

# Paléogéographie et paléoclimatologie

## Introduction

### Palynologie

- Morphologie des pollens
- Stratigraphie des pollens
- Interprétation

### Paléogéographie et paléoclimatologie de l'Afrique tropicale

#### Palynologie

- La période préquaternaire
- Évolution paléoclimatique
- Le Quaternaire

#### Paléolimnologie

- Introduction
- Lacs sahariens
- Lacs nilotiques
- Autres lacs du Rift oriental
- Lacs profonds du Rift occidental
- Perspectives

#### Résumé et conclusions

### Conclusions : les recherches nécessaires et les priorités

### Bibliographie

## Introduction

L'histoire géologique a eu une profonde influence sur l'évolution et la répartition des plantes et des animaux. Les anciennes connexions et la séparation ultérieure des continents, la surrection des montagnes et la formation ou la disparition des relations entre certaines masses continentales à la suite de mouvements tectoniques ou d'éruptions volcaniques sont des éléments importants pour la compréhension des processus d'évolution et de leur rythme. Ils agissent cependant trop lentement pour que leur rôle ait été vraiment important au cours des dix derniers millénaires, voire pour l'histoire humaine, ou qu'il le devienne pour les écosystèmes forestiers au cours des prochains millénaires.

La séparation de l'Afrique et de l'Amérique du Sud a commencé il y a plus de cent millions d'années, au cours du Crétacé. Les pollens du Crétacé moyen et d'une partie du Crétacé supérieur sont très semblables sur les deux continents (Herngreen, 1974). Après leur séparation, les flores ont eu une évolution divergente et elles diffèrent de plus en plus au cours du Tertiaire. Les taxons modernes ont fait leur apparition pendant le Tertiaire qui débuta il y a environ 70 millions d'années. Certaines Bombacacées apparurent au Paléocène, un des principaux genres de la mangrove (*Rhizophora*) à l'Oligocène, les Composées et des genres comme *Symphonia* et *Cuphea* au Miocène. Ce sont là quelques exemples, une description complète des pollens tropicaux du Tertiaire est donnée par Germeraad, Hopping et Muller (1968). Des changements climatiques relativement marqués semblent s'être produits au Tertiaire (Van der Hammen, 1961, 1964) avec refroidissement général au Miocène et au Pliocène. Ce n'est cependant pas avant le début du Quaternaire, il y a 2,5 millions d'années environ, que commença une série continue de changements climatiques très nets (glaciations du Pléistocène); il n'y a d'ailleurs aucune raison de supposer que ces changements soient terminés.

Les glaciations et interglaciations du Quaternaire ont entraîné de profondes modifications à la surface de la terre : elles provoquèrent l'extinction ou l'apparition d'espèces et des bouleversements dans la répartition géographique des plantes et des animaux. Cela était connu depuis longtemps aux latitudes tempérées, mais ce n'est que récemment qu'on en a eu la preuve pour les régions tropicales et subtropicales. Ces changements climatiques peuvent être en partie cycliques. Ils ont eu et auront une influence

profonde sur les écosystèmes; les études de paléogéographie et de paléoclimatologie portant sur les écosystèmes forestiers tropicaux et subtropicaux sont par conséquent d'une grande importance.

C'est dans les sédiments lacustres que l'on trouve le plus grand nombre d'informations paléogéographiques et paléoclimatologiques pour les tropiques. Certains de ces sédiments existent depuis quelques millions d'années; de fait, quelques lacs, comme le lac Tanganyika, sont parmi les plus anciens du monde. Une fine pluie de particules sédimentaires (certaines issues autour du lac lui-même, certaines apportées par les rivières et le vent) tombe lentement et de façon continue à travers les eaux du lac et s'accumule dans le fond. Cette boue est sombre, anoxique et souvent acide; dans ces conditions, la matière organique ne se décompose pas facilement et des composés aussi biodégradables que les sucres et les pigments végétaux peuvent même persister pendant des dizaines de milliers d'années; les parois cellulaires et les exosquelettes sont très bien préservés et une grande partie des sédiments est composée de fragments de végétaux et d'animaux ayant vécu et péri dans le lac; les éléments les plus petits sont des fragments d'organismes, comme les grains de pollen provenant des terres entourant le lac. Un seul millimètre de boue lacustre contient 1 à 10 millions de fossiles. Les sédiments lacustres témoignent par conséquent de la vie des organismes présents dans le lac et autour de ce dernier depuis sa formation. La taille des particules, leur composition chimique et minéralogique donnent des informations complémentaires concernant, par exemple, l'ancienne profondeur du lac, la composition chimique et la concentration saline des eaux. Toutes ces informations constituent d'extraordinaires archives paléogéographiques.

