

# 48

## L'Okoumé (*Aucoumea klaineana*) : expansion et déclin d'un arbre pionnier en Afrique centrale atlantique au cours de l'Holocène

LEE WHITE, RICHARD OSLISLY, KATE ABERNETHY ET JEAN MALEY

### Introduction

Les changements de végétation intervenus au cours des dix derniers millénaires dans la réserve de la Lopé, au centre du Gabon, ont résulté essentiellement des déplacements de la limite forêt/savane.

Ils ont pu être reconstitués grâce à une combinaison de cartes montrant la dynamique actuelle de la végétation, de spectres polliniques et de la datation des variations des valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique dans des profils de sol. Les savanes ont perduré au cours de cette période mais leur superficie a varié à cause des changements des conditions climatiques et des feux de savanes allumés par l'homme.

Notre étude permet de démontrer qu'en l'absence du feu, trois espèces d'arbres, *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis*, sont capables de s'établir puis de se développer en savane. De plus les graines de ces arbres colonisateurs sont incapables de s'établir ultérieurement à l'ombre d'une canopée fermée et il en résulte que ces trois espèces deviennent rares ou absentes dans la succession des différentes phases forestières.

L'okoumé (*Aucoumea klaineana*) est une espèce endémique dont la distribution est restreinte aux deux tiers de la partie sud du Gabon. Nos résultats montrent que cette espèce a une stratégie de reproduction très efficace en phase d'expansion forestière, mais étant donné que sa reproduction ne peut intervenir qu'à l'interface forêt/savane, l'okoumé est actuellement en déclin dans les forêts matures. En fait cet arbre est victime de son propre succès.

### Présentation du Gabon

Le Gabon se situe au niveau de l'équateur sur la côte ouest de l'Afrique (3° N-3° S, 8° E-15° E) avec une superficie de 267 667 km<sup>2</sup> (Figure 1). La végétation naturelle de 85 % de ce pays est actuellement la forêt dense de plaine (Caballé, 1983). Les surfaces restantes sont principalement couvertes de savanes, de marécages et de mangroves (Caballé et Fontes, 1978).

Les forêts du Gabon sont floristiquement très variées, avec des estimations du nombre total d'espèces végétales variant de 6 000 à 10 000 (Hallé et Le Thomas, 1968 ; Floret, 1976 ; Lebrun, 1976 ; Breteler, 1988). Le caractère inégal de l'exploration botanique au Gabon est illustré par la récente description de nouvelles espèces (Hallé, 1987 ; Hallé et Louis, 1989 ; McPherson et Louis, 1991 ; Breteler, 1994) et par de nombreuses nouvelles stations de récolte (F. White, commun. pers.). Plus de 22 % des espèces enregistrées dans la *Flore du Gabon* sont endémiques (Brenan, 1978) et il y a une plus grande diversité dans les récoltes d'espèces et de genres de plantes au Gabon que dans l'ensemble de l'Afrique de l'Ouest, même si la collection est loin d'être complète (Breteler, 1988).

La diversité des plantes vivant au Gabon a été attribuée au fait que ce pays a abrité plusieurs refuges forestiers durant les périodes arides du Pléistocène lorsque des végétations savaniques avaient remplacé une grande partie des étendues forestières actuelles (Hamilton, 1982 ; Reitsma, 1988 ; Kingdon, 1990 ; Maley, 1992 ; Sosef, 1994).

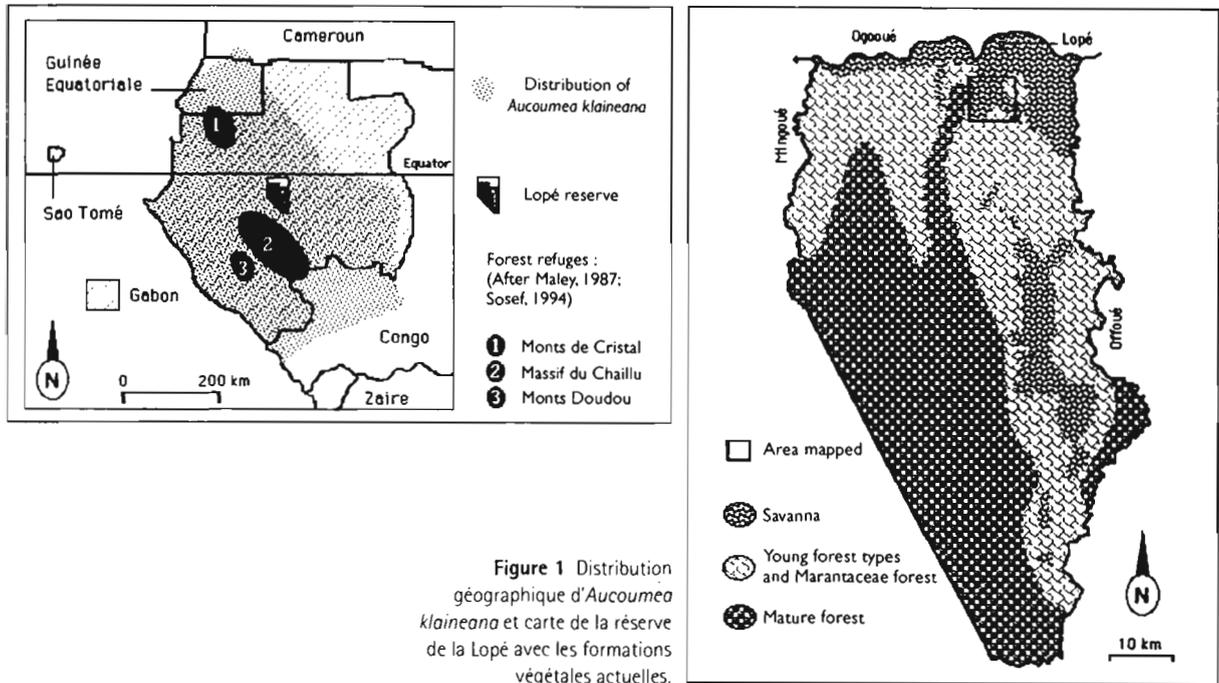


Figure 1 Distribution géographique d'*Aucoumea klaineana* et carte de la réserve de la Lopé avec les formations végétales actuelles.

## Localisation de la zone d'étude

La réserve de la Lopé dans le centre du Gabon est caractérisée par une végétation de mosaïque forêt/savane (Aubréville, 1967 ; Descoings, 1974). Aubréville a d'ailleurs décrit en 1967 les caractéristiques et la répartition de cette « étrange mosaïque forêt/savane » et a discuté sur les facteurs qui auraient pu contribuer à sa formation.

La savane occupe une bande large de plus de 15 km le long de la moyenne vallée du fleuve Ogooué dans la partie nord, la réserve de la Lopé, et à l'ouest de la rivière Offoué qui correspond à la limite orientale (Figure 1). Près de l'Ogooué, la savane est largement continue, entrecoupée par des galeries forestières dans les talwegs et sur les pentes de certains interfluvés. Plus au sud, la proportion relative des étendues de savane par rapport à celles de forêt décroît ; au delà de 15 km au sud de l'Ogooué, les étendues de savanes sont généralement isolées à l'intérieur de la forêt au sommet de collines vers 200/450 m d'altitude. Les collines voisines au-dessus de 500 m sont plutôt enforestées (d'après la carte IGN, 1985).

Les savanes de la Lopé ont été récemment datées en utilisant des données archéologiques et les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  de la matière organique des sols (Oslisly et White, dans ce volume). Pour un site nommé Lopé 2 (Oslisly, 1993), les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  étaient régulièrement  $< 16\text{‰}$  jusqu'à la profondeur de 50 cm sous la surface du sol, indiquant une végétation de savane pour l'âge correspondant à cette profondeur. Des charbons situés à 40 cm de profondeur et associés à un niveau archéologique ont été datés de  $6760 \pm 120$  BP (Gif 9864), tandis que deux niveaux à 60/70 cm et 100/110 cm ont été datés de respectivement  $9170 \pm 100$  BP (Gif 9865) et  $10.320 \pm 110$  BP (Gif 95561) (Oslisly *et al.*, 1996). Des charbons ont été déterminés au niveau spécifique pour les deux premiers niveaux : *Diogoia zenkeri* et *Strombosiopsis tetrandra*. Ces deux espèces sont caractéristiques de la forêt

mature à la Lopé (Tutin *et al.*, 1994) suggérant qu'une couverture forestière existait dans les environs.

Les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  entre 60 et 120 cm étaient de 17,7 à 25,2 ‰ indiquant un accroissement des espèces arborées et une diminution des feux de savanes (cf. Schwartz, Lanfranchi et Mariotti, 1990 ; voir Tableau 1). Ces données suggèrent que les savanes sont des formations végétales anciennes dont la composition a peu varié depuis 8-9 000 ans. Avant, les données isotopiques indiquent un accroissement de la densité des formations forestières dans les savanes ; ces dernières remontent à la dernière grande glaciation entre 12 000 et 18 000 BP.

La végétation de la réserve de la Lopé, comme de la plus partie du Gabon, est dominée par un espèce arborée endémique, *Aucoumea klaineana* Pierre (Burseraceae), dont le nom commercial est okoumé (cf. Reitsma, 1988). L'aire de *A. klaineana* est limitée surtout aux deux tiers de la partie sud du Gabon (Figure 1). Parmi les Burseraceae, cette espèce a une caractéristique unique au Gabon avec des graines sèches et ailées qui sont dispersées par le vent, tandis que les autres Burseraceae ont des fruits succulents qui sont dispersés par les animaux. Elle est aussi distincte par sa capacité, reconnue depuis longtemps, de former des peuplements quasiment purs dans les milieux perturbés (Aubréville, 1951 ; Brunck, Grison et Maitre, 1990 ; Rivière, 1992). A la Lopé, *A. klaineana* est capable, en l'absence de feux, de coloniser des savanes avec des peuplements quasiment purs (White, 1992). A la suite de cette première phase de colonisation, une succession végétale intervient dont l'aboutissement conduira à la disparition de cette espèce.

