

Réponse des forêts aux changements du climat en Afrique Atlantique Équatoriale durant les derniers 4 000 ans et héritage sur les paysages végétaux actuels

ANNIE VINCENS, HILAIRE ELENGA, ISABELLE REYNAUD-FARRERA, DOMINIQUE SCHWARTZ, ANNE ALEXANDRE, JACQUES BERTAUX, ANDRÉ MARIOTTI, LOUIS MARTIN, JEAN-DOMINIQUE MEUNIER, FRANÇOIS NGUETSOP, MICHEL SERVANT, SIMONE SERVANT-VILDARY, DENIS WIRRMANN

Introduction

Jusqu'à ces dernières années, rares ont été les travaux qui ont été consacrés à l'histoire passée des écosystèmes forestiers de basse altitude. De ce fait, ces forêts ont pendant longtemps été considérées comme les écosystèmes les plus stables de la Terre et leur grande diversité floristique interprétée comme étant le résultat d'une persistance ou de changements extrêmement lents qui auraient pu avoir lieu au cours des temps géologiques. Grâce aux études paléoécologiques entreprises à partir des années 1970, il apparaît maintenant clair que les forêts équatoriales ont subi d'importantes modifications tant sur le plan floristique, que structural et paléogéographique, en réponse à des changements climatiques globaux.

Au cours du Quaternaire, les forêts denses africaines, tout comme la forêt amazonienne (Servant *et al.*, 1993 ; Van der Hammen et Absy, 1994 ; Turcq *et al.*, 1996) ont été largement affectées par des fluctuations climatiques de longue durée et de large amplitude. Ainsi, la période sèche et froide du Dernier Maximum Glaciaire a entraîné leur fragmentation, l'isolement de communautés végétales en refuges et la présence de biotopes montagnards à basse altitude (Maley, 1987, 1989, 1991, 1996 ; Elenga *et al.*, 1991 ; Elenga, 1992 ; Maley et Elenga, 1993). Mais ces forêts ont aussi souffert d'événements plus brefs, comme ceux qui ont eu lieu au cours des 4 000 dernières années.

Cet article résume les plus récents résultats paléo-écologiques qui ont été obtenus pour l'Holocène récent en Afrique Atlantique Équatoriale dans le cadre du Programme l'COFIT. La synthèse proposée concernant

l'évolution des végétations passées repose essentiellement sur les résultats de la palynologie, méthode actuellement la plus largement utilisée pour de telles reconstructions, auxquels sont associées des données de macrorestes végétaux. Les interprétations sont localement complétées par des données de sédimentologie, limnologie, phytolithes et $\delta^{13}C$.

Localisation des sites étudiés

Les données palynologiques les mieux datées proviennent de trois régions de l'Afrique Atlantique Équatoriale (Figure 1, Tableau 1). Ce sont, du sud au nord :

- ▷ Le Congo avec : a) les sites de Coraf et Songolo situés sur le littoral, aujourd'hui occupé par des formations graminéennes basses, avec localement des groupements marécageux arborés denses ou herbacés (Makany, 1963 ; Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1992 et en préparation) ; b) le lac Kitina, sur l'es-

Sites	latitude	longitude	altitude	précipitations moyennes annuelles
1. Songolo	4°45'S	11°51'E	5 m	1 260 mm
2. Coraf	4°S	11°E	0 m	1 260 mm
3. Kitina	4°15'S	11°59'E	150 m	1 500 mm
4. Sinnda	3°50'S	12°48'E	128 m	1 100 mm
5. Ngamakala	4°04'S	15°23'E	400 m	1 300 mm
6. Bilanko	3°31'S	15°21'E	600 m	1 500 mm
7. Ossa	3°48'N	9°61'E	8 m	2 950 mm
8. Barombi Mbo	4°40'N	9°24'E	300 m	2 400 mm
9. Bosumtwi	6°30'N	1°25'W	100 m	1 350 mm

Tableau 1. Les sites palynologiques de l'Afrique Atlantique Équatoriale [Programme ECOFIT]. Localisation géographique et montants des précipitations moyennes annuelles.

