MALEY

PALAEOECOLOGY OF AFRICA AND THE SURROUNDING ISLANDS

VOLUME 18

Mota-Clea: AFRIQUE -FORÊTS - REFUGES PALEOCLIMATS - BIOGEOGRAPHIE UPWELLINGS (etc)-MONTAGNES



A.A.BALKEMA/ROTTERDAM/BROOKFIELD/1987

Si double nécessoire, faire des photocopies.

FRAGMENTATION DE LA FORET DENSE HUMIDE AFRICAINE ET EXTENSION DES BIOTOPES MONTAGNARDS AU QUATERNAIRE RECENT: NOUVELLES DONNEES POLLINIQUES ET CHRONOLOGIQUES. IMPLICATIONS PALEOCLIMATIQUES ET BIOGEOGRAPHIQUES

J.MALEY

ORSTOM, UR 103 & CNRS, UA 327, Institut des Sciences de l'Evolution, Laboratoire de Palynologie, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France

RESUME

Des données polliniques nouvelles obtenues dans les forêts denses humides ('rain forests') du Ghana et de l'Ouest Cameroun, permettent de renouveler la question des refuges forestiers durant les périodes arides et froides du Quaternaire récent. Durant les périodes froides ou fraîches et suivant les variations de l'humidité, les biotopes montagnards soit forestiers, soit de milieu ouvert, ont pu s'étendre à basse altitude, remplaçant plus ou moins les forêts de plaine, réfugiées alors dans trois secteurs isolés, constituant ainsi un refuge dit de Haute-Guinée, une série de refuges Camerouno-Gabonais et enfin un refuge du Zaïre oriental (Fig. 1). Cette vaste extension montagnarde a probablement maintenu un écran entre les savanes soudaniennes au nord et zambéziennes au sud, expliquant en particulier la différence au niveau spécifique de leurs flores.

D'un point de vue paléoclimatique, jusqu'à maintenant il a été difficile de réconcilier les données de température de surface des océans tropicaux obtenues par CLIMAP avec les données obtenues, par exemple, sur l'Afrique tropicale. Ces dernières montrent que lors du dernier maximum glaciaire, l'aridité a été alors très forte et l'abaissement de la température compris en moyenne entre 5 et 8°C. Toutefois, lorsqu'on prend en compte la grande intensification des upwellings à cette époque, avec par exemple pour la bande équatoriale de l'Atlantique un abaissement maximum de 8 à 9°C en été, il est possible d'expliquer les changements importants survenus sur l'Afrique tropicale par l'action refroidissante et aridifiante des couvertures nuageuses stratiformes qui sont générées par les eaux froides de l'Atlantique tropical. Ces nuages, qui se présentent souvent sous forme de manteaux nuageux persistants et généralement pas ou peu précipitants, interceptent le rayonnement solaire et provoquent un abaissement des températures de surface.

Des exemples actuels d'extension localisée de biotopes montagnards à basse altitude sont décrits. Ces modèles actuels montrent comment des couvertures nuageuses persistantes peuvent expliquer l'extension des conditions montagnardes en plaine durant les périodes froides du Quaternaire. Les up-

307

O.R.S.T.O.M. Fonds Documentaire
N° \$ 3 204 3

wellings, actuellement synchrones à travers le Golfe de Guinée, amplifient donc le signal des alizés qui seraient ainsi à l'origine des changements climatiques et biogéographiques survenus sur l'Afrique tropicale.

ABSTRACT

The fragmentation of the African rain forest and the extension of montane biotopes during the late Quaternary: new pollen and chronological data. Palaeoclimatic and biogeographic inferences.

New pollen data from the rain forests of Ghana and West Cameroun permit us to re-examine the question of forest refugia during late Quaternary arid and cold periods. During the cold or cool periods and in response to changes in humidity, the montane biotopes, forested or open, spread to low altitude, more or less replacing the lowland forests. These forests occurred in three isolated refugia, the Upper Guinea, the Cameroun-Gabon series, and the eastern Zaïre (Fig. 1). This extensive montane complex probably served as a screen between the sudanian savanna to the north and the zambezian to the south, particularly explaining the difference at the specific level of their floras.

The palaeoclimatic implications of, on the one hand, the CLIMAP sea surface temperature data, and on the other, the temperature and rain data from continental tropical Africa, are difficult to reconcile. The continental data for the last glacial maximum indicate increased aridity and temperatures lowered by 5 to 8°C. However, it is possible to explain the major changes in continental temperatures in terms of an interaction between tropical Atlantic upwellings and cloud formation. In particular, stratiform cloud cover produced by the cold Atlantic waters (maximum lowering during the last glacial maximum, 8 to 9°C), caused a cooling and drying of the adjacent land areas. These clouds formed persistent covers, producing little or no rain, but intercepting solar radiation and causing lowered temperatures.

Examples are described of present-day extensions to low altitudes of montane biotopes. These models illustrate that persistent cloud covers could have caused the spread of montane conditions to lowlands during cold Quaternary periods. The upwellings, presently synchronous throughout the Guinea Gulf, amplify the trade winds which could account for the climatic and biogeographic changes in tropical Africa.

1 INTRODUCTION: LES PROBLEMES BIOGEOGRAPHIQUES

1.1 La forêt dense humide de basse altitude

Les botanistes et les zoologistes travaillant en Afrique tropicale et en particulier dans la zone occupée par la forêt dense humide de basse altitude ont été souvent intrigués par la répartition assez curieuse des plantes ou des animaux qu'ils étudiaient. En effet, vu la grande homogénéité climatique

actuelle du bloc forestier, on pourrait s'attendre à ce que la répartition des espèces soit homogène, ou tout au moins qu'elle soit surtout affectée par la grande 'coupure du Dahomey', qui voit les savanes de type soudanien s'étendre jusqu'à la mer, interrompant le bloc forestier sur environ 200 km au niveau du Togo et du Bénin (Fig. 1). Or en fait, la plupart des auteurs ont constaté que cette coupure avait un rôle assez mineur, c'est à dire que peu d'espèces inféodées au milieu forestier y terminent leur répartition. Par contre, ces auteurs ont abouti à la conclusion que la coupure majeure se situe plus à l'est, entre le fleuve Niger et la Cross River à l'est du Nigéria. De plus, lorsqu'on peut disposer de nombreux points de prélèvements dans ce secteur, on constate que la coupure se fait surtout au niveau de la Cross River (pour les plantes, cf. par ex. Léonard 1965, Clayton & Hepper 1974, Brenan 1978, Soladove 1985; pour les vertébrés, cf. par ex. Rand 1951, Marchant 1954, Moreau 1966, 1969, Eisentraut 1963, 1970, Bernardi 1966, Hall & Moreau 1970, Mayr & O'Hara 1986; pour les insectes, cf. Carcasson 1964, Bernardi 1975, Pierre 1979, Lachaise et al. 1986). La plupart de ces auteurs ont ainsi défini des flores ou des faunes dites de Haute Guinée pour celles à l'ouest de la Cross River et de Basse Guinée pour celles à l'est, qui comprennent en particulier les biotopes forestiers du bassin Congolais. Les biotopes les plus riches sont de loin ceux du Cameroun et du Gabon (ibid.). La coupure géographique occasionnée par le cours de la Cross River est infime par rapport à l'ampleur du phénomène biogéographique constaté, c'est pourquoi quelques auteurs considèrent que cette coupure majeure du bloc forestier, comme d'autres coupures moins importantes repérées en d'autres points, seraient, d'une manière ou d'une autre, la résultante des fluctuations climatiques sur l'Afrique équatoriale (cf. Marchant 1954, Moreau 1966, 1969, Eisentraut 1963, 1970, Hall & Moreau 1970, Richards 1963, Hamilton 1976, 1982; etc.).

1.2 L'extension des conditions montagnardes

En Afrique tropicale, les études sur la répartition des plantes et des animaux entre des montagnes souvent très éloignées, comme par exemple entre les montagnes de la Dorsale Camerounaise et celles du Rift de l'Afrique orientale, ont mis en évidence une grande similitude, soit par des espèces communes, soit par des sous-espèces ou des espèces très proches (espèces soeurs) (cf. les synthèses de Moreau 1963, 1966, Hamilton 1976, 1982, Schnell 1977, Bernardi 1979, White 1981). Ainsi, pour la végétation, les espèces communes entre le Mont Cameroun et l'Afrique orientale, sont de 57% pour la forêt montagnarde et de 49% pour la prairie montagnarde (Hall 1973). Ces flores et ces faunes typiquement montagnardes sont strictement inféodées à l'étage afromontagnard qui se situe généralement entre 1 000 et 3 000 à 3 500 m d'altitude; au-dessus on passe à l'étage afroalpin (cf. les synthèses citées cidessus).

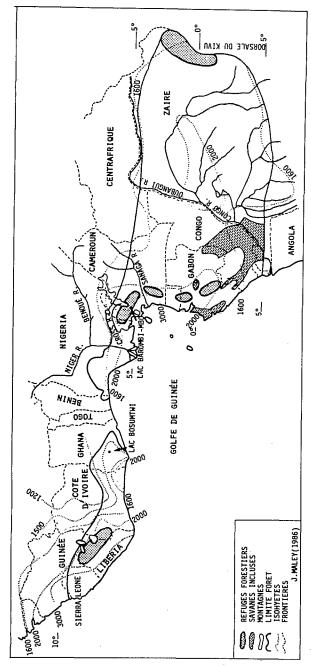


Figure 1. Schéma des refuges de forêts denses humides planitiaires durant le dernierlmaximum glaciaire. Les refuges de Haute Guinée et du Zaire oriental sont d'après Endler (1985) et Mayr & O'Hara (1986), à partir des données de Moreau (1966, 1969) et Hall & Moreau (1970). Les conditions actuelles (limites de la forêt, savanes incluses et isohyètes principaux) sont adaptées de White (1983, Fig. 5 et map).

Les milieux montagnards sont actuellement des îles écologiques en position de refuge par rapport aux biotopes de plaine qui les isolent sur les montagnes. Afin d'expliquer les grandes similitudes floristiques et faunistiques rapportées ci-dessus, la plupart des auteurs ont considéré qu'à l'occasion de changements climatiques et particulièrement durant des périodes plus fraîches du Quaternaire, ces faunes et ces flores avaient pu s'étendre en plaine et ainsi migrer entre les massifs montagneux (Schnell 1952: 437, Morton 1961; et les synthèses citées, ibid.). Ces similitudes qui s'appliquent aussi à des êtres vivants aussi fragiles que des oiseaux, des batraciens ou divers groupes d'insectes (papillons, mouches) rendent improbable une explication par des transports à longue distance (cf. les discussions dans les synthèses citées, ibid., et Morton 1961, 1972, Hedberg 1969, Livingstone 1975).

