

# 38

## Origine et évolution des savanes des marges forestières en Afrique centrale Atlantique (Cameroun, Gabon, Congo): approche aux échelles millénaires et séculaires

DOMINIQUE SCHWARTZ, HILAIRE ELENGA, ANNIE VINCENS,  
JACQUES BERTAUX, ANDRÉ MARIOTTI, GASTON ACHOUDONG,  
ANNE ALEXANDRE, CHRISTELLE BELINGARD, CYRIL GIRARDIN,  
BERNARD GUILLET, JEAN MALEY, CHRISTIAN DE NAMUR,  
ISABELLE REYNAUD-FARRERA, JOSEPH YOUTA HAPPY

### Introduction

L'Afrique centrale Atlantique est définie ici par la zone comprise entre les parallèles 5° N et S, et en longitude, entre l'océan Atlantique et la bordure est de la Cuvette congolaise. Ainsi délimitée, elle comprend le sud du Cameroun, le Gabon, le Congo, la Guinée Équatoriale et la partie occidentale du Zaïre, et s'inscrit dans le centre d'endémisme guinéo-congolais de White (1983). Cette région phytogéographique est occupée par différents types de forêts ombrophiles, qui coexistent cependant avec d'autres formations, dont les plus étendues sont des savanes périforestières et intraforestières.

Le terme de savane, souvent utilisé pour désigner l'ensemble des formations ouvertes, qualifie ici les formations terrestres dominées par les graminées (Trochain, 1957 ; Riou, 1995). Les forêts claires, dans lesquelles le recouvrement ligneux atteint 80 %, sont exclues de cette définition. Nous nous intéresserons plus particulièrement aux savanes du Cameroun et du Congo, pays où le programme ECOFIT a directement travaillé. Certaines des conclusions pourront toutefois être étendues aux zones limitrophes du Gabon et du Zaïre. Les savanes étudiées se répartissent en trois grands ensembles.

#### Les savanes de la bordure sud du massif forestier équatorial

Ces formations occupent au Congo des espaces régionaux ; il s'agit des savanes du littoral (Makany, 1964 ; Vennetier, 1968 ; Dowsett-Lemaire, 1991), de la vallée du Niari (Koechlin, 1961), du pays Bateke et de la Cuvette congolaise (Descoings, 1960) ; Makany, 1976,

Schwartz, 1988). Elles se prolongent au nord vers le Gabon (Koechlin, 1962) et vers le sud, au Zaïre et en Angola (Duvigneaud, 1949). Elles sont dominées par une ou deux (plus rarement trois) espèces de graminées qui représentent plus de 80 % de la biomasse herbacée. Le couvert ligneux est faible, parfois inexistant. Les essences ligneuses appartiennent à des espèces banales d'arbustes : *Annona arenaria*, *Hymenocardia acida*, *Sporospermum febrifugum*, *Bridelia ferruginea*, *Strychnos* spp. Pour reprendre une terminologie classique (Trochain, 1957 ; Riou, 1995), il n'y a pas de savanes arborées ou de forêts claires, mais uniquement des « steppes », des savanes herbeuses et des savanes arbustives, dont la répartition est liée aux conditions de milieu. Elles sont en effet préférentiellement établies sur sols sableux à drainage excessif (littoral, pays Bateke et Cuvette), ainsi que, sur sols argileux, dans la région la plus sèche du pays (Niari).

#### Les savanes de la bordure nord du massif forestier équatorial

Au Cameroun, la répartition des formations végétales obéit à une zonalité bioclimatique latitudinale nette. Ces savanes forment avec la forêt une mosaïque, zone de transition entre les forêts semi-caducifoliées au sud, et les savanes soudano-guinéennes de l'Adamaoua au nord (Letouzey, 1968, 1985 ; Youta Happi, à paraître). Elles se distinguent des précédentes par un couvert ligneux, arbustif pour l'essentiel, plus dense et par les conditions climatiques auxquelles elles sont soumises : au Congo, la saison sèche est fraîche et nuageuse, tandis qu'au Cameroun, elle est chaude et ensoleillée. Les modes

d'exploitation du milieu sont également différents. Au Congo, l'élevage y est quasiment inexistant et l'agriculture peu développée, en dehors de quelques zones très localisées ; au Cameroun, les savanes servent de parcours occasionnels ou réguliers aux troupeaux, et sont soumises à une pression agricole plus forte.

### Les savanes incluses des massifs forestiers

Aussi bien au Cameroun qu'au Congo, ces formations sont le plus souvent situées dans les zones périphériques des massifs forestiers, à proximité des savanes d'extension régionale, dont elles sont très proches sur le plan de la composition floristique et de la physionomie. Certaines d'entre elles sont cependant isolées bien à l'intérieur des forêts : savanes de la Lopé au Gabon (Aubréville, 1967 ; White *et al.*, 1996), savanes du nord d'Impfondo, dans la Cuvette congolaise. Elles sont individuellement de taille modeste, entre quelques hectares et quelques kilomètres carrés ; mais la somme de leur surface spécifique peut être importante. Il en est ainsi du Mayombe oriental, dont elles couvrent environ 8 % de la surface (Rat Patron et Schwartz, à paraître).

Plusieurs caractéristiques sont communes à ces trois ensembles :

- ▷ Elles brûlent régulièrement en saison sèche. Les brûlis sont annuels, plus rarement pluriannuels. L'origine du feu est multiple (Riou, 1995). Les feux courants, allumés par les passants et les chasseurs, sont la règle générale au Congo. Au Cameroun s'y ajoutent les brûlis agricoles, et parfois les feux allumés par les pasteurs, pour fournir à leurs troupeaux une herbe de repousse tendre.
- ▷ Conséquence des feux, le contact avec la forêt est presque toujours brutal. La lisière forestière occupe une frange de quelques mètres, constituée d'essences pionnières, et parfois ceinturée par une zone herbacée constituée de différentes espèces (fougères, *Aframomum*, *Chromolaena*...).
- ▷ Dans toutes ces régions, les savanes coexistent avec des forêts soumises aux mêmes conditions d'édaphisme et de climat général. Les conditions de milieux actuelles sont donc insuffisantes pour expliquer leur répétition, ce qui suggère qu'elles ont une origine complexe.

Cette dernière observation a généré de nombreuses discussions entre partisans d'une origine paléoclimatique et tenants d'une origine anthropique des savanes (Vanderyst, 1923 ; Aubréville, 1948, 1949, 1962 ; Koechlin, 1961 ; Vennetier, 1968 ; Schnell, 1976 ; Cusset, 1989 ; Foresta, 1990). Notre synthèse est l'occasion de faire le point sur cette question, en s'appuyant sur les nouvelles données du programme CNRS-ORSTOM ECOFIT.

### Méthodes d'étude

Les méthodes d'étude des limites forêt-savane et de leurs fluctuations sont diverses. En premier lieu, on citera l'étude du signal isotopique  $^{13}\text{C}$  des matières organiques des sols et des sédiments et les analyses palynologiques.

Le principe de la méthode du  $^{13}\text{C}$  réside dans les différences de composition isotopique entre les plantes à

cycle de photosynthèse de type  $\text{C}_4$  (graminées et cypé-racées de milieux tropicaux ouverts) et  $\text{C}_3$  (presque toutes les autres plantes). Il en résulte que les forêts denses sont des écosystèmes  $\text{C}_3$  purs, tandis que les savanes sont des écosystèmes  $\text{C}_4$ , à proportion variable de plantes  $\text{C}_3$  ligneuses et herbacées. Cette information se transfère sans grande modification aux matières organiques des sols (MOS), dont la signature  $^{13}\text{C}$  enregistre ainsi l'histoire de la végétation. On trouvera dans Mariotti (1991) et Schwartz (1991) des explications et des exemples détaillés. Cependant, les sols sont des milieux ouverts, dans lesquels les intrants et les sortants modifient sans cesse la composition du stock organique. Le signal  $^{13}\text{C}$  est celui d'un mélange de MOS d'âges différents, susceptibles d'enregistrer par le biais de leurs compositions isotopiques respectives, les successions de végétation. Par ailleurs, l'âge moyen des MOS augmente avec la profondeur ; il est de quelques décennies en surface du sol, et de plusieurs millénaires à des profondeurs de l'ordre de 2 m. Il s'ensuit que les épisodes courts, séculaires ou décennaux, ne seront enregistrés que s'ils sont récents, et uniquement dans les horizons de surface ; les horizons profonds n'enregistreront que les tendances générales à l'échelle des millénaires. Une autre caractéristique de cette méthode est que le signal pédologique est très ponctuel (quelques mètres carrés), mais aisément généralisable par la spatialisation de l'échantillonnage.

À l'inverse, dans les strates sédimentaires, la palynologie permet d'enregistrer des réponses brèves de la végétation à un forçage, même si les épisodes sont anciens. Toutefois, l'enregistrement est ici quelque peu moyenné par le fait que les pollens n'ont pas tous une provenance locale. Le signal isotopique  $^{13}\text{C}$  des sédiments varie grossièrement dans le même sens que les pollens, mais avec des nuances qui pourraient refléter les différences d'échelles spatiales des deux types d'enregistrement, ainsi que l'influence variable de la production primaire lacustre (Fabing, 1996).

Les enregistrements pédologiques et palynologiques se complètent donc. Parmi les autres méthodes, la détermination de macrorestes végétaux, fossilisés dans les sols ou sous forme de charbons de bois, l'étude des phytolites et l'étude sédimentologique quantitative par spectrométrie infrarouge permettent de compléter la reconstitution des paléoenvironnements locaux.