Dans des conditions mésologiques très variées, il s'accumule généralement 0,1 à 10 mm de sédiments par an, avec une moyenne de 0,5 à 1 mm/an. Les premiers centimètres des sédiments déposés sont agités par les courants et surtout par une faune fouisseuse de mollusques, de vers et de larves d'insectes. Cela perturbe à ce point les observations qu'il est rare de pouvoir séparer deux événements distants de moins de dix ans l'un de l'autre; d'où une limitation de la valeur chronologique d'une séquence sédimentaire.

Cependant, les lacs dont les eaux de surface recouvrent en permanence des couches plus denses et anoxiques n'ont généralement pas de faune abyssale et les strates correspondant à différentes années, ou même saisons, peuvent rester intactes. L'Afrique tropicale possède de tels lacs et il est probable que les sédiments d'un vieux lac profond, comme le lac Tanganyika (P dans la fig. 1), ont enregistré les événements de chacun des mois des derniers 10 à 20 millions d'années. Personne n'a tenté d'analyser aussi finement un enregistrement d'une si longue durée, mais, dans d'autres régions du monde où les sédiments ont une stratification annuelle, on a pu dégager l'histoire des lacs pendant quelques décennies ou siècles. Une analyse comparable est certainement réalisable en Afrique et dans d'autres régions tropicales.

Bien que le nombre des lacs soit relativement impor-

tant et qu'ils soient bien répartis, au moins en Afrique orientale, peu de chercheurs ont étudié leurs sédiments. Les travaux accomplis ont permis de tirer quelques conclusions importantes sur l'histoire de la végétation et du climat, mais ce n'est encore qu'un début.

Une bonne connaissance de la paléoécologie tropicale et subtropicale fournirait trois sortes de renseignements grâce auxquels on pourrait établir des plans rationnels à long terme en vue de l'aménagement des ressources naturelles :

1. On expliquerait l'amplitude des variations climatiques par rapport aux conditions moyennes actuelles et les nombreux aspects biogéographiques influencés par le climat. Peu de régions au monde possèdent un enregistrement des données climatiques assez long pour représenter une base satisfaisante à la planification de la gestion des ressources. Par exemple, pendant les années 1960, les accès et les manœuvres à l'intérieur des ports ont été fortement compromis par une montée du niveau des lacs sans précédent sur le plan historique. Une étude paléoécologique aurait pu montrer la possibilité d'un tel phénomène et les ports auraient pu être aménagés en conséquence.

2. On pourrait aussi déceler l'orientation à long terme des changements climatiques. Si, comme certains le croient, la récente sécheresse au Sahel relève d'une tendance générale de changement du climat, on ne pourra pas lutter contre elle par la seule action internationale d'aide alimentaire; il faudrait envisager la réinstallation des populations victimes de la sécheresse et la modification de leur économie. Sans de bonnes données paléoécologiques on ne pourra pas décider s'il faut lutter contre un tel désastre par des opérations de secours temporaires ou par des rajustements permanents.

3. On pourrait aussi de la même façon considérer des événements actuels comme l'abattage à grande échelle de la forêt sempervirente ou des événements futurs éventuels comme la modification volontaire du climat. De tels changements dans la répartition et l'abondance des forêts, qui sont souvent la conséquence des activités actuelles de l'homme, ont existé auparavant à la suite d'importants bouleversements climatiques. L'analyse de ces phénomènes permettrait de prédire les effets de l'utilisation contemporaine des terres sur des aspects aussi variés que la diversité génétique, la structure des biocénoses et les propriétés chimiques des sols en formation.

## Palynologie

L'étude palynologique d'une nouvelle région implique trois étapes. Premièrement, il faut que les grains de pollen fossiles soient identifiables. On doit ensuite établir une stratigraphie logique des pollens au niveau de la région. Troisièmement, il faut être capable d'interpréter les changements stratigraphiques, au moins en ce qui concerne la végétation qui en fut responsable, mais de préférence au niveau du climat et d'autres facteurs mésologiques qui conditionnaient cette végétation.

### Morphologie des pollens

L'étude de la morphologie des pollens tropicaux a suscité de nombreux efforts. Il faut noter tout particulièrement les monographies de pollens africains établies à Montpellier (Van Campo, 1957, 1958, 1960; Van Campo et Hallé, 1959; Van Campo *et al.*, 1964; Guinet, 1969; Lobreau *et al.*, 1969; Guers *et al.*, 1971), celles de la flore pollinique malgache faites à Kiel (Straka, 1964a, b, 1965, 1966; Straka et Simon, 1967; Straka *et al.*, 1967; Keraudren-Aymonin *et al.*, 1969) et celles préparées à Bloemfontein pour l'Afrique du Sud (Van Zinderen Bakker, 1953; Van Zinderen Bakker et Coetzee, 1959; Welman, 1970). Il existe en outre des études limitées à des territoires restreints (Maley, 1970; Bonnefille, 1971a, b).