En Afrique orientale, les travaux des géologues (Flint 1959, Livingstone 1962, Osmaston 1965, Downie & Wilkinson 1972, Messerli & Winiger 1980) sur l'extension maximum des glaciers au Quaternaire récent ont abouti à un abaissement de leur partie frontale de 650 m à plus de 900 m en certains points. Au Kilimandjaro, les névés se sont abaissés de 750 à 900 m environ d'après Hamilton (1982). Avec un abaissement de la pluviosité que Livingstone (1980) estime à environ 25%, la température aurait ainsi diminué de 6 à 9°C durant la dernière grande phase glaciaire. Les recherches des palvnologues ayant travaillé en Afrique orientale avaient déjà apporté des données importantes (Van Zinderen Bakker 1962, 1964, Coetzee 1964, 1967, Morrison 1966, 1968, Livingstone 1967, Van Zinderen Bakker & Coetzee 1972, Hamilton 1972, 1982, Roche & Van Grunderbeek 1985, Vincens 1986) qui, pour la plupart de ces auteurs, et en premier lieu Coetzee (ibid.), montrent clairement l'extension des végétations montagnardes à des altitudes nettement plus basses qu'actuellement. Ainsi au lac Sacré sur le Mont Kenya, les données polliniques montrent que la forêt montagnarde s'est abaissée de 1 000 à 1 100 m vers 18 000 ans NP, conduisant à une diminution de la température de 5,1 à 8,8°C (Coetzee, ibid, Van Zinderen Bakker & Coetzee 1972). En conclusion, Hamilton (1973, 1982) et Flenley (1979) montrent dans des études synthétiques qu'une bonne convergence émerge de ces diverses données, indiquant clairement pour cette époque un abaissement de la température compris entre 5 et 9°C.

2 LES DONNEES POLLINIQUES OBTENUES EN FORET DENSE HUMIDE

Les différents problèmes biogéographiques exposés ci-dessus ont été renouvelés par les recherches palynologiques qui sont actuellement menées sur les dépôts quaternaires récents de deux lacs situés à basse altitude en forêt dense équatoriale; le lac Bosumtwi au Ghana et le lac Barombi-Mbo dans l'Ouest Cameroun (Fig. 1).

2.1 Le lac Bosumtwi au Ghana

Pour le lac Bosumtwi (Maley & Livingstone 1983, Talbot et al. 1984, Maley 1986 et en préparation) (Fig. 2) les données principales concernent tout d'abord l'extension à basse altitude d'un élément montagnard typique, caractérisé par l'Olivier montagnard, Olea hochstetteri – actuellement présent 700 km plus à l'ouest, vers 1 200 m d'altitude – dont les pollens se rencontrent parfois en abondance entre environ 9 000 ans BP et la base de la carotte vers 28 000 ans BP, avec des pourcentages pouvant atteindre 17% avant 19 000 ans BP et 25% entre 15 000 et 9 000 ans BP environ (Maley, en préparation). Grâce à l'examen de fragments de cuticules de Gramineae, Palmer (1982) (Fig. 2C) a corroboré cette donnée en mettant en évidence dans les mêmes unités de la carotte une flore graminéeenne de Pooideae qui ne se rencontrent actuellement en zone tropicale que sur les hautes montagnes (Livingstone & Clayton 1980), comme par exemple au Mont Cameroun où elles n'apparaissent qu'au-dessus de 2000 m (Letouzey 1968, 1985) (cf. Section 7.3). Les données polliniques impliquent une réduction de la température moyenne de 3°C au minimum. La présence d'une flore de Pooideae pourrait impliquer un abaissement de la température supérieur à 6°C.

En même temps que ces éléments montagnards s'étendaient à basse altitude, la forêt disparaissait pour laisser la place à une prairie de type montagnard avec des bouquets d'arbres épars. La base de la carotte, vers 27-28 000 ans BP, avec de nombreux pollens d'arbres, supérieurs à 50%, a vu l'extension d'un faciès montagnard nettement forestier. Entre environ 25 000 ans et 9 000 ans BP les pollens de Gramineae étaient en mouenne supérieurs à 50% (actuellement moins de 10%). Une phase d'aridité maximum s'est produite entre environ 19 000 et 15 000 ans BP. Les pollens de Gramineae et de Cyperaceae ont atteint alors de 91 à 94%. Les pollens d'arbres recensés ne représentaient plus que 4 à 5% – alors qu'actuellement ils sont de 76 à 85% – et, fait remarquable, ils appartenaient alors dans leur grande majorité à la flore forestière semi-caducifoliée et non à la flore des savanes soudano-guinéennes. Seules actuellement les prairies montagnardes guinéennes de moyenne altitude (étage submontagnard, cf. Section 7.3) comportent des bouquets d'arbres isolés constitués, en plus des espèces montagnardes typiques, de tout un cortège d'espèces dont l'aire s'étend aussi aux basses altitudes (Schnell 1977).

La forêt est réapparue assez brusquement entre 9 000 et 8 500 ans BP, en même temps que les pollens de l'élément montagnard disparaissaient presque complètement des spectres. Cette forêt a perduré jusqu'à l'actuel, malgré une diminution marquée de la pluviosité au cours de l'Holocène récent, comme le montre la baisse des niveaux lacustres après 4 000 ans BP. Le maintien de la forêt indique que, si le total des pluies a diminué, sa répartition annuelle n'a pas dû varier.

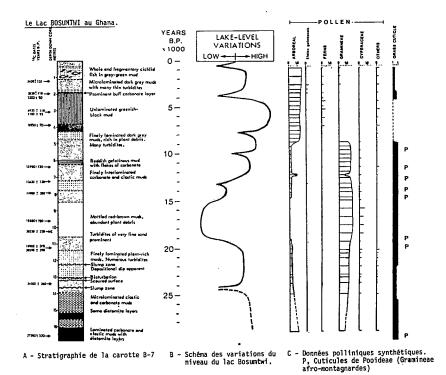


Figure 2. Le lac Bosumtwi au Ghana depuis 28 000 ans.

A: d'après Talbot et al. (1984); B: d'après M.R. Talbot & K. Kelts, figure à paraître in Geology, la partie antérieure à 15 000 ans BP a été modifiée par référence à des données polliniques inédites de J. Maley; C: d'après Talbot et al. (1984), adapté avec des données polliniques inédites de J. Maley. Cuticules de Pooideae d'après P.G. Palmer.

2.2 Le lac Barombi-Mbo dans l'Ouest Cameroun

Au lac Barombi-Mbo, des analyses polliniques préliminaires ont été effectuées sur une trentaine d'échantillons allant de l'actuel jusque vers 25 000 ans BP (Maley & Brenac 1985, Maley, Brenac & Giresse, à paraître, Brenac, recherches en cours). Les phénomènes ont été différents dans l'Ouest Cameroun, car d'une part, l'extension d'un élément montagnard, caractérisé surtout par Olea hochstetteri et apparu dès la base des couches étudiées vers — 24 m, s'est ach evé au cours du Pléistocène terminal, peu après 15 000 ans BP, plus tôt qu'au lac Bosumtwi. D'autre part, la grande importance des pollens d'arbres montre que les faciès forestiers ont toujours persisté depuis la base jusqu'à l'Actuel. La période située approximativement entre 20 000 et 15 000 ans BP est caractérisée par des pourcentages de pollens de Gramineae compris entre

20 et 30%, valeur plus élevée que pour les périodes antérieures ou postérieures (Brenac, commun. pers.). Il faut probablement interpréter l'accroissement de ces pourcentages par la présence de clairières et aussi par une extension des faciès ouverts au-delà d'une zone forestière subsistant dans le secteur du lac (Fig. 1). Ces données et interprétations s'accordent bien à la conclusion du botaniste Richards (1963) qui situait un refuge forestier dans cette région, en se basant sur la présence de plantes endémiques à aire restreinte à l'Ouest Cameroun et aussi sur la grande richesse floristique de la région. Cette richesse est bien confirmée par les récoltes effectuées récemment par le botaniste D.W. Thomas (commun. pers.).

3 LES PROBLEMES PALEOCLIMATIQUES: RAPPEL DES DONNEES PRINCIPALES ET DES HYPOTHESES

L'abaissement de la température de 5 à 8°C mis en évidence en Afrique orientale (Section 1.2), qui a pu atteindre aussi 6°C dans la zone forestière de l'Afrique de l'ouest (Section 2.1), pose plusieurs problèmes d'ordre climatique.

Le premier problème provient du fait que ce phénomène s'est poursuivi en Afrique de l'ouest jusque vers 9 000 ans BP, d'après les données obtenues au lac Bosumtwi (Section 2.1), à une époque qui a correspondu à un fort réchauffement à des latitudes plus hautes des deux hémisphères. Le second problème provient du fait que l'abaissement des conditions montagnardes à basse altitude s'est ach evé plus tôt dans l'Ouest Cameroun, probablement peu après 15 000 ans BP (Section 2.2). Tout ceci semble bien montrer qu'il s'agit d'un phénomène intéressant, suivant les époques, toutes ou certaines parties de l'Afrique tropicale — pour ne parler que de ce continent. Cette constatation devrait donc aider à trouver une solution au problème posé.

De plus, quelques auteurs (cf. Rind & Peteet 1985), à la suite des résultats de l'opération Climap (1981) sur des estimations climatiques pour le dernier maximum glaciaire, ont constaté une inadéquation entre les températures estimées pour la surface des océans intertropicaux et les données climatiques déduites dans les régions tropicales (continents ou îles). En effet, concernant l'Afrique tropicale, CLIMAP (ibid.) a estimé que vers 18 000 ans BP les températures moyennes de surface de l'Océan Atlantique tropical avaient été en moyenne comparables aux actuelles et, d'une manière très localisée, inférieures de 1 à 3°C. Les simulations effectuées avec ces valeurs aboutissent à un abaissement de la température de ca. 3°C sur l'Afrique orientale (cf. Rind & Peteet, ibid.), ce qui est plus faible de moitié environ à celui obtenu par les données in situ (Section 1.2) et à un résultat totalement irréaliste pour les précipitations qui auraient ainsi doublé par rapport aux valeurs actuelles, alors que toutes les données in situ indiquent une forte aridification que Livingstone (1980) estime correspondre à une diminution de la pluviosité d'environ 25% (Section 1.2). Rind & Peteet (ibid.) montrent aussi qu'il n'est pas possible de concevoir entre 15 000 et 20 000 ans BP un gradient de température avec l'altitude différent de l'actuel, c'est à dire de 5 à 6°C pour 1 000 m. Ils concluent finalement (ibid.) que les estimations de CLIMAP (ibid.) pour les températures de surface des océans tropicaux ne sont pas adéquates. Or effectivement des estimations de température basées sur les Foraminifères (Prell et al. 1976) montrent en particulier un renforcement considérable de l'upwelling équatorial, avec des abaissements de température atteignant 8 à 9°C en été vers 18 000 ans BP (Fig. 5). Les températures de surface en dehors des zones de remontées d'eaux froides auraient assez peu changées. Lorsqu'on aura examiné le rôle climatique actuel des upwellings, on verra que ces constatations devraient permettre de réconcilier les données océaniques avec les données continentales (Section 6).