## Localisation des observations

### Palynologie

Six lacs et tourbières ont livré des séquences palynologiques continues au Congo (Figure 1). Il s'agit, sur le littoral, des tourbes de la CORAF (Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992) et de la Songolo (Elenga *et al.*, en préparation) ; du lac Kitina en bordure ouest du Mayombe (Elenga *et al.*, 1996) ; du lac Sinnda dans le Niari (Vincens *et al.*, 1994) ; des dépressions tourbeuses de Bilanko et de Ngamakala dans le pays Bateke (Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1991, 1994). Au Cameroun, les principaux sites sont le lac Barombi Mbo (Giresse *et al.*, 1994), le lac Ossa (Reynaud-Farrera, 1995 ; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996),

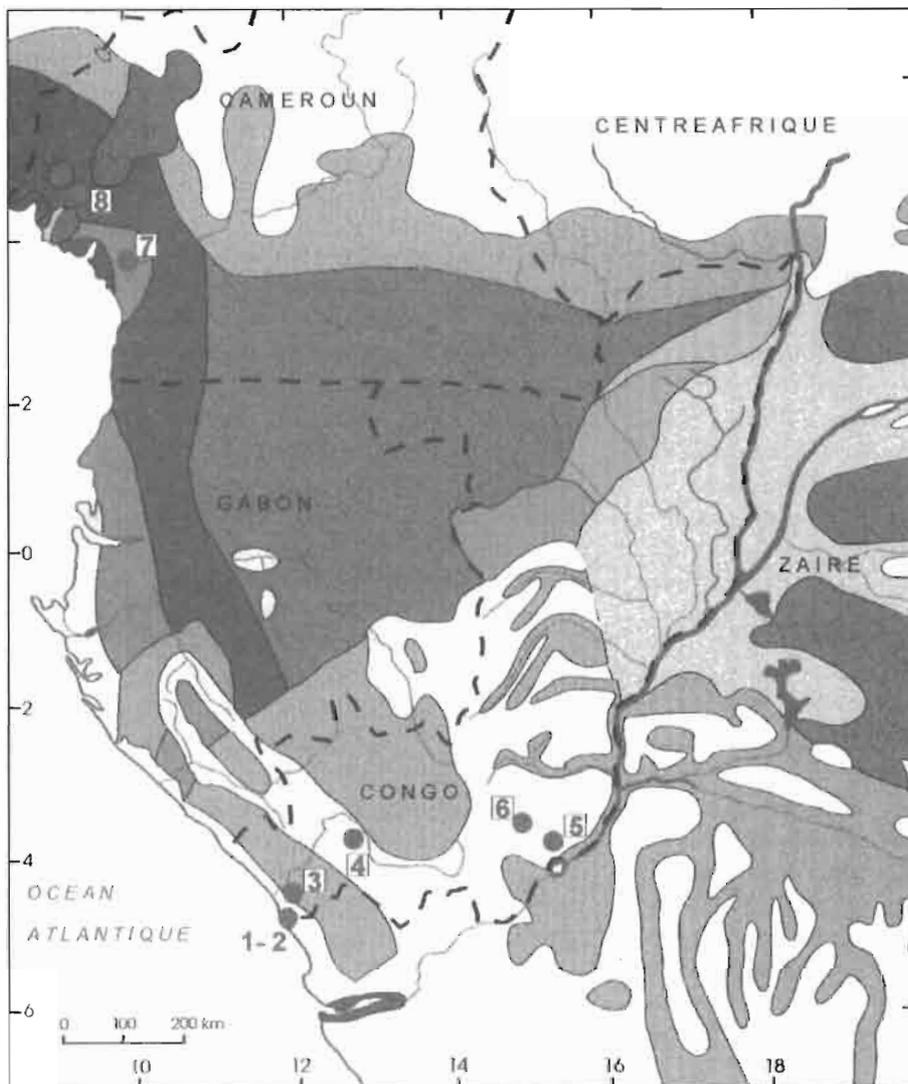


Figure 1 Carte de localisation des principales observations :  
 1. Coraf ; 2. Songolo ; 3. Kitina ;  
 4. Sinnda ; 5. Ngamakala ;  
 6. Bilanko ; 7. Ossa ;  
 8. Barombi Mbo.

complétés par des données de Richards (1986) sur le lac Mboandong, au nord du Mont Cameroun, et de Kadomura et Kiyonaga (1994) sur les Grassfields. Cette dernière étude est cependant difficilement exploitable, les niveaux analysés étant peu nombreux. Dans cet ensemble, seuls Bilanko, Ngamakala, Barombi Mbo et les Grassfields dépassent le cadre chronologique de l'Holocène.

### Macrorestes végétaux

Les restes végétaux ont tous été collectés au Congo. Il s'agit pour partie d'ensembles floristiques homogènes du Pléistocène supérieur et de l'Holocène, conservés dans des alios de podzols du littoral et du pays Bateke (Dechamps *et al.*, 1988a et b; Schwartz, 1988; Schwartz *et al.*, 1985, 1989, 1990b), et pour les autres, des restes très hétérogènes par leur nature (charbons, graines, feuilles, bois, racines), leurs conditions de conservation (alios de podzols, sols ferrallitiques remaniés, sédiments alluviaux) et leurs âges (4 500 à > 35 000 BP) (Delibrias *et al.*, 1983; Dechamps *et al.*, 1988b), collectés à Brazzaville, et dans la Cuvette congolaise.

### Analyse isotopique du $^{13}\text{C}$ dans les matières organiques du sol

Au Congo, des profils  $^{13}\text{C}$  ont été établis dans différents types de sols de savanes et de forêts, dans tout le sud du pays (littoral, Mayombe, Chaillu, Niari, pays Bateke), selon une maille de prélèvement décimétrique, parfois sur plus de 4 m d'épaisseur (Schwartz *et al.*, 1986, 1990b et c, 1992; Schwartz, 1988, 1991). L'âge moyen des MOS s'échelonne de quelques dizaines d'années en surface à près de 15 000 ans à 10 m de profondeur dans les sols ferrallitiques, et à près de 40 000 ans pour les plus anciennes dans les podzols. Entre vingt et trente profils ont également été analysés à chaque fois dans différents transects forêts-savanes de longueur hectométrique, pour suivre l'évolution des lisières à des échelles de temps allant de quelques décennies à plusieurs siècles, dans trois régions du Congo (le littoral, le Mayombe et le Niari) (Schwartz *et al.*, 1996 a et b) et dans deux zones de la mosaïque forêt/savane du Cameroun (à Nditam, près de Massangam et Kandara, près de Bertoua) (Guillet *et al.*, ce volume).

### Autres méthodes

L'étude des restes phytolithaires n'a été effectuée que sur les sédiments du lac Sinnda (Alexandre *et al.*, 1994, et à paraître). La spectrométrie IR a été effectuée au Congo

sur les sédiments des lacs Kitina et Sinnda (Mansour, 1993 ; Bertaux *et al.*, 1996, et ce volume), de la Songolo (Fabling, 1995). Au Cameroun, elle a été effectuée sur les sédiments du lac Ossa (en cours).

## Résultats et discussion

### La répartition actuelle des savanes dépend en grande partie des conditions de milieu

La répartition actuelle des savanes périforestières et des savanes incluses est à l'évidence en grande partie conditionnée par les conditions de milieu. Ainsi, le Niari, dont l'originalité climatique est due à sa position d'abri en arrière du Mayombe, est la région la plus sèche de la zone guinéo-congolaise avec un minimum à Loudima de 1 050 mm/an répartis sur 7 à 7,5 mois (Mpounza et Samba-Kimbata, 1990). De plus, les sols de cette région sont très argileux, ce qui en limite la quantité d'eau utilisable par les plantes. Au Cameroun, la mosaïque forêt-savane, zone de contact biogéographique est également une zone de contact entre les climats subéquatorial et tropical (Tsalefac *et al.*, 1996). La présence de savanes sur le littoral gabono-congolais, dans le pays Teke (Gabon, Congo, Zaïre) et la Cuvette zaïro-congolaise s'explique par la présence de sols chimiquement pauvres et extrêmement drainants en raison de leur texture sableuse. Même dans des régions bien arrosées, il peut en résulter une sécheresse édaphique. Quant aux savanes incluses, même si cette règle souffre des exceptions, elles sont préférentiellement réparties en bordure des massifs forestiers, c'est-à-dire dans les zones écologiquement limites pour la forêt.

Les conditions de milieu ne sont cependant pas suffisantes pour expliquer la présence de savanes. Dans toutes ces régions, elles coexistent avec des bosquets, ou même de vastes forêts, établies dans des conditions de sols et de climats parfaitement identiques. Ainsi, dans le Mayombe, Schwartz *et al.* (1996a) ont analysé à des échelles spatiales très fines un transect forêt-savane, et ont conclu que les quelques différences morphologiques observées étaient une conséquence des changements de végétation, et non à leur origine. On relèvera toutefois que les mosaïques forêt-savane d'Afrique centrale n'ont pas fait l'objet d'études hydropédologiques aussi poussées que celle d'Hartmann *et al.* (1994), qui ont montré que certaines savanes incluses de Côte d'Ivoire, établies sur des sols *a priori* identiques à ceux des forêts environnantes jouissaient d'un régime hydrodynamique différent.