Dans la réserve de la Lopé, une étude à long terme sur l'écologie forestière a été entreprise depuis 1983 à la Station d'études des gorilles et chimpanzés (SEGC) et se poursuit actuellement. Un des buts de cette étude est de décrire la végétation forestière de la réserve (Tutin *et al.*, 1994). Cela a nécessité des récoltes botaniques systématiques — des inventaires de la végétation le long

Espèces	Familles	Sav.		Col.		Mono		Marant		Mixte	
		a	b	a	b	a	b	a	b	a	b
<i>Crossopteryx febrifuga</i>	Rubiaceae	<u>340</u>	<u>1,3</u>	<u>148</u>	<u>0,9</u>	–	–	–	–	–	–
<i>Naudea latifolia</i>	Rubiaceae	3	>0	5	0,2	–	–	–	–	–	–
<i>Aucoumea klaineana</i>	Burseraceae	–	–	91	1,8	175	22,3	117	39,8	8	2,4
<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae	–	–	93	1,1	129	3,6	102	1,8	2,1	2,7
<i>Barteria fistulosa</i>	Passifloraceae	–	–	155	1,0	92	0,8	8	0,1	4	>0
<i>Sacoglottis gabonensis</i>	Humiriaceae	–	–	89	0,8	88	2,91	10	2,3	–	–
<i>Xylopia aethiopica</i>	Annonaceae	–	–	48	0,8	15	0,3	15	0,1	2	>0
<i>Antidesma vogelianun</i>	Euphorbiaceae	–	–	43	0,4	6	>0	–	–	–	–
<i>Pauridiantha efferata</i>	Rubiaceae	–	–	50	0,3	17	0,1	–	–	–	–
<i>Maprounea membranacea</i>	Euphorbiaceae	–	–	21	0,2	4	0,2	–	–	6	0,1
<i>Cola lizae</i>	Sterculiaceae	–	–	–	–	60	1,2	142	2,5	204	3,4
<i>Erythroxylum mannii</i>	Erythroxylaceae	–	–	11	0,1	6	0,5	–	–	–	–
<i>Xylopia quintasii</i>	Annonaceae	–	–	2	>0	50	0,3	25	0,3	10	0,2
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae	–	–	13	0,1	4	0,2	2	0,1	–	–
<i>Diospyros dendo</i>	Ebenaceae	–	–	–	–	40	0,2	106	0,7	110	0,6
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	Mimosaceae	–	–	–	–	–	–	8	1,5	–	–
<i>Pentaclethra macrophylla</i>	Mimosaceae	–	–	–	–	–	–	6	1,4	2	1,6
<i>Hylodendron gabunense</i>	Caesalpiniaceae	–	–	–	–	–	–	4	1,1	–	–
<i>Canarium schweinfurthii</i>	Burseraceae	–	–	–	–	–	–	2	0,7	–	–
<i>Polyalthia suaveolens</i>	Annonaceae	–	–	–	–	–	–	38	0,4	–	–
<i>Dacryodes buettneri</i>	Burseraceae	–	–	–	–	–	–	2	0,1	27	8,2
<i>Pterocarpus soyauxii</i>	Papilionaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	4	4,2
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2,3
<i>Celtis tessmannii</i>	Ulmaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	6	2,1
<i>Testulea gabonensis</i>	Luxemburgiaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	2	1,6
<i>Scottellia coriacea</i>	Flacourtiaceae	–	–	–	–	–	–	6	0,1	2	1,3
Valeurs modernes des $\delta^{13}C$ –		15,9-16,7		20,2-26,7		27,1-28,9		27,0-28,7		27,8-28,9	

**Tableau 1** Composition des espèces végétales des parcelles d'étude situées dans les cinq types majeurs de végétation de la Lopé (suite à l'élaboration de la carte de la végétation, tous les arbres et lianes d'un dhp  $\geq 5$  cm ont été mesurés et identifiés sur cinq à six zones (40 x 20 m) établies au hasard sur chacun des types de végétation. a: nombre de pieds ha<sup>-1</sup>; b: surface terrière ha<sup>-1</sup>; les valeurs soulignées sont classées dans les dix premières par surface terrière). (Sav.= Savane; Col.= forêt de Colonisation; Mono.= forêt Monodominante; Marant.= forêt à Marantaceae; Mixte= forêt Mixte)

de transects et dans des parcelles — la classification et la cartographie des types de végétation par des études au sol et en utilisant des photographies aériennes et des images radar — et en planifiant des études à long terme du rapport de la croissance par rapport à la mortalité des arbres (Reitsma, 1988 ; White, 1992 ; Tutin *et al.*, 1994 ; White *et al.*, 1995).

Dans le prochain chapitre, nous allons présenter les données sur la dynamique de peuplements de *A. klaineana* dans la réserve de la Lopé. Nous les utiliserons pour développer un modèle des changements de végétation intervenus dans cette réserve et pour justifier un certain nombre d'hypothèses concernant le comportement passé et futur de cette espèce. Enfin nous présenterons quelques idées pour des recherches futures.

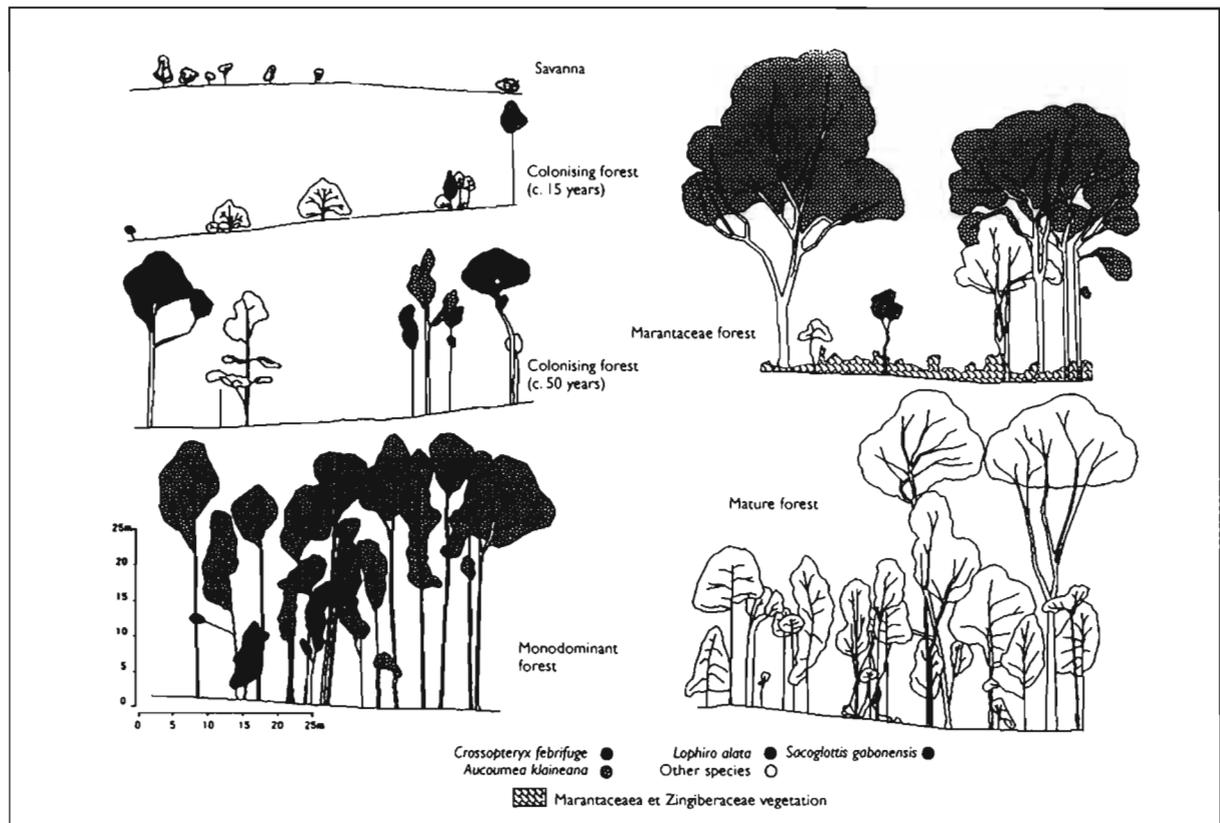
### **Écologie de *Aucoumea klaineana* et implications pour l'environnement.**

White (sous presse) a mis en évidence une succession de plusieurs types de formations forestières à la suite de la colonisation de la savane dans la réserve de la Lopé. Une caractéristique importante de cette colonisation est la domination précoce de trois espèces, *A. klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis*, et ultérieurement du développement d'une forêt plus hétérogène dans laquelle ces espèces sont rares. La succession commence lorsque la savane est protégée des feux durant la saison sèche annuelle. Étant donné que la majorité des feux de savane sont allumés par les hommes (cf. données

inédites de la SEG), cela requiert d'un changement dans la démographie humaine ou de comportement. Si régulièrement il n'y a plus de feux à chaque saison sèche, un certain nombre d'espèces forestières sont capables de s'installer et de se développer dans la savane. Une ou plus de ces trois espèces, *A. klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis*, sont généralement parmi ces colonisatrices précoces qui vont se développer pour constituer des peuplements serrés d'un type de « forêt monodominante ». Ultérieurement, lorsqu'un grand nombre de ces arbres pionniers mourront, un dense sous-bois dominé par des espèces de grandes herbacées appartenant aux Marantaceae et Zingiberaceae va se développer, constituant un type de « forêt à Marantaceae » avec une structure caractéristique formée d'une canopée supérieure plus ou moins continue et avec une faible densité d'arbres du sous-étage, donnant à cette forêt un aspect ouvert (Koechlin, 1964 ; Letouzey, 1968 ; De Foresta, 1990 ; White *et al.*, 1995). Les arbres pionniers installés initialement sont dominants dans la canopée de la forêt à Marantaceae, principalement *A. klaineana*, mais ils n'arrivent pas à se régénérer (voir plus loin). De cette manière ils sont progressivement remplacés par d'autres espèces qui supportent l'ombre durant leur régénération et qui constituent une « forêt mixte à Marantaceae ». Il y a alors dans ce type de forêt un accroissement graduel de la diversité spécifique, particulièrement dans le sous-étage, conduisant à une diminution de la lumière ce qui entraîne aussi une diminution de la densité des Marantaceae et Zingiberaceae avec

Espèces	Densité (tiges ha <sup>-1</sup> )					
	Sav.	Col.	Mono.	Marant.	Mixte	Mature
MARANTACEAE						
<i>Haumania liebrechtsiana</i>	0	0	100	30,300	32,450	3,364
<i>Megaphrynium</i> spp.	0	145	18,250	10,650	23,900	0
<i>Hypselodelphis violacea</i>	0	0	600	2,350	1,800	121
ZINGIBERACEAE						
<i>Aframomum</i> spp.	0	5,125	2,300	550	650	15
<i>Renealmia</i> spp.	0	95	1,650	50	0	106

**Tableau 2** Densités des espèces de Marantaceae et Zingiberaceae dans les cinq types majeurs de la végétation de la Lopé. Toutes les tiges d'espèces de Marantaceae ou Zingiberaceae ont été comptées dans dix petites parcelles d'1m<sup>2</sup> établies au hasard dans les parcelles d'étude de 40 x 20 m. Les données pour la forêt mature ont été enregistrées sur des parcelles (6601 m<sup>2</sup>) positionnées le long de trois transects de 5 km (voir White *et al.*, 1995) (Sav.= Savane; Col.= forêt de Colonisation; Mono.= forêt Monodominante; Marant.= forêt à Marantaceae; Mixte= forêt Mixte; Mature= forêt Mature)



**Figure 2** Profil des diagrammes montrant les stades successifs de la végétation de la savanne à la forêt mature.

une végétation plus éparse dans ce sous-étage. Cette dernière caractéristique est typique de la « forêt mature ».