4 LE ROLE CLIMATIQUE ACTUEL DES UPWELLINGS ET DES NUAGES STRATIFORMES

La plupart des climatologues travaillant sur l'Afrique tropicale ont bien montré la relation étroite qui existe entre les remontées d'eaux froides dans le Golfe de Guinée (s. lato) – essentiellement le courant de Benguela, le souscourant équatorial et la zone côtière allant de la Côte d'Ivoire au Nigéria (Fig. 3) — et la génération des nuages stratiformes ou des phénomènes climatiques associés à ces nuages (Hoflich 1972, Drochon 1976, Saint-Vil 1977, 1979, Bakun 1978, Herman et al. 1980, Slingo 1980, etc.) (Fig. 4). L'apparition en surface de la mer, d'eaux à une température inférieure à celle du flux de mousson, entraîne sa stabilisation en supprimant les potentialités convectives de cette masse d'air humide. Dans ces conditions, seuls des nuages stratiformes peuvent apparaître. Ensuite, sur le continent voisin, tant qu'il n'y aura pas de réchauffement par la base ou de convection dynamique, ces nuages n'évolueront pas ou peu et ils pourront ainsi s'étendre très loin à l'intérieur des terres. Les nuages stratiformes sont généralement peu ou pas précipitants; lorsqu'ils donnent des pluies, il s'agit de pluies fines, de type crachin, non-orageuses (cf. Maley 1981, 1982). De plus, la persistance de manteaux nuageux intercepte le rayonnement solaire, entraînant ainsi un fort rafraîchissement de la température des basses couches de l'atmosphère (cf. Herman et al. 1980, Crane & Barry 1984, Le Treut 1985), limitant aussi l'évaporation (Fig. 4). Ce refroidissement ne peut que renforcer la stabilité de ces couvertures nuageuses.

Actuellement, l'influence des remontées d'eaux froides et des nuages stratiformes a un impact assez réduit sur la végétation forestière au nord du Golfe de Guinée, car la petite saison sèche estivale qui en résulte ne dure habituellement que deux mois (août et septembre) (Fig. 4). Par contre, vers l'est, cette influence est beaucoup plus marquée, avec d'importantes conséquences pour la végétation. En effet, durant l'été boréal, de juin à septembre, la forêt Gabonaise est recouverte en permanence par une couverture nuageuse stratiforme qui peut s'étendre à plus de 800 km des côtes (Saint-Vil

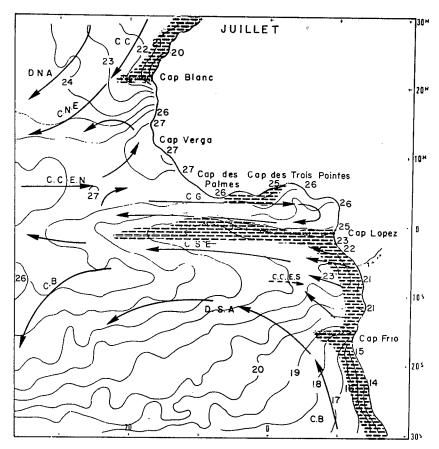


Figure 3. Température, circulation de surface et remontées d'eaux froides (upwellings) sur l'Atlantique tropical. Les courants (du nord au sud):
CC: Courant des Canaries; DNA: Dérive nord-Atlantique; CNE: C. nord-équatorial;
CCEN: Contre courant équatorial nord; CG: C. de Guinée; CSE: C. sud équatorial;
CCES: Contre courant équatorial sud; DSA: Dérive sud Atlantique; CB: C. de Benguela.
Extrait de Wauthy (1983, Fig. 20A).

1977, 1979). Ces nuages, quasiment non précipitants, déterminent la grande saison sèche, toutefois l'abaissement de la température qui diminue beaucoup les pertes par évaporation, est responsable d'un faible déficit de saturation. C'est ce phénomène qui permet à la forêt Gabonaise de subsister, car avec une quasi absence de pluie pendant quatre mois — même avec des précipitatons très importantes durant les autres mois — la plus grande partie du Gabon devrait être couverte de savanes. Cependant, une trop longue persistance des

Schéma du Temps a ABIDJAN

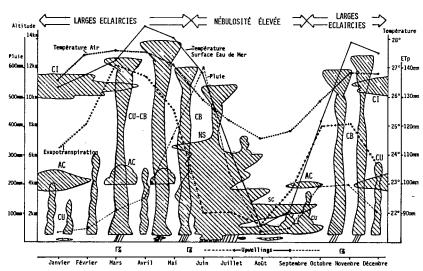


Figure 4. Schéma de l'évolution annuelle du temps à Abidjan, montrant la succession des principaux types de nuages (d'après Drochon 1976, ASECNA) et des éléments principaux du climat (température de surface de l'eau de mer, température de l'air, pluie et évapotranspiration: données ASECNA et ORSTOM). La station d'Abidjan est représentative du climat de la zone forestière occidentale.

couvertures nuageuses non précipitantes peut finalement entraîner l'élimination de la forêt, car l'extension des savanes de la zone côtière (Fig. 1) dépend de cette saison sèche estivale qui dure cinq mois dans ce secteur (cf. Saint-Vil ibid.). Il est probable aussi que les savanes incluses du Congo (Fig. 1) ont, pour l'essentiel, la même origine (Samba-Kimbata 1978).

En conclusion, la relation entre la température des eaux de surface de l'océan et les facteurs climatiques est donc évidente (cf. Flohn 1983, Hastenrath 1984). En particulier, la relation avec la présence ou l'absence de pluies est très nette car, a contrario, les années où les upwellings sont faibles ou nuls, et donc avec persistance des eaux chaudes de surface, des pluies exceptionnelles sont enregistrées sur la zone forestière (Hisard 1980), et parfois aussi sur une grande partie de la zone tropicale (Hooke 1970). L'année 1984 qui a vu une suppression presque complète des upwellings, s'est traduite au Gabon par des précipitations considérables de juin à septembre (Guillot 1985).

5 QUELQUES MODELES ACTUELS D'EXTENSIONS MONTAGNARDES LOCALISEES A BASSE ALTITUDE

Comme on l'a vu plus haut (Section 1.2) les biotopes montagnards apparaissent en général au-dessus de 1 000 m. Cette limite constitue une barrière biologique fondamentale (cf. par ex. Moreau 1966, Bernardi 1979, etc.). Toutefois quelques auteurs ont critiqué la réalité du phénomène car localement des faunes ou des flores habituellement montagnardes, s'étendent parfois à basse altitude (cf. Diamond & Hamilton 1980, Hamilton 1982). Effectivement, lorsqu'on considère par exemple la façade Atlantique de l'Afrique, les collines de Freetown en Sierra Leone en présentent un premier exemple. Ces collines dominent la mer en culminant vers 900 m et, dès 500 m d'altitude, elles supportent tout un cortège de plantes montagnardes (Morton 1968), dont Olea hochstetteri (cf. Hepper 1963). Plus à l'est, sur le flanc sud du Mont Cameroun, face à la mer, des arbres (Thomas 1985) et des oiseaux (Serle 1964) typiquement montagnards se manifestent dès 500 m d'altitude. Plus au sud, sur l'Escarpement Angolais qui fait face à la mer en s'élevant jusqu'au rebord du Plateau situé entre 1 000 et 2 000 m d'altitude, des botanistes y indiquent l'apparition de conditions montagnardes ('cloud forest', etc.) dès 200 à 300 m d'altitude (Exell & Mendonca 1937, Airy-Shaw 1947), en même temps que des oiseaux de type montagnard (Hall & Moreau 1962, Moreau 1966). D'autres exemples existent sur la côte de l'Océan Indien (cf. les Monts Usambaras; Moreau 1935, 1938, 1966).

Ces exemples montrent qu'on est en présence d'un phénomène écologique non fortuit qui étend à basse altitude les conditions climatiques — essentiellement la température — qu'on trouve habituellement sur les montagnes à partir de 1 000 à 1 500 m. La plupart des auteurs qui ont observé ces phénomènes localisés, les ont rattachés à la persistance de couvertures nuageuses et de brouillard qui sont particulièrement fréquents sur les reliefs face à la mer (Moreau 1966, Serle ibid., Airy-Shaw ibid.). Sur ces montagnes, la zonation des biotopes est donc atypique lorsqu'on considère seulement les altitudes, mais normale d'après les conditions écologiques. Ainsi, ce qui semblait au départ un point faible dans la démonstration de l'isolement actuel des taxons montagnards, se révèle finalement un point fort.

Ces exemples, qui correspondent en fait à des modèles actuels d'extension à basse altitude de biotopes montagnards, apparaissent très importants pour tenter d'expliquer les abaissements de température qui se sont produits sur l'Afrique tropicale au cours du Quaternaire récent (Sections 1.2 et 2). Le modèle de l'Escarpement Angolais est particulièrement précieux ici car les botanistes cités ci-dessus (ibid.) ont montré que l'abondance de la couverture nuageuse dépendait directement des nuages bas qui viennent de la mer où circule le courant froid de Benguela. Hoflich (1972) a démontré comment ce courant froid est à l'origine des épais manteaux de nuages stratiformes qui ont une influence majeure sur le climat du continent voisin en y réduisant les pluies et en y abaissant la température.

Les divers exemples actuels rapportés plus haut (Sections 4 et 5) de l'action climatique soit refroidissante, soit aridifiante des couvertures nuageuses stratiformes, montrent que les upwellings qui les génèrent ont un rôle climatique primordial. Quelques auteurs ont déjà montré comment les upwellings pouvaient avoir un impact important sur les paléoclimats de l'Afrique (cf. par ex. Van Zinderen Bakker 1982). Le rôle paléoclimatique des nuages stratiformes, comme relai des upwellings sur l'Afrique tropicale, a déjà été présenté dans ses grandes lignes (Maley 1985, 1986), en reprenant des idées exposées précédemment sur le rôle des nuages et des types de pluie associés aux processus de la sédimentation (Maley 1981, 1982, 1984).

