

# 28

## Lac Ossa, Cameroun : relations statistiques diatomées/milieus aquatiques, application à l'estimation des paleo-niveaux lacustres durant les 5 000 dernières années. Comparaisons avec les changements de la végétation

FRANÇOIS NGUETSOP, SIMONE SERVANT-VILDARY, MAURICE ROUX,  
ISABELLE REYNAUD-FARRERA, MICHEL SERVANT, DENIS WIRRMANN

### Introduction

Les écosystèmes aquatiques (lacustres, marécageux ou fluviaux) sont des environnements sensibles aux changements climatiques. Ceux-ci s'inscrivent en effet par des modifications des caractéristiques physiques et chimiques du milieu aquatique (profondeur, variations de la température, salinité, composition ionique et pH des eaux). Chaque espèce de diatomées se développe dans une gamme limitée d'habitats qui lui sont caractéristiques. À l'intérieur de cette gamme, une espèce donnée tend à être plus abondante autour d'un optimum qui lui est particulier. Ainsi, la composition des communautés biotiques change en fonction des gradients environnementaux. Les remplacements successifs des espèces peuvent être considérés comme une fonction des variations de l'environnement.

Dans le cadre du Programme ECOFIT, une étude simultanée des diatomées, des pollens et de la sédimentologie a été entreprise sur le lac Ossa (Nguetsop et Servant-Vildary, 1996 ; Reynaud et Maley, 1994 ; Reynaud-Farrera, 1995 ; Wirrmann, 1992). Deux objectifs complémentaires étaient fixés : (1) reconstituer par la palynologie l'état de la végétation autour du lac Ossa car il permet d'appréhender une résultante du climat ; (2) reconstituer le bilan hydrologique des lacs par l'étude des indicateurs aquatiques comme les diatomées car il permet d'atteindre un paramètre climatique (précipitation-évaporation (P-E)).

La comparaison des résultats obtenus par ces deux méthodes différentes avait pour but d'estimer le temps de réponse de l'écosystème forestier aux forçages climatiques (la végétation répondant de manière différée aux

changements climatiques, les diatomées répondant de manière instantanée) et de vérifier si les données ont un caractère local ou régional. Nous ne reprendrons pas ici la présentation du site d'étude, les méthodes d'échantillonnage de la carotte étudiée et les analyses de diatomées qui sont développées dans un autre article (Nguetsop et Servant-Vildary, ce volume).

### Matériel d'étude

Les diatomées sont des algues microscopiques à carapace siliceuse externe qui sont présentes dans tous les milieux aquatiques ou humides. Cosmopolites, ubiquistes et possédant la faculté de se fossiliser grâce à leurs frustules siliceux, elles constituent un outil particulièrement favorable en écologie et paléoécologie. De par leur taille microscopique, la quantité de diatomées conservée dans les sédiments est souvent très grande de même que la diversité spécifique, ces caractéristiques sont nécessaires aux méthodes statistiques qui permettent d'interpréter la composition des assemblages en fonction des gradients environnementaux. De ce fait, cet indicateur a été extensivement utilisé (Charles, 1985 ; van Dam, 1981 ; Servant-Vildary et Roux, 1990 ; Vyverman, 1995). Pour le Quaternaire, les taux de recouvrement entre les associations actuelles et fossiles étant en général important, les résultats obtenus sur la flore actuelle peuvent être sans problèmes appliqués aux flores fossiles (Roux *et al.*, 1991).

Les différentes techniques d'analyse des données (Ter Braak et Prentice, 1988) qui ont été utilisées dans cette étude pour estimer les variations passées de la profondeur ne seront pas détaillées ici, les résultats obtenus

étant similaires, nous présenterons seulement la méthode, des moyennes par classes. Le détail des analyses taxonomiques et statistiques pourra être consulté dans la thèse de Nguetsop (1997).

## Méthodes

Identifier puis quantifier les interactions entre la composition floristique et les paramètres environnementaux actuels : calibration diatomées/bathymétrie.

### Stratégie d'échantillonnage : la recherche des « analogues actuels »

On appelle « analogues actuels » les associations de diatomées qui caractérisent une situation du lac au temps *t*. La constitution d'une base de données d'analogues consiste à rechercher dans les environnements actuels, toutes les situations qui ont pu se présenter dans le passé. Il est évidemment illusoire de penser les trouver toutes, mais plus le nombre d'analogues actuels sera grand, plus l'estimation du paramètre dans le passé sera précise. En gardant à l'esprit le paramètre à estimer (ici la profondeur), une stratégie d'échantillonnage sera mise en place de façon à recouvrir une gamme étendue des profondeurs (de la plus faible à la plus élevée). Les échantillons seront répartis sur toute la superficie du lac et l'altitude du plan d'eau sera mesurée. Si un environnement n'est pas représenté dans le lac (par exemple des bas fonds marécageux humides), nous rechercherons cet analogue en nous déplaçant dans l'espace, tout en restant dans le même contexte climatique à proximité du lac Ossa (Figure 1).