Ces changements sont présentés sur les Tableaux 1 et 2 et illustrés sur la Figure 2. Le Tableau 1 présente aussi les valeurs actuelles du  $\delta^{13}\text{C}$  de la surface des sols situés dans les parcelles qui ont été utilisées pour décrire les différents types de végétation. La savane fournit régulièrement des valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  < 17 ‰; la forêt colonisatrice qui peut avoir entre 25 et 75 % de couverture de Gramineae donne des valeurs comprises entre 20 ‰ et 27 ‰; des types forestiers plus vieux donnent des valeurs > 27 ‰. La Figure 3 montre comment la distribution des classes des diamètres d'*A. klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* varie avec les stades de la succession. La Figure 4 présente une carte de végétation pour un secteur où les cinq principaux types de cette succession se rencontrent. Un transect de 5 km de long a été disposé en travers du secteur d'étude et tous les *A. klaineana* ayant un diamètre égal ou supérieur à 70 cm

à hauteur de poitrine (hdp) ont été comptés dans une bande large de 50 m. La Figure 5 montre la relation entre la densité des *A. klaineana* et la variation de l'altitude ainsi que les types de végétation. Six transects plus courts ont été placés à travers plusieurs écotones du même secteur, cartographiés et toutes les plantules et arbustes < 5 cm (hdp) ont été comptés dans une bande large de 5 m. Pour *A. klaineana* la densité des plantules dans une forêt à Marantaceae était de 59 ha<sup>-1</sup>, comparée à 1 808 ha<sup>-1</sup> dans un type de végétation plus jeune, illustrant la faible régénération de l'okoumé en forêt, comme cela a été montré avec des données concernant la distribution des classes de diamètre. Dans le transect de 5 km et sur une bande large de 5 m en forêt mature, les plantules et les arbustes de *A. klaineana* sont absents.

À la Lopé, les forêts à Marantaceae s'étendent par place sur plus de 20 km depuis la limite avec la savane et au-delà elles sont remplacées par des forêts matures caractérisées par un accroissement de la diversité des

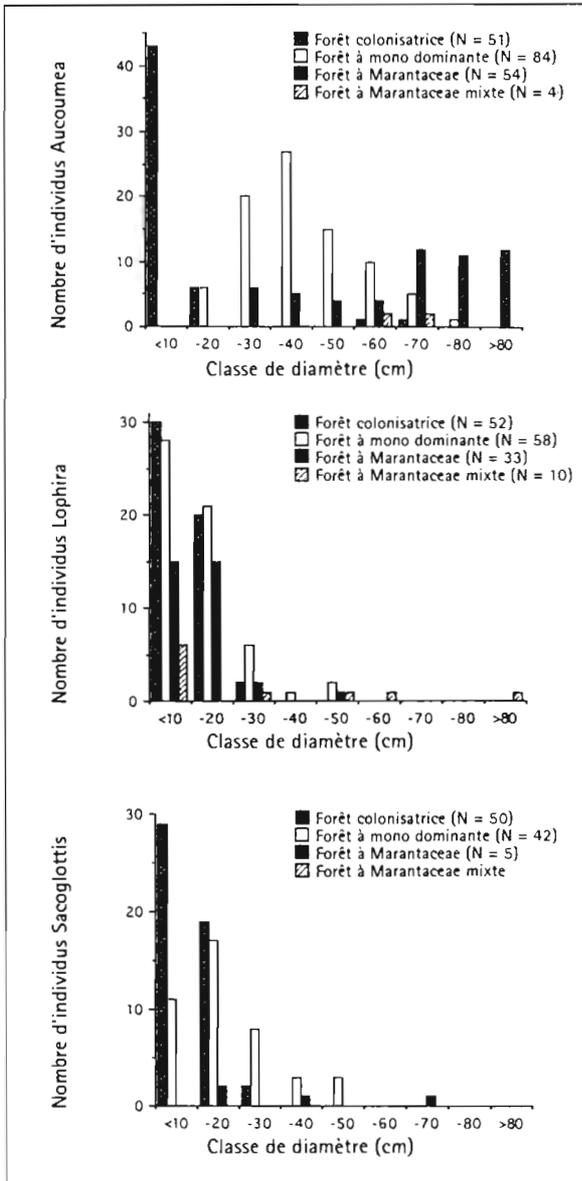


Figure 3 Distribution des arbres *Aucoumea klaineana*, *Lophira alata* et *Sacoglottis gabonensis* par classe de diamètre relevés dans des parcelles situées dans les différentes formations végétales.

espèces et de la complexité structurale, en même temps que décroît la densité des herbacées appartenant aux Marantaceae et Zingiberaceae. Dans la partie occidentale de la réserve de la Lopé et à 20 km au sud de l'interface forêt-savane, Oslisly et Dechamps (1994) ont mis en évidence des traces de feux sous la forme de pivots racinaires calcinés qui ont été datés de 1400-1500 BP. Ceux-ci étaient étroitement associés avec des restes de structures de réduction du fer datant de la même période, indiquant que ces feux étaient d'origine humaine. Deux espèces d'arbres ont été identifiées à partir des charbons, *Sapium ellipticum* et *Erythroxylum* sp., espèces typiques de l'actuelle mosaïque forêt-savane. Ces identifications confirment notre théorie suivant laquelle les savanes s'étendaient beaucoup plus au sud à cette époque.

S'il en est ainsi, il doit exister une période entre cette époque et l'actuelle lorsque les feux de savane étaient absents ou rares, ayant alors permis à la forêt de transgresser de plus de 20 km sur la savane. Cela aurait été

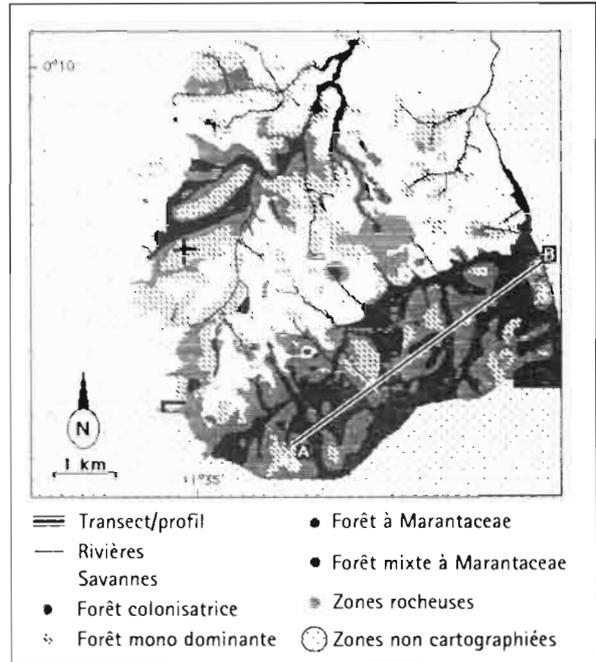


Figure 4 Carte de végétation du front de contact forêt/savane dans le nord de la réserve de la Lopé (voir Fig. 1 pour la localisation de la zone).

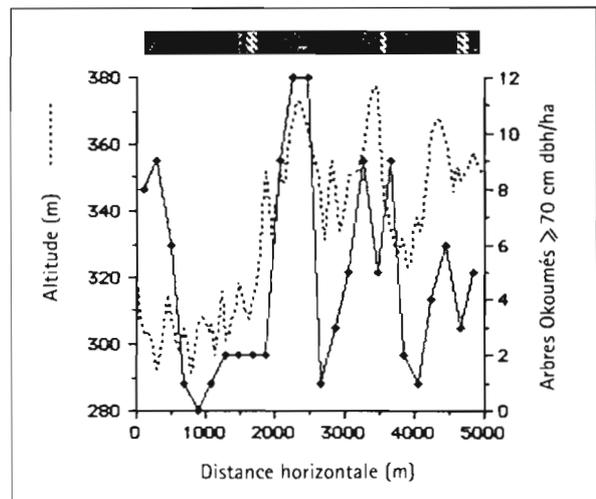


Figure 5 Relations entre l'altitude, le type de végétation et la densité d'*Aucoumea klaineana* sur le transect AB de la figure 4.