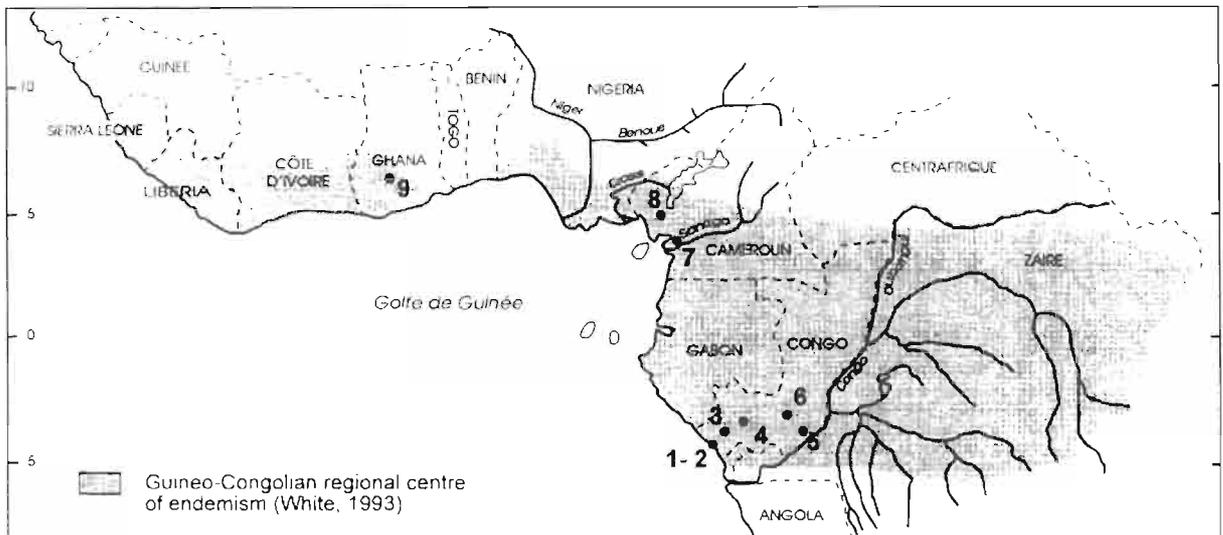


Figure 1 Carte de localisation des sites palynologiques en Afrique Atlantique Équatoriale, Programme ECOFIT : 1. Songolo, 2. Coraf, 3. Kitina, 4. Sinnda, 5. Ngamakala ; 6. Bilanko, 7. Ossa, 8. Barombi M'Bo, 9. Bosumtwi.

carpement ouest du massif du Mayombe, en forêt semi-décidue (Cusset, 1987 ; Elenga *et al.*, 1996) ; c) le lac Sinnda, dans la vallée du Niari aujourd'hui recouverte par des savanes hautes, avec localement des îlots forestiers semi-décidus plus ou moins développés (Koechlin, 1961 ; Vincens *et al.*, 1994, 1996a, 1996b, 1998) ; d) les sites de Ngamakala et Bilanko, deux dépressions marécageuses arborées situées sur les plateaux Bateke occupés par des savanes herbacées ou arborées (Descoings, 1960 ; Makany, 1976 ; Schwartz, 1988 ; Elenga, 1992 ; Elenga *et al.*, 1994).

- ▷ Le Cameroun, avec : a) le lac Ossa, situé dans la forêt atlantique littorale à *Sacoglottis gabonensis* et *Lophira alata* (Letouzey, 1968, 1985 ; Reynaud et Maley, 1994 ; Reynaud-Farrera *et al.*, 1996) ; b) le lac Barombi M'Bo, situé dans la forêt dense biafréenne riche en Caesalpiniaceae (Brénac, 1989 ; Giresse *et al.*, 1994 ; Maley 1991, 1996, Maley et Brénac, 1998).
- ▷ Le Ghana, avec Le lac Bosumtwi dont le bassin est occupé par une forêt semi-décidue (Hall and Swaine, 1981 ; Maley, 1987, 1989, 1996)

Synthèse et interprétation des données

La synthèse proposée pour les derniers 4 000 ans en Afrique Atlantique Équatoriale est donnée dans la Figure 2. Les sites étudiés et leur végétation passée sont ordonnés, de la droite vers la gauche, en fonction de la pluviosité moyenne annuelle actuelle mesurée sur le site ou près du site (Tableau 1), le site le plus sec étant Sinnda et le site le plus humide Ossa. L'échelle de temps est extrapolée à partir d'âges ^{14}C non calibrés obtenus le long des différentes séquences. La liste de ces âges peut être consultée dans Maley (1989), Giresse *et al.* (1991), Elenga (1992), Elenga *et al.*, (1992, 1994, 1996), Vincens *et al.* (1994, 1998), Reynaud-Farrera *et al.* (1996) et Nguetsop *et al.* (1998).

Cette synthèse montre qu'entre 4000 et 3000 B.P., tous les sites étaient occupés par des formations forestières denses. Ces forêts sont de deux types :

- ▷ des forêts denses se développant sur sols humides bien drainés, avec un faciès semi-décidu bien défini à Sinnda (Congo) et Bosumtwi (Ghana), comme l'atteste l'abondance de *Celtis*. Autour des lacs Ossa et Barombi M'Bo (Cameroun), des forêts de type biafréen, dominées par les Caesalpiniaceae, sont présentes. A Kitina, *Anopyxis*, *Martretia*, *Dacryodes* sont abondants sur le site, avec localement des formations marécageuses arborées avec *Hallea*, *Anthostema* et *Syzygium* ;
- ▷ des forêts marécageuses denses se développant sur sols hydromorphes, comme sur le littoral congolais, avec abondance de *Hallea* et *Uapaca* sur le site de Songolo, ou *Syzygium* à Coraf. Dans cette région, les données palynologiques sont complétées par des données de macrorestes végétaux (bois et racines) de *Monopetalanthus* (*M. microphyllus* dominant), *Sacoglottis gabonensis* et *Jaundea pinnata* trouvés à Coraf et Loango (Dechamps *et al.*, 1988a ; Schwartz *et al.*, 1990). De plus, un profil de $\delta^{13}\text{C}$ de sol obtenu près de Pointe-Noire indique également la présence, dans cette région, d'un environnement forestier au cours de cette période (Schwartz *et al.*, 1995).