L'échantillonnage concerne les sédiments superficiels dans lesquels les associations de diatomées sont bien conservées. La profondeur moyenne du lac est actuellement de trois mètres (Pourchet *et al.*, 1987). Une centaine d'échantillons a été recueillie à différentes périodes de l'année, dans un intervalle de profondeurs allant de 5 cm en janvier, mars, avril, (saison sèche) à 410 cm en mai, juillet et décembre (saison des pluies).

La méthode d'échantillonnage des diatomées ne permet pas d'atteindre les variations saisonnières. En effet, l'association de diatomées conservée dans les sédiments superficiels correspond à une synthèse naturelle de la flore qui s'est développée dans toute la colonne d'eau pendant les 3-10 dernières années. En conséquence, nous avons utilisé les profondeurs moyennes annuelles qui ont été obtenues en utilisant comme valeur du marnage (452 cm), différence entre l'altitude du plan d'eau entre les plus hautes eaux et les plus basses eaux (mesures effectuées de l'exutoire entre mai 1992 et août 1993, Figure 2). Les précipitations mesurées à la station de Dizangué montrent une assez bonne corrélation entre l'altitude des plans d'eau et les précipitations. L'éventail des valeurs est compris entre 180 et 386 cm pour l'ensemble des échantillons.

### Ordination

La composition floristique est étudiée dans chacun des échantillons. Chaque échantillon est caractérisé d'une part par sa composition spécifique (l'abondance de chaque espèce étant représentée en pourcentage par rapport à la flore totale) et d'autre part par les paramètres

environnementaux mesurés : profondeur, pH, composition ionique, température (soit dix-sept paramètres au total). La part qui revient à chacun des paramètres mesurés sur la distribution spatiale des diatomées est mise en évidence par une analyse canonique des correspondances (CCA). La CCA est une méthode d'ordination complexe qui tient compte simultanément de l'ensemble des espèces et de leurs relations avec les gradients environnementaux. Les gradients composites obtenus, encore appelés facteurs, sont des combinaisons linéaires des variables environnementales. Le diagramme (Figure 3) montre que, parmi les dix-sept paramètres environnementaux mesurés, la profondeur est le paramètre qui intervient de manière prépondérante sur la floristique (facteur 1). Ces paramètres expliquent 48 % de la variance floristique totale.

### Régression

L'interprétation de la composition floristique en terme de réponse des espèces au gradient de profondeur inclut une analyse directe du gradient dans lequel l'abondance de chaque espèce est décrite comme une fonction linéaire de la variable environnementale mesurée. Si l'abondance des espèces change de façon linéaire le long

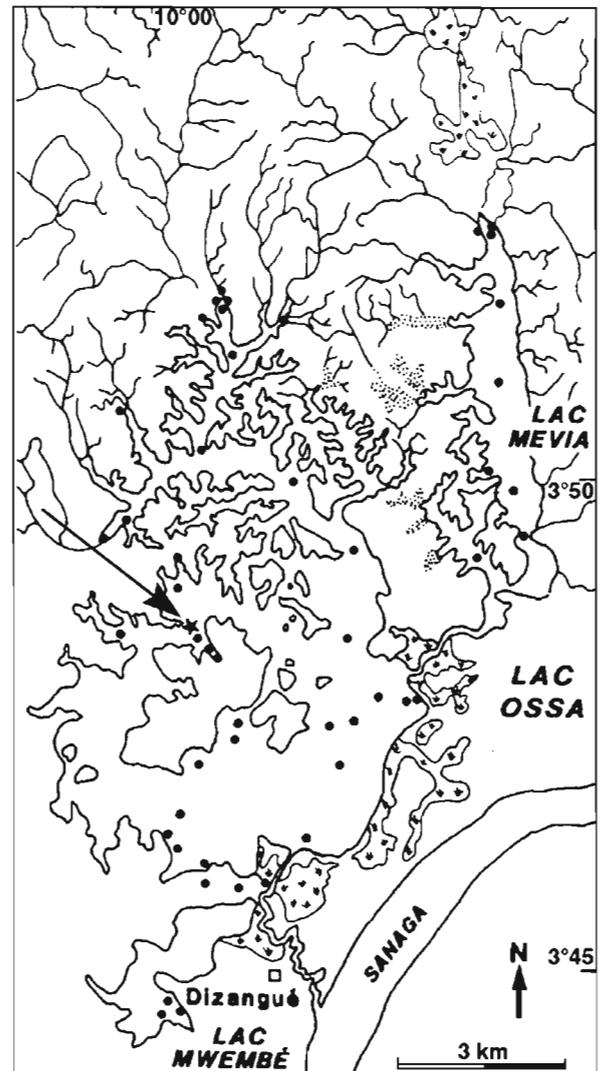


Figure 1 Localisation des échantillons de vase superficielle dans les lacs Ossa et Mwembé (points) et de la carotte OW4 (étoile).

