

1

Diversité actuelle de la forêt tropicale et changements passés du climat : le programme Écosystèmes et paléoécosystèmes des forêts intertropicales (ECOFIT). Bilan et perspectives

MICHEL SERVANT

Le programme a été mis en place en 1992 par le CNRS (Programme « Environnement, Vie et Sociétés ») et l'ORSTOM en étroite concertation avec des institutions de recherche du Brésil, du Cameroun et du Congo. Un appui du Ministère des Affaires Étrangères, dans le cadre du Programme « Conservation de la forêt amazonienne », a été ciblé sur certaines opérations brésiliennes. L'objectif général du programme est de renforcer et structurer les activités scientifiques situées aux interfaces entre l'étude de la variabilité climatique et l'étude des forêts tropicales, un élargissement étant prévu à terme aux études sur les relations Homme/forêt. De nouvelles collaborations se sont concrétisées récemment avec la participation du CEA et du CIRAD.

Questions scientifiques initiales du programme

Le rôle des variations climatiques sur les écosystèmes forestiers tropicaux a été longtemps considéré comme négligeable en regard des actions anthropiques. On commence néanmoins à prendre conscience que les effets de l'intervention de l'Homme seront considérablement renforcés ou atténués en fonction de l'évolution future du climat. Les incendies de forêt qui se propagent sur de grandes surfaces à la faveur des brèves sécheresses qui ont lieu épisodiquement en relation avec le phénomène « El Niño » en donnent dès à présent une illustration spectaculaire.

La dynamique du climat fait actuellement l'objet d'un effort intense de recherches mais rares sont encore, aux latitudes tropicales, les études qui se proposent de mieux comprendre les effets de la variabilité du climat

sur les écosystèmes forestiers. Ces études sont difficiles à réaliser à partir des seules données instrumentales car celles-ci couvrent une durée trop courte pour que l'on puisse saisir tous les aspects de la réponse de la forêt aux variations du climat. En effet cette réponse met en jeu des processus, comme l'occupation de l'espace par les êtres vivants et la structuration des écosystèmes, qui peuvent être très lents. Il en résulte que les effets d'une perturbation se prolongent sur plusieurs siècles ou même plusieurs millénaires et que l'état de la forêt à un instant donné dépend largement de ses états antérieurs. Dès lors, la seule approche possible pour comprendre les relations climat/végétation sans négliger les effets différés des perturbations est d'étudier l'évolution de la forêt sur des durées séculaires à millénaires.

Le programme ECOFIT aborde le problème aux échelles de temps de la période chaude interglaciaire qui a débuté il y a dix mille ans (Holocène). Il regroupe deux communautés scientifiques, engagées respectivement dans la caractérisation et le fonctionnement des écosystèmes forestiers actuels et dans la reconstruction des changements passés de la végétation et du climat.

Entre 1992 et 1996, le programme a été ciblé sur trois questions scientifiques :

Question A : Est-ce que la forêt tropicale a connu des changements importants au cours des derniers siècles et des derniers millénaires ?

Question B : Est-ce que ces changements ont été provoqués par des modifications de la dynamique du climat aux échelles continentales et régionales ?

Question C : En quoi ces changements peuvent-ils expliquer l'état présent de la forêt ?

Une étude comparative Afrique/Amérique du Sud

Afin de relier à terme les évolutions de la forêt aux changements globaux et de jeter les bases d'une meilleure compréhension de la diversité en Afrique et en Amérique du Sud, les recherches se sont développées simultanément sur les deux continents (Figure 1) :

- ▷ L'Ouest Cameroun se situe sous l'influence de l'alizé boréal continental sec (harmattan) durant l'hiver de l'hémisphère nord. La Guyane, le Nord et le Sud-Est de l'Amazonie et le Brésil central se situent durant une période plus ou moins longue de l'année dans le domaine de l'alizé boréal humide d'origine océanique ;
- ▷ Le Sud Congo et la façade atlantique du Brésil sont situés en permanence dans le domaine des alizés austraux.