improbable si des populations humaines avaient continué de vivre dans la région, étant donné qu'elles auraient brûlé régulièrement les savanes. Concernant la présence de populations humaines dans la vallée de l'Ogooué et pour le secteur de la Lopé, des données existent pour faire remonter cette présence à au moins 350 000 ans (Oslisly et Peyrot, 1992). Les hommes de l'Age de la pierre vivaient probablement dans une mosaïque de forêt-savane, construisant leurs villages au sommet des collines ; plus récemment les hommes de l'Age du fer ancien (2500-1500 BP) ont aussi habité à la Lopé (Oslisly, 1993). Cependant Oslisly (1993, 1995, 1998) a mis en évidence une disparition de la population entre 1400-800 BP. En effet il y a à la Lopé de nombreux restes archéologiques datés avant et après cette période, mais aucune trace d'activités humaines n'a été datée de cette période dans la région centrale du Gabon. Une telle disparition de la population ayant coïncidé avec une

période relativement humide (Maley, 1992 ; Oslisly et White, dans ce volume), peut avoir permis à la forêt d'avancer rapidement dans la savane à partir de ses limites méridionales d'alors. Ce scénario de l'influence de l'homme et des changements climatiques suggère qu'une grande partie de la végétation du nord et de l'ouest de la réserve de la Lopé a conservé une couverture de savane depuis 8 à 9 000 ans jusque vers 1500 ans BP, et que la colonisation de ces savanes a commencé seulement avec le déclin de la présence de l'homme. Le secteur colonisé durant l'absence de l'homme est délimité aujourd'hui par la répartition des forêts à Marantaceae. La Figure 6 présente une carte simplifiée de la végétation de la réserve de la Lopé basée sur l'interprétation de photographies aériennes et d'images radar qui montrent la répartition des savanes, des types de forêts jeunes (combinant les types monodominants, à Marantaceae et mixtes) et de forêts matures. Cette figure montre clairement qu'une grande partie de la réserve de la Lopé est composée de types forestiers relativement jeunes qui étaient probablement des savanes dans un passé récent. Actuellement ces forêts supportent la plus forte biomasse de mammifères de n'importe quelle forêt dense (White, 1994) et contiennent des espèces d'arbres très communs, comme *Cola lizae* N. Hallé 1987 et *Dialium lopense* Breteler 1994, ; ces espèces ont été décrites très récemment et chacune semble avoir une distribution extrêmement limitée (Tutin *et al.*, 1994 ; White et Abernethy, 1996).

L'avance rapide de la forêt sur la savane à des époques relativement récentes est pour beaucoup dans la composition actuelle de la végétation du nord de la réserve de la Lopé. Cependant pour comprendre complètement l'aspect en mosaïque de la végétation actuelle, il est nécessaire de pouvoir reconstruire les changements les plus anciens. Nous savons que la présence de savane a été datée bien avant la phase de disparition de la population *ca* 1400 BP. La question est de savoir si tout le paysage était alors couvert de savanes, ou bien existaient-ils aussi des îlots forestiers ?

Des données sur la végétation actuelle suggèrent une présence parcimonieuse de forêts. Dans certaines galeries forestières incluses dans les savanes actuelles, la végétation est dominée par des arbres de la famille des Caesalpiniaceae comme *Anthonotha macrophylla*, *Aphanocalyx djumaensis*, *Baikiaea insignis*, *Berlinia auriculata*, *B.berlinia bracteosa*, *Cryptosephalum staudtii*, *Gilbertiodendron grandistipulatum*, *Hymenostegia klaineana*, *Julbernardia brieyi*, *Julbernardia seretii*, *Neochevalierodendron stephanii*, *Pellegriniodendron biphylum*, *Tessmannia dewildemanni*, *Tetraberlinia bifoliolata*. La surface basale de ces Caesalpiniaceae correspond à environ 55 % de celle de tous les arbres présents (White, inédit). Ces arbres ont des graines qui se dispersent par balistique, c'est à dire grâce à la déhiscence des gousses qui projettent violemment les graines à quelques dizaines de mètres. De ce fait, ces arbres sont lents à recoloniser les secteurs qui ont été déforestés, c'est pourquoi au Gabon ils sont considérés comme des indicateurs de forêts anciennes (Rietkerk *et al.*, 1995).

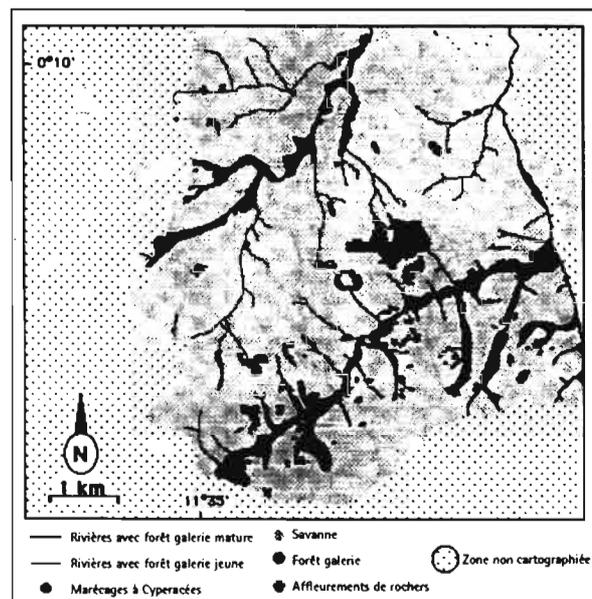
Afin de tester l'hypothèse selon laquelle les galeries

Profondeur (cm)	$\delta^{13}\text{C}$ ‰
0	30,5
10	27,8
20	27,6
*30	26,9
40	28,1
50	27,6
100	27,6
**140	25,4

**Tableau 3** Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  d'une galerie forestière.

\* Noix de palme et charbons de bois entre - 20 et - 30 cm indiquant une perturbation anthropique

\*\* Présence d'un dépôt de terrasse alluviale entre 120-150 cm. Le toit d'une terrasse dans une galerie forestière voisine a été daté de  $1920 \pm 40$  BP (Gif 9961). Les valeurs  $\delta^{13}\text{C}$  à l'intérieur de la terrasse correspondent à des valeurs de forêt de colonisation, laissant suggérer ainsi que la végétation régionale était grandement ouverte lors de la péjoration climatique de 3000-2000 BP.



**Figure 6** Carte de végétation de la zone d'étude dans la réserve de la Lopé : situation à 1500 ans BP.

forestières existaient déjà lorsque la région était dominée par les savanes, un profil de sol a été creusé dans une galerie apparemment ancienne, située près du site Lopé 2, dans lequel des échantillons pour une étude du  $\delta^{13}\text{C}$  ont été prélevés jusqu'à une profondeur de 300 cm, en recoupant un dépôt de terrasse alluviale entre 115-155 cm. Les valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  (Tableau 3) des échantillons prélevés jusqu'au dépôt de terrasse correspondent à une végétation forestière. Par contre la valeur du  $\delta^{13}\text{C}$  de l'échantillon prélevé dans la terrasse correspond à celle d'une forêt colonisatrice, ce qui indique que la couverture forestière avait régressé durant la phase érosive liée à la formation de la terrasse (le toit d'une terrasse alluviale d'une galerie voisine a été daté de  $1920 \pm 40$  BP). La phase érosive qui s'est achevée vers 2000 BP a été en fait très généralisée en Afrique centrale atlantique où elle a été associée à un important recul du domaine forestier qui a débuté vers 2800 BP (Maley, 1992, 1997). Ces deux phénomènes ont été causés par un climat relativement aride déterminé probablement par une saison sèche annuelle nettement plus longue que l'actuelle (Maley et Brenac, 1998). Des

Taxons	40 cm		60 cm		80 cm		100 cm		120 cm	
	N°	%	N°	%	N°	%	N°	%	N°	%
ENDOMMAGÉS	84	–	31	–	39	–	24	–	13	–
SPORES										
Monolete spp,	328	–	86	–	398	–	166	–	178	–
Trilete spp,	25	–	10	–	79	–	16	–	46	–
ANGIOSPERMES										
Gramineae	33	22,7	17	15,3	27	27,2	49	44,5	58	46,0
Cyperaceae	73	50,3	70	63,0	61	61,6	45	40,9	35	27,7
Compositae	9	6,2	11	9,9	1	1,0	3	2,7	1	0,8
<i>Alchornea</i>	5	3,4	6	5,4	5	5,0	10	9,0	13	10,3
<i>Elaeis guineensis</i>	14	9,6	–	–	–	2	2,0	–	2	1,5
<i>Triumfetta</i>	3	2,0	3	2,7	–	–	–	–	8	6,3
<i>Sesbania</i>	1	0,6	–	–	–	–	–	–	–	–
Acanthaceae	1	0,6	–	–	–	1	1,0	–	–	–
<i>Macaranga</i>	1	0,6	–	–	–	–	–	–	2	1,5
<i>Uapaca</i>	2	1,3	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Bridelia</i>	1	0,6	1	0,9	–	–	–	–	–	–
<i>Plagiostyles</i>	1	0,6	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tetrorchidium</i>	1	0,6	–	–	–	–	–	–	2	1,5
<i>Borreria</i>	–	–	1	0,9	–	–	–	–	–	–
<i>Lemna</i>	–	–	1	0,9	–	–	–	–	–	–
<i>Mallotus</i>	–	–	1	0,9	–	–	–	–	–	–
<i>Crossopteryx</i>	–	–	–	–	1	1,0	1	0,9	–	–
<i>Cassia</i> type	–	–	–	–	1	1,0	–	–	–	–
<i>Indigofera</i>	–	–	–	–	–	–	1	0,9	1	0,8
<i>Rhynchosia</i>	–	–	–	–	–	–	1	0,9	3	2,3
Caryophyllaceae	–	–	–	–	–	–	–	–	1	0,8
TOTAL ENDOMMAGÉS (= T <sub>1</sub> )	498	–	207	–	576	–	292	–	350	–
Total spores	353	70,9	96	46,3	477	82,8	182	62,3	224	64,0
T <sub>1</sub> – SPORES (= T <sub>2</sub> )	145	–	111	–	99	–	110	–	126	–

**Tableau 4** Profil palynologique d'un marais situé en savane dans la réserve de la Lopé (les échantillons ont été prélevés à intervalles réguliers jusqu'à la *stone-line* et les profondeurs ont été mesurées depuis la surface. La matière organique à – 60 cm et à – 120 cm a été datée respectivement de 360 BP et 1810 BP (Oslisly et White dans ce volume). Le pourcentage des spores a été calculé en utilisant T<sub>1</sub> et celui des pollens (Angiospermes) avec T<sub>2</sub>.

valeurs du  $\delta^{13}\text{C}$  correspondant à un milieu forestier plus ouvert ont été mesurées sous la terrasse durant un temps non défini, avant de revenir à des valeurs nettement forestières vers la base du profil (à comparer au site Lopé 2, Oslisly et White dans ce volume).