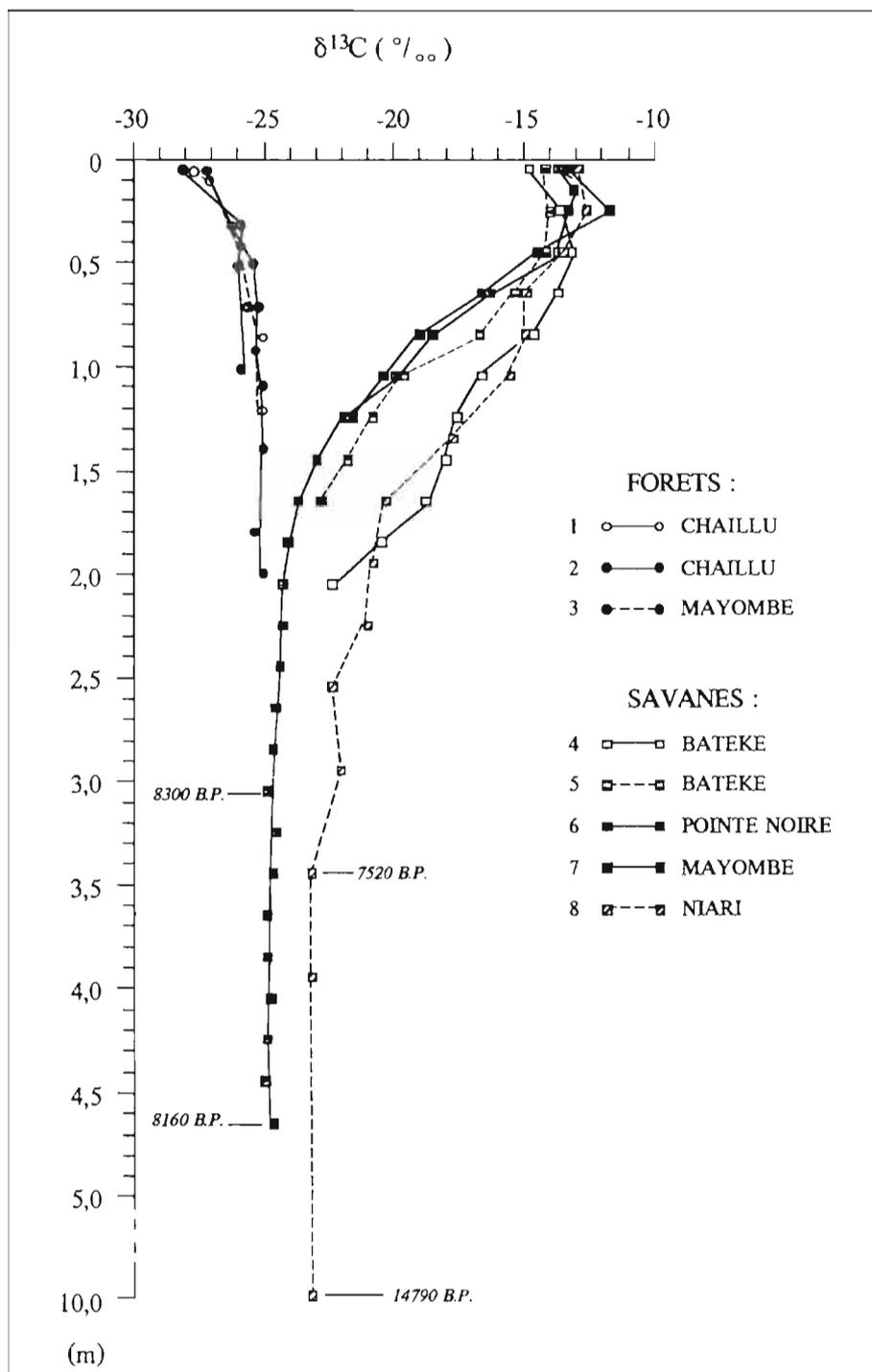
### Des différences floristiques entre les savanes actuelles et les formations ouvertes du Pléistocène

Un certain nombre de références bibliographiques suggèrent que les savanes actuelles sont des formations directement héritées des épisodes secs du Pléistocène supérieur (Aubrèville, 1962 ; Dechamps *et al.*, 1988b ; Peyrot, 1989 ; Van Neer et Lanfranchi, 1986). Malgré la rareté des données concernant cette période en Afrique centrale, il semble toutefois que les savanes actuelles se différencient des formations ouvertes du Pléistocène

supérieur par leur composition floristique. Au Cameroun, les pourcentages de graminées du lac Barombi Mbo culminent au même niveau (40-50 %) entre 2 500-2 000 BP et au dernier maximum glaciaire, vers 15 000 BP. Mais, entre 25 000 et 10 000 BP, le spectre s'enrichit de 20 % de pollens de Cypéracées qu'on ne retrouve pas à l'Holocène (ce qui pourrait cependant être la conséquence d'une baisse de niveau du lac, avec extension de berges marécageuses). Entre 25 000 et 20 000 BP, les taxons de forêts de montagne sont abondants (Maley *et al.*, 1990 ; Maley, 1992 ; Giresse *et al.*, 1994). Dans les Grassfields, Kadomura et Kiyonaga (1994) notent également des différences polliniques entre les périodes, bien datées au  $^{14}\text{C}$ , de 1 600-3 400 et de 28 700 BP. Le spectre de la première période est celui d'une savane herbeuse, celui de la deuxième s'accompagne d'influences montagnardes. À Ngamakala (Congo), le spectre pollinique des trois derniers millénaires est plus riche en graminées que les niveaux pléistocènes (Elenga *et al.*, 1994). La composition de la végétation du bois de Bilanko *ca.* 12 000 BP est celle d'une forêt d'altitude et ne ressemble en rien à une savane (Elenga *et al.*, 1991). Dans la Cuvette congolaise, quelques macrorestes végétaux datés de 18 000 et 21 000 BP sont à rapporter à des espèces de forêts claires ou de savanes arborées (Dechamps *et al.*, 1988b). Dans la partie zaïroise de la Cuvette, l'analyse palynologique de niveaux organiques alluviaux permet également de conclure à la présence de forêts claires ou de savanes arborées, juxtaposées à des galeries forestières, entre 24 000 et 17 000 BP, qui a été localement la période la plus sèche (Preuss, 1990).

### Absence totale de lien avec les formations ouvertes pléistocènes ou simple extension des savanes *ca.* 3000 BP?

Sur la base de ces indices, il apparaît que les formations ouvertes du dernier glaciaire étaient plus arborées que les savanes actuelles. Par ailleurs, il semble bien qu'il n'y ait pas eu continuité entre les formations de ces deux périodes. En effet, dans la zone d'étude, tous les enregistrements palynologiques de l'Holocène inférieur et moyen sont typiquement forestiers (Vincens *et al.*, ce volume), même ceux situés dans les zones savaniques du Congo, littoral (Elenga *et al.*, 1992), Niari (Vincens *et al.*, 1994) et pays Bateke (Elenga *et al.*, 1994). Kadomura et Kiyonaga (1994) notent également *ca.* 3 200 BP une végétation forestière dans les Grassfields camerounais. Vers 3 000-2 500 BP selon les secteurs, on note un changement de végétation. Dans les zones les plus fragiles (Niari, pays Bateke, littoral) apparaissent des savanes qui perdurent jusqu'à nos jours ; dans les zones moins fragiles (lacs Barombi Mbo, Ossa, Kitina, etc.), la fragmentation de la forêt est moins poussée. Des savanes incluses y apparaissent, dont certaines existent toujours (Mayombe oriental, lac Mboandong), alors qu'ailleurs la forêt a entièrement reconquis l'espace (Barombi Mbo, lac Kitina). Le minimum de perturbations a été enregistré au lac Ossa, où seule la présence de taxons arborés héliophiles en témoigne. Le maximum



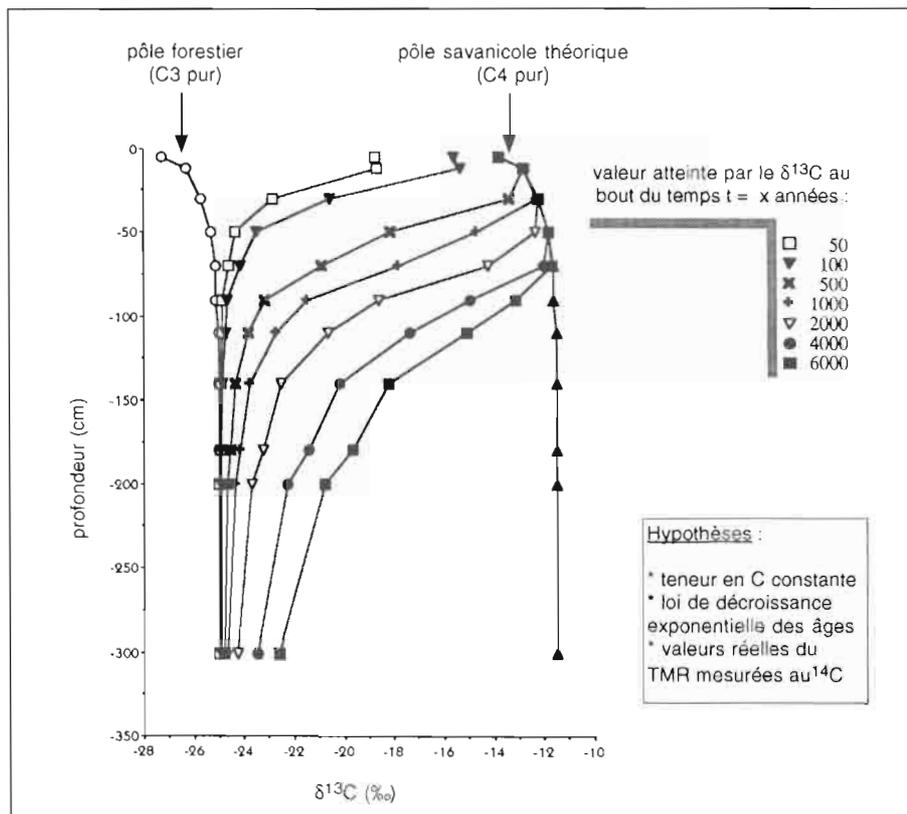
**Figure 2** Profils  $^{13}\text{C}$  de différents sols ferrallitiques forestiers et savaniques du Congo. Les profils forestiers sont très homogènes, et typiques des enregistrements des forêts denses intertropicales. Les sols de savane sont plus hétérogènes, mais montrent tous un enregistrement forestier dans les horizons profonds. En fait, ces courbes indiquent un remplacement progressif d'un vieux stock de matière organique forestière par une matière savanique plus récente (Schwartz, 1991).

de graminées est enregistré vers 2 500-2 000 BP (Vincens *et al.*, ce volume).