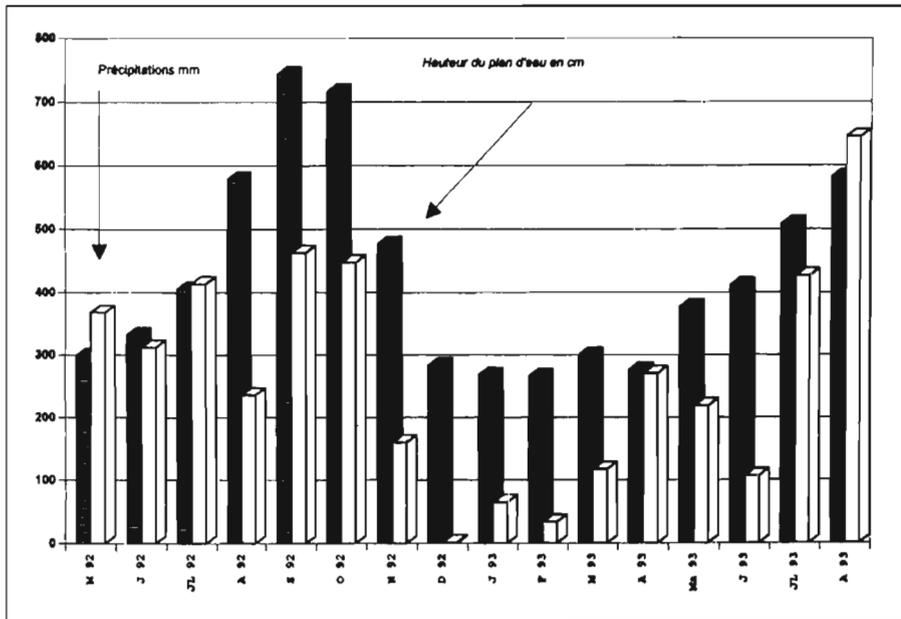


Figure 2 Variabilité mensuelle des plans d'eau à l'exutoire et des précipitations à Dizangué, entre mai 1992 et avril 1993.

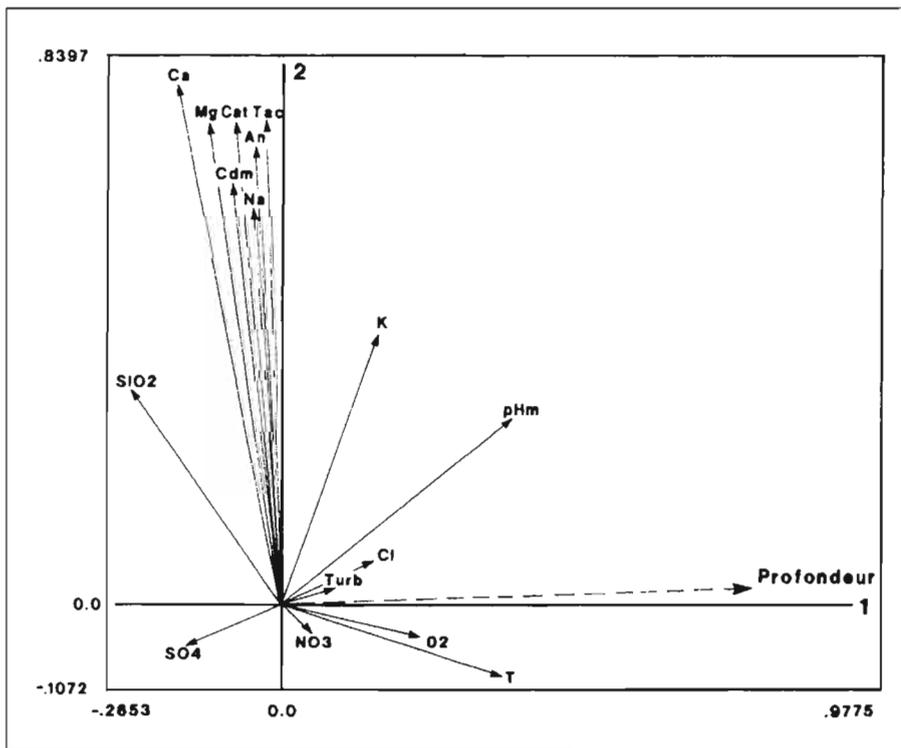


Figure 3 Analyse canonique des correspondances. Ordination des dix-sept variables environnementales. L'axe 1 est fortement corrélé à la profondeur (0,97). Les variables expliquent 48% de la variance de la floristique.