Dans les dépression hydromorphes des plateaux Bateke, *Syzygium* est largement développé sur le site de Bilanko, associé à de nombreuses Sapotaceae à Ngamakala. En ce qui concerne la végétation qui occupe les plateaux, les macrorestes indiquent la présence de forêts claires (Dechamps *et al.*, 1988b).

Centré autour de 3000-2500 B.P., un changement majeur de la végétation est enregistré, qui n'a pas les mêmes caractéristiques selon les sites, leur sensibilité climatique et donc la stabilité des forêts qui étaient antérieurement présentes.

- ▷ Sur les sites les plus humides, une fragmentation de la forêt est observée et des savanes incluses se développent. Ce changement s'observe clairement à Kitina et au Barombi M'Bo où les graminées deviennent abondantes, en synchronisme à Kitina, avec l'expansion de taxons arborés heliophiles et marécageux comme *Pandanus*, *Raphia*, *Macaranga* et *Alchornea*.

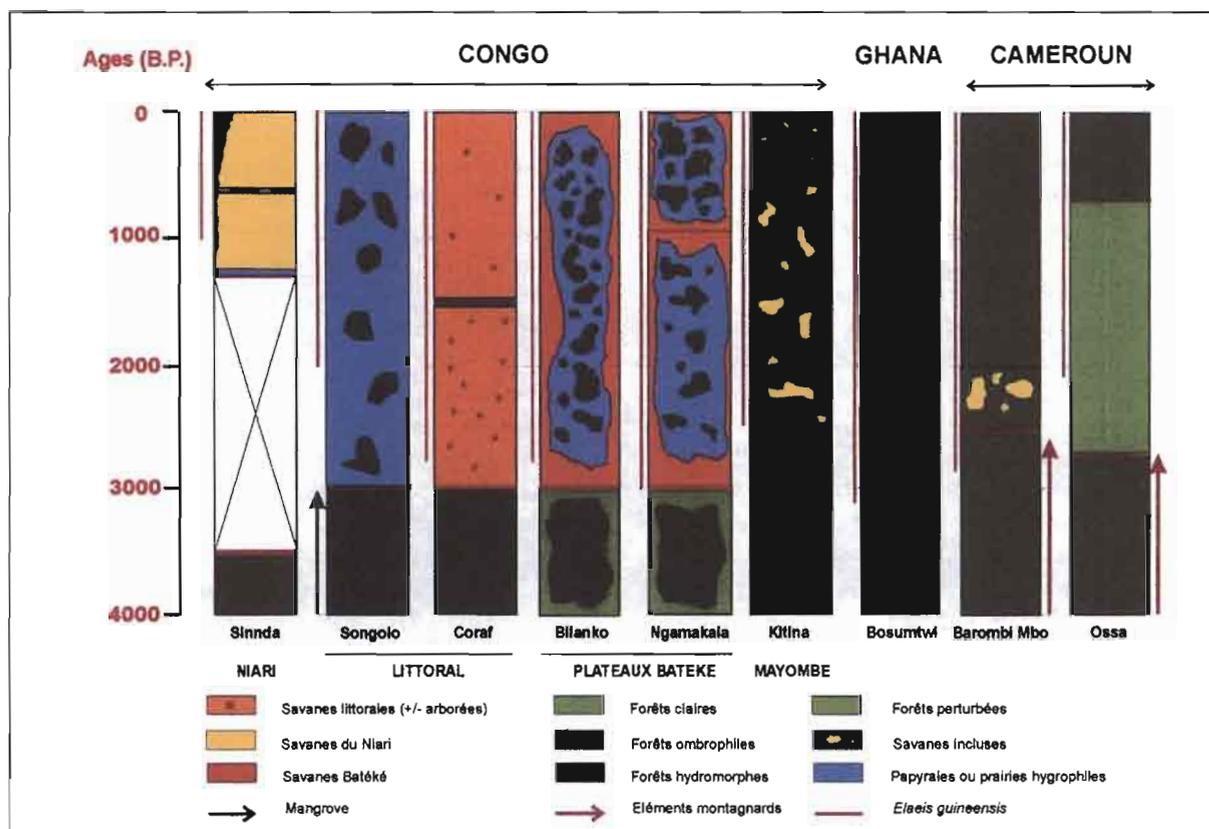


Figure 2 Synthèse des données polliniques et macrofloristiques en Afrique Atlantique Équatoriale et reconstruction de la végétation pour les derniers 4 000 ans.

Au même moment, autour du lac Ossa, une détérioration de la végétation est marquée par le remplacement de la forêt primaire par une forêt dégradée riche en espèces pionnières comme *Alchornea* et *Macaranga*. Seules les forêts autour du lac Bosumtwi ne semblent pas être affectées par ce changement.