Les profils  $^{13}\text{C}$  de sols apportent une information complémentaire. Au Congo, les valeurs des horizons profonds des sols de savane s'alignent sur des valeurs typiquement forestières (Figure 2). Ce fait est interprété comme une conséquence du remplacement d'une ancienne forêt par des savanes plus récentes (Schwartz, 1991 ; Schwartz *et al.*, 1986, 1992). Une simulation montre que l'inflexion des courbes est compatible avec l'hypothèse d'un remplacement de la forêt entre 3 000 et 2 500 BP (Figure 3). Au Cameroun, les profils  $^{13}\text{C}$  étudiés à Nditam et Kandara évoquent également une histoire commune de la végétation ancienne des sols de forêts et de savane (Guillet *et al.*, ce volume). Les enregistrements

des horizons profonds, moins typiques qu'au Congo sont plus délicats à interpréter. En effet, si les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  typiques des forêts et des savanes herbues sont respectivement de 25 et - 12 ‰ dans les horizons profonds du sol, celles relevées ici, soit de - 23 à - 20 ‰, appartiennent au domaine forestier, mais avec une proportion de matières organiques graminéennes comprise entre 15 et 40 %. Différentes explications peuvent être proposées : valeurs plus élevées du  $\delta^{13}\text{C}$  des forêts semi-caducifoliées par rapport aux forêts ombrophiles, signal  $\delta^{13}\text{C}$  enregistrant une succession de battements entre la forêt et la savane, et, explication la plus probable, signal caractérisant une végétation ancienne de type forêt sèche ou claire. Les calibrations  $^{13}\text{C}$  et analyses palynologiques en cours permettront de répondre à cette interrogation.

**Figure 3** Modélisation de l'évolution des courbes  $\delta^{13}C = f(Z)$  au cours du temps lors d'un changement de végétation forêt-savane (Schwartz et Mariotti, en préparation).



L'étude de fossiles végétaux et animaux est cohérente avec les données précédentes. Au Congo, des macrorestes végétaux caractérisant des flores forestières de l'Holocène inférieur et moyen ont été découverts dans des podzols actuellement recouverts de savanes (Dechamps *et al.*, 1988a ; Schwartz *et al.*, 1989). Les restes de faune bien situés en stratigraphie sont rares dans le secteur. Au Cameroun, l'abri de Shum Laka a livré divers restes fauniques datés d'environ 7 000 et 890 BP. Ces restes appartiennent tous à des animaux de forêt, et suggèrent que la dégradation du couvert végétal est très récente dans ce secteur (Van Neer, 1990).

Dans cet ensemble, seules quelques données apportent une note *a priori* discordante. Des fragments de charbons de bois découverts à Brazzaville et datés de 4 500 BP appartiennent à des espèces de savanes arborées (Dechamps *et al.*, 1988b). Une grotte du Niari a livré des restes fauniques, datés de 7 000 BP, riches en animaux de milieux ouverts (dont du rhinocéros noir), mais plus arborés que les savanes actuelles (Van Neer et Lanfranchi, 1986). Leur découverte avait conduit à envisager au Congo la permanence de formations ouvertes pendant tout l'Holocène, mais nous en donnons dans le paragraphe suivant une nouvelle interprétation compatible avec les données précédentes. Au Gabon, White *et al.* (1996) estiment que les savanes incluses de la Lopé existent depuis le Pléistocène. Mais cette conclusion ne se fonde que sur l'analyse  $^{13}C$  d'un seul profil de sol archéologique correspondant à plusieurs niveaux d'occupation humaine. Or dans les milieux artificiellement ouverts prolifèrent des graminées rudérales  $C_4$  qui ont pu constituer un biais. De plus, les datations  $^{14}C$  ont été effectuées sur des charbons de bois, ce qui ne préjuge en rien de l'âge moyen des matières organiques sur les-

quelles ont été effectuées les mesures du  $\delta^{13}C$ . Il nous semble donc prudent de compléter cette information par l'étude de profils pédologiques parfaitement en place et des analyses palynologiques.

Dans cette discussion, il convient enfin de présenter quelques données concernant des isolats faunistiques. Ainsi, la présence, dans les savanes du pays Bateke et de la Cuvette congolaise, d'animaux typiques de milieux ouverts, comme par exemple le lion ou le naja cracheur, ne s'explique pas dans le contexte biogéographique actuel. Ces animaux n'ont pas traversé la forêt dense qui les sépare à l'ouest et au nord des savanes soudano-sahéliennes ; il n'est guère vraisemblable qu'ils aient traversé le fleuve Congo. L'hypothèse la plus plausible est que des couloirs aient réuni à certaines époques toutes ces savanes. Le dernier maximum glaciaire, *ca.* 15 000 BP était jusqu'à présent la période considérée comme la plus propice à la formation de ces zones de circulation. Cette hypothèse revient à admettre que des refuges de savanes ont perduré depuis au moins 15 000 BP jusqu'à nos jours. Cependant, les observations discutées ici suggèrent que les derniers couloirs pourraient dater de la période 3 000-2 000 BP.

Sans exclure totalement le fait que des formations ouvertes aient pu perdurer localement depuis le dernier glaciaire, force est de constater que les arguments en faveur de cette hypothèse sont ténus. L'ensemble des données indiquent plutôt que la forêt a occupé l'essentiel, pour ne pas dire tout l'espace au moins à l'Holocène moyen, et que les savanes, qu'elles aient depuis disparu suite à la reconquête forestière ou non, se sont formées *ca.* 3 000 BP. Il serait toutefois intéressant d'identifier des refuges savaniques holocènes dans la région considérée.

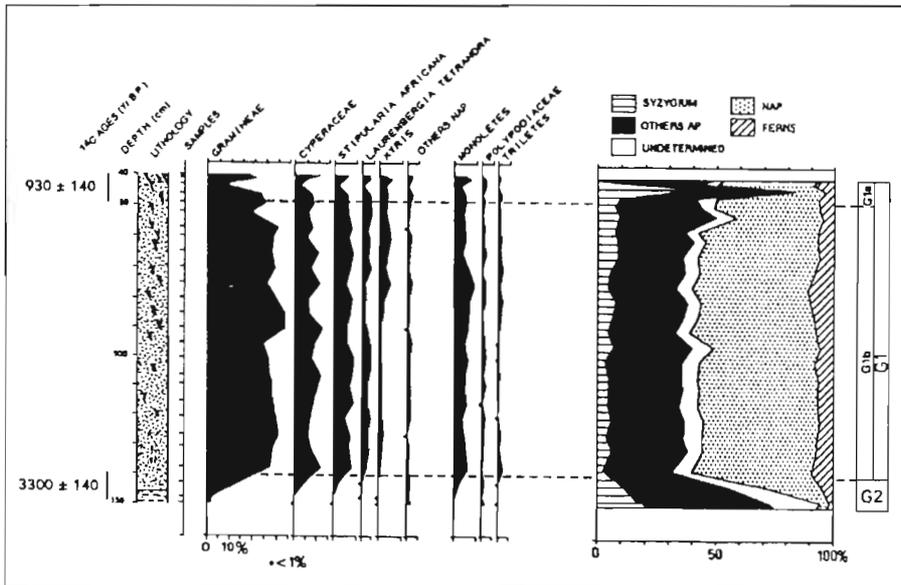


Figure 4 Courbe palynologique du sondage Gama 1 (Elenga, 1992). Noter les changements abrupts ca 3 000 BP et la constance des pollens de graminées depuis cette date.

### Des savanes holocènes précocement herbacées

Malgré une sur-représentation des taxons arborés, liée aux conditions stationnelles des sites de prélèvement, le contraste palynologique entre Holocène inférieur, forestier, et Holocène supérieur, où les graminées sont très représentées, est flagrant dans les sites de savane. L'exemple de la carotte Gama 1 (Elenga, 1992; Elenga *et al.*, 1994) en est une illustration (Figure 4). Sur l'ensemble de ces sites, les graminées ont atteint, voire dépassé, leur pourcentage actuel ca. 2 500 BP. Ceci montre que l'aspect herbacé des savanes s'est établi de façon précoce. Tous les  $\delta^{13}\text{C}$  des paléosols du Mayombe, les plus anciens datés de 1700 BP, sont typiques des savanes herbeuses (Schwartz *et al.*, 1990c; Rat Patron et Schwartz, données inédites), et confortent cette hypothèse. Il en est de même de la découverte de chaumes brûlés sur toute l'épaisseur de paléosols, datés à leur base de  $2\,130 \pm 70$  BP (Gif 6555) sur les plateaux Bateke (Schwartz et Lanfranchi, 1990), et d'environ 1 600 BP (GIF 6551, après correction  $\delta^{13}\text{C}$ ) dans le Mayombe (Schwartz *et al.*, 1990c), ce qui montre que la pratique des brûlis est ancienne dans le secteur.