d'un gradient environnemental, un modèle de réponse linéaire peut être une base raisonnable pour analyser les données d'abondance quantitative en fonction d'une gamme étroite de variation environnementale. Il est alors approprié de déterminer une ligne droite par régression linéaire. La formule  $Y = aX + b$  décrit cette relation linéaire, avec « b », l'ordonnée à l'origine de l'axe des Y la variable environnementale (ici la profondeur) et « a », la pente de la droite (ou coefficient de régression) et X (relevé défini par l'ensemble des espèces est repéré par sa coordonnée factorielle sur l'axe 1). Dans le cas du lac Ossa, l'équation est la suivante :

$$Y = 74,49 X + 314,52$$

Le coefficient de détermination ( $r^2 = 0,97$ ) indique à la fois l'intensité du lien entre les 2 variables X et Y et

la linéarité de ce lien. Cette valeur montre que la relation entre les diatomées et la profondeur est très forte.

### Calibration

Quand la relation entre la floristique et la variable environnementale est connue, nous pouvons renverser l'équation, c'est-à-dire calculer ( $Y'$ ) la variable environnementale connue (Y) à partir de X' qui définit floristiquement le relevé (c'est en réalité la coordonnée factorielle de l'échantillon sur l'axe 1).  $Y' = aX' + b$ . En réestimant Y, le paramètre mesuré, par l'intermédiaire de cette équation, a et b étant connus, on valide la formule de régression. Si  $Y'$  est proche de Y ( $Y' - Y$  étant le plus petit possible), la moyenne de la somme des écarts entre la valeur mesurée et la valeur estimée est considé-

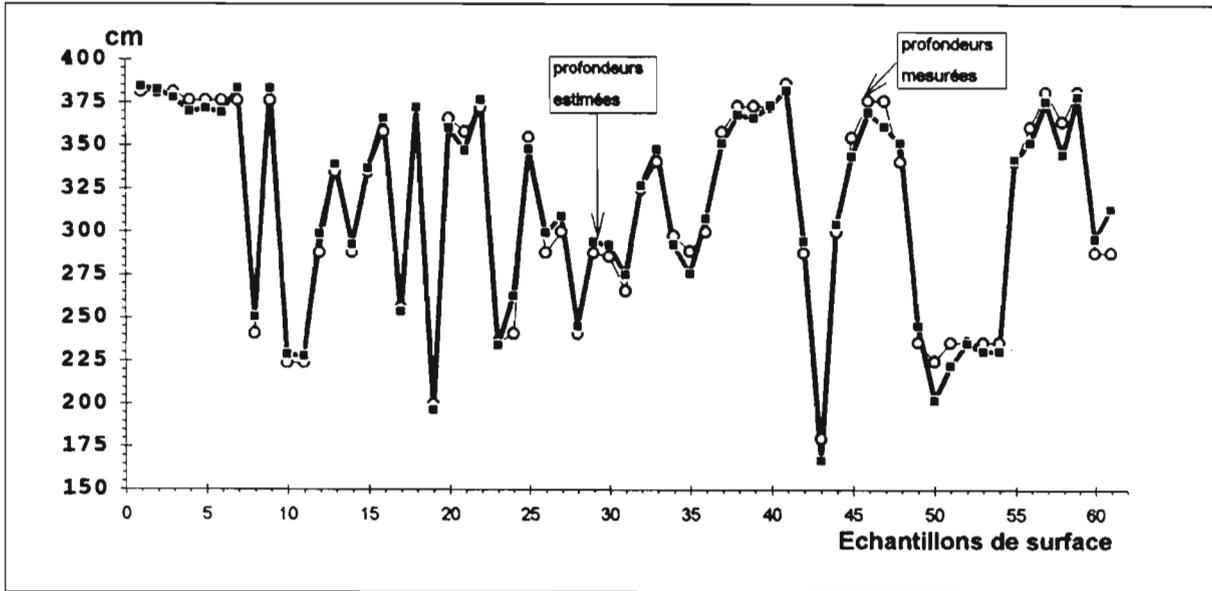


Figure 4 Comparaison entre les valeurs mesurées (moyennes annuelles) des plans d'eau au niveau des échantillons de vase superficielle (cercles vides) et les valeurs réestimées de la profondeur par la fonction de transfert (carrés noirs).