Méthodes

Les questions initiales du programme ont été abordées au travers de deux groupes d'indicateurs classiquement utilisés :

- ▷ les indicateurs des sols et des sédiments (carbone 13, pollens...) permettent de reconstituer les états successifs de la forêt ;
- ▷ les espèces végétales actuelles et certains aspects du peuplement permettent de caractériser l'hétérogénéité de la forêt et les processus de l'occupation de l'espace. En outre, de nouveaux indicateurs ont été recherchés afin de mieux appréhender les processus de la régénération forestière (graines de taxons héliophiles) et l'action du feu sur les écosystèmes (charbons de bois). En Guyane, les charbons fossilisés dans les sols ont été étudiés simultanément sur des sites archéologiques et sur d'autres sites sans occupation humaine apparente.

En milieu tropical humide, les recherches ayant pour but de reconstituer l'histoire de la végétation ne se sont développées que de manière relativement récente et il est nécessaire de préciser la signification des indicateurs utilisés dans les reconstitutions paléoenvironnementales. Cela passe par une calibration de ces indicateurs sur les écosystèmes actuels. Un effort particulier a été

réalisé en Afrique sur cet aspect méthodologique grâce à une étroite collaboration entre botanistes, palynologues et statisticiens.

L'interprétation des changements de la végétation implique une bonne connaissance des modifications hydroclimatiques. Celles-ci ont été reconstruites par une analyse détaillée des algues siliceuses (diatomées) fossiles dont l'écologie repose sur une calibration sur les milieux actuels.

Premières réponses

Question A : changements de la végétation

La forêt tropicale, que l'on croyait relativement stable depuis 10 000 ans, a été en réalité affectée d'intenses modifications

Ces modifications se sont traduites par des fluctuations de la limite forêt/savane, par l'apparition ou la disparition de larges ouvertures colonisées par les graminées ou par d'intenses perturbations du fonctionnement des écosystèmes ayant été enregistrées par l'abondance des taxons arborés héliophiles.

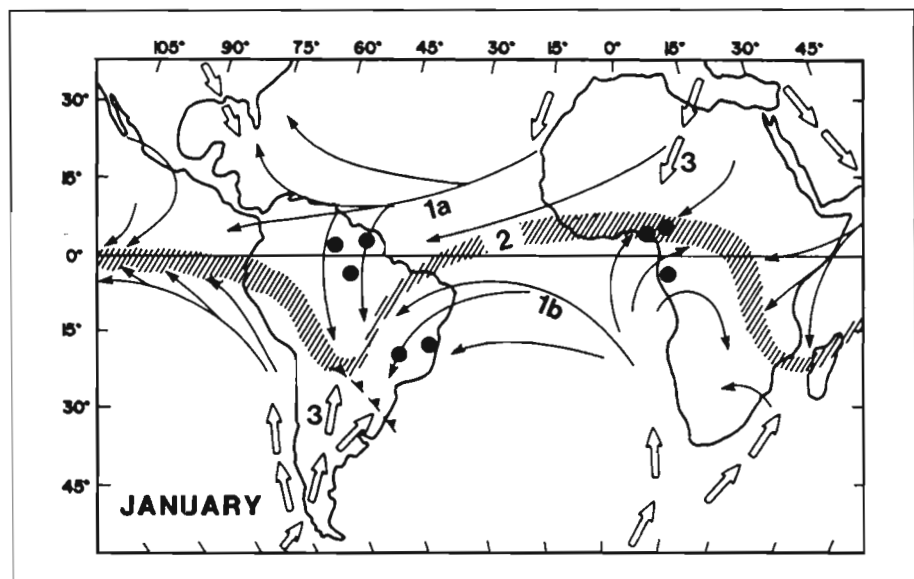
Dans une même région, les grandes tendances de l'évolution de la forêt sont synchrones aux erreurs de datations près

En Afrique Centrale Atlantique par exemple, une modification de la végétation a eu lieu à 3 000-2 500 ans BP (avant le présent) mais elle a été plus ou moins intense selon les lieux : la forêt a fortement reculé au profit de la savane dans le Sud-Congo alors qu'elle a été seulement très perturbée dans l'Ouest-Cameroun près des côtes du Golfe de Guinée.