La reconstitution des températures océaniques de surface par les assemblages de Foraminifères et de Radiolaires, montre que vers 18 000 ans BP les upwellings de l'Atlantique tropical et en particulier ceux de la bande équatoriale (sous-courant équatorial), à peu près sans changement dans leur position, étaient très intenses en été avec des températures inférieures aux actuelles de 4 à 9°C (Prell et al. 1976, Morley & Hays 1979) (Fig. 5). De plus, Prell et al. (ibid.) ont montré que même durant l'hiver boréal (février), qui est actuellement la saison aux eaux marines les plus chaudes, la température des eaux était encore de 3°C inférieure à l'actuelle. De ce fait, il apparaît que les remontées d'eaux froides devaient alors durer une grande partie de l'année, entraînant sur le continent voisin un abaissement important de la température ainsi qu'une forte diminution des pluies. Actuellement, les fluctuations interannuelles des différents upwellings (équatoriaux, côtiers, courant de Benguela, etc.) sont synchrones d'un point à l'autre du Golfe de Guinée (s. lato) (Merle 1980), ce qui conduit à penser que l'ampleur du phénomène durant les phases les plus froides du Quaternaire a dû avoir un impact renforcé sur le continent africain.

Les données de Prell et al. (1976) semblent montrer que dans la bande de l'upwelling équatorial les températures de surface sont revenues à un niveau voisin de l'Actuel vers 9 ou 10 000 ans BP, ce qui correspondrait assez bien au moment où la forêt équatoriale est réapparue sur l'Afrique de l'ouest (Fig. 2; cf. Section 2.1). Les océanograph es ayant montré récemment (Servain et al. 1982, Picaut 1983) que c'est le renforcement des alizés sur l'Atlantique équatorial, particulièrement dans son secteur ouest, qui déclenche les upwellings dans le Golfe de Guinée, on peut donc relier la variation des alizés au cours du Quaternaire aux phénomènes climatiques discutés ici (cf. Flohn 1982). Or effectivement, diverses études ont montré un renforcement considérable des vents vers 18 000 ans BP et en particulier des alizés (Newell et al. 1981).

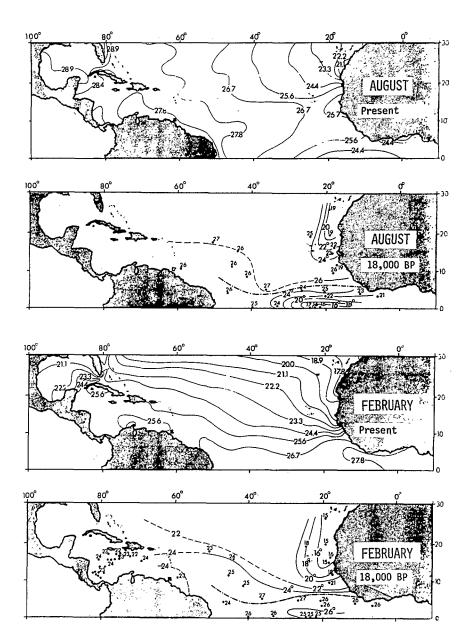


Figure 5. Reconstitution par les Foraminifères des températures de surface (août et février) sur l'Atlantique nord tropical durant le dernier maximum glaciaire, vers 18 000 ans BP. Valeurs actuelles en comparaison. Extrait de Prell et al. (1976, Fig. 11 et 12).

7 LES IMPLICATIONS BIOGEOGRAPHIQUES

7.1 Les refuges forestiers durant la dernière grande phase aride et froide

Les données polliniques présentées ci-dessus (Section 2) apportent des preuves directes, d'une part de la fragmentation de la forêt dense humide au cours du dernier maximum glaciaire, d'autre part de la présence effective d'un refuge forestier dans l'Ouest Cameroun. Ensuite, ces données ayant été acquises sur des sédiments déposés en continu, elles apportent une chronologie relativement précise des phénomènes grâce aux datations par le radiocarbone. Les lumières ainsi jetées sur l'histoire du domaine forestier équatorial africain au cours du Quaternaire récent, d'une part permettent d'établir une nouvelle approximation sur la localisation des refuges forestiers, particulièrement ceux de la zone centrale Camerouno-Gabonaise, d'autre part apportent une explication paléoclimatique de la coupure biogéographique mise en évidence au niveau de la Cross River.

Les biogéographes qui ont cherché à établir la position approximative des refuges forestiers, se sont basés essentiellement sur la grande richesse floristique et faunistique actuelle de certains secteurs forestiers, y compris l'endémisme spécifique et infra-spécifique. Pour le présent auteur, l'importance de la pluviométrie actuelle ne peut être qu'un critère secondaire car dans ce domaine, ce qui compte surtout est la longueur de la saison des pluies, plus que le total annuel, pourvu que celui-ci soit au moins supérieur à 1 200 mm (cf. le nord de la forêt en Côte d'Ivoire et Ghana, Fig. 1). Il semble exister actuellement un certain consensus pour reconnaître trois régions principales ayant pu fonctionner comme refuges forestiers durant des périodes arides du Quaternaire (cf. Myers 1982).

- 1. Un secteur situé sur le nord du Libéria et l'ouest de la Côte d'Ivoire, correspondant au refuge dit de Haute Guinée (cf. Section 1.1).
- 2. Un secteur assez large situé sur le sud-ouest du Cameroun et l'ouest du Gabon, correspondant à la série de refuges Camerouno-Gabonais.
- 3. Un secteur assez étendu situé vers l'extrémité nord-est du Zaïre et correspondant au refuge du Zaïre oriental (parfois appelé refuge central en considération des bastions forestiers actuels de la Côte de l'Océan Indien).

La carte schématique des refuges présentée sur la figure 1, prend comme point de départ le schéma de Endler (1985), établi à partir des données de Moreau (1966, 1969); ce schéma a été récemment repris et commenté par Mayr & O'Hara (1986). Sur cette carte et sur d'autres un peu différentes des refuges en position côtière situés sur les principaux saillants vers le Golfe de Guinée, en particulier sur le saillant Gabonais, avaient été proposés d'abord par Aubreville (1949, 1962 pro parte) puis repris par Hamilton (1976) et Van Zinderen Bakker (1976). Pour des raisons climatiques qui ont été discutées plus haut (Section 4), une telle position côtière ne peut pas être retenue. En effet ces divers saillants présentent actuellement des savanes rélictuelles, parfois importantes comme au Gabon (Fig. 1) (pour la Côte d'Ivoire, cf. Portères 1950, Aubreville 1962: 28-30, Bellier et al. 1969; Gabon: cf. Aubreville

1962: 31-37). Le renforcement considérable des upwellings lors du dernier maximum glaciaire ne peut qu'avoir entraîné l'extension de ces savanes (Section 6). Ces données actuelles et ces déductions font donc préférer des refuges situés à quelque distance des côtes, tel le refuge de Haute Guinée de Endler (ibid.) et Mayr & O'Hara (ibid.).

A part cette critique des refuges côtiers, on ne discutera ici que des refuges du secteur Camerouno-Gabonais. Les données polliniques du lac Barombi-Mbo (Section 2.2) apportent en premier lieu une confirmation de la présence effective d'un refuge sur l'Ouest Cameroun. Ensuite ce sont les diverses données floristiques et faunistiques actuelles, telles la richesse taxonomique et la présence de taxons endémiques ou isolés par rapport à d'autres refuges, qui permettent d'essayer de cerner davantage leurs contours. Les limites proposées sur la Figure 1 sont une approximation qui devra être amendée lorsque de nouvelles données seront disponibles. De plus, tous ces refuges ne devaient pas comporter une forêt d'un seul bloc, mais plutôt de nombreux petits ensembles isolés ou faiblement rattachés entre eux.

L'extension du refuge de l'Ouest Cameroun en direction des collines d'Oban vers l'ouest, se base sur toutes les données floristiques et faunistiques rapportées en Section 1, plaçant une coupure majeure au niveau de la Cross River. Sa limite vers l'est, près du fleuve Sanaga, se base tout d'abord sur la grande richesse floristique des forêts de l'Ouest Cameroun qui d'après Richards (1963) et D.W.Thomas (commun. pers.) seraient les plus riches de toute l'Afrique forestière. Sa limitation avant la Sanaga se base aussi, par exemple, sur la découverte dans l'Ouest Cameroun, entre le nord des Monts Roumpi, le secteur de Kumba et à l'est vers Ngambé, d'un genre endémique, Medusandra, comportant deux espèces (Brenan 1952, Letouzey & Satabie 1974), pour lequel fût créée une Famille et même un Ordre nouveau. Une coupure très nette des biotopes forestiers de plaine au niveau de la Sanaga a été mise en évidence par Amiet (1985) dans ses études sur les Anoures du Cameroun, Bernardi (1966) a fait aussi la même constatation à partir de l'étude de certains groupes de papillons. La coupure matérialisée par le fleuve Sanaga se situe dans le secteur où les savanes du nord de la forêt s'approchent le plus de la côte. Un parallèle avec le 'V Baoulé' de Côte d'Ivoire a été fait par Amiet (ibid.).

Vers le sud-ouest, ce refuge ne devait pas atteindre le pied nord du Mont Cameroun, car dans ce secteur il existe encore actuellement quelques petites savanes rélictuelles entourées de taches de forêts semi-caducifoliées (Letouzey 1978), subsistant à l'heure actuelle par un effet d'abri sous le vent du Mont Cameroun: de Barombi-Kotto à Muyuka la pluviométrie tombe en-dessous de 2 000 mm/an (Eisentraut 1963, Suchel 1980). Autour du Mont Cameroun se rencontrent fréquemment des taxons de la forêt semi-caducifoliée (Ulmaceae et Sterculiaceae) (Vivien, Faure & Letouzey 1985), alors que la zone du refuge est dominée surtout actuellement par la forêt sempervirente très riche en Caesalpiniaceae (Letouzey 1968, 1985). L'isolement du Mont Cameroun par rapport à la Dorsale Camerounaise plus au nord, apparaîtra aussi plus loin lorsqu'on discutera des peuplements montagnards (Section 7.2).

Le refuge du sud-Cameroun, au sud de la Sanaga et le long du versant occidental du Plateau sud-Camerounais, a été délimité approximativement d'après les conclusions présentées par Amiet (1985) à la suite de ses recherches sur les Anoures. Ce refuge est confirmé par Myers (1982) qui rapporte qu'au sud de la Sanaga se situe une forte concentration de Mammifères endémiques, particulièrement des Primates (cf. Grubb 1982, Eisentraut 1963).

Les deux refuges du Gabon ont été délimités par référence à Aubreville (1962) quiétait un des botanistes connaissant le mieux ce pays. Discutant du problème des refuges forestiers, cet auteur écrivait (ibid., p. 63): 'C'est au Gabon qu'il nous semble que la forêt a conservé un domaine assez grand, non pas dans la région littorale sablonneuse où elle a dû disparaître rapidement, mais sur les massifs montagneux intérieurs, Monts de Cristal au nord de l'Ogooué, Monts de Chaillu au sud de l'Ogooué. Aujourd'hui c'est dans ces régions que la flore est la plus riche en genres et espèces de tout le massif forestier guinéo-congolais, parce qu'elle a résisté sur place à la période de dessèchement.' Deux critiques minimes sont à faire: d'une part des recherches ultérieures semblent avoir montré que la plus grande richesse floristique se trouve dans l'Ouest Cameroun (cf. supra), d'autre part les refuges de forêts de plaine n'ont pas pu exister vers le sommet des montagnes désignés-cidessus, mais probablement à leur pied et périphérie.