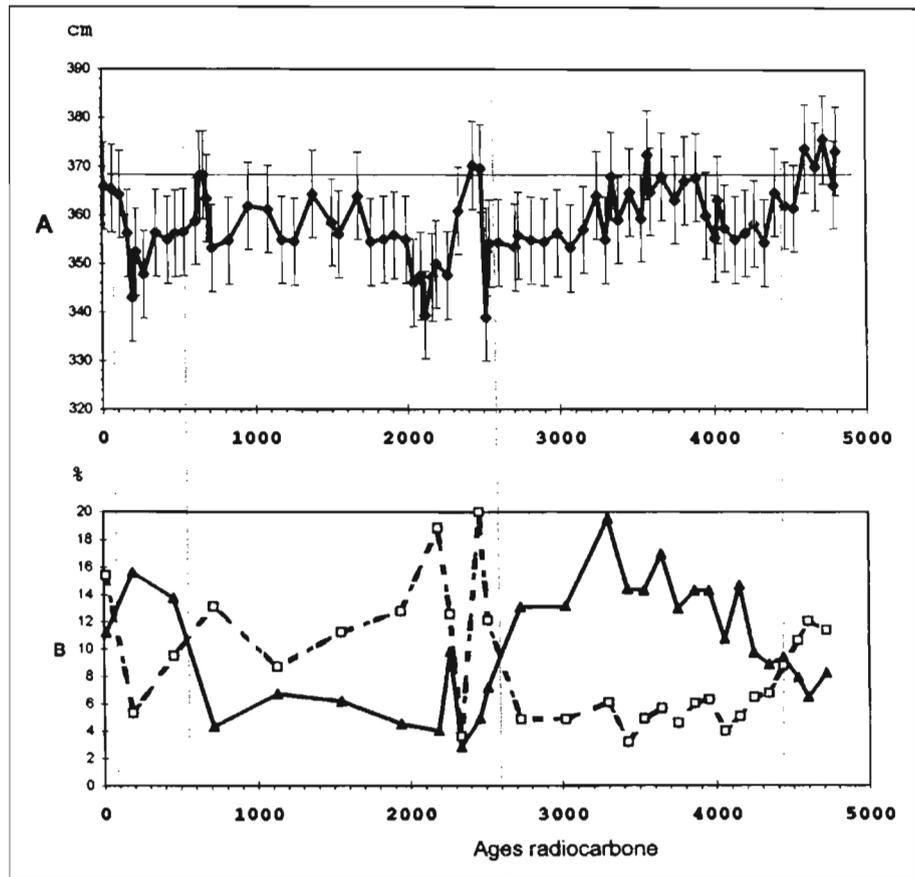


Figure 5 (A) Paleobathymétrie du lac Ossa au cours des 5000 dernières années. L'altitude des plans d'eau est exprimée en cm. (B) Modification de la végétation. La courbe continue représente les variations en pourcentage des Caesalpinaceae (indicateur de forêt dense humide), la courbe en pointillé représente les variations des Alchornea, indicateurs de forêt perturbée.

rée comme l'écart moyen,  $S^2$  étant l'écart type moyen. Si  $S^2$  est petit, l'équation est considérée comme suffisamment bonne pour être appliquée aux associations fossiles. La valeur de  $S^2$  obtenue étant de  $\pm 9$  cm. La superposition des points (Figure 4) représentant les valeurs mesurées de la profondeur aux différents points de prélèvements et les valeurs réestimées de la profondeur confirme la qualité de la formule de régression qui peut alors être appliquée pour quantifier les variations passées de la profondeur.

Appliquer la relation établie sur l'étude de la flore actuelle pour estimer les paleovariations des niveaux lacustres qui sont enregistrées par une flore fossile conservée dans les sédiments d'une carotte lacustre effectuée dans le lac.

En remplaçant seulement X par X" qui représente l'ordination des échantillons fossiles sur l'axe 1, X" étant la coordonnée factorielle sur l'axe 1 de chaque échantillon fossile. Ces valeurs sont obtenues par une analyse factorielle sur un tableau de données comprenant les

tableaux floristiques fossiles et actuels superposés. Les valeurs de Y" obtenues correspondent à la profondeur estimée pour chaque niveau fossile, plus ou moins l'écart type. Cette estimation a été effectuée sur la carotte OW4, également étudiée en palynologie (Reynaud-Farrera, 1995a). La courbe obtenue représente les altitudes des plans d'eau en moyennes décennales, avec une maille de 63 ans (Figure 5A).

## Résultats

L'échantillon S034 situé le plus près de la carotte sera utilisé comme échantillon de référence. Sa valeur mesurée est de 373 cm et sa valeur estimée est de 368 cm.