- ▷ Sur les sites actuellement les plus secs, où les environnements forestiers pré-existants étaient probablement peu stables, la disparition complète de la forêt est enregistrée, remplacée par des formations ouvertes riches en graminées hautes en C_4 (Alexandre *et al.*, 1996, 1997) comme autour du lac Sinnda, ou par des savanes plus ou moins arborées sur le site de Coraf (littoral) comme le confirme les profils $\delta^{13}C$ de sols de cette région (Schwartz *et al.*, 1995).
- ▷ Dans les dépressions hydromorphes, une fragmentation des forêts marécageuses est mise en évidence par l'expansion de formations herbacées hygrophiles dominées par des Cyperaceae et *Raphia* à Songolo (littoral), par des Cyperaceae, *Stipularia africana*, *Laurembergia tetrandra* et *Xyris* à Ngamakala et Bilanko sur les plateaux Bateke. Sur ce dernier site, les données palynologiques couplées à des données de $\delta^{13}C$ montrent que le développement des graminées observé dans les diagrammes palynologiques n'est pas local mais correspond à une extension de formations ouvertes sur les plateaux (données non publiées de Mariotti, in Elenga, 1992).
- ▷ C'est au moment de ce changement majeur que les éléments montagnards qui se trouvaient au voisinage des lacs Barombi M'Bo et Ossa depuis la dernière période glaciaire, disparaissent.

Une nouvelle expansion des forêts est enregistrée au cours du dernier millénaire sur les sites où ces formations n'avaient pas complètement disparu ca 3000-2500 B.P. Ainsi, à Ossa, la forêt dense biafréenne et littorale atlantique s'étend de nouveau vers 700 B.P. A Kitina, ce phénomène est observé vers 500 B.P., marqué par une reforestation progressive des savanes incluses et la diminution des éléments héliophiles. A Ngamakala, les forêts marécageuses se redéveloppent progressivement à partir de 900 B.P. Autour du lac Sinnda, une frange forestière, localisée aux bordures du lac s'étend à partir 650 B.P. Il n'y a qu'à Barombi M'Bo qu'une reforestation plus précoce est enregistrée ca 2000 B.P.

Discussion

Cette synthèse montre que les forêts de l'Afrique Atlantique Équatoriale, entre 4° S et 7° N, qui étaient largement développées au cours de l'Holocène inférieur et moyen, ont subi des modifications floristiques, structurales et paléogéographiques importantes durant les derniers 4 000 ans. La modification majeure se situe autour de 3000-2500 B.P. et est enregistrée sur tous les sites, du plus sec au plus humide (excepté Bosumtwi), indiquant l'amplitude de cet événement.

Il est maintenant clair que ce changement est lié à un événement climatique majeur, une crise aride, puisque au même moment certains lacs enregistrent un bas niveau ou comme le lac Sinnda s'assèche complètement jusqu'à 1300 B.P. (Vincens *et al.*, 1994, 1998 ; Bertaux *et al.*, 1996). Il est alors impossible de faire intervenir l'action de l'Homme pour expliquer un tel changement de végétation couplé avec de bas niveaux lacustres. De plus,

des signes précurseurs, détectés dans les données palé-écologiques les plus récentes, sont en accord avec cette interprétation qui aujourd'hui met l'accent sur le début de cette détérioration climatique avant 3000 B.P. Particulièrement à Sinnda, le site le plus sensible aux fluctuations climatiques, le changement observé dans la composition floristique de la forêt à partir de 4200 B.P. et se traduisant par un large développement de *Celtis* et donc une évolution vers un faciès semi-décidu bien marqué, indique l'installation de conditions climatiques plus sèches qu'auparavant (Vincens *et al.*, 1994, 1998). Au même moment, les analyses de phytolithes démontrent une première apparition de graminées dans l'environnement de ce lac qui indiquerait un début de fragmentation de la forêt avec, certainement, comme à Kitina et Barombi M'Bo, le développement de savanes incluses isolées (Alexandre *et al.*, 1997). Les études minéralogiques effectuées sur le même site montrent à partir de 4300 B.P., une diminution des flux de quartz et de kaolinite et une augmentation de la calcite et du talc qui ont été interprétées comme étant liées à une diminution des précipitations. Au même moment et avec la même interprétation climatique, une diminution des flux de quartz et de kaolinite et la précipitation de sidérite sont enregistrées dans le lac Kitina (Bertaux *et al.*, 1996 et en préparation, Elenga *et al.*, 1996) mais aucune perturbation locale de la forêt n'est encore observée. Sur le site de Bosumtwi, une baisse importante du lac à ca 3700 B.P. et la réapparition de lamines dans les sédiments ont été interprétées comme une réduction très forte des précipitations moyennes annuelles avec le retour d'une petite saison sèche (Talbot *et al.*, 1984 ; Talbot et Johannessen, 1992 ; Maley, 1996). A Ossa, l'analyse des diatomées montre une baisse du niveau du lac à 2730 B.P. (Nguetsop *et al.*, 1998).

Il apparaît intéressant de noter que les forêts de l'Afrique Atlantique Équatoriale n'ont pas réagi de manière synchrone à la détérioration climatique sur tous les sites. Cette perturbation est enregistrée dès 4200 B.P. à Sinnda, vers 3000 B.P. sur le littoral congolais et les plateaux Bateke, et plus tardivement à Ossa (2730 B.P.) ou Kitina et Barombi M'Bo (ca 2500 B.P.). Un tel déphasage associé à des réponses différentes en termes de composition floristique, structure ou paléogéographie peut être expliqué en tenant compte de la stabilité (ou fragilité) de ces forêts sur chacun des sites avant 3000 B.P. Une telle stabilité ainsi que la distribution des écosystèmes forestiers sont aujourd'hui contrôlées par deux facteurs prédominants qui sont les conditions climatiques et édaphiques (Baumgartner, 1978 ; Richards, 1981).