La présence actuelle de savanes incluses dans la boucle de l'Ogooué, vers Booué (Aubreville 1967) (Fig. 1), implique probablement qu'en période aride une jonction s'est effectuée avec les savanes côtières — comme le pense aussi Aubreville (1962 cf. supra) — et donc qu'une coupure a existé entre les deux refuges. Par contre, il serait possible que le refuge des Monts de Cristal ait eu quelques relations directes avec celui du sud-Cameroun, à travers la Guinée équatoriale qui est assez mal connue.

7.2 La reconstitution de la forêt planitiaire vers 9 000 ans BP

Les données polliniques et chronologiques obtenues au lac Bosumtwi montrent que la reconstitution de la forêt entre les refuges s'est produite assez rapidement aux alentours de 9 000 ans BP, en moins d'un millénaire. Cette donnée concerne plus spécialement la forêt ouest-africaine, mais quelques données polliniques (Roche 1979, Caratini & Giresse 1979, M'Benza-Muaka & Roche 1980) et d'autres d'ordre géologique (De Ploey 1969, Giresse & Lanfranchi 1984, Peyrot & Lanfranchi 1984) obtenues dans le bassin du Congo et au Congo occidental montrent une histoire comparable.

De part et d'autre de la 'coupure du Dahomey' (Section 1.1), la similitude relativement grande des flores et des faunes implique qu'à l'Holocène inférieur la forêt a aussi recolonisé cette zone. Plus à l'est, il ne semble pas faire de doute que la coupure biogéographique majeure de la Cross River soit la résultante de la longue disparition de la forêt à l'ouest de cette rivière (cf. Section 1.1). La 'coupure du Dahomey' est probablement un phénomène survenu plus récemment et résultant peut-être de la diminution de la pluvio-

sité vers 4 000 ans BP (cf. Livingstone 1982, Robbins 1978), comme cela apparaît par exemple dans la chute du niveau du lac Bosumtwi à cette époque (Fig. 2B).

7.3 Les migrations des taxons afromontagnards

Une brève présentation de l'état de la question a été donnée en Section 1.2, puis, grâce à des données polliniques et d'autres sur les cuticules de Gramineae (Section 2.1), on a montré que des taxons montagnards ont existé à basse altitude, loin des montagnes, au cours du Quaternaire récent. De plus, des exemples actuels d'extensions localisées de biotopes montagnards (Section 5) montrent comment ces migrations ont pu s'effectuer. A ce propos on doit noter que des écologistes étudiant les conditions montagnardes ont bien mis en évidence le rôle primordial joué par les couvertures nuageuses et les brouillards (Grubb & Whitmore 1966, Grubb 1971, 1974, 1977).

Le problème de ces migrations apparaît toutefois assez complexe, car, si on a insisté jusqu'ici sur la coupure fondamentale entre flores ou faunes planitiaires et montagnardes, des distinctions toutes aussi importantes séparent physionomiquement les formations afromontagnardes de forêts de celles de prairies. La distinction écologique résulte essentiellement de la répartition des pluies. En effet, les prairies montagnardes apparaissent lorsque la pluviosité diminue et surtout lorsque la saison sèche augmente. Ce fait est bien illustré sur le Mont Cameroun où la limite forêt montagnarde — prairie correspond à une forte diminution du total annuel et surtout à un racourcissement de la saison des pluies qui ne dure plus en prairie que six à sept mois vers 2 500 m, juste au-dessus de la limite supérieure de la forêt montagnarde, alors que dans cette formation vers 1 000 m, il n'y a que zéro ou un mois sec chaque année (Fontes & Olivry 1976).

Sur les montagnes du Cameroun et particulièrement sur le Mont Cameroun, Letouzey (1968, 1985) a introduit une subdivision plus détaillée. Il distingue vers le bas un étage submontagnard s'étendant en moyenne de 1 000 à 2 000 m et comportant surtout des forêts. Leur caractéristique est de posséder, outre des espèces typiquement montagnardes comme Olea hochstetteri, tout un cortège d'espèces de forêt semi-caducifoliée guinéo-congolaise (Letouzey, ibid.). Plus haut, se trouve l'étage proprement montagnard entre 2 000 et 3 000 m environ. Suivant les conditions climatiques (cf. supra) et aussi actuellement les influences anthropiques, cet étage correspond soit à la forêt avec un cortège d'arbres typiquement montagnards, soit à des paysages ouverts de type prairie avec des bouquets d'arbres ou des arbres isolés. La prairie renferme de nombreuses Gramineae à affinités tempérées (Pooideae) (cf. Section 2.1).

Dans son étude de la vicariance chez les Anoures du Cameroun, Amiet (1985) a recensé chez les orobiontes (taxons montagnards) une répartition qui se calque sur les subdivisions établies par Letouzey (ibid.), avec un groupement particulier en forêt submontagnarde, un autre en forêt montagnarde et

un troisième largement réparti dans ces deux étages. Il faut rappeler ici que les Anoures sont rares en milieu franchement ouvert. De cette répartition on pourrait déduire une histoire paléoclimatique assez complexe avec des phases de refroidissement distinctes et d'intensités différentes (Amiet 1975, 1980, 1985), ce qui est très plausible au vu des résultats présentés ici.

Lorsqu'on considère le peuplement des montagnes de l'Ouest Cameroun, on constate pour certains groupes un net appauvrissement du Mont Cameroun, ou la présence de formes parfois différentes, par rapport aux montagnes plus au nord de la Dorsale Camerounaise (pour les oiseaux, cf. Serle 1950, 1954; pour les Anoures, cf. Amiet 1980, 1985). Une coupure écologique persistante semble donc avoir existé dans le passé (cf. par exemple les savanes résiduelles du pied nord du Mont Cameroun; Section 7.1) entre cette montagne et le secteur des Monts Rumpi et Koupé.

Durant les périodes froides du Quaternaire le niveau de la mer s'est abaissé, parfois de plus de 100 m. C'est ainsi que l'île de Fernando Po a été rattachée au continent voisin par un isthme dont le point le plus bas se trouve actuellement vers —60 m. La communication a dû s'interrompre pour la dernière fois au cours du Pléistocène terminal (15 à 10 000 ans BP). Or il est intéressant de remarquer avec Eisentraut (1970) que le pourcentage des petits mammifères et des oiseaux vivant uniquement en plaine est, par rapport aux espèces pouvant vivre en altitude, nettement plus faible sur l'île (35 et 39% respectivement) que sur le continent voisin (60% pour les deux groupes). Ceci semble indiquer que le peuplement insulaire se serait fait à partir du continent préférentiellement durant les périodes froides et, on le constate encore ici, à un moment où les formes montagnardes s'étendaient à basse altitude (ibid.).

Les analyses polliniques effectuées tant au Bosumtwi qu'au Barombi-Mbo montrent que, d'une part des périodes froides et arides, comme par exemple celle survenue entre environ 20 000 et 15 000 ans BP, auraient permis la migration des taxons de biotopes très ouverts, d'autre part des périodes fraîches et plus humides, caractérisée par un environnement plus forestier comme vers 27-28 000 ans BP au Bosumtwi, auraient autorisé la migration des taxons de milieux forestiers. A ce propos il est intéressant de remarquer que Van Zinderen Bakker & Coetzee (1972) ont montré qu'en Afrique orientale une phase fraîche et relativement humide s'était produite vers 27 000 ans BP au Mont Kenya. Par ailleurs, dans son étude des oiseaux des montagnes africaines. Moreau (1966) a pu mettre en évidence deux phases de migration, l'une ayant concerné des oiseaux vivant en forêt montagnarde (s. lato), l'autre des oiseaux vivant en prairie montagnarde (moorland).

Une autre question beaucoup débattue a été la voie préférentielle de communication entre les montagnes d'Afrique orientale et celles du Cameroun (cf. Bernardi 1979). Certains auteurs, comme par exemple Moreau (ibid.), ont privilégié la voix la plus directe par le nord du bassin du Congo à travers la Centrafrique. Toutefois, s'il est probable que certains biotopes montagnards, préférentiellement de milieux ouverts, ont pu s'étendre à travers le bassin du Congo (cf. M'Benza-Muaka & Roche 1980), il apparaît que le flux principal

des biotopes forestiers a dû emprunter surtout le bord sud du bassin du Congo, qui forme une large dorsale située en général au-dessus de 1 000 m et qui comporte actuellement de nombreuses populations satellites de taxons afromontagnards, isolés parmi des végétations typiquement planitiaires (cf. les cartes de White 1981, cf. aussi par ex. Lawton 1972). Après la 'plaque tournante' de l'Angola, qui a ici une position clé, cet axe de migration s'est poursuivi le long de l'Atlantique par la chaîne des collines du Mayombe, puis les Monts du Chaillu et les Monts de Cristal. Bien que les sommets ne soient pas très élevés – de 700 à 1 000 m – des plantes montagnardes ont été parfois collectées dans des stations rélictuelles à des altitudes assez basses. On peut ainsi noter deux stations de Podocarpus latifolius (P. milaniianus). l'une vers 700 m sur le flanc Congolais du Mont Chaillu (collection P.Sita 1977), l'autre vers 900 m dans le sud-Cameroun, près d'Ebolowa (Letouzey 1968). En ajoutant ces données à celles présentées par White (ibid.), on peut conclure que cette chaîne de collines, encore actuellement fréquemment baignée dans les nuages, a pu servir par intermittence au cours du Quaternaire de voie de communication préférentielle entre les peuplements montagnards d'Afrique orientale et ceux de l'Angola et du Cameroun.

Des confirmations directes de l'extension de peuplements montagnards sur ces régions durant des périodes plus fraîches sont apportées par quelques analyses polliniques effectuées en Angola et au Congo. Au nord-est de l'Angola, dans une région comprise entre 700 et 900 m, Van Zinderen Bakker & Clark (1962) et Clark & Van Zinderen Bakker (1963) présentent des analyses polliniques de sédiments datés entre environ 30 000 ans BP et le Pléistocène terminal, qui contiennent des pollens de plantes afro-montagnardes, Ilex, Myrica, Erica et Podocarpus; ce dernier genre est présent avec des valeurs atteignant de 18 à 25%, alors qu'actuellement les plus proches stations sont éloignées de 600 à 800 km et à des altitudes comprises entre 1 800 et 2 000 m (ibid.). Plus au nord, près de Pointe Noire au Congo, au large de l'estuaire de la rivière Kouilou qui draîne les collines du Mayombe, Caratini & Giresse (1979) ont trouvé dans des niveaux situés vers la fin du Pléistocène, des pourcentages élevés de pollens de Podocarpus, près de 20%. Cette donnée est la preuve de la grande extension prise à cette époque par les peuplements montagnards sur le Mayombe.