Quelques taxinomistes ont publié des monographies de pollens appartenant à des groupes floristiques particuliers. Des travaux fondamentaux comme ceux de Punt (1962), Sowunmi (1968), Walker (1971) et Lobreau-Callen (1972) sont intéressants pour les chercheurs travaillant dans les régions tropicales. Il est aussi d'usage que les palynologistes incluent dans leurs articles quelques informations sur les moyens d'identification (voir, par exemple, Livingstone, 1967, et Kendall, 1969). Hulshof et Manten (1971) donnent une bibliographie de palynologie récente couvrant le monde entier et des exemples de la morphologie des pollens de la plupart des familles d'Angiospermes, Gymnospermes, Ptéridophytes et Bryophytes peuvent être trouvés dans Erdtman (1957, 1965, 1966) ainsi que dans Erdtman et Sorsa (1971).

Pour utiliser les données morphologiques contenues dans ces articles, il est nécessaire de posséder une bonne collection de pollens, constituée à partir d'échantillons d'herbier. Des collections importantes pour l'Afrique sont déposées à Montpellier, à Bloemfontein, à l'Université de Duke et à celle de Kiel. Le Centre national de la recherche scientifique (CNRS) à Bellevue (France), l'Université de Makerere en Ouganda et l'Académie des sciences de Pologne possèdent également des collections moins importantes.

Les types de pollens les plus abondants de nombreux sites fossilifères des tropiques peuvent être identifiés au niveau du genre ou de la famille. Les identifications peuvent être parfois incertaines et il reste presque toujours environ 5 % de types très rares et non identifiables; parmi ceux-ci, très peu sont représentés par plus de quelques grains sur l'ensemble du profil. Pour l'instant, on ne peut encore déterminer avec sûreté les pollens des graminées tropicales; ces pollens sont très abondants, non seulement dans les sites témoins de milieux herbacés, mais aussi de savanes et de forêts. On a besoin d'identifications au niveau du genre pour réaliser des études palynologiques sur de vastes régions tropicales, surtout en Afrique. On a fait quelques progrès en distinguant la présence de certaines tribus à l'aide de l'étude statistique des tailles observées (Bonnefille, 1972; Hamilton, 1972), et la microscopie à balayage permet de reconnaître quelques types morphologiques (Tsukada et Rowley, 1964).

### Stratigraphie des pollens

L'établissement d'une stratigraphie régionale logique est la seconde condition nécessaire à la réussite d'une analyse pollinique. Pour l'Afrique, cela n'existe qu'en Ouganda (N, M et au sud de ce point sur la fig. 1) et dans les hautes terres du Kenya (G et H sur la fig. 1) [Van Zinderen Bakker, 1962, 1964; Coetzee, 1964, 1967; Livingstone, 1967; Kendall, 1969; Morrison, 1961, 1968; Morrison et Hamilton, 1974]; dans ces régions, une masse de pollens d'origine graminéenne avec quelques espèces d'arbustes ou de petits arbres fut ensuite supplantée, il y a 10 000 à 12 000 ans, par un ensemble de pollens d'origine forestière. Durant les derniers millénaires, il semble que les pollens de graminées aient repris une partie de leur ancienne prédominance. Dans cette région encore assez restreinte de l'Afrique tropicale, on est en présence d'une séquence stratigraphique d'intérêt régional, phénomène comparable au passage de la végétation du Glaciaire tardif à celle du post-Glaciaire dans les zones tempérées.

### Interprétation

Une analyse pollinique ne sera réussie que si elle permet d'interpréter la stratification observée, au moins pour ce qui est de la végétation correspondante et, par suite, des facteurs mésologiques comme le climat qui façonnèrent celle-ci.

La plupart des travaux classiques en Europe et en Amérique reposent sur des interprétations de diagrammes faites intuitivement par des botanistes possédant une grande expérience du terrain. Ils se basent sur des hypothèses concernant les processus de production, de dissémination et de conservation des pollens qui ne furent ni testées ni justifiées pendant une génération. Maintenant qu'on a pu vérifier une correspondance assez large entre les strates polliniques et les zones de végétation (Davis, 1963; Davis et Deevey, 1964; Livingstone, 1968; Ogden, 1969; Webb et Bryson, 1972; Webb, 1973, 1974), il est encourageant de constater que ces hypothèses se révèlent valables, au moins dans leurs grandes lignes, pour l'Amérique du Nord tempérée et subarctique. Il semble que les conclusions obtenues à l'aide de méthodes statistiques modernes et des taux de fréquence absolue des pollens ne soient pas très différentes de celles des auteurs classiques. Les chercheurs qui ont utilisé des méthodes modernes en régions tropicales (Kendall, 1969; Hamilton, 1972) ont obtenu des résultats semblables à ceux d'une approche intuitive. Des études approfondies, non encore publiées, sur les relations quantitatives entre la végétation et les apports de pollen dans les zones élevées des Andes colombiennes montrent que l'interprétation des diagrammes polliniques de cette région était correcte, mais qu'elle peut désormais être plus précise.