Des analyses polliniques ont été aussi entreprises sur des sédiments tourbeux prélevés dans un talweg marécageux au milieu d'une petite savane actuelle, à environ 3 km au NE du site Lopé 2. La section étudiée correspond aux dépôts de la basse terrasse qui s'est accumulée après la phase érosive mentionnée ci-dessus et donc correspond aux deux derniers millénaires (Maley, 1992). Les spectres polliniques étaient dominés par les Gramineae et Cyperaceae (95 %) qui caractérisent la végétation des savanes et des marécages, avec toutefois des pourcentages de Gramineae plus élevés pour le niveau de base (45 %) daté de  $1810 \pm 70$  BP, que pour les niveaux supérieurs (15 % à 23 %) datés des 4 derniers siècles, qui indiquent une nette tendance à la diminution des savanes au profit des milieux forestiers (Tableau 4). Entre la base et le sommet du profil, on note un accroissement des pollens d'espèces pionnières caractéristiques de la mosaïque forêt-savane, tels que *Alchornea cordifolia*, *Elaeis guineensis*, *Macaranga*, *Tetrorchidium* et *Uapaca guineensis*. De ce fait le paysage au moment de la disparition de la population survenue vers 1400 BP était nettement dominé par la savane, mais avec quelques galeries forestières.

Pour reconstituer la végétation de la Lopé il y a environ 1400 ans, nous avons essayé une autre méthode qui a consisté d'abord à cartographier la répartition actuelle des Caesalpiniaceae arborées à dispersion balistique pour un petit secteur qui est délimité sur la Figure 1 et présenté plus en détail sur la Figure 4. En effet, vu les données polliniques ci-dessus, il est probable que vers 1400 BP ces arbres devaient être restreints à quelques galeries forestières le long des rivières les plus larges. Ensuite nous avons remonté en arrière les processus de la succession décrits plus haut et qui concernent les types cartographiés sur la Figure 4. De cette manière nous avons converti en savane toutes les forêts à Marantaceae et autres végétations pionnières, et en affleurements rocheux tous les secteurs avec des sols minces. La carte de paléo-végétation qui a ainsi été reconstituée, est présentée sur la Figure 6 ; elle montre que le paysage devait être alors dominé par la savane avec quelques galeries forestières subsistant le long des principales rivières. Cette carte permettrait aussi de conclure que des refuges forestiers ont pu survivre durant une longue période sous forme de galeries forestières dans la région de la Lopé, ce qui renforcerait l'hypothèse de Rietkerk, Ketner et De Wilde (1995) comme quoi les refuges forestiers en Afrique centrale atlantique auraient pu être plus dispersés qu'on le supposait auparavant. La Figure 7 présente pour la même période une carte simplifiée de paléo-végétation pour toute la réserve de la Lopé.

La mosaïque complexe des types de végétation présentée sur la Figure 4 suggère aussi que dans la région étudiée il y a eu plusieurs phases de colonisation qui ont probablement correspondu à des changements démographiques liés en particulier à des déplacements de villages. La période majeure d'extension forestière aurait ainsi pu débuter lors de la disparition des populations il y a environ 1 400 ans. A cette époque les espèces forestières pionnières limitées aux galeries forestières se seraient alors répandues dans les savanes environnantes, créant les différents types de forêts à Marantaceae qui dominent actuellement (Figure 4). Lorsque les populations de type moderne arrivèrent il y a environ 800 ans,

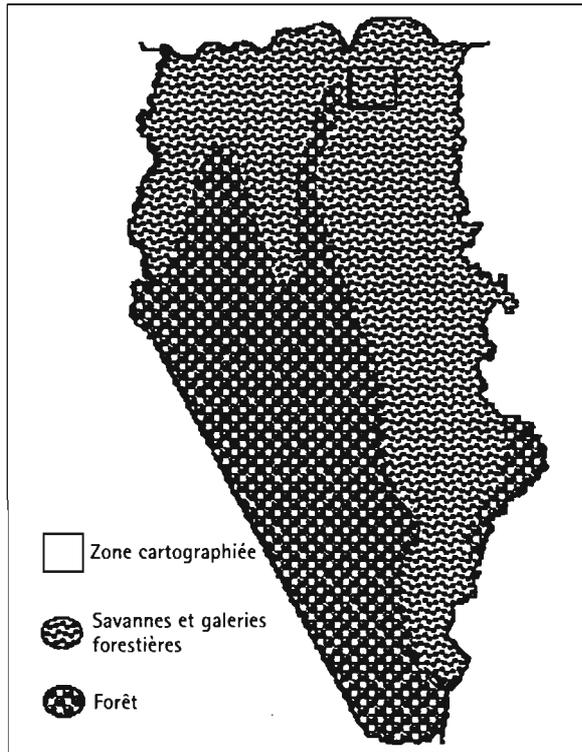


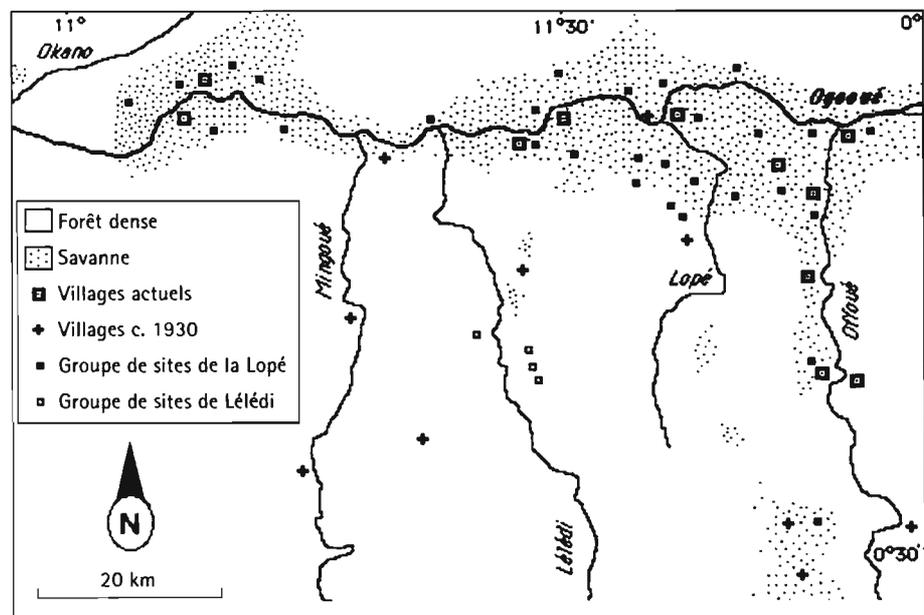
Figure 7 Carte simplifiée de l'état de la végétation dans la réserve de la Lopé, il y a 1 500 ans.

les feux de savane augmentèrent en fréquence et un nouvel équilibre entre les forêts et les savanes subsistantes se serait établi. Depuis cette date, la colonisation des savanes par la forêt s'est produite seulement dans les savanes qui n'étaient pas brûlées par les hommes. Les larges étendues actuelles de forêts de type monodominant (Figure 4) correspondent probablement aux déplacements forcés des villages de l'intérieur de la région vers les routes et rivières principales, décrété par le pouvoir colonial français vers le début du siècle (voir Pourtier, 1989). A la Lopé il en serait résulté une diminution de la fréquence des feux dans les secteurs éloignés du fleuve Ogooué et de son affluent l'Offoué près desquels les villages se sont réinstallés. En étudiant des profils pédologiques de la transition forêt-savane associés à des mesures du  $\delta^{13}\text{C}$  et à des datations au radiocarbone des charbons de bois, nous espérons être capable ultérieurement de reconstituer avec plus de détails l'évolution de cet écotone depuis 1 500 ans.

Avec le modèle des changements climatiques et de la démographie humaine, nous pouvons ainsi expliquer la distribution de l'okoumé dans la partie nord de la Lopé. Cependant cet arbre est commun mais moins dominant au-delà des limites actuelles de la forêt à Marantaceae, dans des secteurs qui étaient probablement couverts de forêt bien avant la disparition des populations survenue vers 1400 BP (Reitsma, 1988 ; White, 1992) (Tableau 5). Cela semble contradictoire avec les données précédentes qui montrent que l'okoumé ne se régénère pas en forêt.

Afin d'expliquer ce problème nous nous sommes encore tournés vers l'archéologie du dernier millénaire. Au début du siècle, avant que les villages ne soient déplacés de l'intérieur du pays, il y avait de nombreux villages dans les forêts de la réserve de la Lopé (Figure 8). Après l'abandon de ces villages, leur emplacement fut probablement colonisé par des peuplements d'okoumé (Aubréville, 1951 ; Brunck *et al.*, 1990 ; Rivière, 1992). Récemment dans des forêts mixtes à Marantaceae nous avons découvert le long de routes forestières des restes

Figure 8 Répartition des occupations humaines connues dans la moyenne vallée de l'Ogooué et la moitié nord de la réserve de la Lopé pour les 800 dernières années. Les villages connus dès 1930 ont été positionnés à partir des anciennes cartes coloniales. Les sites de tradition Lopé ont entre 100 et 800 ans d'âge et les sites de tradition Lélédi sont datés entre 200 et 700 ans (Oslisly, 1998).



étendus d'anciens villages avec des traces de métallurgie. Des charbons prélevés dans deux sites présentant des restes de structures de réduction du fer ont été datés de  $210 \pm 40$  BP (Gif 9963) et de  $410 \pm 45$  BP (Gif 9964). Deux profils  $\delta^{13}\text{C}$  ont montré des valeurs forestières jusqu'à la « stone-line », montrant que ces habitats se trouvaient dans un milieu forestier. Des explorations préliminaires suggèrent qu'il y a eu de nombreux villages de l'Age du fer situés en majorité sur les lignes de crête de la réserve. Des explorations effectuées plus au sud ont repéré des sites d'habitations plus anciens datés de  $1780 \pm 70$  (Gif 9965) et  $1760 \pm 40$  BP (Gif 9968), en association avec d'importants restes de charbons de bois, ce qui suggère soit une intense activité de réduction du fer ou soit que ces gens pratiquaient une agriculture sur brûlis. Des études anthracologiques sont en cours pour étudier cette question.