8 LE PROBLEME DES SAVANES SOUDANO-ZAMBEZIENNES

Tous les auteurs qui avaient traité jusqu'à présent de la question des refuges forestiers durant les périodes arides (Aubreville 1949, 1962, Moreau 1966, 1969, Hamilton 1976, Van Zinderen Bakker 1976) ainsi que le présent auteur (Maley 1976), avaient envisagé un envahissement des savanes de type soudanozambézien entre les refuges forestiers. Pour cette hypothèse, la carte en couleur de Van Zinderen Bakker (ibid.) était très suggestive, indiquant un contact

vers le centre du bassin du Congo entre les savanes soudanienne et zambézienne. Or il y a un empêchement majeur à cette hypothèse: les flores soudanienne et zambézienne sont composées en grande partie d'espèces différentes, même si de nombreux genres sont souvent communs (White 1965). On doit donc conclure qu'un écran s'est depuis longtemps interposé entre la flore soudanienne au nord et la flore zambézienne au sud.

Il apparaît bien maintenant que cet écran a été composé par des végétations montagnardes. Les données polliniques obtenues au lac Bosumtwi (Section 2.1), situé à environ 70 km au sud de la limite méridionale des savanes, en apportent une confirmation importante. En effet, même durant la phase aride intense survenue entre 19 000 et 15 000 ans BP, à un moment où le rapport entre les pourcentages de pollens de Gramineae et Cyperaceae et ceux des arbres était comparable à celui qu'on peut rencontrer actuellement au Sahel (cf. la station de Tjéri au Tchad, Maley 1981: 389), même à cette époque, quasiment aucun pollen de taxons typiquement savanicoles n'a été rencontré, sauf dans un échantillon quelques pollens d'Acacia cf. hockii qui vit actuellement juste au nord de la forêt. Cela est très remarquable, surtout lorsqu'on sait qu'à un peu plus de 125 km à l'est, les savanes soudaniennes s'avancent jusqu'à la mer en formant la 'coupure du Dahomey' (cf Section 1.1) (Fig. 1).

9 CONCLUSIONS ET HYPOTHESES

De nombreux problèmes importants restent cependant sans réponse précise. Parmi ces problèmes, il y a en premier lieu celui de la relation spatiale entre les refuges de forêts planitiaires et les végétations montagnardes. En effet, on a montré que l'emplacement approximatif des refuges forestiers semblait se situer au pied et à la périphérie de certaines montagnes (Fig. 1). Par ailleurs, les diverses données exposées ou rappelées dans ce chapitre, concernant les migrations des végétations montagnardes, montrent clairement que ces végétations, soit forestières, soit de milieu ouvert, ont existé en plaine. Toutefois, on ne connaît pas l'extension réelle de ces végétations. On peut cependant raisonnablement supposer que durant les phases froides et arides, les formations de milieu ouvert se sont largement répandues et pendant les phases fraîches et plus humides, celles de milieux forestiers les ont plus ou moins remplacées.

Au cours de ces diverses périodes, il faut donc envisager une certaine imbrication des types de végétations montagnardes et planitiaires. Dans les secteurs occupés par les refuges de forêts de plaine, on peut penser que les végétations de plaine et de montagne ont pu se cotoyer suivant les conditions climatiques locales. Les refuges de forêts planitiaires étaient probablement constitués d'une série de petits refuges éparpillés au gré des conditions topographiques qui ont dû jouer un grand rôle pour exacerber les potentialités des facteurs climatiques.

Pour essayer de comprendre comment une telle mosaïque aurait pu exister,

on peut rappeler que la petite saison sèche estivale — qui est sous la dépendance des upwellings et qui affecte la majeure partie du bloc forestier africain, mais avec des durées variables (un à deux mois en général, sauf au Gabon et dans certaines parties du Congo où elle peut atteindre quatre mois; cf. Section 7.1 et Leroux 1983) — n'affecte pas la zone forestière de l'Ouest Cameroun où, au contraire, cette période de l'année correspond aux précipitations maximales, à ce que Suchel (1972) appelle le 'paroxisme pluvial' de l'Ouest Cameroun. Ainsi on pourrait émettre l'hypothèse que durant les périodes plus froides, les reliefs de l'Ouest Cameroun auraient pu favoriser, peut-être comme actuellement, par des variations localisées d'ascendance surtout à la périphérie de ces reliefs, par effet orographique, la transformation des nuages stratiformes non précipitants en nuages précipitants, de type nimbo-stratus ou même de type cumuliforme (cf. Ludlam 1966). Ainsi localement, il aurait pu exister des températures plus élevées et des chutes de pluie nécessaires à la survie de végétations forestières de plaine.

Des études détaillées de climatologie sur l'Ouest Cameroun et aussi dans les secteurs localisés où s'observent actuellement des phénomènes d'extension à basse altitude de biotopes montagnards, pourraient peut-être apporter de nouveaux éléments concernant la paléoclimatologie du bloc forestier guinéocongolais.

REMERCIEMENTS

Ce chapitre est un des résultats des recherches débutées il y a quelques années au Zoology Department, Duke University, USA, dirigé par D.A. Livingstone, dans le cadre du programme 'Deep Drilling in African Lakes'. Ces recherches ont été poursuivies ensuite au Laboratoire de Palynologie (Dir. M.Van Campo) de l'Institut des Sciences de l'Evolution de Montpellier (UA 327 du CNRS) (Dir. L. Thaler). Les carottages des lacs Bosumtwi et Barombi-Mbo ont été effectués par les équipes de D.A.Livingstone. Les recherches au Cameroun sont effectuées dans le cadre d'un programme sous la co-responsabilité de D.A.Livingstone et de l'auteur (ORSTOM, Unité de Recherches no. 103), en collaboration avec plusieurs organismes scientifiques du Cameroun (MESRES, ISH, CGN, CRH), avec l'Institut Polytechnique de Zurich en Suisse (K.Kelts) et avec les moyens logistiques et en personnel de l'ORSTOM au Cameroun (Dir. Ph. Mathieu). Ce programme, outre les aspects traités dans ce chapitre, comporte particulièrement des recherches en Limnologie, Stratigraphie, Sédimentologie, Paléomagnétisme, sur les Isotopes de l'Oxygène, du Carbone et du Beryllium. Le financement des opérations de carottage au Cameroun provient pour l'essentiel de la France (ORSTOM et CNRS) et des Etats-Unis (NSF et Duke University); pour le lac Bosumtwi au Ghana, le financement a été fourni par la NSF.

BIBLIOGRAPHIE

- Airy-Shaw, H.K. 1947. The vegetation of Angola. J. Ecology 35: 23-48.
- Amiet, J.L. 1975. Ecologie et distribution des Amphibiens Anoures de la région de Nkongsamba (Cameroun). Ann. de la Fac. Sc. Yaoundé 20: 33-107.
- Amiet, J.L. 1980. Révision du genre Leptodactylodon Anderson (Amphibia, Anura, Astylosterminae). Ann. de la Fac. Sc. Yaoundé 27: 69-224.
- Amiet, J.L. 1985. Aires disjointes et taxons vicariants chez les Anoures du Cameroun: implications paléoclimatiques. Manuscrit, Yaoundé, 18 p.
- Aubreville, A. 1949. Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale. Paris: Soc. Edit. Géogr., Marit. et Colon., 99 pp.
- Aubreville, A. 1962. Savanisation tropical et glaciations quaternaires. *Adansonia* 2 (1): 16-84.
- Aubreville, A. 1967. Les étranges mosaïques forêt-savane du sommet de la boucle de l'Ogooué au Gabon. Adansonia 7 (1): 13-22.
- Bakun, A. 1978. Guinea current upwelling. Nature 271: 147-150.
- Bellier, L., D.Gillon, Y.Gillon, J.L.Guillaumet & A.Perraud 1969. Recherches sur l'origine d'une savane incluse dans le bloc forestier du Bas-Cavally (Côte d'Ivoire) par l'étude des sols et de la biocénose. Cahier ORSTOM, série Biologie 4: 65-94.
- Bernardi, G. 1966. Aréotypes et chorologie de l'ouest africain principalement d'après les *Pieridae* (Lepidopt.). *J. W.Afric. Sc. Assoc.* 11: 49-67.
- Bernardi, G. 1975. Contribution à la biogéographie de la Région Guinéenne: I. Le genre *Hypolimnas* Hübner (Lepidopt. Nymphalidae). C.R. Soc. Biogéogr. (Paris) 452: 6-10.
- Bernardi, G. 1979. Contribution à la biogéographie des montagnes africaines. I. Généralités. C.R. Soc. Biogéogr. (Paris) 479: 5-28.
- Brenan, J.P.M. 1952. Plants of the Cambridge expedition, 1947-1948: II. A new order of flowering plants from the British Cameroons. Kew Bull. 2: 227-244.
- Brenan, J.P.M. 1978. Some aspects of the phytogeography of Tropical Africa. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 437-478.
- Caratini, C. & P.Giresse 1979. Contribution palynologique à la connaissance des environnements continentaux et marins du Congo à la fin du Quaternaire. C.R. Acad. Sc. (Paris) série D, 288: 379-382.
- Carcasson, R.H. 1964. A preliminary survey of the zoogeography of African butterlies. East Afr. Wild Life J. 2: 122-157.
- Clark, J.D. & E.M. Van Zinderen Bakker 1963. Prehistoric cultures of north-east Angola and their significance in tropical Africa. *Comp. Diamantes Angola* 62, 222 pp.
- Clayton, W.D. & F.N. Hepper 1974. Computer-aided chorology of West African grasses. Kew Bull. 29: 213-234.
- CLIMAP Project Members 1981. Seasonal reconstruction of the earth's surface at the Last Glacial Maximum. Geol. Soc. America Map & Chart Ser. MC-36.
- Coetzee, J.A. 1964. Evidence for a considerable depression of the vegetation belts during the Upper Pleistocene on the East African mountains. *Nature* 204: 564-566.
- Coetzee, J.A. 1967. Pollen analytical studies in East and Southern Africa. *Palaeoecol. of Africa* 3, 146 pp.
- Crane, R.G. & R.G.Barry 1984. The influence of clouds on climate with a focus on high latitude interactions. J. Climatology 4: 71-93.
- De Ploey, J. 1969. Report on the Quaternary of the western Congo. Palaeoecol. of Africa 4: 65-68.
- Diamond, A.W. & A.C.Hamilton 1980. The distribution of forest passerine birds and Quaternary climatic change in tropical Africa. J. Zoology (London) 191: 379-402.
- Downie, C. & P.Wilkinson 1972. The geology of Kilimanjaro. Dept. Geology, Univ. of Sheffied. 253 pp.
- Drochon, A. 1976. Données climatologiques au sol et en altitude pour la station d'Abidjan. *Note ASECNA (Dakar)* 55, 14 pp.