Il semble aujourd'hui clair que sur les sites actuellement les plus secs comme Sinnda, ces deux facteurs n'ont pas été favorables au maintien des écosystèmes forestiers pendant la phase aride (précipitations annuelles certainement inférieures aux valeurs minimales requises pour le maintien d'une forêt, faible disponibilité des sols argileux locaux en eau (Schwartz *et al.*, 1995) et qu'ils ont entraîné un changement rapide de leur composition floristique dès ca 4000 B.P., avant leur complète disparition. Ce même phénomène est enregistré sur les plateaux Bateke ca 3000 B.P. où, sur les sols

sableux, les forêts claires sont remplacées par des formations ouvertes riches en graminées (Schwartz *et al.*, 1995, 1996). Cependant, dans le même contexte climatique, quelques îlots de formations forestières se sont localement maintenus, particulièrement dans les dépressions hydromorphes (sites de Ngamakala et Bilanko, mais aussi à Songolo sur le littoral) où durant cette épisode aride, une humidité permanente des sols a permis de compenser le déficit des précipitations.

Sur les sites où les montants de précipitations sont restés supérieurs ou proches des valeurs limites pour le maintien de la forêt et où existaient des sols bien drainés, aucune perturbation majeure et irréversible n'a été observée. Les forêts se sont maintenues avec seulement une ouverture locale après 2700 B.P. (développement de formations héliophiles ou de savanes incluses). Autour du lac Ossa et à Barombi M'Bo, la persistance de forêts humides riches en Caesalpiniaceae et plus particulièrement le maintien d'éléments montagnards au voisinage des sites jusqu'à environ 2700 et 2500 B.P., ont été expliqués par la présence de nuages stratiformes et de brouillards sur la région (Maley et Elenga, 1993).

En ce qui concerne la durée de cet événement aride, elle apparaît aujourd'hui avoir été certainement plus longue que celle précédemment proposée en Afrique Atlantique Équatoriale (Elenga, 1992 ; Maley, 1992 ; Schwartz, 1992). Les données palynologiques, minéralogiques et hydrologiques suggèrent son début vers 4300-4200 ans B.P. et sa fin vers 1300 B.P. comme l'atteste le remplissage du lac Sinnda (Vincens *et al.*, 1994, 1998 ; Bertaux *et al.*, en préparation). Cependant, il semble encore difficile de préciser les modalités de cette détérioration climatique. Les données palynologiques et minéralogiques obtenues sur les nouveaux sites de Kitina et Sinnda argumentent en faveur d'une détérioration continue et progressive, avec un maximum centré autour de 3000-2500 ans et non d'une succession de fluctuations sèches de plus ou moins grande amplitude comme cela avait été proposé antérieurement par Maley (1992).

L'expansion récente des forêts observée autour des lacs Kitina (ca 500 B.P.) et Ossa (ca 700 B.P.) et dans la dépression de Ngamakala (ca 900 B.P.), malgré un pression anthropique de plus en plus forte, confirme le rétablissement de conditions plus humides sur l'Afrique Atlantique Équatoriale durant le dernier millénaire. Une augmentation des précipitations est également attestée à partir de 600-500 B.P. sur le littoral congolais par une reprise des phénomènes d'érosion dans la « Série des Cirques » (Sitou *et al.*, 1996). Sur les sites moins favorisés, des formations ouvertes riches en graminées ont persisté, aujourd'hui maintenues par des feux intensifs (Schwartz *et al.*, 1995, 1996). Cependant, on peut noter que durant la période humide récente, un petit événement sec a été détecté à Sinnda ca 650 B.P., pendant l'intervalle qui correspond au Petit Age Glaciaire, comme le montre une nouvelle régression du niveau du lac accompagnée par une large extension des formations herbacées marécageuses (Vincens *et al.*, 1994, 1998). Mais cet événement a été certainement de trop courte durée pour affecter les écosystèmes forestiers sur les autres sites.

Conclusion

En Afrique Atlantique Équatoriale atlantique, la concordance qui existe entre les données palynologiques, isotopiques, hydrologiques, les restes de macroflore et les phytolithes, démontre que le climat a été le facteur essentiel qui a influé sur l'évolution des forêts au cours des derniers 4000 ans. Il est maintenant clair que les perturbations floristiques, structurales et paléogéographiques qui ont affecté ces forêts sont essentiellement liées à l'existence d'un épisode aride centré autour de 3000-2500 B.P. et de durée plus longue que celle qui avait été proposée auparavant, puisque comprise entre 4300 et 1300 B.P.