### Les nuances régionales de l'ouverture de la forêt à l'Holocène supérieur

Les datations  $^{14}\text{C}$  permettent de centrer l'expansion des savanes d'Afrique centrale à ca. 3 000-2 800 BP. La relative constance des datations a conduit, dans un premier temps, à envisager des changements de végétation synchrones et relativement brutaux, consécutifs à un changement climatique abrupt (Schwartz, 1992). L'analyse de flux sédimentaires lacustres permet de reconsidérer ce schéma. En effet, on note simultanément dans les lacs Kitina et Sinnda, pourtant situés dans des milieux très différents, une nette décroissance des flux détritiques depuis plus de 4 000 BP, c'est-à-dire bien avant les changements de végétation (Bertaux *et al.*, 1996, et dans ce volume). Or, dans les milieux forestiers intertropicaux, le ruissellement est faible; l'intensité du transport particulaire, qui résulte surtout de l'érosion des berges, est fonction des

écoulements, donc du bilan hydrique. La diminution des flux détritiques indiquerait ainsi une diminution de la pluviosité en Afrique centrale depuis plus de 4 000 BP.

Cette hypothèse permet de rendre compte de deux faits d'observation : le décalage chronologique d'un site à l'autre, et l'intensité différente des perturbations. En effet, il est logique dans un tel schéma que les milieux les plus sensibles, c'est-à-dire les régions où les conditions climatiques sont limitées pour la forêt, réagissent plus vite et de façon plus intense que les autres. En schématisant, une diminution de la pluviosité de 500 mm/an aura un impact plus important dans la vallée du Niari (1 100 mm/an) qu'une baisse de 1 000 mm/an au lac Ossa (3 000 mm/an). C'est ce qui est effectivement observé, comme le montrent Vincens *et al.* (ce volume). Au sein d'un assèchement progressif depuis 4 000 BP, un seuil est franchi à un moment donné, avec une intensité, une vitesse et une durée plus ou moins grande selon la fragilité de l'écosystème local. La densité des observations dans le sud du Congo permet ainsi de rendre compte des nuances régionales de la réponse du milieu à un forçage climatique. Cette notion de temps et d'intensité de réponse avait déjà été évoquée par Aubréville (1962), mais peu développée jusqu'à présent. Elle permet de comprendre qu'en certains endroits comme les lacs Barombi Mbo, Kitina, et surtout Ossa, les perturbations de la végétation ont été relativement fugaces, centrées vers 2 500-2 000 BP, alors que dans le Niari elles ont été plus précoces et plus intenses. L'assèchement complet du lac Sinnda *post* 3 900 BP (Vincens *et al.*, 1994), mais aussi un spectre phytolithaire riche en graminées du groupe des Chloridées (Alexandre *et al.*, à paraître), qui caractérisent actuellement les savanes sahéliennes sèches, en sont la preuve.

La période ca. 2 500-2 000 BP correspond sans doute au maximum d'aridification de l'Holocène supérieur : au Barombi Mbo, les pourcentages de pollens de graminées culminent à cette époque à 40 % du total (Maley, 1992; Giresse *et al.*, 1994). Il est vraisemblable qu'alors les savanes incluses ont connu leur maximum d'extension dans tout le bloc forestier africain. La rareté

de sites favorables à la conservation des pollens, et le fait que la méthode du  $^{13}\text{C}$  n'autorise pas pour l'heure l'identification dans les sols des ouvertures courtes de la végétation dans ces tranches d'âge, ne permettent pas de l'affirmer avec certitude. Différents indices plaident toutefois en ce sens : l'existence de certains faciès forestiers, la présence sous forêt de paléosols, archéologiques ou naturels, impliquant des transferts de matériaux impossibles sous le couvert végétal actuel (Caratini et Giresse, 1979 ; Schwartz *et al.*, 1990a), la présence dans tout le nord du bloc forestier, depuis l'ouest du Cameroun jusqu'à la RCA et au Zaïre, de termitières fossiles de grande taille (jusqu'à 10-15 m de diamètre dans certains cas, pour une hauteur de 2 à 4 m malgré leur effondrement), édifiées par des espèces de forêts claires ou de savanes arborées (Guillot, 1981/82 ; Boulvert, 1983 ; Kadomura, 1984 ; Lanfranchi et Schwartz, 1990). Cette ouverture partielle de la forêt semble avoir favorisé sinon la migration de populations humaines néolithiques, tout au moins la diffusion rapide de techniques comme la métallurgie, qui s'est répandue *ca.* 2 400-2 200 BP dans toute l'Afrique centrale actuellement forestière (Schwartz, 1992).

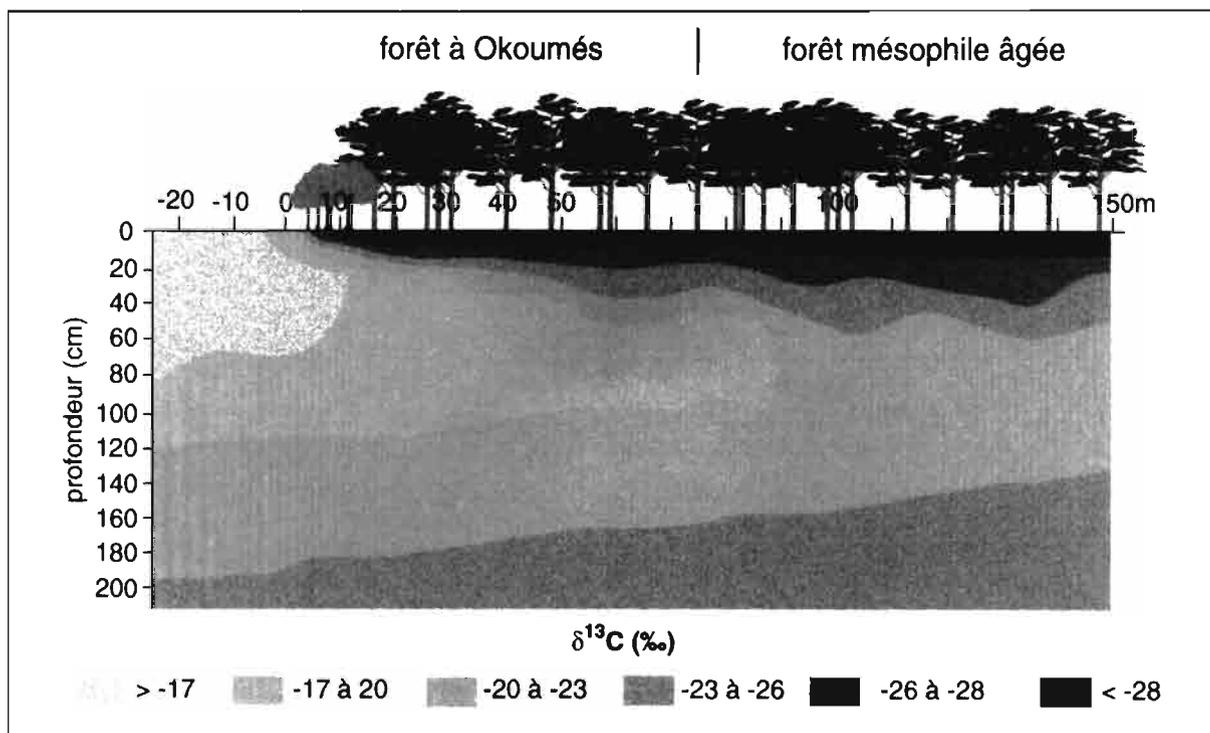
La présence d'une faune de milieu ouvert dans le Niari vers 7 000 BP (Van Neer et Lanfranchi, 1986) et celle d'arbres de milieux ouverts à Brazzaville vers 4 500 BP (Dechamps *et al.*, 1988b) pourraient également s'expliquer par le temps de réponse différentiel aux forçages climatiques. Ceci signifierait alors que la reconquête forestière holocène a été plus lente et plus tardive dans le Niari, et que sur les sables Bateke, l'ouverture de la forêt a pu se faire précocement à l'Holocène supérieur, lorsque les conditions locales s'y prêtaient, en sommet de collines, par exemple.

### Évolution récente et prévisible des limites forêt-savane

À l'échelle des derniers siècles, les données palynologiques témoignent, à des degrés divers, d'une reprise forestière (Vincens *et al.*, ce volume). Il en est de même d'autres observations. Ainsi, les forêts clairsemées à Marantacées, fréquentes au contact des savanes incluses, indiquent une lente progression de la forêt. Ce faciès, lié au blocage de la régénération ligneuse par les Marantacées, caractériserait des zones occupées par des savanes il y a plusieurs siècles (Foresta, 1990 ; White *et al.*, 1996). Les forêts à Okoumés du Gabon et du sud du Congo sont une preuve de reconquête sur les savanes à l'échelle séculaire, comme cela a été montré dans le Chaillu, par la méthode du  $^{13}\text{C}$  (Schwartz, 1991) et dans le Mayombe, par des relevés botaniques (Foresta, 1990). Il pourrait en être de même au Cameroun des forêts à *Lophira alata* (Reynaud et Maley, 1994), cette espèce ayant le même comportement écologique que l'Okoumé (Maley, 1990). La présence de telles formations dans des régions purement forestières y est donc un indice de la présence plus ou moins ancienne de savanes, aujourd'hui disparues. L'établissement de courbes d'isovaleur du  $\delta^{13}\text{C}$  des MOS dans des transects forêt-savane à des échelles hectométriques a permis de préciser les modalités de la transgression forestière. Au

Congo, les vitesses de progression actuelle des lisières ont été évaluées, en croisant ces courbes avec des mesures du temps moyen de résidence des MOS par le  $^{14}\text{C}$ , en complétant ces méthodes par des relevés botaniques, des mesures dendrochronologiques et des comparaisons photographiques (Schwartz *et al.*, 1996a et b ; Belingard *et al.*, 1996). Les extrêmes sont constitués d'une part par de rares lisières stables depuis plus d'un siècle, et d'un autre côté par la progression des forêts à Okoumés à des vitesses dépassant la centaines de mètre par siècle. Entre ces extrêmes, des progressions de quelques dizaines de mètres par siècle sont courantes. Lentes dans l'absolu, ces vitesses sont remarquables quand on considère que les savanes brûlent annuellement (Schwartz *et al.*, 1996a et b). Au Cameroun, des envahissements plus rapides ont été observés sur les trente dernières années par la comparaison de prises de vue aériennes. Ce processus semble combiner progression des lisières et envahissement généralisé des savanes à partir de noyaux d'ancrage à l'origine diverse, anthropique, mais également fourrés protégés du feu, en sommet de termitière par exemple (Guillet *et al.*, ce volume, Youta Happi, à paraître). Enfin, l'étude d'un transect effectué sur le littoral congolais suggère que la progression des lisières ne s'effectue pas en continu, mais avec des phases d'accélération et de ralentissement au gré de pulsations climatiques, mal identifiées et courtes (pluridécennales) (Figure 5).