1. Les variations interannuelles estimées au cours des 5 000 dernières années sont dans l'ordre de grandeur (36 cm) de la variation interannuelle déduite de mesures effectuées au niveau de l'exutoire (29 cm) (Figure 1). L'altitude moyenne décennale des plans d'eau a varié entre la valeur minimum (339 cm) et la valeur maximum (375 cm) à l'endroit du sondage soit 36 cm entre les points les plus bas et les points les plus hauts) (Figure 5A).
2. Le plan d'eau a été un peu plus bas qu'actuellement au lieu du sondage, sauf vers 4 800, 3 600, 2 400, 700 ans BP. Les plus bas niveaux se situent entre *ca.* 4 400 et 4 000 ans, entre 3 100 et 2 500 ans, vers 2 000 ans et entre 400 et 200 ans.

Cette courbe paléohydrologique est un bilan en eau (P-E) qui représente la somme des apports en eau dans la cuvette du lac Ossa, moins l'évaporation et les pertes par l'exutoire. L'intensité des variations saisonnières des plans d'eau au niveau du lac (environ 5 m) est compatible avec la seule intervention du bassin versant du lac Ossa. En résumé, le bilan hydrologique tel qu'il a été déterminé par les diatomées représente le climat local.

Les résultats des études palynologiques (Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) qui sont résumés par les variations en pourcentages des *Caesalpinaceae* (considérées comme indicateurs de forêt dense) et par les variations d'un des éléments pionniers (*Alchornea*), considéré comme indicateur d'une forêt perturbée (Figure 5B), vont nous permettre d'émettre quelques hypothèses sur l'évolution du climat.

## Discussion

Les données palynologiques suggèrent que la végétation de la région du lac Ossa a évolué entre deux types de paysages :

- ▷ Un paysage de *forêt dense humide* à *Caesalpinaceae*, dont l'équivalent actuel le plus proche est la forêt biafréenne développée autour du Golfe de Guinée à des altitudes qui varient de 200 à 800 m. Actuellement, le lac Ossa se situe dans la forêt littorale atlantique caractérisée par *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* qui se développent dans des conditions climatiques proches de la précédente mais en plus basse altitude (0-200 m). Dans les sédiments, les faibles pourcentages en taxons héliophiles indiquent que la forêt était faiblement perturbée (dynamique interne relativement lente).
- ▷ Un paysage de *forêt humide* sans équivalent actuel

connu, caractérisé par des taxons d'arbres héliophiles comme *Alchornea* et *Macaranga*. Le maintien de ces taxons durant de longues périodes (de 2 600 à 500 ans BP environ) indique que l'écosystème était fréquemment et entièrement perturbé sans possibilité d'évolution d'un stade pionnier à héliophile vers un stade de forêt dense.

Durant les phases de forêt dense humide, nous observons une augmentation des *Caesalpinaceae* entre 4 200 et 3 300 ans BP. Cette progression a débuté après une phase de haut niveau lacustre (de 4 800 à 4 600 ans BP) et elle se poursuit sans interruption malgré une baisse du niveau lacustre entre 4 400 à 4 000 ans BP. La reconquête de la forêt à *Caesalpinaceae* vers 450 ans BP se situe juste après un épisode bref de haut niveau lacustre à *ca.* 680-630 ans BP et elle se maintient malgré une baisse du niveau lacustre entre *ca.* 600 et 200 ans BP. Les bas niveaux lacustres seraient liés à une perturbation climatique locale (diminution de l'évaporation) qui n'affecte pas le développement de la forêt à *Caesalpinaceae*. Cela pourrait s'expliquer par le maintien d'une humidité atmosphérique élevée favorable à la forêt dense humide alors que les précipitations deviendraient plus faibles, d'où l'abaissement des niveaux lacustres. Cette interprétation pour la période 4 400-3 800 ans BP, est en accord avec la présence de taxons montagnards liés à une humidité atmosphérique permanente.

Durant la phase à forêt humide perturbée, l'estimation de la bathymétrie montre que le lac ne s'est pas asséché. Mais des phases d'assèchements épisodiques ont pu avoir lieu qui auraient provoqué le maintien d'une forêt ouverte.

Le changement le plus important de la végétation que l'on identifie par la palynologie est caractérisé vers 2 600 ans BP par le passage d'une forêt dense humide à une forêt perturbée. Simultanément, les apports allochtones de taxons montagnards disparaissent. Ce changement se situe à la fin d'une période de bas niveaux lacustres qui a débuté à *ca.* 3 100 ans. Cette période de bas niveau lacustre est l'aboutissement d'une tendance générale à l'abaissement du plan d'eau qui a commencé dès *ca.* 3 500 ans. Ces observations suggèrent que la forêt a répondu avec un déphasage de l'ordre de 300 ans à l'instauration de conditions climatiques plus sèches que celles de l'époque antérieure. Ce changement majeur est également connu dans d'autres régions (Vincens *et al.*, 1994, 1996 ; Maley, 1995 ; Schwartz, 1992).