Tous les arbres ayant un diamètre égal ou supérieur à 10 cm (hdp) ont été déterminés et comptés pour trois transects longs de 5 km sur 5 m de large, ainsi qu'une parcelle carrée d'un hectare (Reitsma, 1988). La Figure 9 présente la distribution des classes de diamètre de tous les okoumés comptés dans ce grand échantillon. Aucun arbre inférieur à 10 cm ni aucune plantule n'ont été observés. Il n'y a apparemment aucune régénération entre les classes de 0 à 30 cm, ce qui correspond probablement au derniers 100 à 150 ans, confirmant ainsi l'absence noté plus haut de la régénération de l'okoumé en forêt mature.

De ce fait nous avons affaire à une espèce dont le développement est étroitement lié aux phases climatiques qui ont permis aux espèces forestières de coloniser la savane et aussi à la capacité des hommes de brûler les savanes et d'éclaircir des parcelles de forêt pour l'agriculture, cette dernière activité depuis probablement le début de l'Age du Fer, c'est à dire à la Lopé depuis environ 2400 ans BP. Avant que les hommes commencent à couper des parcelles en forêt pour l'agriculture, la régénération de l'okoumé était probablement dépendante de la transgression de la limite forêt-savane durant les périodes pendant lesquelles les feux de savane étaient absents, corrélées avec les changements de démographie humaine. Lorsque la limite forêt-savane reculait ou restait stable durant de longues périodes, il est probable que les densités de l'okoumé ont décliné fortement ; il ne serait pas surprenant que cette espèce ait disparu de certaines parties de son aire durant ces époques. On ne sait pas pour l'instant si son aire actuelle limitée surtout au Gabon est due principalement à une seule période d'expansion forestière en savane, survenue peut-être durant le hiatus du peuplement humain exposé par Oslisly (1993, 1995, 1998), ou à une série de fragmentations et d'expansions (diverses données présentées récemment par Muloko *et al.*, à paraître, sont en faveur de la seconde hypothèse). Lorsque des informations plus détaillées seront obtenues sur la distribution et la densité des peuplements humains pour différentes périodes du passé dans la région de la Lopé, nous serons davantage

Espèces	Familles	Surface terrière ( $\text{m}^2\text{ha}^{-1}$ )					Densité (pieds $\text{ha}^{-1}$ )				
		Sites: A	B	C	D	E	A	B	C	D	E
<i>Aucoumea klaineana</i>	Burseraceae	<b>8,16</b>	<b>8,27</b>	<b>3,53</b>	<b>3,22</b>	<b>3,94</b>	24,0	36,8	6,4	5,6	8,4
<i>Cola fizeae</i>	Sterculiaceae	<b>3,59</b>	<b>3,20</b>	—	—	0,13	72,4	79,2	—	—	2,8
<i>Pentadethra macrophylla</i>	Mimosaceae	<b>1,42</b>	1,77	0,74	<b>1,36</b>	<b>1,89</b>	5,6	8,8	4,0	2,8	6,4
<i>Dacryodes buettneri</i>	Burseraceae	<b>1,39</b>	<b>1,53</b>	<b>4,80</b>	<b>2,47</b>	<b>1,54</b>	3,2	7,2	11,6	11,6	3,6
<i>Pentaclethra eetveldeana</i>	Mimosaceae	<b>1,38</b>	<b>1,25</b>	0,68	0,13	0,29	5,6	6,8	2,4	0,4	1,6
<i>Lophira alata</i>	Ochnaceae	<b>1,29</b>	<b>2,82</b>	—	—	—	24,4	30,0	—	—	—
<i>Hylodendron gabunense</i>	Caesalpiniaceae	<b>0,96</b>	0,56	—	—	0,32	2,4	3,6	—	—	1,6
<i>Ganophyllum giganteum</i>	Sapindaceae	<b>0,90</b>	0,53	—	—	—	1,2	1,2	—	—	—
<i>Pycnanthus angolensis</i>	Myristicaceae	<b>0,74</b>	0,39	0,53	0,36	0,07	1,6	1,2	1,2	0,8	0,4
<i>Irvingia gabonensis</i>	Irvingiaceae	<b>0,59</b>	0,17	0,23	0,44	0,15	1,6	2,8	2,4	6,8	2,4
<i>Klainedoxa gabonensis</i>	Irvingiaceae	0,43	<b>1,08</b>	0,34	0,42	0,68	4,0	11,2	2,0	4,4	2,4
<i>Xylopia quintasii</i>	Annonaceae	0,32	<b>0,98</b>	0,05	0,08	0,19	15,6	38,4	2,0	2,4	8,0
<i>Diospyros polystemon</i>	Ebenaceae	0,12	<b>0,69</b>	0,06	0,28	0,17	15,2	10,8	1,2	2,4	3,2
<i>Scottellia conacea</i>	Flacourtiaceae	0,06	<b>0,62</b>	—	—	0,01	3,2	9,2	—	—	0,4
<i>Scyphocephalum ochocoa</i>	Myristicaceae	—	0,23	<b>3,35</b>	<b>0,42</b>	<b>1,19</b>	—	0,4	9,2	1,2	3,6
<i>Coula edulis</i>	Olacaceae	—	—	<b>2,10</b>	<b>2,59</b>	<b>1,40</b>	—	—	17,6	9,2	9,2
<i>Augouardia letestui</i>	Caesalpiniaceae	—	—	<b>1,67</b>	<b>1,45</b>	0,71	—	—	16,0	13,6	8,0
<i>Sindoropsis le-testui</i>	Caesalpiniaceae	—	—	<b>1,64</b>	<b>1,17</b>	0,58	—	—	4,8	1,2	1,2
<i>Strombosiopsis tetrandra</i>	Olacaceae	—	0,38	<b>1,45</b>	0,68	<b>1,19</b>	—	2,0	20,0	8,0	18,8
<i>Strombosia zenkeri</i>	Olacaceae	—	—	<b>1,38</b>	0,04	0,24	—	—	27,2	0,4	8,0
<i>Santina trimera</i>	Burseraceae	—	0,06	<b>1,30</b>	<b>3,06</b>	<b>2,57</b>	—	0,4	21,6	57,2	47,6
<i>Cyficodiscus gabonensis</i>	Mimosaceae	—	—	<b>0,92</b>	—	—	—	—	0,8	0,0	—
<i>Sacoglottis gabonensis</i>	Humiriaceae	—	0,03	—	<b>1,80</b>	—	—	0,8	—	2,4	—
<i>Conceveiba africana</i>	Euphorbiaceae	—	—	—	<b>0,93</b>	<b>1,78</b>	—	—	—	41,2	83,2
<i>Desbordesia glaucescens</i>	Irvingiaceae	0,41	0,24	0,42	<b>0,79</b>	<b>0,94</b>	1,2	2,0	4,8	8,8	6,0
<i>Staudtia gabonensis</i>	Myristicaceae	—	—	0,21	0,50	<b>1,34</b>	—	—	2,0	2,4	7,2
<i>Staudtia kamerunensis</i>	Myristicaceae	—	—	—	0,25	<b>1,17</b>	—	—	—	0,4	8,4
TOTAL	—	28,6	32,7	39,9	33,2	38,3	305	412	388	381	464
Les 10 premiers du % total	—	71,5	67,9	55,4	56,8	47,1	—	—	—	—	—

**Tableau 5** Espèces d'arbres et de lianes d'un dhp  $\geq 10$  cm classées dans les dix premières par surface terrière sur au moins un transect (un transect de 5 km a été établi sur chaque site et tous les arbres et lianes d'un dhp  $\geq 10$  cm ont été mesurés et identifiés. Les sites A et B sont localisés dans des forêts monodominantes et à Marantaceae et les sites C et D dans la forêt mature. Les valeurs en gras correspondent aux espèces classées dans les dix premières par surface terrière).

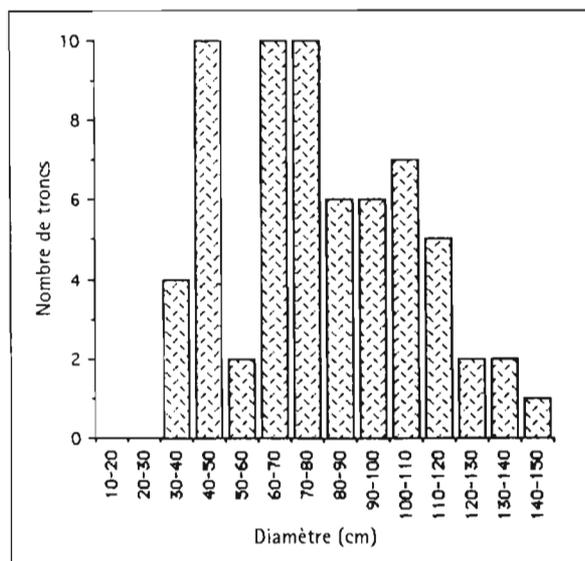


Figure 9 Classement des diamètres des troncs d'*Aucoumea klaineana* dans une parcelle de 8,5 ha située dans une forêt mature de la réserve de la Lopé.

capables d'estimer l'importance relative de la colonisation des savanes et de l'agriculture par rapport aux densités des arbres pionniers comme l'okoumé.

L'expansion forestière en savane est actuellement plutôt rare au Gabon (un tel phénomène a été décrit récemment dans les savanes côtières du secteur de Wonga-Wongué, Nasi, 1997). Étant donné que peu de villages utilisent en forêt des pratiques de culture itinérante, il se pourrait que l'okoumé soit entré dans une période de déclin. Cela conduit à proposer plusieurs directions de recherche, à la fois concernant les conditions de son exploitation mais aussi de la conservation des peuplements d'okoumés au Gabon, et sur le rôle que l'okoumé peut jouer en nous donnant un aperçu sur les relations qui existeraient entre l'expansion forestière et les phénomènes de spéciation dans l'écosystème de la forêt dense humide.