La méthode classique, en grande partie intuitive, d'interprétation des diagrammes polliniques semble être capable de dégager les événements les plus importants concernant l'histoire de la végétation et du climat. Les méthodes modernes d'interprétation peuvent apporter des données beaucoup plus précises sur les aspects quantitatifs des changements de végétation et de climat.

En résumé :

- La composition spécifique actuelle et la biogéographie des écosystèmes forestiers tropicaux et subtropicaux sont le résultat d'une longue histoire géologique, qui comprend la dérive des continents et la surrection des chaînes de montagnes.
- Au Quaternaire, la succession de nombreuses périodes glaciaires et interglaciaires pendant près de 2,5 millions d'années a eu des effets très marqués sur la biogéographie de ces écosystèmes.
- Des changements climatiques d'amplitude et de durée différentes agissent encore sur ces écosystèmes et il est nécessaire de connaître ces changements et leurs effets pour conduire une politique de conservation et de gestion.
- Des recherches palynologiques et paléoclimatologiques (et dans une certaine mesure plusieurs autres méthodes et disciplines) peuvent donner des renseignements sur la paléogéographie et la paléoclimatologie des écosystèmes tropicaux et subtropicaux; les sources d'information les plus riches se trouvent dans les sédiments lacustres qui peuvent contenir dans 1 millilitre de grandes quantités de grains de pollen et d'autres microfossiles.
- Une recherche palynologique nécessite d'abord l'identification des grains de pollen fossiles à partir d'études morphologiques de pollens récents; il faudrait établir de plus nombreuses collections régionales et développer celles qui existent déjà; il faudrait aussi promouvoir, dans des centres spécialisés, des études morphologiques de pollens appartenant à des groupes taxinomiques plus vastes; des stratigraphies régionales devraient être établies à partir de diagrammes polliniques élaborés, en particulier, à partir de sédiments lacustres; enfin, il est nécessaire d'interpréter ces données en termes de changements de végétation et de climat, exprimés de façon quantitative.

## Paléogéographie et paléoclimatologie de l'Afrique tropicale

### Palynologie

#### La période préquaternaire

En Afrique tropicale, les sédiments du Crétacé moyen contiennent une flore pollinique très caractéristique, avec *Galeacornea* et des espèces à élatères comme *Elaterocolpites*, *Sofrepites*, *Senegalosporites*, etc. Cette association semble être limitée à un territoire phytogéographique s'étendant de la partie septentrionale de l'Amérique du Sud au Moyen-Orient via l'Afrique centrale et l'Afrique du Nord, qui correspondait probablement à la zone tropicale de l'époque. Le continent africain était encore relié ou du moins très proche de l'Amérique du Sud. Dans ce domaine floristique apparaissent les premières véritables Angiospermes comme *Hexaporotricolpites* (Euphorbiacée ?), *Triorites* et *Creta-*

*caeiiporites*. Cependant, il est difficile de connaître avec certitude les affinités botaniques étroites des pollens de ces genres (Jardiné et Magloire, 1965; Jardiné, 1967; Hergreen, 1974). La physionomie de la végétation de cette époque est en grande partie inconnue.

Les sédiments du Crétacé supérieur (Van Hoeken-Klinkenberg, 1964, 1966; Jardiné et Magloire, 1965; Boltzenhagen, 1967) renferment une flore angiospermique beaucoup plus diversifiée, avec des éléments appartenant de façon plus ou moins sûre aux Protéacées, avec des genres comme *Nypa*, *Ctenolophon*, etc. Au Paléocène, on peut reconnaître de nouveaux taxons, par exemple des Olacacées ou des Palmiers du type *Proxapertites*. A l'Éocène, on trouve du pollen de *Pelleciera*, d'*Amanoa* et de *Crenea*. (*Reti*)*brevitricolpites* est un autre type de pollen dont l'affinité est inconnue; il appartient probablement à des espèces de la mangrove (Van Hoeken-Klinkenberg, 1966).

Plus tard apparaissent des pollens de Graminées, de Malpighiacées et des pollens du type *Alchornea* et *Symphonia* (Germeraad *et al.*, 1968). *Rhizophora* apparaît au début du Miocène et les mangroves de cette époque ont dû être très semblables à celles d'aujourd'hui. Les Composées et les Acanthacées apparaissent un peu plus tard. Depuis la fin du Tertiaire, les forêts tropicales et les savanes n'ont pas dû beaucoup changer, mais on ne sait pas grand-chose sur les variations possibles de la répartition et de l'extension des écosystèmes forestiers et herbacés au cours du Tertiaire supérieur. Au Nigéria, on a trouvé des fluctuations nettes des courbes d'abondance des pollens de graminées au cours du Néogène, probablement dues aux déplacements de la lisière forêt-savane dans les basses terres (Germeraad *et al.*, 1968).