L'Afrique et l'Amérique du Sud se distinguent par des évolutions différentes de la végétation depuis 7 500 ans : les grandes tendances de la forêt sont opposées sur les deux continents

La forêt a reculé au profit de la savane entre 7 500 ans et 4 500 ans BP dans le Sud-Est et le Nord de l'Amazonie mais elle s'est maintenue en Afrique (Figure 2).

Figure 1
Localisation des sites ECOFIT.
Schéma des circulations atmosphériques de surface :
(1a) alizé boréal ;
(1b) alizé austral ;
(2) équateur météorologique ;
(3) advections polaires.



Une reconquête forestière datée d'environ 4 000 ans a eu lieu dans le Sud-Est et le Nord de l'Amazonie. A la même époque, la forêt dense du Sud-Congo a été remplacée par une forêt semi-décidue.

Une large extension des savanes dans le Sud-Congo et de fortes perturbations des écosystèmes forestiers dans l'Ouest-Cameroun sont observées vers 2 800 ans BP alors que la forêt était probablement encore plus humide qu'actuellement en Guyane.

Des modifications séculaires des écosystèmes forestiers se superposent aux grandes tendances de la végétation.

Ce type de modifications est bien identifié en Guyane durant les 3 000 dernières années. Les sédiments d'une tourbière (« pinotière ») montrent de fortes abondances en graines de taxons héliophiles qui sont centrées sur 1 400-1 200, 800-600 et 400-300 ans BP. Les taxons héliophiles, qui caractérisent les processus transitoires de la régénération ou de reconquête forestière après une perturbation, se sont donc maintenus sur d'assez longues périodes. Cela ne peut s'expliquer que par de fréquentes perturbations ayant empêché l'installation d'une forêt « mature ».

Les derniers siècles sont caractérisés par une reconquête forestière.

Cette reconquête forestière est clairement identifiée au Nord et au Sud du massif forestier africain et elle se poursuit actuellement avec des vitesses qui varient selon les lieux. Les observations réalisées en Amérique du Sud sont encore trop ponctuelles pour que l'on puisse savoir si cette reconquête a également eu lieu sur les bordures du massif forestier amazonien. Des recherches en cours suggèrent cependant que la forêt progresse au profit de la savane dans les régions où elle n'est pas soumise à de

fortes pressions anthropiques. Les photographies aériennes et les images satellitaires disponibles sur les dernières décennies révèlent que la progression de la forêt est encore aujourd'hui très active.

Les incendies de forêt ont été épisodiquement très fréquents depuis 10 000 ans en Amérique du Sud alors qu'ils ont été plus rares en Afrique

Les charbons de bois fossilisés dans les sols et/ou les sédiments peuvent être considérés comme des indicateurs de paléocendres dans les cas où l'on peut s'assurer qu'ils ne sont pas liés à des occupations humaines. Ils sont très abondants durant l'Holocène en Amérique du Sud alors qu'ils sont rares en Afrique (exception faite des régions situées dans l'est du bassin du Congo).

Question B : Relations avec le climat

Les modifications de la forêt durant l'Holocène sont essentiellement d'origine climatique

Écologistes et géologues interprètent encore de manières parfois différentes les changements passés de la forêt. L'abondance des traces d'occupations humaines suggère que les actions anthropiques pourraient avoir joué un rôle important. Néanmoins, les reconstitutions paléohydrologiques (variations des niveaux lacustres par exemple), montrent clairement que ces changements sont associés à des modifications du climat. Dans l'ouest du Cameroun par exemple, les ouvertures de la forêt ayant eu lieu vers 3 000-2 500 ans BP coïncident avec une diminution relative des précipitations. Elles coïncident aussi avec une augmentation des apports en aérosols d'origine saharienne. Cela suggère une intensification de l'alizé boréal continental (harmattan).