La période comprise entre 2 500 et 2 000 ans BP est caractérisée par une forte variabilité à court terme des niveaux lacustres. Cette variabilité est corrélée à des modifications du paysage végétal : les graminées atteignent des pourcentages élevés et les pics d'*Alchornea* coïncident soit avec les épisodes de plus hauts niveaux lacustres (*ca.* 2 500 ans) soit à de bas niveaux (*ca.* 2 200 ans).

## Conclusion

L'altitude moyenne annuelle estimée des plans d'eau a été au cours des 5 000 dernières années peu différente de ce qu'elle est actuellement. Les faibles variations décennales à pluridécennales des plans d'eau laissent

présumer qu'il n'y a pas eu de longues ou très fortes périodes sèches ou arides dans le bassin du lac Ossa. Cela est en accord avec les données de la palynologie qui montrent que la forêt s'est maintenue pendant les 5 000 dernières années. Les changements internes à la forêt individualisés par la palynologie, passage d'une forêt dense humide de type biafréen à une forêt perturbée, ne peuvent pas être expliqués par les seules variations des bilans en eau. Par contre, la période de transition (2 700-2 100 ans BP) pendant laquelle la forêt dense humide disparaît est clairement corrélée à une longue période de bas niveaux lacustres qui avaient commencé plusieurs centaines d'années auparavant. La forêt dense est liée indifféremment à de hauts niveaux et à des bas niveaux lacustres, il est clair que dans ces cas là, il faut faire intervenir des causes autres que les précipitations pour expliquer la permanence de la forêt dense. La permanence d'une humidité atmosphérique par la présence de nuages, sans précipitations (4 400-4 000 ans BP et 450-200 ans BP) ne gênent pas la forêt dense mais influe sur les bilans en eau (Reynaud-Farrera, 1995).

Par contre, pour les périodes pendant lesquelles la forêt perturbée se maintient alors que les niveaux lacustres sont hauts, un mécanisme différent doit être proposé, mais cela pourrait être du à un étalement de la saison sèche peu favorable à la reconstitution d'une forêt dense.

Au cours des 5 000 dernières années, la comparaison des données palynologiques permet de proposer trois types de situation climatique qui présentent un grand degré de vraisemblance si l'on tient compte des données obtenues dans des régions proches (Congo notamment), cela pour la période 2 600-2 100 ans BP expliquée par la présence de pluies orageuses et pour la période 3 900-3 100 ans BP pour laquelle Maley (ce volume) relie la présence de nuages à la présence d'un Golfe de Guinée froid, ce qui provoquerait une humidité atmosphérique sans pluies mais qui grâce aux réserves en eau suffisantes accumulées pendant la période précédente (4 800 ans BP) permettrait le maintien de la forêt dense. La période caractérisée par le maintien d'une forêt perturbée et expliquée comme étant due à un allongement de la saison sèche est pour le moment la plus fragile, bien que des conditions sèches ont été mises en évidence au Congo (Vincens *et al.*, 1996a et b; Bertaux *et al.*, 1995), qui ont été suivies par une recolonisation forestière récente datée d'environ 600-700 ans comme dans le cas du lac Ossa. La baisse des niveaux lacustres avant 600 (entre 400 et 200 ans) correspond au Petit Age de la Glace et est certainement liée à un Golfe de Guinée froid.

Les deux points les plus intéressants à souligner sont que (1) la disparition de la forêt dense à 2 600 ans BP est l'aboutissement d'une longue période à tendance négative qui a débuté vers 3500 ans et qui a connu son apogée entre 2 600 et 2 000 ans BP ; (2) la reconstitution de la forêt dense vers 450 ans BP est la réponse différée de 200 ans à un bilan positif des plans d'eau mais aussi à une longue période de bilans globalement positifs (2 000 à 1 000 ans BP) où la forêt n'a pas répondu mais durant laquelle, malgré de longues saisons sèches, les réserves en eau avaient pu être reconstituées après la période la plus sèche de 2 600 et 2 000 ans BP.