#### Évolution paléoclimatique

Les théories de la dérive des continents et du déplacement de l'équateur permettent de supposer qu'au début de l'ère tertiaire la flore des régions de l'Afrique équatoriale actuelle était d'un type sec, puisque l'équateur se trouvait alors au niveau de la mer Méditerranée actuelle. Cette flore constituerait encore le fonds dominant des flores sèches africaines boréales et australes.

Le déplacement de l'équateur vers le sud pendant l'ère Tertiaire entraîna le décalage du climat chaud et humide, ainsi que de la forêt équatoriale; la flore sèche submergée a pu trouver refuge en montagne et dans des secteurs moins pluvieux et reprendre partiellement sa place, lorsque le déplacement de l'équateur s'est poursuivi vers le sud, mais elle s'est trouvée alors en concurrence avec la flore septentrionale sèche qui suivait la bande équatoriale.

On admet qu'au Quaternaire l'équateur a atteint sa position actuelle après un certain nombre d'oscillations, qui ont pu amener la forêt dense humide à couvrir, vers le sud, l'Angola, la province du Katanga au Zaïre, la Zambie et la Tanzanie. Cette évolution explique la présence en régions sèches d'espèces plutôt caractéristiques de zones plus humides, mais qui ont pu s'adapter, et en forêt dense humide d'espèces plus tropophiles. C'est le cas, par exem-

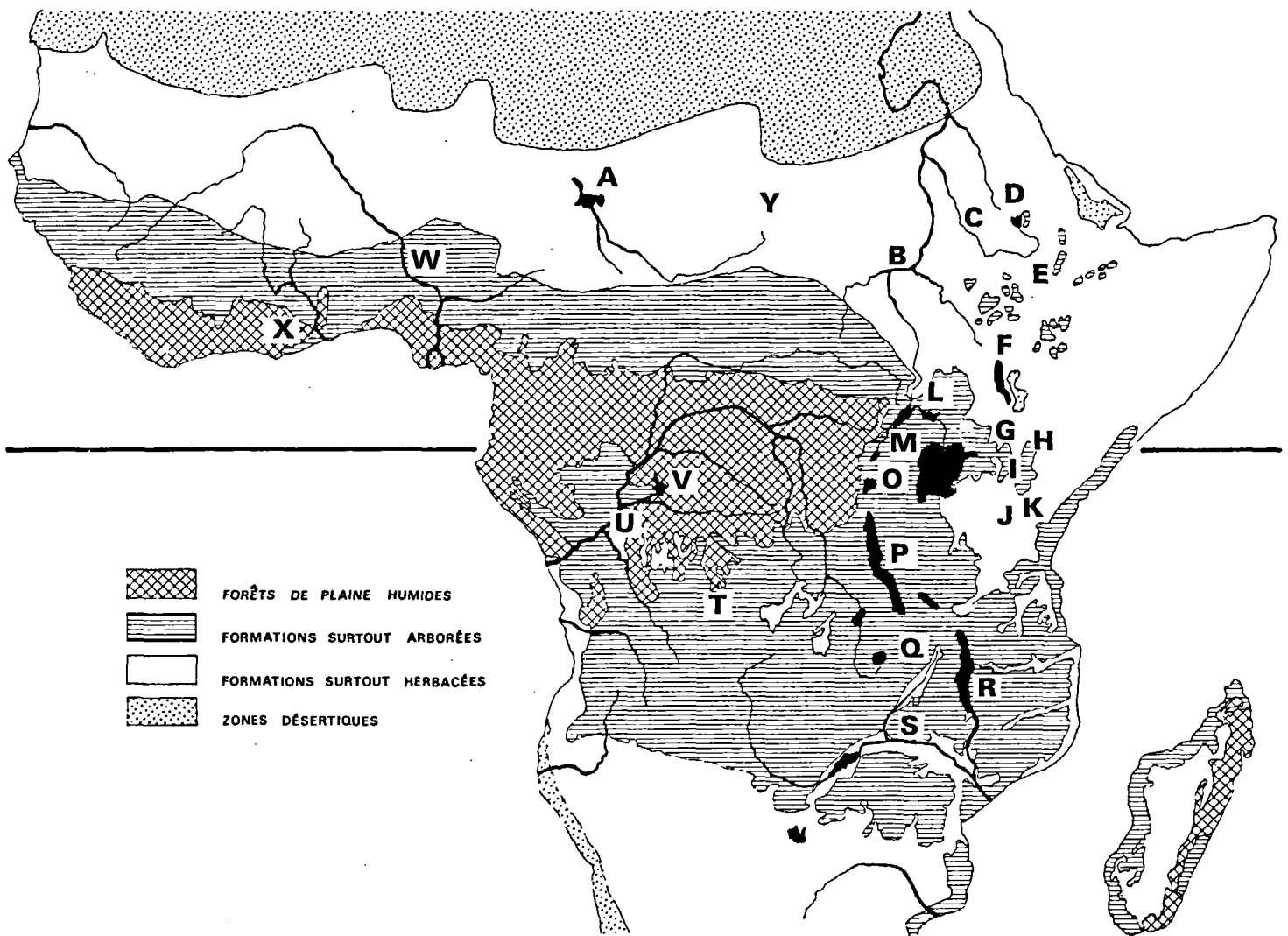


FIG. 1. Carte schématique de la végétation de l'Afrique. Les lettres désignent les sites suivants :