- Eisentraut, M. 1963. Die Wirbeltiere des Kamerungebirges. Hamburg: Parey. 353 pp. Eisentraut, M. 1970. Eiszeitklima und heutige Tierverbreitung im tropischen Westafrika. Umschau Wiss & Techn. (Frankfurt a.M.) 3: 70-75.
- Endler, J.A. 1985. Pleistocene forest refuges: fact or fancy. In G.T.Prance (ed.), Biological diversification in the tropics: 641-657. New York: Columbia Univ. Press.
- Exell, A.W. & F.A.Mendonca 1937. Conspectus Florae Angolensis. I. Ranunculaceae-Aquifoliaceae. Lisboa.
- Flenley, J.R. 1979. The equatorial rain forest: a geological history. London: Butterworths. 162 pp.
- Flint, R.F. 1959. Pleistocene climates in Eastern and Southern Africa. Bull. Geol. Soc. America 70: 343-374.
- Flohn, H. 1982. Oceanic upwelling as a key for abrupt climatic change. J. Meteo. Soc. Japan 60 (1): 268-273.
- Flohn, H. 1983. A climate feedback mechanism involving oceanic upwelling, atmospheric CO2 and water vapour. In A.Street-Perrott et al. (eds.), Variations in the global budget: 403-418. Dordrecht: Reidel.
- Fontes, J.C. & J.C.Olivry 1976. Premiers résultats sur la composition isotopiques des précipitations de la région du Mont Cameroun. Cah. ORSTOM, série Hydrol. 13 (3): 179-194.
- Giresse, P. & R.Lanfranchi 1984. Les climats et les océans de la région congolaise pendant l'Holocène bilans selon les échelles et les méthodes de l'observation. *Palaeoecol. of Africa* 16: 77-88.
- Grubb, P.J. 1971. Interpretation of the 'Massenerhebung' effect on tropical mountains. *Nature* 229: 44-45.
- Grubb, P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest-types on tropical mountains: new facts and a new perspective. In J.R.Flenley (ed.), Altitudinal zonation in Malesia: Trans. 3rd Aberdeen-Hull Symp. on Malesian Ecology: 13-45.
- Grubb, P.J. 1977. Control of forest growth and distribution on wet tropical mountains, with special reference to mineral nutrition. Ann. Rev. Ecol. Syst. 8: 83-107.
- Grubb, P. 1982. Refuges and dispersal in the speciation of African mammals. In G.T. Prance (ed.), Biological diversification in the tropics: 537-553. New York: Columbia Univ. Press.
- Grubb, P.J. & T.C.Whitmore 1966. A comparison of montane and lowland rain forest in Ecuador. II. The climate and its effects on the distribution and physiognomy of the forests. J. Ecology 54: 303-333.
- Guillot, B. 1985. Température de surface de la mer et pluviosité autour du Golfe de Guinée. Veille Climatiq. Satellitaire Lannion, Mars (6): 13-14.
- Hall, J.B. 1973. Vegetational zones on the southern slopes of Mount Cameroon. Vegetatio 27: 49-69.
- Hall, B.P. & R.E.Moreau 1962. A study of the rare birds of Africa. Bull. of British Museum, Nat. Hist., Zoology 8 (7): 313-378.
- Hall, B.P. & R.E.Moreau 1970. An atlas of speciation in African passerine birds. London: British Museum Nat. History.
- Hamilton, A.C. 1972. The interpretation of pollen diagrams from highland Uganda. *Palaeoecol. of Africa* 7: 46-149.
- Hamilton, A.C. 1973. The history of the vegetation. In E.M.Lind & M.E.S.Morrison (eds.), The vegetation of East Africa, Longman: 188-209.
- Hamilton, A.C. 1976. The significance of patterns of distribution shown by forest plants and animals in tropical Africa for the reconstruction of upper Pleistocene palaeoenvironments: a review. *Palaeoecol. of Africa* 9: 63-97.
- Hamilton, A.C. 1982. Environmental history of East Africa. A study of the Quaternary. London: Academic Press. 311 pp.
- Hastenrath, S. 1984. Interannual variability and annual cycle: mechanisms of circulation and climate in the tropical Atlantic sector. Mont. Weather Rev. 112: 1097-1107.

- Hedberg, O. 1969. Evolution and speciation in a tropical high mountain flora. Biol. J. Linn. Soc. 1: 135-148.
- Hepper, F.N. 1963. Flora of West Tropical Africa. In J.Hutchinson & J.M.Dalziel (eds.), Pub. Crown Agents for Oversea Govern. Vol. 2. London.
- Herman, G.F., M.C.Wu & W.T.Johnson 1980. The effect of clouds on the earth's solar and infrared radiation budgets. J. Atmos. Sc. 37: 1251-1261.
- Hisard, P. 1980. Observation de réponses de type 'El Nino' dans l'Atlantique tropical oriental, Golfe de Guinée. Oceanologica Acta 3: 69-78.
- Hoflich, O. 1972. Die meteorologischen Wirkungen kalter Auftriebswassergebiete. Geoforum 11: 35-46.
- Hooke, P. 1970. Revenge of the gods. Weather 25 (9): 425-428.
- Lachaise, D., M.L.Cariou, J.R.David, F.Lemeunier & L.Tsacas 1986. The origin and dispersal of the *Drosophila melanogaster* species subgroup: a speculative paleobiogeographic essay. Manuscrit, Gif/Yvette, 37 pp.
- Lawton, R.M. 1972. A vegetation survey of northern Zambia. Palaeoecol. of Africa 6: 253-256.
- Léonard, J. 1965. Contribution à la subdivision phytogéographique de la région guinéocongolaise d'après la répartition géographique d'Euphorbiacées d'Afrique tropicale. Webbia 19 (2): 627-649.
- Leroux, M. 1983. Le climat de l'Afrique tropicale. Paris: Champion. 633 pp. et Atlas (250 cartes).
- Letouzey, R. 1968. Etude phytogéographique du Cameroun. Paris: Lechevalier. 508 pp. Letouzey, R. 1978. Notes phytogéographiques sur les Palmiers du Cameroun. Adansonia 18: 293-325.
- Letouzey, R. 1985. Notice de la carte phytogéographique du Cameroun au 1:500.000. Yaoundé: IRA/Toulouse: Inst. Carte Intertn. Végét.
- Letouzey, R. & B. Satabie 1974. Une seconde espèce du genre *Medusandra* Brenan (Médusandracées). *Adansonia* 14: 63-68.
- Le Treut, H. 1985. Modélisation du système climatique: paramétrisation de la couverture nuageuse et étude de l'interaction entre les nuages et le rayonnement dans un modèle de circulation générale de l'atmosphère; variabilité du système climatique à l'échelle de temps des âges glaciaires. Thèse Doct. Etat, Univ. Paris VI. 343 pp.
- Livingstone, D.A. 1962. Age of deglaciation in the Ruwenzori range, Uganda. *Nature* 194: 859-860.
- Livingstone, D.A. 1967. Postglacial vegetation of the Ruwenzori Mountains in Equatorial Africa. *Ecolog. Mongr.* 37: 25-52.
- Livingstone, D.A. 1975. Late Quaternary climatic change in Africa. Ann. Rev. Ecol. & Syst. 6: 249-280.
- Livingstone, D.A. 1980. Environmental changes in the Nile headwaters. In M.A.J.Williams & H.Faure (eds.), The Sahara and the Nile. Quaternary environments and prehistoric occupation in northern Africa: 339-359. Rotterdam: Balkema.
- Livingstone, D.A. 1982. Quaternary geography of Africa and the Refuge Theory. G.T. Prance (ed.), *Biological diversification in the Tropics*: 523-536. New York: Columbia Univ. Press.
- Livingstone, D.A. & W.D.Clayton 1980. An altitudinal cline in Tropical African grass floras and its paleoecological significance. *Quat. Res.* 13: 392-402.
- Ludlam, F.H. 1966. Cumulus and Cumulonimbus convection. Tellus 18: 687-698.
- Maley, J. 1976. Essai sur le rôle de la zone tropicale dans les changements climatiques: l'exemple africain. C.R. Acad. Sci. (Paris) série D. 283: 337-340.
- Maley, J. 1981. Etudes palynologiques dans le bassin du Tchad et paléoclimatologie de l'Afrique nord-tropicale de 30.000 ans à l'époque actuelle. *Travaux et Documents de l'ORSTOM* 129: 586 pp. (Thèse Sc. Montpellier, juin 1980).
- Maley, J. 1982. Dust, clouds, rain types and climatic variations in tropical North Africa. Quat. Res. 18: 1-16.
- Maley, J. 1984. Influence des nuages sur les paléoenvironnements: quelques exemples