Dans le Mayombe, exemple le mieux documenté actuellement, l'extrapolation des vitesses actuelles permet d'estimer que, toutes choses égales par ailleurs, la plupart des savanes incluses auront disparu dans un laps de temps de trois à cinq siècles. Celles de taille inférieure à 10 ha, soit 50 % du nombre total, mais seulement 3,9 % de leur superficie (Rat Patron et Schwartz, à paraître), auront disparu d'ici un à deux siècles (Schwartz *et al.*, 1996a). De telles vitesses sont-elles compatibles avec la rapidité (quelques siècles à quelques millénaires) de la reconquête forestière aux échelles spatiales régionales lors des améliorations climatiques ? Une simple extrapolation (100 m/siècle, donc 10 km en 10 000 ans...) conclurait que non. Mais il est évident qu'on ne peut se cantonner à une lecture trop rigide de la théorie des refuges. On ne peut opposer caricaturalement des massifs forestiers, distants les uns des autres de plusieurs centaines de kilomètres, à des zones intermédiaires purement savaniques. Il est certain qu'entre ces grands massifs ont subsisté des galeries forestières plus ou moins étendues et des boqueteaux liés à des conditions édaphiques locales, soit autant de microrefuges qui ont constitué le point de départ de la reconquête forestière, et qui, par coalescence, ont permis la reconstitution rapide du manteau forestier. La répétition de ce phénomène selon un maillage serré permet d'expliquer une reconquête rapide de l'espace, même si, isolément, la vitesse de progression des lisières est lente. On soulignera également que les vitesses de reconquête forestière enregistrées actuellement peuvent difficilement être comparées à celles qui ont prévalu aux époques post-glaciaires, périodes où la reconstitution forestière n'était pas entravée par la pratique des brûlis.



**Figure 5** Courbes d'isovaleurs du  $^{13}\text{C}$  dans un transect savane-forêt à okoumés sur le littoral congolais. La subsistance de MOS à  $\delta^{13}\text{C}$  graminéen sous la forêt est la preuve de la progression de la lisière. Celle-ci a été estimée par la dendrochronologie (Belingard *et al.*, 1996 ; Schwartz *et al.*, 1996b) à environ 90 m/siècle. Cependant, à environ 75 m de la lisière, les plus vieux okoumés, âgés de 69 ans, sont en contact direct avec des arbres de forêts denses âgés d'au moins 150 ans ; ceci signifie que l'avancée de la lisière est discontinue.

## Conclusions

Les données présentées ici permettent de reconstituer l'histoire des savanes péri- et intraforestières d'Afrique centrale, avec une précision plus ou moins satisfaisante selon la densité d'observations.

### À l'échelle millénaire, les faits essentiels

Malgré l'aspect encore partiel des données recueillies, il semble bien que les végétations ouvertes de la fin du Pléistocène, période pourtant connue pour avoir été sèche, en particulier entre 18 000 et 15 000 BP, ont été plus arborées que les savanes actuelles. Lors de la réhumidification de l'Holocène inférieur, ces formations ont cédé la place à des forêts, qui ont reconquis l'espace, même dans les régions actuellement savaniques : forêts denses avec localement de la forêt mésophile au Congo, forêts mésophiles et/ou forêts claires dans la mosaïque forestière du Cameroun. Localement, comme dans la vallée du Niari, la reconquête a sans doute été lente. Des formations ouvertes ont certainement pu perdurer longtemps, mais les zones restées ouvertes tout au long de l'Holocène ont constitué une exception, si elles ont jamais existé.

À l'Holocène moyen, un assèchement s'est produit depuis au moins 4 000 BP. Le manteau forestier quasi-continu s'est partiellement fragmenté, avec une intensité et un temps de réponse variables selon la fragilité du milieu. Il est vraisemblable que localement le recul forestier a commencé précocement. Mais l'ensemble des données indique plutôt une fragmentation *ca.* 3 000-2 500 BP, et un maximum d'extension des savanes *ca.* 2 500-2 000 BP. À cette époque, les formations ouvertes

étaient plus étendues qu'actuellement. L'aspect relativement herbacé des savanes actuelles, établi depuis au moins 2 000 BP, est une conséquence des brûlis ; cette technique pratiquée par les chasseurs, les éleveurs et les agriculteurs itinérants, a pour effet d'éliminer les essences non pyrotolérantes, dont la plupart des ligneux. L'ouverture partielle de la forêt à l'Holocène supérieur a sans doute joué un rôle dans la diffusion de nouvelles formes de civilisations, néolithiques, puis de l'Âge du Fer.

### À l'échelle séculaire

On notera que la forêt reconquiert l'espace sur les savanes depuis au moins cinq à six siècles, peut-être un millénaire. Différents faciès forestiers semblent témoigner de cette reconquête : forêts à Marantacées, forêts à Okoumés du Congo et du Gabon, forêts à *Lophira* du Cameroun. Cette reconquête s'effectue essentiellement à partir des lisières au Congo, tandis qu'au Cameroun, où les savanes sont plus densément ligneuses, s'y ajoutent des envahissements à partir de bosquets divers, qui expliquent des vitesses de reconquêtes plus rapides. Celle-ci ne se fait pas en continu, mais avec des phases d'accélération et des phases d'arrêt sans doute liées à des pulsations climatiques.

Les savanes guinéo-congolaises sont donc des formations originales dont la présence dans un contexte climacique forestier s'explique par la conjonction de trois facteurs. Le premier de ces facteurs est climatique : l'assèchement de l'Holocène moyen a été le moteur premier de la dégradation de la végétation, *ca.* 3 000 BP. Le second est écologique : les savanes sont essentiellement apparues, et se sont maintenues dans les zones les moins favorables à la forêt, c'est-à-dire celles où les déficits



rer cette reconquête ; elle implique d'autre part une vitesse de reconquête, mesurable. Les noyaux de reconquête forestière sont les lambeaux de la forêt épargnés par le stress ayant déclenché le recul de la forêt. Il s'agit des refuges, au sens large. Ces refuges peuvent être constitués de grands massifs forestiers situés dans des régions aux conditions climatiques ou édaphiques relativement privilégiées, leur ayant permis de mieux résister (Hamilton, 1976 ; Prance, 1982 ; Malcy, 1987 ; Van der Hammen, 1991 ; Haffer, 1993), mais aussi, et peut-être surtout, de microrefuges constitués par les forêts-galeries, situées le long des cours d'eau permanents. S'y ajoutent ponctuellement des bosquets qui constituent autant de points d'ancrage de la forêt dans la savane. L'origine de ces bosquets est sans doute variée : végétation relictive, édaphique, ou anthropique. Quant à la vitesse de reconquête, elle dépend directement de la durée du stress qui s'est exercé sur la végétation initiale et des forçages externes. Elle permet d'évaluer le temps de réponse à l'amélioration des conditions écologiques.

La dynamique forestière positive, enfin, se traduit par une recolonisation de l'espace à partir des noyaux initiaux. Cette recolonisation sera d'autant plus importante (en surface) qu'elle s'exerce depuis longtemps, et que la vitesse de la progression forestière est rapide. Elle s'exerce à partir des lisières, en raison des brûlis répétés auxquels sont soumises les savanes. Dans le cas de noyaux relativement importants, comme les forêts galeries, l'avancée des lisières est plutôt linéaire. Dans le cas des bosquets, elle est au départ centrifuge, puis lorsque ceux-ci ont acquis une taille plus grande, elle devient également linéaire. Les forêts de reconquête (forêts pionnières) issues des forêts galeries et des bosquets peuvent fusionner par coalescence, isolant ainsi des savanes incluses destinées à disparaître si cette dynamique positive s'exerce dans la durée.

Ces données illustrent la complexité de l'origine des savanes en Afrique centrale et de leur dynamique évolutive. Elle permet de comprendre les hésitations, voire les volte-faces de botanistes aussi éminents qu'Aubréville (1948, 1949, 1962) confrontés à des faits *a priori* antagonistes : la présence de savane en contexte évident de dynamisme forestier. La lecture de ses écrits permet de comprendre cette opposition si longtemps tranchée entre partisans d'une origine paléoclimatique des savanes, et tenants d'une origine anthropique, dans un contexte paléoenvironnemental et archéologique peu connu. Cette discussion paraît maintenant dépassée. Il est vain d'opposer les hypothèses paléoclimatiques et anthropiques pour expliquer la présence de savanes dans le contexte précis de l'Afrique centrale. Celles-ci sont réellement la conséquence d'une conjonction de facteurs, même si le forçage paléoclimatique en a nécessairement été le facteur initiateur.