- |   |                                     |
|---|-------------------------------------|
| A. Lac Tchad                              | N. Baie de Pilkington, lac Victoria |
| B. Nil blanc                              | O. Lac Kivu                         |
| C. Nil bleu                               | P. Lac Tanganyika                   |
| D. Lac Tana                               | Q. Ishiba Ngandu                    |
| E. Rivière Awash (cours supérieur)        | R. Lac Malawi (Nyasa)               |
| F. Delta de l'Omo, lac Turkana (Rodolphe) | S. Zambéze                          |
| G. Monts Cherangani                       | T. Vallée de la Luembe              |
| H. Mont Kenya                             | U. Stanley Pool (sur le Zaire)      |
| I. Lacs Nakuru, Elmenteita et Naivasha    | V. Lac Léopold II                   |
| J. Lac Manyara                            | W. Niger                            |
| K. Lacs Momela, mont Ujamaa (mont Meru)   | X. Lac Bosumtwi                     |
| L. Lac Mobutu Sese Seko (Albert)          | Y. Jbel Mara                        |
| M. Chaîne des Ruwenzori                   |                                     |

ple, dans la forêt semi-caducifoliée de Côte-d'Ivoire d'*Azelia africana*, et de *Detarium senegalense* en Basse Côte-d'Ivoire. Cela explique aussi les aires fragmentées de nombreuses espèces (*Mansonia altissima*, *Turraeanthus africana*, *Pericopsis alata*, etc.) à l'intérieur d'une forêt dense humide, dont le climat est cependant assez homogène, de la Côte-d'Ivoire au Zaïre ; au cours de ces migrations, ces espèces ont trouvé refuge en certains points, s'y sont maintenu et ont disparu ailleurs. On peut y voir aussi une explication des savanes littorales sur sable de Côte-d'Ivoire et des « plaines » du Gabon et du Congo, qu'on considère comme des reliquats climatiques de savanes anciennes qui s'étaient avancées jusque-là à des époques plus sèches.

### Le Quaternaire

La plus longue série palynologique d'Afrique tropicale qui ait été publiée jusqu'à présent est celle de Coetzee (1964, 1967) sur le lac Sacré situé à 2 400 m sur le mont Kenya (H, sur la fig. 1). La partie inférieure du prélèvement présente de nombreux changements de faciès et, sur les documents publiés, il n'est pas évident que les dépôts aient été continus depuis celui qui a été reconnu le plus ancien à l'aide du C14 (33 350 B.P.). Il est clair qu'on a affaire à un dépôt particulièrement ancien ; jusque vers 10 500 B.P., les pollens de graminées sont très abondants et il s'y ajoute quelques pollens de plantes herbacées de haute altitude et de petits arbres ; au-delà et jusqu'à l'époque actuelle, les pollens d'espèces forestières deviennent beaucoup plus abondants.

Van Zinderen Bakker (1962, 1964) a obtenu une série un peu plus courte à Kaisungor (2 900 m d'altitude) dans les monts Cherangani au Kenya (G sur la fig. 1). A Cherangani, la séquence est semblable à celle obtenue sur le mont Kenya, sauf en ce qui concerne la dominance des pollens d'espèces forestières qui semble être apparue plus tard. Au lac Mahoma (2 900 m d'altitude), sur le versant ougandais des monts Ruwenzori (M sur la fig. 1), Livingstone (1962, 1967) a trouvé une série semblable, bien que plus courte, avec un changement de dominance apparaissant vers 12 500 B.P. Morrison (1961, 1968) et Morrison et Hamilton (1974) ont fourni un diagramme relatif à un site dans les monts Kigezi (2 256 m d'altitude) dans l'ouest de l'Ouganda (juste au sud de M sur la fig. 1) ; il ressemble à la série de Cherangani, bien que la partie inférieure du prélèvement n'ait pu être correctement datée à l'aide du C14 à Kigezi, probablement à cause des bouleversements dus aux agriculteurs préhistoriques, la zonation de la végétation est moins claire, mais elle reste en accord avec celle des autres localités en suggérant l'existence d'une végétation graminéenne relativement ouverte avant 11 000 B.P., puis l'apparition à cette date d'une végétation plus fermée et plus riche en taxons forestiers.