Nos reconstructions apparaissent cohérentes avec les changements climatiques observés dans d'autres régions d'Afrique intertropicale (Servant et Servant-Vildary, 1980 ; Bonnefille *et al.*, 1991 ; Taylor, 1992 ; Ssemmanda et Vincens, 1993 ; Vincens, 1993 ; Jolly *et al.*, 1994 ; Yan et Petit-Maire, 1994) mais aussi dans d'autres régions tropicales comme l'Inde (Bryson et Swain, 1981 ; Swain, 1983 ; Caratini *et al.*, 1994) ou le Tibet (Gasse *et al.*, 1996). L'impact régional et la contemporanéité de ces événements sont un argument fort contre une déforestation liée aux facteurs anthropiques durant cette période.

References

- Alexandre, A. ; Meunier, J. D. ; Vincens, A. ; Soubies, F. ; Pironon, J. 1996. Les phytolithes, marqueurs paléogéographiques. Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, CNRS-ORSTOM, Bondy, 37-38.
- Alexandre, A. ; Meunier, J.D. ; Lezine, A.M. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1996. Phytoliths : indicators of grassland dynamics during the late Holocene in intertropical Africa. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 136, 213-229.
- Baumgartner, A. 1978. Tropical forests and the biosphere. *Tropical forest ecosystems*, UNESCO, Paris, 33-60.
- Bertaux, J. ; Sifeddine, A. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Elenga, H. 1996. Enregistrement sédimentologique de la phase sèche d'Afrique équatoriale c. 3000 BP par la spectrométrie IR dans les lacs Sinnda et Kitina (Sud-Congo). Symposium Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux, CNRS-ORSTOM, Bondy, 213-215.
- Bonnefille, R. ; Riollet, G. ; Buchet, G. 1991. Nouvelle séquence pollinique d'une tourbière de la crête Zaïre-Nil (Burundi). *Review of Palaeobotany and Palynology*, 67, 315-330.
- Brénac, P. 1989. Analyse palynologique du lac Barombi Mbo : histoire de la forêt tropicale humide et du climat dans les 30 000 dernières années. *Symposium Association des Palynologues de Langue Française*, Orléans, sept. 1989, 1 p.
- Bryson, R.A. ; Swain, A.M. 1981. Holocene variations of monsoon rainfall in Rajasthan. *Quaternary Research*, 16, 135-145.
- Caratini, C. ; Bentaleb, I. ; Fontugne, M. ; Morzadec-Kerfourn, M. T. ; Pascal, J. P. ; Tissot, C. 1994) A less humid climate since ca. 3500 yr B.P. from marine cores off Karwar, western India. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 371-384.
- Cusset, G. 1987. *La flore et la végétation du Mayombe congolais. État des connaissances*. UNESCO, Paris.
- Dechamps, R. ; Lanfranchi, R. ; Schwartz, D. 1988a. Découverte d'une flore forestière mi-holocène (5800-3100 B.P.) conservée *in situ* sur le littoral ponténégrin (R.P. du Congo). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2*, 306, 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). *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 66, 33-44.
- Descoings, B. 1960. Les steppes loussekés de la zone de Gabouka (Plateau Batéké, République Congo-Brazzaville). ORSTOM, Brazzaville, 34 p.
- Elenga, H. 1992. Végétation et climat du Congo depuis 24 000 B.P. Analyse palynologique de séquences sédimentaires du Pays Bateke et du littoral. Unpublished thesis, University Aix-Marseille III, 238 p.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. ; Bertaux J. ; de Namur, C. ; 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. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2a*, 323, 403-410
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1994. Pollen evidence of Late Quaternary vegetation and inferred climate changes in Congo. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 345-356.
- Elenga, H. ; Schwartz, D. ; Vincens, A. 1992. Changements climatiques et action anthropique sur le littoral congolais au cours de l'Holocène. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 1, 83-90.
- Elenga, H. ; Vincens, A. ; Schwartz, D. 1991. Présence d'éléments forestiers montagnards sur les plateaux Batéké (Congo) au cours du Pléistocène supérieur. Nouvelles données palynologiques. *Palaeoecology of Africa*, 22, 239-252.
- Gasse, F. ; Fontes, J. C. ; Van Campo, E. ; Wei, K. 1996. Holocene environmental changes in Bangong Co basin (Western Tibet). Part 4 : Discussion and conclusions. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 120, 79-92.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Kelts, K. 1991. Sedimentation and palaeoenvironment in crater lake Barombi Mbo, Cameroon, during the last 25,000 years. *Sedimentary Geology*, 71, 151-175.
- Giresse, P. ; Maley, J. ; Brénac, P. 1994. Late Quaternary palaeoenvironments in the lake Barombi Mbo (West Cameroon) deduced from pollen and carbon isotopes of organic matter. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 107, 65-78.