## Références

- Alexandre, A. ; Colin, F. ; Vincens, A. ; Meunier, J. D. 1994. Les phytolithes, marqueurs paléogéographiques. *Journée PEGI, Soc. Géol. France, 12-13 déc. 1994*, 24-25.
- Alexandre, A. ; Meunier, J. D. ; Lézine, A. M. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. à paraître. Phytoliths : indicators of Grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. Soumis à Pal-3.
- Aubréville, A. 1948. Étude sur les forêts de l'Afrique-Équatoriale française et du Cameroun. Min. France Outremer, dir. Agric., Elev., Forêts, *Bull. Sci.*, 2, 131 p.
- Aubréville, A. 1949. *Climats, forêts et désertification de l'Afrique tropicale*. Soc. Édit. Géogr., Marit. & Colon., Paris, 351 p.
- Aubréville, A. 1962. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, II, 1, 16-84.
- . 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, 7, 13-22.
- Belingard, C. ; Tessier L. ; Namur, C. de ; Schwartz D. 1996. Dendrochronological approach to the radial growth of Okoume (Congo). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 319 III, 523-527.
- Bertaux J. ; Schwartz D. ; Vincens A. ; Sifeddine A. ; Elenga H. ; Mariotti A. ; Fournier M. ; Mansour M. ; Mariotti, A. ; Fournier, M. ; Martin L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. Enregistrement de la phase sèche d'Afrique Centrale vers 3 000 BP par la spectrométrie IR dans lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Bertaux J. ; Sifeddine A. ; Schwartz D. ; Elenga H. ; Vincens A. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale ca. 3000 BP dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996.
- Boulvert, Y. 1983. *Carte pédologique de la République centrafricaine au 1/1 000 000*. Notice explicative n° 100, ORSTOM, Paris, 125 p.
- Caratini C. ; Giresse, P. 1979. Contribution palynologique à la connaissance des environnements continentaux et marins du Congo à la fin du Quaternaire. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 288 D, 379-382.
- Cusset, G. 1989. La flore et la végétation du Mayombe congolais. État des connaissances. Dans : J. Sénéchal, M. Kabala et F. Fournier (dir. publ.), *Revue des connaissances sur le Mayombe*. PNUD/UNESCO/MAB, Paris, 103-136.
- Dechamps, R. ; Guillet, B. ; Schwartz, D. 1988a. Découverte d'une flore forestière mi-Holocène (5 800-3 100 BP) conservée *in situ* sur le littoral ponténégrin (R. P. du Congo). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 306 II, 615-618.
- Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. ; Le Cocq, A. ; Schwartz, D. 1988b. Reconstitution d'environnements quaternaires par l'étude de macrorestes végétaux (pays Bateke, R. P. du Congo). *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, 66, 33-44.

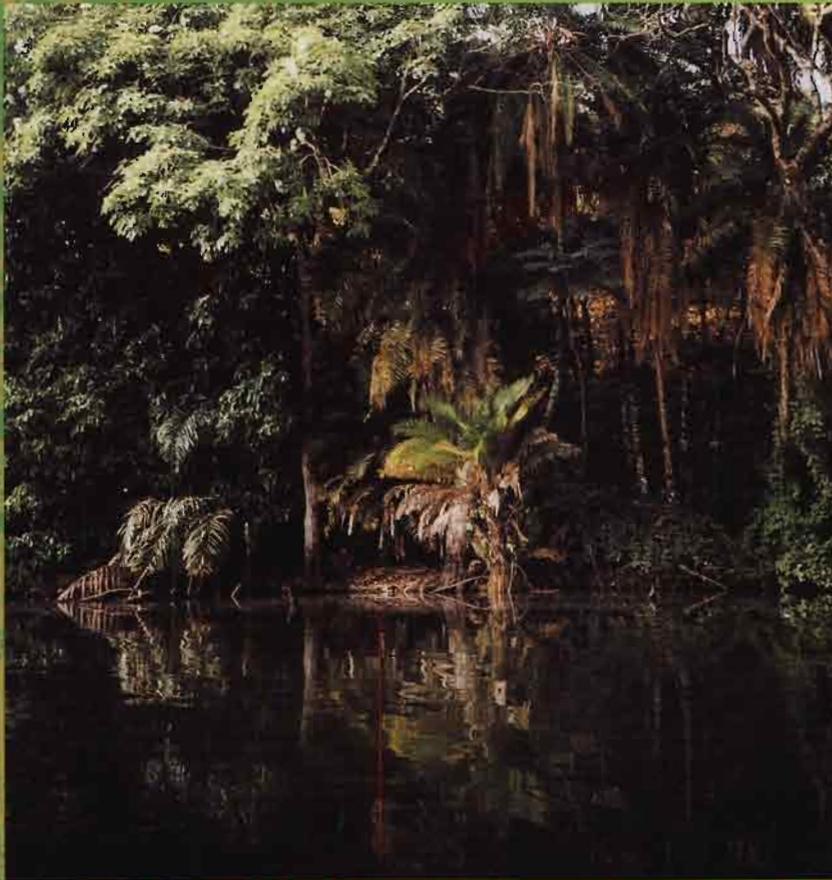
- Delibrias, G. ; Giresse, P. ; Lanfranchi, R. ; Le Cocq, A. 1983. Datations de dépôts holorganiques quaternaires sur la bordure occidentale de la Cuvette congolaise (R. P. du Congo) ; corrélations avec les sédiments marins voisins *C.R. Acad. Sci., Paris*, **296** II, 463-466.
- Descoings, B. 1960. *Les steppes loussekes de la zone de Gakouba (plateau Bateke, R. du Congo-Brazzaville)*. ORSTOM, Brazzaville, 35 p.
- Dowsett-Lemaire, F. 1991. The vegetation of the Kouilou basin in Congo. Dans : R. J. Dowsett et F. Dowsett-Lemaire (dir. publ.), *Flore et faune du bassin du Kouilou (Congo) et leur exploitation*. Tauraco Research Report n° 4, Tauraco Press/Conoco, Belgique, 17-51.
- Duvigneaud, P. 1949. Les savanes du Bas-Congo. Essai de phytosociologie topographique. *Lejeunia*, **10**, 192 p.
- Elenga, H. 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24 000 BP. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du pays Bateke et du littoral. Thèse. Université Aix-Marseille III, 238 p.
- Elenga, H. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1991. Présence d'éléments forestiers montagnards sur les plateaux Bateke (Congo) au Pléistocène supérieur. Nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, **22**, 239-252.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bull. Soc. Géol. France*, **163**, 1, 83-90.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1994. Pollen evidence of late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **109**, 345-356.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; Namur, C. de ; Martin, L. ; Wirrmann, D. ; Servant, M. 1996. Diagramme pollinique holocène du lac Kitina (Congo) : mise en évidence de changements paléobotaniques et paléoclimatiques dans le massif forestier du Mayombe. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **323** IIa, 403-410.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux, J. ; Fabing, A. ; Martin, L. ; Wirrmann, D. (en préparation). Étude palynologique du marais de la Songolo : changements de végétation d'origines climatique et anthropique sur le littoral congolais.
- Fabing, A. 1995. Contribution à la connaissance des paléoenvironnements holocènes du Sud Congo : étude par spectrométrie infrarouge de la carotte S 2 (marais de la Songolo, Pointe-Noire). Mémoire de maîtrise en géographie, Univ. L. Pasteur, Strasbourg, 92 p.
- . 1996. Comparaison des enregistrements palynologiques et <sup>13</sup>C dans les lacs et tourbières d'Afrique centrale. Mémoire DEA, 127 p.
- Foresta, H. de. 1990. Origine et évolution des savanes intra-mayombiennes (R. P. du Congo). II. Apport de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 326-335.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brenac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the Lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.*, **107**, 65-78
- Guillet, B. 1981-1982. Rendements de la cacaoculture et formations végétales. Essai d'écologie pratique des forêts de la Sangha (Congo) et du sud-est du Cameroun. *Cah. ORSTOM, sér. Sci. Hum.*, XVIII, **1**, 63-106.
- Guillet, B. ; Maman, O. ; Achoundong, G. ; Mariotti, A. ; Girardin, C. ; Schwartz, D. ; Youta Happi, J. Évidences isotopiques et géochimiques de l'avancée de la forêt sur la savane au Cameroun. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Haffer, J. 1993. Time's cycle and time's arrow in the history of Amazonia. *Biogeographica*, **69**, 1, 15-45.
- Hamilton, A. 1976. The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of Upper Pleistocene palaeoenvironments : a review. *Palaeol. Africa*, **9**, 63-97.
- Hartmann, C. ; Tessier, D. ; Pedro, G. 1994. Rôle des conditions pédoclimatiques sur la présence d'une savane en milieu forestier tropical africain. Cas de la savane de Dabou (Côte d'Ivoire). *C.R. Acad. Sci. Paris*, **319** II, 12, 1525-1533.
- Kadomura, H. ; 1984. Problems of past and recent environmental changes in the humid areas of Cameroon. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Natural and man-induced environmental changes in tropical Africa*. Hokkaido Univ., Sapporo, 7-20.
- Kadomura, H. ; Kiyonaga, J. 1994. Origin of Grassfields landscape in the West Cameroon highlands. Dans : H. Kadomura (dir. publ.), *Savannization processes in tropical Africa II*. Dept. Geogr., Tokyo Metropol. Univ., 47-85.
- Koechlin, J. 1961. *La végétation des savanes dans le sud de la république du Congo*. Mémoire ORSTOM, Paris, **1**, 310 p.
- . 1962. *Flore du Gabon. T. 5. Graminées*. Mus. Nat. Hist. Nat., Paris, 292 p.
- Lanfranchi, R. ; Schwartz, D. 1990. Évolution des paysages de la Sangha (R. P. du Congo) au Pléistocène supérieur. Bilan des observations archéologiques, géomorphologiques, pédologiques et paléobiologiques. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 248-259.
- Letouzey, R. 1968. *Étude phytogéographique du Cameroun*. Lechevalier, Paris, 508 p.
- . 1985. *Notice de la carte phytogéographique du Cameroun à 1/500 000*. Inst. Carte Intern. Végét./IRA, Toulouse/Yaoundé, 5 fasc.