Les opinions divergent quant à l'interprétation climatologique de ces changements stratigraphiques, bien que la plupart des auteurs semblent s'accorder sur leur signification pour ce qui est de la végétation. Bakker et Coetzee

(1959) sont portés à interpréter leurs séquences de végétation en fonction des changements de température et ils ont proposé des corrélations (à longue distance) avec les périodes, chaudes et froides, mieux établies de l'Europe ; Morrison (voir particulièrement son article de 1966) et Livingstone ont été plus prudents et n'ont pas attribué les changements de végétation aux modifications d'un seul de la multitude des facteurs qui agissent sur la végétation des montagnes d'Afrique. Ces divergences d'opinion sont inévitables, alors qu'on dispose de trop rares données sur les retombées actuelles de pollen sur des régions où le climat et la végétation sont connus. Hamilton a essayé de combler cette lacune en analysant soigneusement les spectres de surface de 76 localités des hautes terres d'Ouganda ; sa réinterprétation (Hamilton, 1972) des données est en quelque sorte un compromis entre les deux précédentes écoles de pensée ; sa contribution la plus importante a été d'essayer de distinguer les taxons de pollens fossiles en fonction de la distance les séparant de leurs espèces parentales.

Les études géomorphologiques des étapes de recul des glaciers (Osmaston, 1965) ont permis de savoir que le climat des montagnes d'Afrique orientale était inférieur, à l'apogée de la dernière glaciation, d'au moins 4 °C à ce qu'il est actuellement ; ainsi, l'absence d'arbres à cette époque sur les monts Kenya, Cherangani et Kigezi devait être due, au moins en partie, au froid. Livingstone (1967) a insisté sur le fait que dans les monts Ruwenzori la végétation n'avait pas laissé de traces bien nettes d'un changement de température à l'époque du retrait glaciaire alors que la présence de pollen d'*Artemisia* montre clairement l'existence d'un climat sec ; l'abondance de pollen de *Myrica* constitue la principale indication botanique d'un climat pas trop frais avant 12 500 B.P. Cette explication semble avoir résisté à d'autres interprétations de Hamilton (1972), mais il n'y a pas d'autres indices objectifs d'un tel réchauffement. La végétation du mont Kenya à cette époque était très semblable à celle qui régnait un peu plus tôt et pour laquelle l'analyse des glaciations fournit la preuve d'un climat froid. L'abondance (curieuse) de *Myrica* sur les Ruwenzori et le grand étalement des époques d'apparition de la dominance des pollens d'arbres sur les diverses montagnes ne permettent pas encore de dire à quel moment s'est fait, aux hautes altitudes, le passage du climat froid de l'ère glaciaire au climat chaud actuel. Les études palynologiques ne permettent pas de savoir si les changements de température sur ces montagnes étaient synchrones, bien qu'il soit raisonnable de le supposer du point de vue météorologique.

Les conclusions les plus nettes sur le climat et la végétation de l'Afrique ont été tirées par Kendall (1969), à partir d'un prélèvement fait dans la baie de Pilkington (N sur la fig. 1) sur la rive nord du lac Victoria à 1 100 m d'altitude. Toutes les autres analyses concernant l'Afrique devaient repérer chaque taxon par son pourcentage dans l'ensemble des grains de pollen existant à une même profondeur, mais Kendall avait des déterminations de la vitesse de sédimentation si précises à l'aide du C14 qu'il était capable d'exprimer ses résultats sous forme du nombre de grains de pollen de chaque type sédimentés par unité

de surface chaque année ; cela supprime l'une des incertitudes fondamentales de la plupart des analyses polliniques. Kendall a montré que la végétation existant autour de la baie de Pilkington depuis au moins 12 500 à 15 000 ans avait surtout produit du pollen de graminées ; la présence de traces de pollen de Mimosacées permet de supposer qu'il s'agissait d'une savane. Après 12 500 B.P., les essences forestières devinrent beaucoup plus abondantes, avec une baisse temporaire autour de 10 000 B.P. Cette forêt initiale semble avoir été en grande partie sempervirente, puis elle fut remplacée par une forêt quelque peu différente, en réponse à un climat plus sec, plus saisonnier, ou les deux. Pendant les 3 000 dernières années, les dépôts de tous les types de pollens d'espèces forestières ont diminué dans la baie de Pilkington alors que le pourcentage de pollens graminéens a augmenté ; cependant, grâce à un excellent contrôle de la datation par le radiocarbone et aux analyses quantitatives soigneuses, Kendall a pu montrer qu'il n'y avait, dans l'absolu, qu'un faible accroissement de la vitesse de sédimentation des pollens graminéens. La principale caractéristique des derniers millénaires a été la diminution des pollens des essences forestières sans que celle-ci soit accompagnée d'une augmentation de tout autre type de pollen. Ce changement correspond probablement à la transformation des forêts en zones cultivées, les cultures indigènes en Ouganda produisant trop peu de pollen pour être clairement inscrites dans les dépôts fossiles.