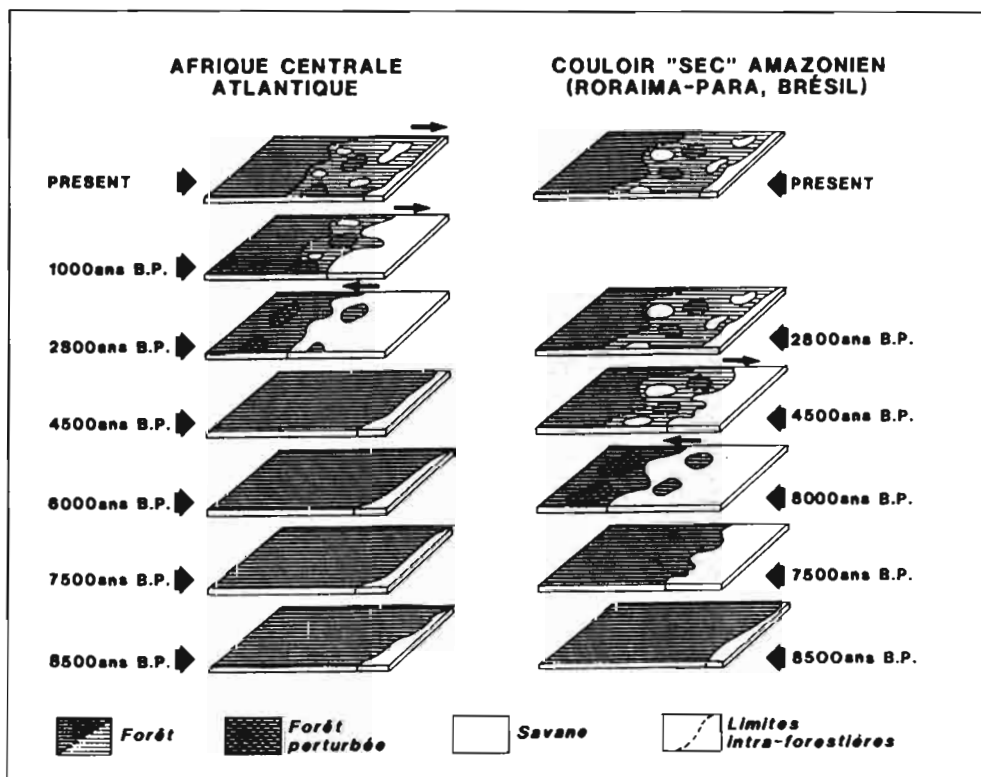


Figure 2
Schéma des évolutions forestières depuis 8 500 ans BP : comparaison Afrique/Amérique du Sud.

Les tendances opposées de l'évolution de la forêt en Afrique et en Amérique du Sud peuvent s'expliquer par un renforcement ou un affaiblissement des alizés

Les évolutions respectives de la forêt sur les deux continents pourraient être liées à une intensification ou à un affaiblissement selon les époques des vents d'est tropicaux (alizé continental en Afrique de l'Ouest, alizé maritime en Amérique du Sud) :

- ▷ un affaiblissement de l'alizé boréal impliquerait une atténuation de la saison sèche centrée sur l'hiver de l'hémisphère nord en Afrique, et un moindre transfert de la vapeur d'eau entre l'Atlantique tropical et le continent en Amérique du Sud. Ce modèle rend compte des données disponibles sur les deux continents pour la période 7 500-4 500 ans BP ;
- ▷ une intensification de l'alizé boréal serait favorable à un renforcement de la saison sèche en Afrique nord-équatoriale et à un transfert plus actif de la vapeur d'eau entre l'Atlantique tropical nord et le continent en Amérique du Sud. Ce schéma est globalement en accord avec les observations disponibles sur les 4 000 dernières années : la tendance générale de l'évolution de la végétation a été caractérisée par une dynamique transgressive en Amérique du Sud alors qu'elle a été marquée à partir de 3 000 ans par de larges ouvertures dans la forêt ou par de fortes perturbations des écosystèmes dans l'Ouest Cameroun.