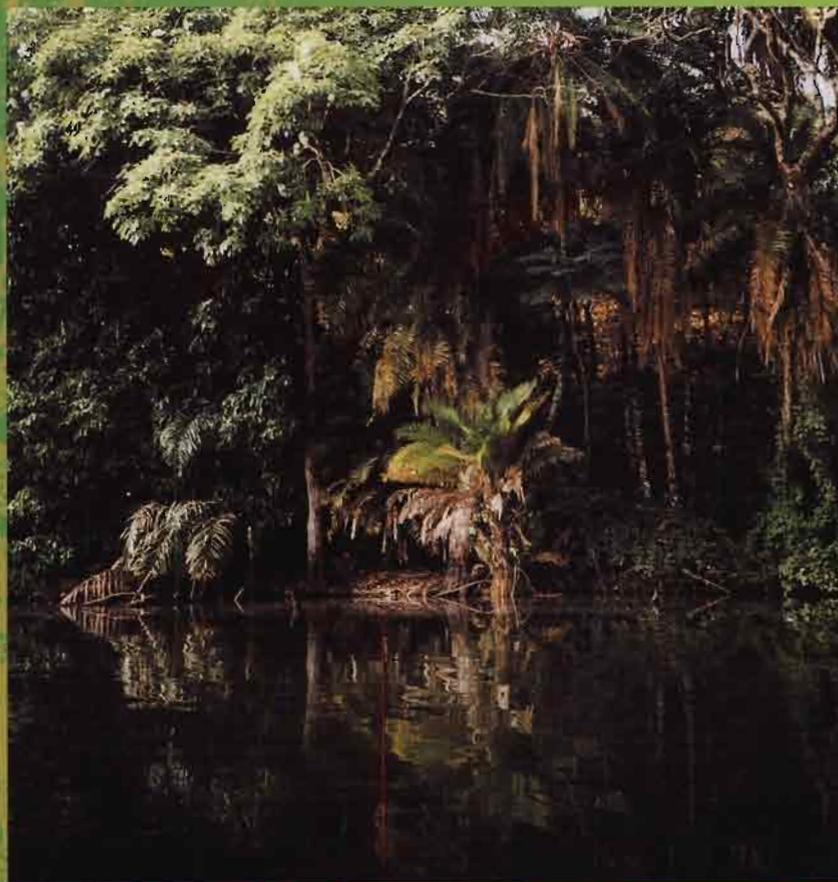


- Hall, J. B. ; Swaine, M. D. 1981. Distribution and ecology of vascular plants in a tropical rain forest : Forest vegetation in Ghana. W. Junk Publ., La Haye, 383 p.
- Jolly, D. ; Bonnefille, R. ; Roux, M. 1994. Numerical interpretation of a high resolution Holocene pollen record from Burundi. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 357-370.
- Koechlin, J. 1961. La végétation des savanes dans le Sud de la République du Congo. Mémoire de l'ORSTOM, Paris, 1, 305 p.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. Lechevalier, Paris, 508 p.
- Letouzey, R. 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1:500 000. IRA/Inst. Cart. Intern. Végétation, Yaoundé/Toulouse.
- Makany, L. 1963. Contribution à l'étude de la végétation côtière du Congo-Brazzaville. Unpublished thesis, University Paris XI.
- Makany, L. 1976. Végétation des plateaux Téké. Travaux Université Brazzaville, 1, 301 p.
- Maley, J. 1996. Fluctuations majeures de la forêt dense humide africaine. Dans: C. M. Hladik *et al.*, (dir. publ.), *L'alimentation en forêt tropicale. Interactions bioculturelles et perspectives de développement*. UNESCO-CNRS-ORSTOM, Paris, 31-52.
- . 1992. Commentaire à la note de D. Schwartz : Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2500 et 2000 B.P. en Afrique tropicale humide. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 3, 363-365.
- . 1991. The African rain forest vegetation and palaeoenvironments during late Quaternary. *Climatic Change*, 19, 79-98.
- . 1989. Late Quaternary climatic changes in the African rain forest : forest refugia and the major role of sea surface temperature variations. Dans : M. Leinen et M. Sarthein (dir. publ.), *Paleoclimatology and paleometeorology : modern and past patterns of global atmospheric transport*, NATO Advanced Sc. Inst. Series, C, Math. and Phys. Sc. ; 282. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, 585-616.
- . 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. *Palaeoecology of Africa*, 18, 307-334.
- Maley, J. ; Elenga, H. 1993. Le rôle des nuages dans l'évolution des paléoenvironnements montagnards de l'Afrique Tropicale. *Veille Climatique Satellitaire*, 46, 51-63.
- Maley, J. ; Brénac, P. 1998. Vegetation dynamics, paleoenvironments and climatic changes in the forests of western Cameroon during the last 28,000 years B.P. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 99, 157-187.
- Nguetsop, V. F. ; Servant, M. ; Servant-Vildary, S. 1998. Paléolimnologie et paléoclimatologie de l'Ouest Cameroun au cours des 5 000 dernières années, à partir des diatomées du lac Ossa. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*, 11, 608, 39-45.
- Reynaud, I. ; Maley, J. 1994. Histoire récente d'une formation forestière du Sud-Ouest-Cameroun à partir de l'analyse pollinique. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), Sciences de la vie*, 317, 575-580.
- Reynaud-Farrera, I. ; Maley, J. ; Wirrmann, D. 1996. Végétation et climat dans les forêts du Sud-Ouest Cameroun depuis 4770 B.P. : analyse pollinique des sédiments du lac Ossa. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris)*, série 2a, 322, 749-755.
- Richards, P. W. 1981. *The tropical rain forest. An ecological study*. Cambridge University Press, Cambridge, 450 p.
- Schwartz, D. 1992. Assèchement climatique vers 3000 B.P. et expansion Bantu en Afrique centrale atlantique : quelques réflexions. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 3, 353-361.
- . 1988. *Histoire d'un paysage : le lousseke. Paléoenvironnements quaternaires et podzolisation sur sables Bateke (quarante derniers millénaires, région de Brazzaville, R.P. du Congo)*. Collection Études et Thèses, ORSTOM, Paris, 285 p.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1996. Les savanes d'Afrique Centrale : des écosystèmes à l'origine complexe, spécifiques de l'Holocène supérieur. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 179-182.
- Schwartz, D. ; Dechamps, R. ; Elenga, H. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. ; Vincens, A. 1995. Les savanes du Congo : une végétation spécifique de l'Holocène supérieur. Actes 2^e Symposium de Palynologie Africaine, Tervuren, Belgique, *Publ. occas. CIFEG 1995/31*, Orléans, 99-108.
- Schwartz, D. ; Guillet, B. ; Dechamps, R. 1990. Étude de deux flores forestières mi-holocène (6000-3000 BP) et subactuelle (500 BP) conservées *in situ* sur le littoral pontenegrin (Congo). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwarz (dir. publ.), *Paysages quaternaires de l'Afrique centrale atlantique*. ORSTOM, Paris, 283-297.
- Servant, M. ; Servant-Vildary, S. 1980. L'environnement quaternaire du bassin du Tchad. Dans : M. A. J. Williams et H. Faure (dir. publ.), *The Sahara and the Nil*. Balkema, Rotterdam, 133-162.
- Servant, M. ; Maley, J. ; Turq, B. ; Absy, M.L. ; Brenac, P. ; Fournier, M. ; Ledru, M.P. 1993. Tropical forest changes during the Late Quaternary in African and South American lowlands. *Global and Planetary Change*, 7, 25-40.

