindaceae), *Sabicea* type (Rubiaceae) *Salacia* (Hippocrateaceae) *Serjania* (Sapindaceae), *Spathyphillum* type (Araceae), *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) *Strychnos* (Loganiaceae), *Tetrapteris* type (Malpighiaceae) *Thunbergia* (Acanthaceae), *Tontelea* type (Hippocrateaceae) *Tournefortia* sp. (Boraginaceae) *Tournefortia ulei* (Boraginaceae) *Valeriana* (Valerianaceae), *Vigna* (Fabaceae)

NAP (Non Arboreal Pollen)

Aniseia (Convolvulaceae), Apiaceae, Asteraceae tubuliflorae, Asteraceae liguliflorae, *Begonia* (Begoniaceae), Boragmaceae, *Burmannia* (Burmanniaceae), *Centropogon* (Lobeliaceae), *Chamaesyce* (Euphorbiaceae), *Croton* type (Euphorbiaceae), Cyperaceae, *Eryngium* (Apiaceae), Gentianaceae, *Geophila* (Rubiaceae), Lamtaceae, *Lapula* type, Liliaceae, Linaceae, *Lindernia* type (Scrophulariaceae), *Nelsonia* (Acanthaceae), Orchidaceae, *Phyllanthus* (Euphorbiaceae), *Phytolacca* (Phytolaccaceae) H, *Piper* (Piperaceae), Poaceae, *Ruellia* (Acanthaceae), *Sauvagesia* type (Ochnaceae), *Stylosanthes* type (Fabaceae), *Tristerix*, Tumeraceae, *Verbena* (Verbenaceae), *Voyria* (Gentianaceae).

Aquatiques

Alismataceae sp., *Echinodorus* (Alismataceae), *Ludwigia* (Onagraceae), *Polygala* (Polygalaceae), *Polygonum* (Polygonaceae).

Filicales

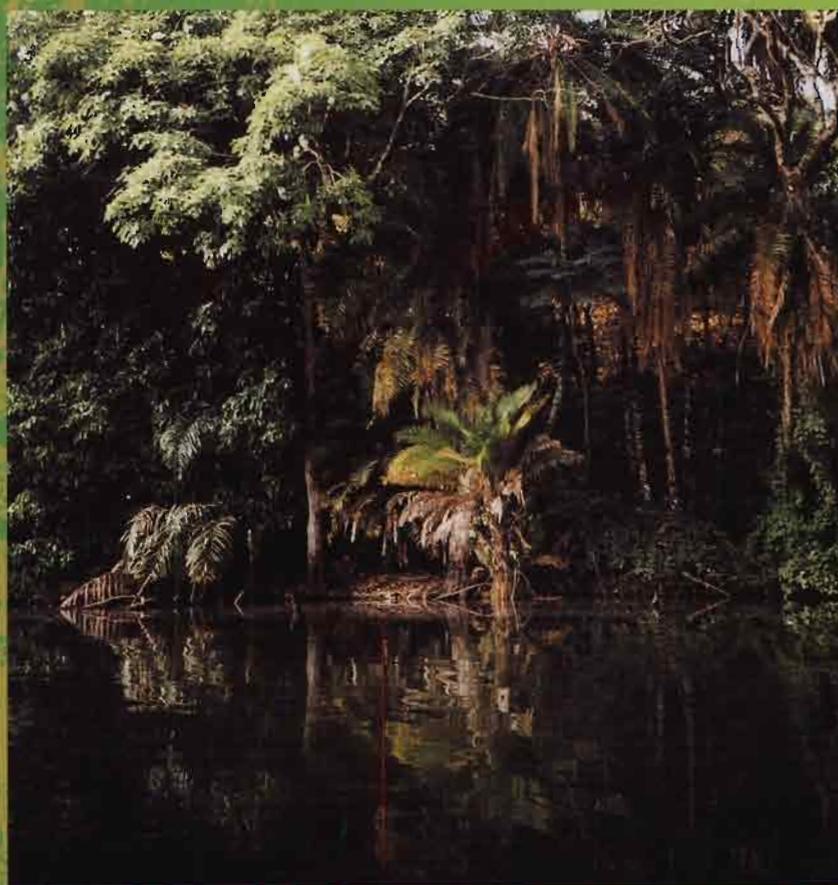
Cyathea, *Gomphrena* type, *Lycopodium*, *Monolete*, *Polypodium*, *Selaginella* type, *Trilete*.

Varia

C3 reticulate longiaxe, C3P3 reticulate.

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