Les épisodes de forte instabilité des écosystèmes forestiers humides suggèrent une intensification de la variabilité décennale à séculaire du climat

Nous ne connaissons pas encore les forçages externes qui ont été à l'origine des intenses perturbations qui ont eu lieu sur de longues périodes et à plusieurs reprises dans les écosystèmes forestiers humides de Guyane. L'hypothèse la plus probable est que le climat était alors affecté de variations décennales très intenses ayant entraîné un renforcement du « *turn over* » de la forêt, d'où l'abondance des taxons héliophiles.

La forte fréquence des incendies de forêt en Amérique du Sud pourrait s'expliquer par de brèves et intenses sécheresses liées au phénomène « El Niño »

La variabilité à haute fréquence du climat est activement étudiée par les climatologues à partir de données instrumentales disponibles sur les dernières décennies. Dans les régions tropicales, le phénomène « El Niño » est l'un des principaux processus des changements de précipitations sur des durées de l'ordre de quelques années. En Amazonie, il se traduit par des sécheresses répétées souvent favorables aux incendies dans les forêts sèches ou anthropisées. En Afrique tropicale humide, les sécheresses statistiquement corrélées au phénomène « El Niño » sont plus rares.

Les charbons de bois qui se rencontrent en abondance dans les sols d'Amérique du Sud sont des indicateurs de paléoincendies. Ceux-ci se sont probablement développés lorsque de forts « El Niño » ont renforcé les

effets de la variabilité décennale à séculaire du climat. Le fait que ces charbons soient présents durant l'ensemble de l'Holocène en Guyane suggère que le phénomène « El Niño » contribue à l'évolution du climat en Amérique du Sud depuis 10 000 ans.

Question C : Héritages du passé sur la végétation actuelle

Certains aspects de l'hétérogénéité de la forêt, déjà définis par des cartes de végétation à l'échelle régionale ou par des relevés phytosociologiques à l'échelle de la parcelle ont été interprétés en tenant compte des changements maintenant bien identifiés de la forêt durant l'Holocène.

En Afrique, les « recrûs forestiers » qui occupent de grandes surfaces sur la bordure nord du massif forestier sont clairement liés à une reconquête très récente de la forêt par la savane. Les forêts à Okoumés et peut-être aussi les forêts clairsemées à Maranthacées et les forêts à *Lophira alata* correspondent à une transgression forestière ayant eu lieu au cours des derniers siècles. Cette transgression succède à une brève et intense période sèche qui a été identifiée vers 500 ans BP dans l'un des sites étudiés dans l'ouest Cameroun.

Les savanes, fréquemment incluses dans la forêt africaine et longtemps inexplicables, sont maintenant clairement assimilées à un héritage de la phase sèche qui a eu lieu à 3 000-2 500 ans BP. Bien que les observations soient encore insuffisantes en Amérique du Sud, on peut admettre que certaines savanes d'Amazonie sont héritées de la phase sèche datée de 7 500-4 500 ans BP. Ces observations montrent que la réponse spatiale des écosystèmes à une modification du climat s'étale sur de longues périodes. Il reste néanmoins à préciser le rôle des actions anthropiques dans les processus de reconquête forestière.

En Guyane, la distribution de certaines espèces à faible capacité de dispersion suggère une dynamique intraforestière qui pourrait être liée à une recolonisation de l'espace après une fragmentation de la forêt dans des conditions plus sèches qu'actuellement. Cette hypothèse est encore difficile à vérifier car les évolutions forestières n'ont pu jusqu'à présent être reconstituées que sur les 3 000 dernières années.