- Makany, L. 1964. La côte atlantique du Congo : cadres géographiques et géologiques, leur influence sur la répartition de la végétation et sur les possibilités agricoles du territoire. Extrait du Symp. Scient. Pékin, 891-907.
- . 1976. Végétation des plateaux Bateke (Congo). *Trav. Univ. Brazzaville*, 1, 301 p.
- 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.
- . 1990. L'histoire récente de la forêt dense humide africaine : essai sur le dynamisme de quelques formations forestières. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, Didactiques, 367-382.
- . 1992. Commentaires sur la note de D. Schwartz. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2 500 et 2 000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 3, 363-365
- Maley, J. ; Giresse, P. ; Brenac, P. ; Thouveny, N. ; Kelts, K. ; Livingstone, D. ; Kling, G. ; Stager, C. ; Haag, M. ; Fournier, M. ; Bandet, Y. ; Williamson, D. ; Zogning, G. 1990. Paléoenvironnements de l'Ouest-Cameroun au Quaternaire récent : résultats préliminaires. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Palis, collect. Didactiques, 228-247.
- Mansour, M. 1993. Apport de la spectrométrie infrarouge quantitative à la reconstitution des paléoenvironnements dans la vallée du Niari (sud-ouest du Congo). DEA MNHN/Univ. Aix-Marseille II/ORSTOM, 49 p.
- Mariotti, A. 1991. Le carbone 13 en abondance naturelle, traceur de la dynamique de la matière organique des sols et de l'évolution des paléoenvironnements continentaux. *Cah. ORSTOM*, sér. Pédol., XXVI, 4, 299-313.
- Mpounza, M. ; Samba-Kimbata, M. J. 1990. Aperçu sur le climat de l'Afrique centrale occidentale. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, collect. Didactiques, 31-41.
- Peyrot, B. 1989. Paléoécologie du Gabon à 15 000 BP : situation théorique et implications sur la paléoécologie de la fin du Pléistocène. *Nsi*, 6, 115-125.
- Prance, G. T. 1982. *Biological diversification in the tropics*. Columbia Univ. Press New York.
- Preuss, J. 1990. L'évolution des paysages du bassin intérieur du Zaïre pendant les quarante derniers millénaires. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Palis, collect. Didactiques, 260-270.
- Ratpatron, P. ; Schwartz, D. À paraître. Histoire et dynamique des savanes incluses du Mayombe. I.- Description et localisation. Dans : F. Reversat et D. Schwartz (dir. publ.). Éditions UNESCO, Paris.
- 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., Sciences de la Vie*, 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. Univ. Montpellier II, 230 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, 9, 749-755.
- Richards, K. 1986. Preliminary results of pollen analysis of a 6000 year core from Mboandong, a crater lake in Cameroon. Dans : R. G. E. Baker, K. Richards et C. A. Rimes (dir. publ.), *The Hull Univ. Cameroun expedition 1981-1982 : Final report*. Hull Univ. Geogr. Dept., Misc. Series, 30, 1428.
- Riou, G. 1995. *Savanes. L'herbe, l'arbre et l'homme en terres tropicales*. Masson/Armand Colin, Paris, 270 p.
- Schnell, R. 1976. *Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux*, Vol. 3. Bordas, Paris, 459 p.
- Schwartz, D. 1988. Histoire d'un paysage : le lousseke. Paléoenvironnements quaternaires et podzolisation sur sables Bateke (quarante derniers millénaires, région de Brazzaville, R. P. du Congo). Études et Thèses. ORSTOM, Paris, 285 p.
- . 1991. Intérêt de la mesure du delta <sup>13</sup>C des sols en milieu naturel équatorial pour la connaissance des aspects pédologiques et écologiques des relations savane-forêt. Exemples du Congo. *Cah. ORSTOM*, sér. Pédol., 26, 4, 327-341.
- . 1992. Assèchement climatique vers 3 000 BP et expansion bantou en Afrique centrale atlantique. Quelques réflexions. *Bull. Soc. Géol. France*, 163, 3, 153-161.
- Schwartz, D. ; Delibrias, G. ; Guillet, B. ; Lanfranchi, R. 1985. Datations par le <sup>14</sup>C d'aliots humiques ; âge njilien (40 000-30 000 BP) de la podzolisation sur sables Bateke (R. P. du Congo). *C. R. Acad. Sci. Paris*, 300 II, 891-894.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Lanfranchi, R. ; Guillet, B. 1986. <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C ratios of soil organic matter as indicators of ecosystem changes in the Congo. *Geoderma*, 39, 2, 97-103.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Guillet, B. 1989. Une flore holocène (8 000 BP) découverte à Ngidi (Congo). *Nsi*, 5, 9-14.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. 1990. Les remaniements de sols sur sables bateke dans la région de Brazzaville (Congo). Une mise au point. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 167-182.

- Schwartz, D. ; Foresta, H de, Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. 1990a. Découverte d'un premier site de l'Age du fer ancien (2110 ans BP) dans le Mayombe congolais. Implications paléobotaniques et pédologiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **310** II, 1293-1298.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990b. Étude de deux flores forestières mi-Holocène (6000-3000 ans BP) et subactuelle (500 ans BP) conservées *in situ* sur le littoral ponténégrin (Congo). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 283-297.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. 1990c. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R. P. du Congo). I. Apports de la pédologie et de la biogéochimie isotopique ( $^{14}\text{C}$  et  $^{13}\text{C}$ ). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, 314-325.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Trouvé, C. ; Van Den Borg, K. ; Guillet, B. 1992. Étude des profils isotopiques  $^{13}\text{C}$  et  $^{14}\text{C}$  d'un sol ferrallitique sableux du littoral congolais. Implications sur la dynamique de la matière organique et l'histoire de la végétation. *C.R. Acad. Sci. Paris*, **315**, II, 1411-1417.
- Schwartz, D. ; Foresta, H. ; Mariotti, A. ; Balesdent, J. ; Massimba, J. P. ; Girardin, C. 1996a. Present dynamics of the savanna-forest boundary in the Congolese Mayombe. A pedological, botanical and isotopic ( $^{13}\text{C}$ ) study. *Oecologia*, **106**, 514-522.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. ; Namur, C. de ; Foresta, H. de. 1996b. Une évaluation de la vitesse de progression des lisières forestières sur les savanes : trois études de cas au Congo. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 183-185.
- Schwartz, D. ; Mariotti, A. à paraître.  $^{13}\text{C}$  and  $^{14}\text{C}$  profiles of some ferralsols and podzols in the Congo.
- Trochain, J. L. 1957. Accord interafricain sur la définition des types de végétation de l'Afrique tropicale. *Bull. I.E.C., Brazzaville*, **13/14**, 55-93.
- Tsafefac, M. ; Lahucq, J.-P. ; Guillot, B. ; Lengue Fobissie, B. 1996. Originalité climatique de la zone de contact forêt-savane au Cameroun déterminée par les données conventionnelles et satellitaires. *Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*, Bondy, mars 1996, 193.
- Van der Hammen, T. 1991. Palaeocological background of neotropics. *Climatic change*, **19**, 37-41.
- Vanderyst, H. 1923. Études agrostologiques et forestières. *Bull. Agr. Congo belge*, **XIV**, **1**, 98-118.
- Van Neer, W. 1990. Les faunes de vertébrés quaternaires en Afrique centrale. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*, ORSTOM, Paris, collect. Didactiques, 195-220.
- Van Neer, W. ; Lanfranchi, R. 1986. Une association de faune et d'industrie du Tshitolién (Age récent de la Pierre, 7 000 BP) dans l'abri de Ntadi Yomba (région du Niari) en R. P. du Congo. Éléments nouveaux pour un essai de reconstitution du paysage congolais à cette époque. *C. R. Acad. Sci. Paris*, **302**, sér. II, 831-834.
- Vennetier, P. 1968. *Pointe-Noire et la façade maritime du Congo*. Mém. n° 26, ORSTOM, Paris, 458 p.
- Vincens, A. ; Buchet, G. ; Elenga, H. ; Fournier, M. ; Martin, L. ; Namur C. de ; 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**, sér. II, **11**, 1521-1526.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Reynaud-Farrera, I. ; Schwartz, D. ; Alexandre, A. ; Bertaux, J. ; Mariotti, A. ; Martin, L. ; Meunier, J. D. ; Nguetsop, F. ; Servant, M. ; Servant-Vildary, S. ; Wirrmann D. *Réponse des forêts aux changements du climat en Afrique Atlantique Équatoriale durant les derniers 4 000 ans et héritage sur les paysages végétaux actuels* Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- White, F. 1983. *The vegetation of Africa*. UNESCO/AETF/UNSO Maps and Memoirs, 356 p.
- White, L. ; Oslisly, R. ; Abernethy, K. ; Maley, J. *L'Okoumé (Aucoumea klaineana) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale atlantique au cours de l'Holocène*. Dans : M. Servant et S. Servant-Vildary (dir. publ.), *Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux*. (Ce volume).
- Youta Happi, J. 1998. *Arbres contre graminées : la lente invasion de la savane par la forêt au Centre-Cameroun*. Thèse, Université Paris IV-La Sorbonne, Paris, 237 p.

# 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