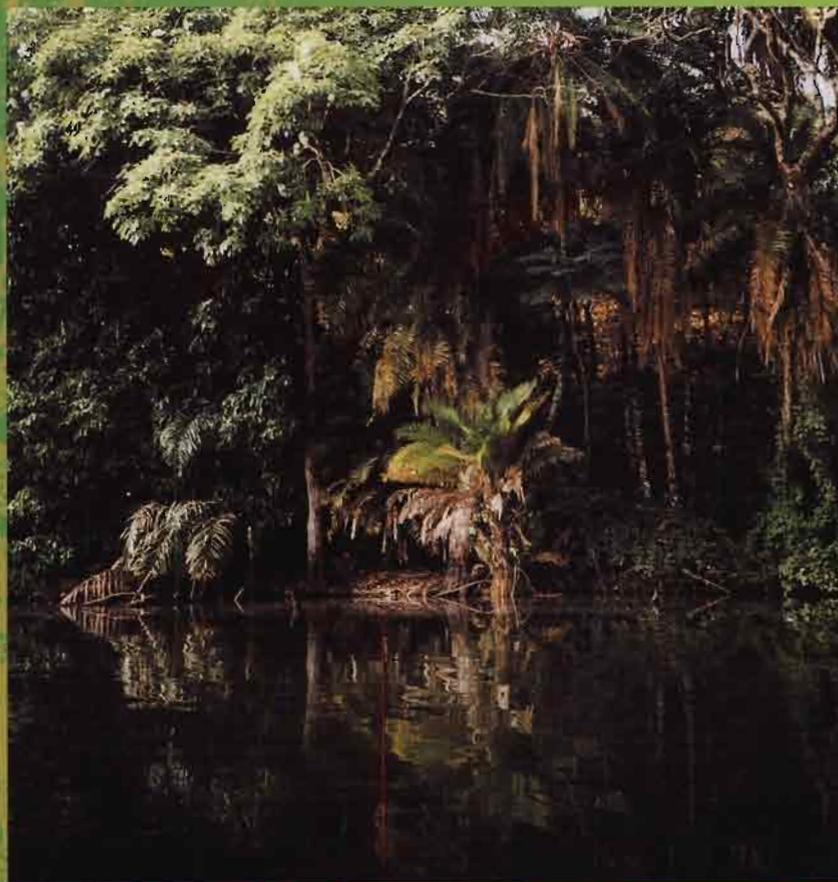
## Références

- Bertaux, J. ; Sifeddine, A. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Elenga, H. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale ca 3 000 BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 213-215.
- Charles, D. F. 1985. Relationships between surface sediment diatom assemblages and lake water characteristics in Adirondack lakes. *Ecology*, **66**, 994-1011.
- Maley, J. 1995. Holocene changes in the African rain forest paleomonsoon and sea surface temperature variations. *Terra Nostra (14<sup>e</sup> Congrès International Quaternary*, Berlin), p. 176.
- Nguetsop, F. ; Servant-Vildary, S. 1996. Variations hydrologiques du lac Ossa (ouest Cameroun) au cours des 5 000 dernières années à partir de l'étude des diatomées. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 243-244.
- Pourchet, M. ; Pinglot, J. F. ; Maley, J. 1987. Résultats des mesures radiochimiques de quelques lacs camerounais. Grenoble/Montpellier, CNRS/ORSTOM, 12 p.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du Sud-ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *C. R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la vie/Life Sciences*, **317**, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. 1995. Histoire des paléoenvironnements forestiers du sud-Cameroun à partir d'analyses palynologiques et statistiques de dépôts holocènes et actuels. Thèse, Université de Montpellier II, 239 p.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du sud-ouest Cameroun depuis 4 770 ans BP : analyse pollinique des sédiments du Lac Ossa. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **322**, IIa, 749-755.
- Roux, M. ; Servant-Vildary, S. ; Servant, M. 1991. Inferred ionic composition and salinity of a Bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatom flora in the sediments. *Hydrobiologia*, **210**, 3-18.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3 000 ans BP et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bull. Soc. géol. France*, **163**, 3, 353-361.
- Servant-Vildary, S. ; Roux, M. 1990. Multivariate analyses of diatoms and water-chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, **197**, 267-290.
- Servant-Vildary, S. ; Nguetsop, F. ; Roux, M. ; Reynaud-Farrera, I. ; Servant, M. ; Wirrmann, D. 1996. Relations statistiques diatomées/milieus aquatiques et application à l'estimation des paléoniveaux lacustres. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, p. 93-94.

- Ter Braak, C. J. F. ; Prentice, I. C. 1988. A theory of gradient analysis. Dans : M. Begon, A. H. Fitter, E. D. Ford et A. Macfadyen (dir. publ.), *Advances in Ecological Research*, **18**, 271-317.
- Van Dam, H. ; Suurmond, G. ; Ter Braak, C. J. F. 1981. Impact of acidification on diatoms and chemistry of Dutch moorlands pools. *Hydrobiologia*, **83**, 425-459.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; de Namur, 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. Sci. Paris*, **318**, II, 1521-1526.
- 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.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, 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.
- Vyverman, W. ; Sabbe, K. 1995. Diatom-temperature transfer functions based on the altitudinal zonation of diatom assemblages in Papua New Guinea : a possible tool in the reconstruction of regional palaeoclimatic changes. *Journal of Paleolimnology*, **13**, 65-77.
- Wirrmann, D. 1992. Le lac Ossa : une monographie préliminaire. *Rev. Géogr du Cameroun*, **XI**, 1, 28-38.

# 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