Les gradients de biodiversité observés dans le massif forestier amazonien doivent être interprétés en tenant compte des évolutions de la végétation sur de très longues périodes. Bien qu'elles soient encore peu nombreuses, les données paléoenvironnementales suggèrent que les plus fortes biodiversités s'observent dans les régions actuellement les plus humides où la forêt n'a pas connu d'intenses changements durant les 30 000 dernières années (Amazonie Occidentale).

Problématique actuelle

L'apport principal de la première phase du programme est d'avoir montré que la forêt tropicale est un milieu instable à toutes les échelles de temps et que les grandes tendances de son évolution durant l'Holocène sont différentes en Afrique et en Amérique du Sud. L'hypothèse qui tente d'expliquer l'hétérogénéité de la forêt par les

héritages du passé est aujourd'hui illustrée par quelques exemples précis mais les modèles conceptuels qui commencent à émerger doivent maintenant être vérifiés par des analyses spatio-temporelles plus approfondies et par un effort important de modélisation aux échelles du paysage et de la région. Les méthodes utilisées jusqu'à présent dans la caractérisation spatiale des écosystèmes (relevés botaniques par exemple) doivent être complétées par des approches plus rapides qui permettront une caractérisation sur de longs transects. Les reconstructions des évolutions temporelles, si elles ont donné d'excellents résultats dans l'analyse des tendances séculaires à millénaires, doivent désormais être effectuées à des échelles décennales et si possible interannuelles. Cela pose des problèmes méthodologiques qui ne pourront être abordés que dans les sites les plus favorables. Dans ce contexte, les recherches en cours du programme ECOFIT doivent intégrer de nouvelles méthodologies.

Les effets de la fragmentation forestière

Si l'hétérogénéité actuelle de la forêt est au moins partiellement héritée du passé, il est essentiel d'en donner une caractérisation aussi rapide que possible afin de la relier aux changements holocènes. De nouvelles méthodes sont actuellement testées sur le terrain afin de caractériser le couvert végétal sur des transects étendus (mesures photoélectriques de l'indice foliaire ; estimation de la répartition en classes de diamètre (DBH) à partir de photographies normalisées).

Parallèlement, une approche biologique devrait permettre de détecter les effets des fragmentations forestières qui ont eu lieu dans certaines régions (vers 7 500 ans en Amazonie orientale, vers 3 000 ans en Afrique Centrale Atlantique). Il semble possible d'identifier des populations pour lesquelles la fragmentation est attestée par l'analyse de la variabilité de l'ADN chloroplastique ou de l'ADN mitochondrial. Les travaux de l'INRA en donnent un exemple : les analyses développées sur *Dicorynia guianensis* ont permis d'identifier un ensemble de dix mutations sur le génome qui pourrait correspondre à une fragmentation des populations à la faveur d'une régression forestière en Guyane. Ce type d'études doit être poursuivi pour d'autres espèces dont les modes de dispersion permettent d'observer des populations isolées les unes des autres (notamment *Eperua falcata*, *Astrocaryum sciophillum*).

Relation entre les variations climatiques et la forêt

Les reconstructions paléoenvironnementales effectuées dans l'un des sites du programme (Ouest Cameroun) suggèrent que la réponse de la forêt aux modifications climatiques est peu marquée lorsque les variations relatives des précipitations se situent dans une gamme de climats très humides. Cette réponse est en revanche très intense lorsqu'il y a renforcement de la saison sèche (intensification de l'alizé boréal). En Guyane, le « *turn over* » de la forêt a connu d'intenses modifications suggérant une forte variabilité du climat aux échelles décennales à séculaires. Aujourd'hui, la compréhension

détaillée des relations climat/végétation en un lieu donné, passe par des reconstructions à haute résolution temporelle simultanément effectuées sur la végétation et les paramètres hydroclimatiques.