Lorsqu'on examine d'abord le futur de l'industrie d'exploitation de l'okoumé au Gabon, on découvre une image inquiétante concernant la coupe des gros individus (>70 cm hdp) et l'absence de régénération en forêt. Une enquête sur trois points montre comment cela peut affecter le futur de l'okoumé au Gabon. En premier et surtout, on doit se demander si une coupe aussi rapide des arbres pourrait faire craindre pour la survivance à court terme de l'espèce ? Actuellement, l'exploitation forestière présente une intensité plutôt faible (Wilks, 1990 ; White, 1994) ce qui rend improbable qu'elle puisse d'une manière significative accroître le déclin naturel de la densité des okoumés qui semble actuellement en cours. Cependant, ces deux effets se cumulant, il serait nécessaire de contrôler le déclin général des populations d'okoumés. La disparition des arbres donnant des fruits vers la limite forêt-savane devrait sérieusement diminuer la capacité de l'okoumé à former de nouveaux peuplements pionniers (Rivière, 1992), ce qui à son tour diminuerait la capacité transgressive de la forêt en modifiant les processus dynamiques à l'interface forêt-savane.

Deuxièmement il semble que la forte mortalité des gros okoumés causée par l'exploitation forestière devrait être une puissante force sélective qui aurait des conséquences importantes si la disparition de tous les arbres exploitables entraînait une altération du profil génétique de la population survivante. La coupe sélective de tous les gros individus bien formés pourrait conduire pour les générations futures à des arbres plus petits et tordus, impropres à une exploitation. Des données en ce sens ont été recueillies pour les forêts d'acajou d'Amérique du Sud qui ont été exploitées depuis longtemps (Styles et Khosala, 1976). Si des modifications génétiques causées par une exploitation sélective peuvent entraîner des changements dans l'aspect de l'okoumé, cela pourrait aussi affecter la biologie, par exemple la phénologie, la résistance aux maladies ou sa capacité pionnière, ce qui aurait finalement des conséquences sérieuses pour la survivance de l'espèce.

Des techniques de biologie moléculaire donnent actuellement des moyens pour évaluer les relations génétiques entre les plantes au niveau individuel ou de population (Shaw, 1988 ; Avise, 1994). La connaissance de ces relations génétiques peut être utilisée pour tester des théories dans plusieurs domaines de la biologie des populations comme l'ancienneté des forêts (Ferris *et al.*, 1993, 1995), la dispersion des populations, les avantages sélectifs des pionniers (Ziehe et Müller-Starck, 1991), la parenté des peuplements monospécifiques (Nybom et Rogstad, 1990) et la taxonomie d'espèces ou de populations nouvelles. Des isozymes et des marqueurs génétiques extraits de l'ADN venant d'échantillons de graines et de feuilles collectés dans des sites exploités et non exploités, et pendant des opérations de coupe, pourraient fournir des informations sur la perte de variation, ou sur l'altération des fréquences d'allèles dans les peuplements exploités du Gabon. En même temps que la collecte simultanée de données phénologiques et phénotypiques, une détermination des effets sélectifs des méthodes actuelles de l'exploitation des okoumés pourrait être établie à la fois pour les caractères génotypiques et quantitatifs. Les données résultantes pourraient fournir des informations afin d'organiser correctement l'exploitation sur le long terme concernant les pratiques actuelles d'abattage au Gabon. Même si le nombre d'arbres effectivement coupés reste inchangé, on pourrait prouver que le choix de ceux qui sont coupés et l'emplacement de ceux qui restent peuvent être très importants pour la démographie des générations suivantes.

L'okoumé peut être utilisé aussi comme point de départ et comme modèle pour des recherches plus théoriques sur l'histoire de la forêt, ce qui pourrait avoir ensuite une influence pour conduire l'exploitation forestière de la région. La question de où et quand *A. klaineana* a évolué, quelle espèce est la plus proche, et si son aire actuelle reflète une phase ou une série de phases antérieures d'expansion forestière à partir de refuges, peut être également appliquée à d'autres espèces d'arbres endémiques du Gabon central, telles que *Cola lizae* Hallé 1987 (Sterculiaceae) ou *Dialium lopense* Breteler 1994 (Caesalpinioideae). Des cartes phytogéographiques de plusieurs espèces peuvent conduire à une meilleure

connaissance de l'expansion à partir d'anciens refuges (Maley, 1987 ; Sosef, 1994 ; Rietkerk *et al.*, 1995), mais aussi sur les potentialités de l'expansion et de la recolonisation à partir d'îlots forestiers actuels en d'autres points du globe. Des informations sur l'histoire de l'évolution et sur les phases de colonisation ancienne sont difficiles à obtenir par les méthodes écologiques conventionnelles, mais la comparaison des distances génétiques et de la divergence de plusieurs séquences entre les espèces mentionnées ci-dessus et les espèces taxonomiquement les plus proches pourraient élucider le temps écoulé durant leur divergence et, avec un échantillonnage plus large, la position géographique des populations ancestrales et des refuges éventuels (Ferris *et al.*, 1993 ; Hewitt, 1993). De telles recherches devraient être conduites en parallèle avec des études des paléoenvironnements quaternaires, en particulier par l'analyse des pollens fossiles extraits des sédiments de carottes lacustres comme par exemple les travaux effectués dans l'Ouest Cameroun au lac Barombi Mbo (Maley et Brenac, 1998).

La relation génétique entre des populations actuelles qui sont distribuées par paquets dans des peuplements pionniers, pourra donner des informations sur le cheminement suivi par des colonisations anciennes, mais aussi sur la capacité des graines d'okoumé à se disperser et le rôle de la dispersion des pollens par certains animaux qui permet des échanges entre populations (Slatkin, 1981, 1985). Quantifier les flux géniques entre populations apporte des connaissances importantes non seulement pour la conservation des arbres en milieu naturel mais aussi pour estimer la taille minimum des populations nécessaire à leur conservation (Soulé, 1987), ce qui peut donner des informations sur le comportement de populations situées dans un secteur géographiquement limité, comme pour l'écotone forêt-savane, avec une reproduction confinée favorisant des différenciations génétiques qui conduisent à la spéciation.

L'utilisation des outils d'analyse maintenant disponibles en biologie moléculaire devrait nous permettre de poursuivre le travail commencé avec les recherches archéologiques, palynologiques et écologiques. Concernant l'histoire de l'évolution de l'okoumé, l'approche combinée de plusieurs disciplines nous a permis d'une part d'examiner l'influence qui a pu être exercée par des populations humaines, animales et végétales, et d'autre part de reconstituer l'impact de chacune d'elles au cours du temps. La prise en compte des différents facteurs qui ont influencé l'histoire des populations d'okoumé, devrait permettre de comprendre comment ces populations pourront répondre aux conditions de l'environnement actuel et comment ensuite la démographie de cet arbre pionnier pourra influencer les caractéristiques de l'écotone forêt-savane.

## Remerciements

Le travail de terrain a été financé par The Wildlife Conservation Society, le Centre International de Recherches Médicales de Franceville et le programme ECOFAC de l'Union Européenne (DG VIII) et géré par AGRECO-GEIE. Jean Hubert Eyi-Mbeng, Directeur de

la Faune et de la Chasse au Ministère des Eaux et Forêts et Alphonse Mackanga-Missandzou, chef de brigade à la Lopé ont donné un support enthousiaste durant nos travaux dans la réserve. David Harris, Gordon McPherson, Caroline Tutin, Frank White, Chris Wilks et Liz Williamson nous ont aidé pour les déterminations botaniques ; nous remercions aussi Joachim Dibakou, Edmond Dimoto, Jean-Toussaint Dikangadissi, Rebecca Ham, Karen MacDonald, Alphonse Mackanga-Missandzou, Daniel Mala, Francis Nzinga, Richard Parnell, Claude Passilende, Liz Rogers, André Siniboure, Ben Voysey, Chris Wilks, Liz Williamson et particulièrement Caroline Tutin et Michel Fernandez pour leur aide sur le terrain.

## Bibliographie

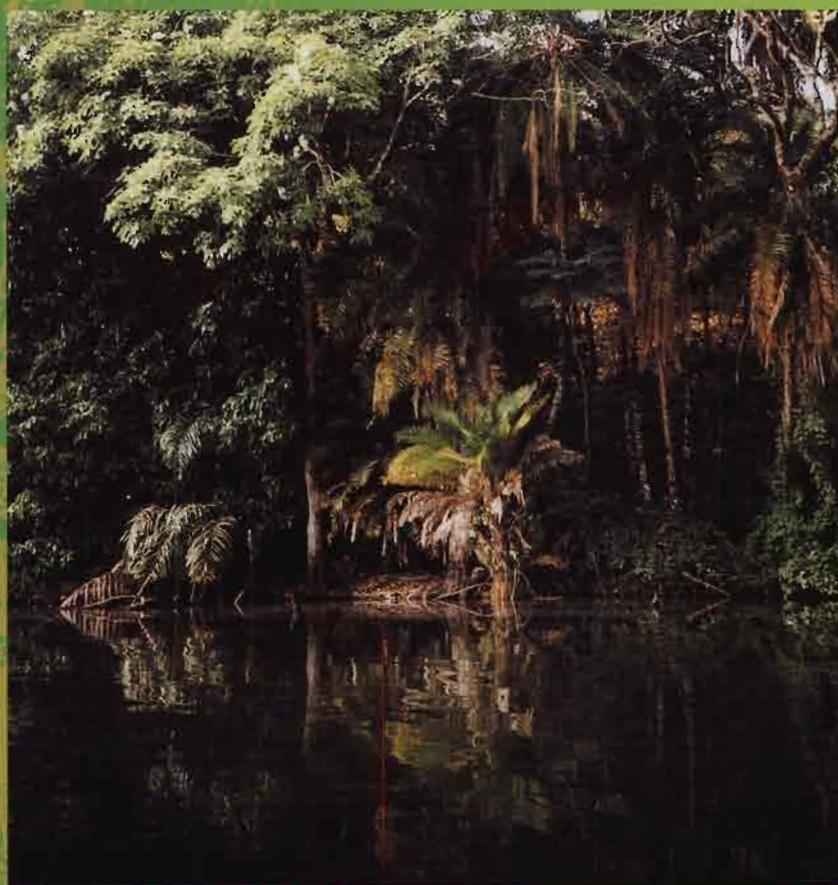
- Aubréville, A. 1951. Fiche botanique de l'Okoumé. *Bois et Forêts des Tropiques*, 18-19.
- . 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. *Adansonia*, Série 2, 7(1), 13-22.
- Avisé, J. C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. (1<sup>er</sup> éd.). Londres, Chapman & Hall.
- Brenan, J. P. M. 1978. Some aspects of phytogeography of tropical Africa. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 65 (2), 437-478.
- Breteler, F. J. 1988. Gabon's evergreen forest: the present status and its future. *12th plenary meeting of AETFAT*. Hambourg, Allemagne.
- . 1994. Novitates gabonenses (14) *Dialium lopense*, a new *Leguminosae-Caesalpinjaceae* from central Gabon. *Bulletin National Plantentuin Belge*, 63, 201-204.
- Brunck, F. ; Grison, F. ; Maitre, H. F. 1990. *L'Okoumé. Monographie*. Centre Technique Forestier Tropical.
- Caballé, G. 1983. *Végétation. Géographie et Cartographie du Gabon* Ministère de l'Éducation nationale du Gabon (dir. publ.). Paris, EDICEF.
- Caballé, G. ; Fontes, J. 1978. Les inventaires forestiers au Gabon: application à la phytogéographie. *Bois et Forêts des Tropiques*, 177, 15-33.
- De Foresta, H. 1990. Origine et évolution des savanes intramayombiennes (R.P. du Congo) II. Apports de la botanique forestière. Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*, 326-335. Paris, ORSTOM.
- Descoings, B. 1974. *Les savanes du Moyen-Ogooué, région de Booué (Gabon)* Montpellier, CNRS.
- Ferris, C. ; Oliver, R. P. ; Davy, A. J. ; Hewitt, G. M. 1993. Native Oak chloroplasts reveal an ancient divide across Europe. *Molecular Ecology*, 2, 337-345.
- Ferris, C. ; Oliver, R. P. ; Davy, A. J. ; Hewitt, G. M. 1995. Using chloroplast DNA to trace post glacial migration routes of oaks into Britain. *Molecular Ecology*, 4 (6), 731-738.
- Floret, J. J. 1976. Flore du Gabon. *Boissiera*, 24, 575-580.
- Hallé, N. 1987. *Cola lizae* N. Hallé (*Sterculiaceae*), nouvelle espèce du Moyen Ogooué (Gabon). *Adansonia*, série 4, 9 (3), 229-237.