- pris dans le Quaternaire africain. 10ème Réunion Ann. Sc. Terre (Bordeaux): 373. Maley, J. 1985. Histoire de la forêt dense au Quaternaire récent et reconstitution des
- paléoclimats en Afrique de l'Ouest par les analyses polliniques. Colloque Prog. Nat. Et. Dyn. Climat.: 15-16. Meudon: CNRS.
- Maley, J. 1986. Fragmentation et reconstitution de la forêt dense humide ouestafricaine au cours du Quaternaire récent: Hypothèse sur le rôle des upwellings, In H.Faure, L.Faure & E.S.Diop (eds.), Changements globaux durant le Quaternaire. Passé-présent-futur (Symp. INQUA, Dakar). Travaux & Docu. ORSTOM 97: 281-282.
- Maley, J. & P.Brenac 1985. Analyses polliniques préliminaires du Quaternaire récent de l'ouest Cameroun. Symp. 'Palynologie et Milieux Tropicaux'. 9ème Congr. Assoc. Palyn. Langue Franç. (Montpellier), R'esumé: 22.
- Maley, J., P.Brenac & P.Giresse 1986. Histoire de la végétation et du climat de l'Ouest Cameroun au Quaternaire récent: résultats préliminaires. A paraître in Revue de Géographie du Cameroun.
- Maley, J. & D.A.Livingstone 1983. Extension d'un élément montagnard dans le sud du Ghana (Afrique de l'ouest) au Pléistocène supérieur et à l'Holocène inférieur: premières données polliniques. C.R. Acad. Sci. (Paris) série 2, 296: 1287-1292.
- Marchant, S. 1954. The relationship of the southern Nigerian avifauna to those of Upper and Lower Guinea. *The Ibis* 96: 371-379.
- Mayr. E. & R.J.O'Hara 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution* 40: 55-67.
- M'Benza-Muaka & E.Roche 1980. Exemple d'évolution paléoclimatique au Pléistocène terminal et à l'Holocène au Shaba (Zaïre). Symp. 'Palynologie et Climats' (Paris). Mém. Museum Nat., Hist. Nat., série Bota. 27: 137-148.
- M'Benza-Muaka, E.Roche & H.Doutrelepont 1984. Note sur les apports de la palynologie et de l'étude des bois fossiles aux recherches géomorphologiques sur la vallée de la Lupembashi. Revue Paléobiologie, vol. sp., 149-154.
- Merle, J. 1980. Variabilité thermique annuelle et interannuelle de l'océan Atlantique équatorial est. L'hypothèse d'un 'El Nino' Atlantique. Oceanologica Acta 3: 209-220.
- Messerli, B., M.Winiger & P.Rognon 1980. The Saharan and East African uplands during the Quaternary. In M.A.J.Williams & H.Faure (eds.), The Sahara and the Nile. Quaternary environments and prehistoric occupation in northern Africa: 87-118. Rotterdam: Balkema.
- Moreau, R.E. 1935. A synecological study of Usambara, Tanganyika Territory, with particular reference to birds. J. Ecology 23: 1-43.
- Moreau, R.E. 1938. Climatic classification from the standpoint of East African biology. J. Ecology 26: 467-496.
- Moreau, R.E. 1963. The distribution of tropical African birds as an indicator of past climatic changes. In F.C. Howell & F. Bourlière (eds.), African ecology and human evolution: 28-42. Chicago: Aldine.
- Moreau, R.E. 1966. The bird faunas of Africa and its islands. New York: Academic Press, 424 pp.
- Moreau, R.E. 1969. Climatic changes and the distribution of forest vertebrates in West Africa. J. Zool. (London) 158: 39-61.
- Morley, J.J. & J.D. Hays 1979. Comparison of glacial and interglacial oceanographic conditions in the south Atlantic from variations in calcium carbonate and Radiolarian distributions. *Quat. Res.* 12: 396-408.
- Morrison, M.E.S. 1966. Low-latitude vegetation history with special reference to Africa. Proc. Int. Symp. World Climate 8000-0 BC (Royal Meteo. Soc. London): 142-148.
- Morrison, M.E.S. 1968. Vegetation and climate in the Up lands of South-Western Uganda during the later Pleistocene period. J. Ecology 56: 363-384.
- Morton, J.K. 1961. The upland floras of West Africa their composition, distribution and significance in relation to climate changes. C.R. 4ème Réunion Plénière AETFAT (Lisbonne): 391-409.

- Morton, J.K. 1968. Sierra Leone. In I. & O.Hedberg (eds.), Conservation of vegetation in Africa south of the Sahara. Acta Phytogeographica Suec. 54: 72-74.
- Morton, J.K. 1972. Phytogeography of the West African mountains. In D.H. Valentine (ed.), Taxonomy, phytogeography and evolution: 221-236. London: Academic Press.
- Myers, N. 1982. Forest refuges and conservation in Africa, with some appraisal of survival prospects for tropical moist forests throughout the biome. In G.T. Prance (ed.), Biological diversification in the Tropics: 658-672. New York: Columbia Univ. Press.
- Newell, R.E., S.Gould-Stewart & J.C.Chung 1981. A possible interpretation of paleoclimatic reconstructions for 18 000 BP for the region 60°N to 60°S, 60°W to 100°E. Palaeoecol. of Africa 13: 1-19.
- Osmaston, H.A. 1965. The past and present climate and vegetation of Ruwenzori and its neighbourhood. Ph.D. thesis, Oxford.
- Palmer, P.G. 1982. A stratigraphic analysis of fossil grass cuticles from Lake Bosumtwi, Ghana, West Africa and its paleoecological significance. XIème Intern. Quat. Congress (Moscou). Vol. I, Abstract: 244.
- Peyrot, B. & R.Lanfranchi 1984. Les oscillations morphoclimatiques récentes dans la vallée du Niari. *Palaeoecol. of Africa* 16: 265-281.
- Picaut, J. 1983. Propagation of the seasonal upwelling in the eastern equatorial Atlantic. J. Phys. Oceanogr. 13: 18-37.
- Pierre, J. 1979. Contribution à la biogéographie de la région guinéenne. III. Le genre Acraea Fabricius (Lépidoptère). C.R. Soc. Biogéogr. 481: 73-79.
- Portères, R. 1950. Problème sur la végétation de la Basse Côte d'Ivoire. Bull. Soc. Bota. France 97: 153-156.
- Prell, W.L., J.V.Gardner, A.W.H.Be & J.D.Hays 1976. Equatorial Atlantic and Caribbean foraminiferal assemblages, temperatures and circulation: interglacial and glacial comparisons. Geological Soc. of America Memoir 145: 247-266.
- Rand, A.L. 1951. Birds from Liberia with a discussion for barriers between Upper and Lower Guinea subspecies. Fieldiana Zool. 32: 561-653.
- Richards, P.W. 1963. Ecological notes on West African vegetation. II. Lowland forest of the southern Bakundu Forest Reserve. J. Ecology 51: 123-149.
- Rind, D. & D.Peteet 1985. Terrestrial conditions at the Last Glacial Maximum and CLIMAP sea-surface temperature estimates: are they consistent? Quat. Res. 24: 1-22.
- Robbins, C.B. 1978. The Dahomey Gap. A reevaluation of its significance as a faunal barrier to West African high forest mammals. Bull. Carnegie Mus. Nat. Hist. 6: 168-174.
- Roche, E. 1979. Végétation ancienne et actuelle de l'Afrique centrale. African Economic History 7: 30-37.
- Roche, E. & M.C.van Grunderbeek 1985. Apports de la palynologie à l'étude du Quaternaire supérieur au Rwanda. Symposium 'Palynologie et Milieux tropicaux, IXème Congrès Assoc. Palyn. Langue Franç. (Montpellier). A paraître.
- Saint-Vil, J. 1977. Les climats du Gabon. Ann. Univ. Nat. Gabon 1: 101-125.
- Saint-Vil, J. 1979. La grande saison sèche au Gabon. Inst. Géogr. Trop., Univ. Abidjan. 17 pp.
- Samba-Kimbata, M.J. 1978. Le climat du Bas-Congo. Thèse 3ème cycle. Dijon.
- Schnell, R. 1952. Végétation et flore de la région montagneuse du Nimba (Côte d'Ivoire). Mém. Inst. Franç. Afriq. Noire 22: 604 pp.
- Schnell, R. 1977. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. 4: La flore et la végétation de l'Afrique tropicale. Paris: Gauthier-Villars. 378 pp.
- Serle, W. 1950. A contribution to the ornithology of the British Cameroons. *The Ibis* 92 (3): 343-376.
- Serle, W. 1954. A second contribution to the ornithology of the British Cameroons. *The Ibis* 96: 47-80.
- Serle, W. 1964. The lower altitudinal limit of the montane forest birds of the Cameroon mountains, West Africa. Bull. British Ornitho. Club 84: 87-91.

- Servain, J., J.Picaut & J.Merle 1982. Mise en évidence d'un couplage à longue distance entre le vent et la température de surface dans l'Atlantique Equatorial. C.R. Acad. Sci. (Paris) série 2, 294: 789-792.
- Slingo, J.M. 1980. A cloud parametrization scheme derived from GATE data for use with a numerical model. *Quart. J. R. Meteo. Soc.* 106: 747-770.
- Soladoye, M.O. 1985. A revision of Baphia (Leguminosae-Papilionoideae). Kew Bull. 40 (2): 291-386.
- Suchel, J.B. 1972. La répartition des pluies et les régimes pluviométriques au Cameroun. Trav. & Docu. Géogr. Trop., CEGET (Bordeaux) 5: 287 pp.
- Suchel, J.B. 1980. La répartition des pluies dans la région du Mont Cameroun. Actes 16ème Congr. Intern. Météo Alpine, Soc. Météo France: 191-198.
- Talbot, M.R., D.A.Livingstone, P.G.Palmer, J.Maley, J.M.Melack, G.Delibrias & S.Gulliksen 1984. Preliminary results from sediment cores from Lake Bosumtwi, Ghana. Palaeoecol. of Africa 16: 173-192.
- Thomas, D.W. 1985. Montane forests of Cameroon. Manuscrit, Missouri Bota. Gard., 9 pp.
- Van Zinderen Bakker, E.M. 1962. A late-glacial and post-glacial climatic correlation between East Africa and Europe. *Nature* 194: 201-203.
- Van Zinderen Bakker, E.M. 1964. A pollen diagram from equatorial Africa, Cherangani, Kenya. Geologie & Mijnb. 43: 123-128.
- Van Zinderen Bakker, E.M. 1976. Tentative vegetation maps of Africa south of the Sahara during a glacial and an interglacial maximum. *Palaeoecol. of Africa* 9: colour map in frontispiece and p. IV.
- Van Zinderen Bakker, E.M. 1982. African palaeoenvironments 18 000 yrs Bp. Palaeoecol. of Africa 15: 77-99.
- Van Zinderen Bakker, E.M. & J.D.Clark 1962. Pleistocene climates and cultures in north-eastern Angola. *Nature* 196: 639-642.
- Van Zinderen Bakker, E.M. & J.A.Coetzee 1972. A re-appraisal of late-Quaternary climatic evidence from tropical Africa. *Palaeoecol. of Africa* 7: 151-181.
- Vincens, A. 1986. Diagramme pollinique d'un sondage Pléistocène supérieur-Holocène du lac Bogoria (Kenya). Rev. Palaeobota. & Palyno. 7: 169-192.
- Vivien, J., J.J. Faure & collab. R.Letouzey 1985. Arbres des forêts denses d'Afrique centrale (avec carte de distribution au Cameroun de 312 espèces, par R.Letouzey). Minist. Rel. Ext., Coop. & Dévelop., et Agence Coop. Cult. & Techn. 565 pp.
- Wauthy, B. 1983. Introduction à la climatologie du Golfe de Guinée. Océanographie Tropicale, ORSTOM 19 (2): 103-138.
- White, F. 1965. The savanna woodlands of the Zambezian and Sudanian domains. An ecological and phytogeographical comparison. Webbia 19 (2): 651-681.
- White, F. 1981. The history of the Afromontane archipelago and the scientific need for its conservation. Afr. J. Ecol. 19: 33-54.
- White, F. 1983. The vegetation of Africa. UNESCO/AETFAT/UNSO, Maps and Memoirs: 356 pp.