- Sitou, L. ; Schwartz, D. ; Mietton, M. ; Tchicaya, J. 1996. Histoire et dynamique actuelle des cirques d'érosion du littoral d'Afrique centrale. Une étude de cas : les cirques du littoral ponténégrin (Congo). Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 187-191.
- Ssemmanda, I. ; Vincens, A. 1993. Végétation et climat dans le bassin du lac Albert (Ouganda, Zaïre) depuis 13 000 B.P. : apport de la palynologie. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), série 2*, 316, 561-567.
- Swain, A. M. ; Kutzbach, J. E. ; Hastenrath, S. 1983. Estimates of Holocene precipitation for Rajasthan, India, based on pollen and lake-level data. *Quaternary Research*, 19, 1-17.
- Talbot, M. R. ; Livingstone, D. A. ; Palmer, P. G. ; Maley, J. ; Melack, J. M. ; Delibrias, G. ; Gulliksen, S. 1984. Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. *Palaeoecology of Africa*, 16, 173-192.
- Talbot, M. R. ; Johannessen, T. 1992. A high resolution palaeoclimatic record for the last 27,500 years in tropical West Africa from the carbon and nitrogen isotopic composition of lacustrine organic matter. *Earth and Planetary Science Letters*, 110, 23-37.
- Taylor, D. 1992. Pollen evidence from Muchoya swamp, Rukiga Highlands (Uganda), for abrupt changes in vegetation during the last ca. 21,000 years. *Bulletin de la Société géologique de France*, 163, 1, 77-82.
- Turq, B. ; Vincens, A. ; Absy, M. L. ; Bertaux, J. ; Ledru, M. P. ; Servant, M. ; Sifeddine, A. ; Ybert, J. P. ; Elenga, H. ; Maley, J. ; Schwartz, D. 1996. Evolution des forêts tropicales d'Amérique du Sud et d'Afrique Centrale Atlantique à l'échelle des 20 000 dernières années. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 277-280.
- Van der Hammen, T. ; Absy, M. L. 1994. Amazonia during the Last Glacial. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 109, 247-261.
- Vincens, A. ; Schwartz, D. ; Bertaux, J. ; Elenga, H. ; de Namur, C. 1998. Late Holocene climatic changes in Western Equatorial Africa inferred from pollen from lake Sinnda, Southern Congo. *Quaternary Research*, 50, 34-45.
- Vincens, A. ; Elenga, H. ; Schwartz, D. ; de Namur, C. ; Bertaux, J. ; Fournier, M. ; Dechamps, R. 1996a. Histoire des écosystèmes forestiers du Sud-Congo depuis 6000 ans. Symposium « Dynamique à long terme des écosystèmes forestiers intertropicaux », CNRS-ORSTOM, Bondy, 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. 1996b. Evolution 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 », CNRS-ORSTOM, Bondy, 287-289.
- 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. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences (Paris), Serie 2*, 318, 1521-1526.
- Vincens, A. 1993. Nouvelle séquence pollinique du lac Tanganyika : 30 000 ans d'histoire botanique et climatique du bassin Nord. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 78, 381-394.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa. A descriptive memoir to accompany the Unesco/AETFAT/UNSO vegetation map of Africa. UNESCO, Paris, 356 p.
- Yan, Z. ; Petit-Maire, N. 1994. The last 140 ka in the Afro-Asian arid/semi-arid transitional zone. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology*, 110, 217-233.

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