- Hallé, N. ; Le Thomas, A. 1968. Gabon. *Acta Phytogeographica Suecica*, **54**, 111-112.
- Hallé, N. ; Louis, A. M. 1989. Un nouvel *impatiens* (Balsaminaceae) au Gabon. *Adansonia*, série 2, **1**, 11-15.
- Hamilton, A. C. 1982. *Environmental History of East Africa*. Londres, Academic Press.
- Hewitt, G. M. 1993. Postglacial distribution and species substructure: lessons from pollen, insects and hybrid zones. Dans : D. Lees (dir. publ.), *Evolutionary Patterns and Processes*, 97-123.
- Kingdon, J. 1990. *Island Africa*. Londres, Collins.
- Koechlin, J. 1964. Marantacées, Zingiberacées. Dans : A. Aubréville (dir. publ.), *Flore du Gabon*. Paris, Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Lebrun, J. P. 1976. Richesse spécifique de la flore vasculaire des divers pays ou régions d'Afrique. *Candollea*, **31**, 11-15.
- Letouzey, R. 1968. Étude phytogéographique du Cameroun. *Encyclopédie Biologique*. Paris, Paul Lechevalier.
- 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. *Palaeoecology of Africa*, **18**, 307-334.
- . 1992. Mise en évidence d'une péjoration climatique entre ca. 2500 et 2000 ans BP en Afrique tropicale humide. *Bulletin de la Société Géologique de France*, **163** (3), 363-365.
- . 1997. Middle to Late Holocene changes in tropical Africa and other continents: Paleomonsoon and sea surface temperature variations. in Third millenium BC climate change and Old World collapse. Dans : H. N. Dalfes, G. Kukla et H. Weiss (dir. publ.), *NATO ASI Series, Global Environmental Change*, 611-640. Berlin, Springer-Verlag.
- Maley, J. ; Brenac, P. 1998. Vegetation dynamics, palaeoenvironments and climatic changes in the forests of West Cameroon during the last 28,000 years BP. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, **99**: 157-187.
- McPherson, G. ; Louis, A. 1991. A new species of *Pseudocalyx* (Acanthaceae) from Gabon. *Adansonia*, série 2, **1-2**, 57-59.
- Muloko-Ntoutoume, N. ; Abernethy, K. ; White L. J. T. ; Petit, R. ; Maley, J. (à paraître). Utilisation des marqueurs moléculaires dans la reconstruction de l'histoire de la forêt tropicale humide gabonaise: le modèle *Aucoumea klaineana*. *Actes Atelier FORAFRI*, Libreville, 12-16 oct. 1998.
- Nasi, R. 1997. Les peuplements d'okoumé au Gabon. Leur dynamique et croissance en zone côtière. *Bois et Forêts des Tropiques*, **251**, 5-27.
- Nybom, H. ; Rogstad, S. H. 1990. DNA « fingerprints » detect genetic variation in *Acer negundo*. *Plant Systematics and Evolution*, **173**, 49-56.
- Oslisly, R. 1993. *Préhistoire de la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon)*. Paris, ORSTOM.
- . 1995. The middle Ogooué valley, Gabon : cultural changes and palaeoclimatic implications of the last four millenia. *Azania*, vol. XXIX-XX, 324-331
- . 1998. Hommes et milieux à l'Holocène dans la moyenne vallée de l'Ogooué au Gabon, *Bulletin de la Société Préhistorique Française*, **95**, (1), 93-105.
- Oslisly, R. ; Deschamps, R. 1994. Découverte d'une zone d'incendie dans la forêt ombrophile du Gabon, ca. 1,500 BP. Essai d'explication anthropique et implications paléoclimatiques. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série II, **318**, 555-560.
- Oslisly, R. ; Peyrot, B. 1992. L'arrivée des premiers métallurgistes sur l'Ogooué, Gabon. *The African Archaeological Review*, **10**, 129-138.
- Oslisly, R. ; Peyrot, B. ; Abdessadok, S. ; White, L. J. T. 1996. Le site de Lopé 2 : un indicateur de transition écosystémique ca 10.000 BP dans la moyenne vallée de l'Ogooué (Gabon). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*. série II, **323**, 933-939.
- Pourtier, R. 1989. *Le Gabon. État et développement*, Tome II. Paris, L'Harmattan.
- Reitsma, J. M. 1988. *Végétation forestière du Gabon. Forest Vegetation of Gabon..* Ede, Pays-Bas.
- Rietkerk, M. ; Ketner, P. ; De Wilde, J. J. F. 1995. Caesalpinioideae and the study of forest refuges in Gabon: preliminary results. *Adansonia*, série 2, **17**, 95-105.
- Rivière, L. 1992. *Étude de l'évolution des peuplements naturels d'okoumé (Aucoumea klaineana Pierre) dans le sud-estuaire du Gabon*. Diplôme d'Études Doctorales, Université Pierre et Marie Curie, Paris 6.
- Schwartz, D. ; Lanfranchi, R. ; Mariotti, A. 1990. Origine et évolution des savannes intra-mayombiennes (R.P. du Congo) I. Apports de la pédologie et de la biogéochimie isotopique (<sup>14</sup>C et <sup>13</sup>C). Dans : R. Lanfranchi et D. Schwartz (dir. publ.), *Paysages Quaternaires de l'Afrique Centrale Atlantique*, 314-325. Paris, ORSTOM.
- Shaw, C. H. 1988. *Plant Molecular Biology ; a practical approach* (1<sup>re</sup> éd.). Oxford, IRL Press.
- Slatkin, M. 1981. Estimating levels of gene flow in natural populations. *Genetics*, **99**, 323-335.
- . 1985. Rare alleles as indicators of gene flow. *Evolution*, **39**, 53-65.
- Sosef, M. S. 1994. *Refuge Begonias ; taxonomy, phylogeny and historical biogeography of Begonia sect. Loasibegonia and sect. Scutobegonia in relation to glacial rain forest refuges in Africa*. Wageningen Agricultural University Papers, 94-1.
- Soulé, M. E. 1987. *Viable Populations for Conservation* (1<sup>re</sup> éd.). Cambridge, Cambridge University Press.
- Styles, B. T., Khosala, P. K. 1976. Cytology and reproductive biology of Meliaceae. Dans : J. Burley et B. T. Styles (dir. publ.), *Tropical Trees ; variation, breeding and conservation*. Londres, Linnaean Society.

- Tutin, C. E. G. ; White, L. J. T. ; Williamson, E. A. ; Fernandez, M. ; McPherson, G. 1994. List of plant species identified in the northern part of the Lopé Reserve, Gabon. *Tropics*, **3**, 249-276.
- White, L. J. T. 1992. *Vegetation History and Logging disturbance: effects on rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon*. PhD thesis, Université d'Edimbourg, Royaume-Uni.
- . 1994. Biomass of rain forest mammals in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Animal Ecology*, **63**, 499-512.
- . 1994. The effects of commercial mechanised selective logging on a transect in lowland rainforest in the Lopé Reserve, Gabon. *Journal of Tropical Ecology*, **10**, 313-322.
- . (sous presse) Forest-savanna dynamics and the origins of Marantaceae Forest in the Lopé reserve, Gabon. Dans : B. Weber, L. J. T. White, A. Vedder et Simons Morland (dir. publ.), *African Rain Forest: Ecology and Conservation*, Yale University Press.
- White, L. J. T. ; Abernethy, K. 1996. *Guide de la végétation de la réserve de la Lopé*. Libreville, ECOFAC Gabon.
- White, L. J. T. ; Rogers, M. E. ; Tutin, C. E. G. ; Williamson, E. A. ; Fernandez, M. 1995. Herbaceous vegetation in different forest types in the Lopé Reserve, Gabon: implications for keystone food availability. *African Journal of Ecology*, **33**, 124-141.
- Wilks, C. 1990. *La conservation des écosystèmes forestiers du Gabon* (1<sup>re</sup> éd.). Cambridge, IUCN.
- Ziehe, M. ; Müller-Starck, G. 1991. *Genetic Variation of Forest Tree Populations in Europe*. Frankfurt-am-Main, Sauerländer's Verlag.

# 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