Les évolutions spatiales de la forêt durant l'Holocène sont difficiles à saisir aux échelles de la région ou du paysage. Les enregistrements isotopiques des sols effectués sur un grand nombre de sites sont utilisables sur de grands transects. Ce sont toutefois les techniques de la modélisation qui permettront de visualiser ces évolutions spatiales sous une forme simplifiée et théorique et de structurer des observations pour la plupart réalisées à des échelles locales.

Aujourd'hui, la modélisation des paysages végétaux est devenue un objectif prioritaire du programme ECOFIT. Elle conditionne à terme le couplage entre les modèles climatiques et les modèles d'écosystèmes. Les travaux en cours portent sur un modèle mécaniste à l'échelle du paysage qui peut simuler un écosystème simplifié (savanes, héliophiles, sciaphiles, avec deux espèces animales et prise en compte de la topographie et de l'évolution climatique). Ce modèle de type réseau couplé (CML) permet par exemple de comprendre la forme des mécanismes de transgression : fronts de savane ou coalescence de tâches arborées. Il permet aussi de quantifier la dynamique des espèces à dispersion lente et ainsi d'avoir accès à une meilleure interprétation de la biodiversité en fonction des changements climatiques à long terme.

Relations avec les changements globaux

La comparaison des évolutions forestières entre les différents sites étudiés en Afrique et en Amérique du Sud, suggère fortement que le principal processus des modifications des écosystèmes se situe dans les variations de l'alizé boréal. Cette hypothèse doit maintenant être confrontée aux simulations du climat global. Le premier objectif du programme sera de confronter les données disponibles à 6 000 et 2 500 ans avec les sorties des modèles couplés océan/atmosphère.

Relations homme/forêt

Les relations homme/forêt peuvent être abordées à différentes échelles de temps. Aux échelles de l'Holocène les actions anthropiques ont certainement eu des effets moins importants que les changements climatiques sur les évolutions forestières dans les régions étudiées par le programme ECOFIT. En effet, on sait que les sociétés n'ont pas développé dans ces régions une agriculture très intensive, contrairement à d'autres régions comme l'Amérique Centrale et le sud-est asiatique. Par contre, il est très probable que les changements passés du climat et de la végétation ont eu de fortes incidences sur les sociétés. En Afrique, cela est suggéré notamment par le fait que la métallurgie est apparue et s'est rapidement répandue vers 3 000-2 500 ans alors que la forêt était soumise à d'intenses perturbations dont il est maintenant démontré qu'elles sont d'origine climatique. De telles coïncidences entre l'évolution de l'homme et l'évolution de l'environnement climatique ont été mises en évidence

dans de nombreuses autres régions du globe, sans que l'on puisse précisément établir un lien de cause à effet. Afin d'apporter une contribution au problème, le programme s'efforce aujourd'hui d'identifier les traces matérielles de la réponse des sociétés aux changements du milieu. L'Afrique Centrale a été choisie comme chantier prioritaire.

Aux échelles décennales à séculaires des périodes récentes, une attention particulière est portée aux processus de la reconquête de la savane par la forêt. L'objectif est de comprendre comment les effets climatiques ont été modulés par les activités humaines sur les bordures du massif forestier africain. La réalisation de cet objectif passe par une collaboration étroite avec les historiens et les anthropologues. Parallèlement, une

reconstruction aussi fine que possible des changements de la végétation et du climat est nécessaire. Cette reconstruction peut trouver un point d'appui dans les datations par les radioéléments comme le plomb 210. Les tests effectués sur la croissance de certains arbres comme l'Okoumé seront poursuivis.

En résumé, les recherches du programme ECOFIT ont l'originalité de replacer la diversité et la biodiversité de la forêt tropicale dans un contexte temporel précis. On peut en attendre des progrès significatifs au plan théorique. En outre, elles apporteront un éclairage nouveau pour les prises de décision concernant la protection du patrimoine, l'exploitation des ressources et l'aménagement du territoire en régions tropicales humides.

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