Bien qu'il n'ait pu présenter des arguments aussi justifiés par des datations au radiocarbone, Bolick (1974) a également suggéré l'existence d'une influence humaine préhistorique au lac Momela, à 1 500 m d'altitude, près du mont Ujamaa (mont Meru) en République-Unie de Tanzanie (K sur la fig. 1).

Coetzee (1967) a publié les résultats de prélèvements peu épais faits dans plusieurs autres localités. Bonnefille (1969a, 1969b, 1970, 1972) a réussi à fournir de nombreux spectres polliniques isolés, tirés de niveaux archéologiques et paléontologiques connus, grâce à l'extraction de pollen faite dans un très petit matériel en Éthiopie. Elle a montré que des changements de même nature et de même ampleur que ceux intervenus durant les dernières 15 000-20 000 années avaient également existé auparavant, il y a 2 millions à 3 millions d'années. Van Zinderen Bakker a recueilli des indices d'un changement de végétation, et par suite de climat, aux chutes Kalambo (1 200 m d'altitude) à la frontière entre la Tanzanie et la Zambie (Clark et Van Zinderen Bakker, 1964) et en Angola, entre 700 et 800 m d'altitude (Van Zinderen Bakker et Clark, 1962) ; cependant, les spectres polliniques correspondent à des terrasses alluviales et on ne peut les comparer à aucun autre spectre de surface qui étayerait ces conclusions. Smít (1962) a prouvé l'existence de changements importants dans les ensembles de pollens déposés dans le lac Bosumtwi au Ghana (X sur la fig. 1) et Lawton (1963), dans les marais de Bangweulu, a essayé de faire une analyse palynologique de tourbes qui se sont révélées particulièrement pauvres en microfossiles utilisables. Quézel *et al.* ont montré qu'il y avait autrefois une végétation moins xérique que l'actuelle

sur de vastes étendues au Sahara méridional (Quézel, 1960, 1962; Quézel et Martinez, 1961, 1962). Dubois (Dubois et Dubois, 1939; Dubois et Jaeger, 1948), Osmaston (1958) et Hedberg (1954) ont été aussi parmi les premiers à étudier ces problèmes. Livingstone (1971) a présenté une série pollinique couvrant 22 000 ans à Ishiba Ngandu en Zambie (Q sur la fig. 1), mais les changements relevés sont presque dépourvus de signification car, sur des centaines de kilomètres autour du site de prélèvement, les formations végétales sont des savanes arborées qui produisent des combinaisons impossibles à distinguer de pollens d'origine surtout graminéenne.

En résumé, dans la région du Kenya et de l'Ouganda, les genres forestiers étaient beaucoup plus rares depuis au moins 35 000 B.P. jusqu'à 12 500 ou 9 000 B.P. selon la localité. Les graminées étaient plus importantes dans les premiers sédiments de pollen, et probablement aussi dans la végétation, qu'elles ne l'ont été depuis. Les premiers éléments forestiers qui apparaissent en abondance comprennent des taxons souvent pionniers, comme *Olea*, auxquels s'ajoutèrent rapidement un ensemble d'arbres qui font penser à l'installation d'une forêt sempervirente relativement humide ; celle-ci persista jusque vers 6 000 B.P., époque à laquelle le climat devint plus sec, au moins de façon saisonnière. Pendant les derniers millénaires, la plupart des taxons forestiers ont régressé et la proportion des graminées est devenue plus importante dans l'ensemble des pollens. Sur la seule station où la datation au radiocarbone soit convenable, l'augmentation des pollens de graminées est surtout relative, et la diminution des pollens d'espèces forestières semble due davantage au remplacement des arbres par des plantes cultivées peu productrices de pollen qu'à leur remplacement par des prairies.

Tout au long de la série observée, et particulièrement pendant les dix ou douze derniers millénaires, la végétation n'est pas restée stable pendant un millier d'années et l'abondance des divers taxons a continuellement augmenté ou diminué ; l'amplitude de ces variations a été grande, comparable aux changements de végétation intervenus dans la zone tempérée pendant le même laps de temps. Le changement le plus important (entre 9 000 et 12 500 B.P.) rappelle tout à fait la transformation d'une formation ouverte en une forêt fermée qui eut lieu à la même époque dans les zones bien arrosées de la zone tempérée ; le changement dans les deux régions a probablement été dû à des variations climatiques à l'échelle du globe en rapport avec la dernière glaciation, époque trop froide pour permettre une croissance optimale de la forêt dans la zone tempérée et sur les hautes montagnes d'Afrique tropicale et trop sèche pour que cette forêt se développe bien sur les plateaux et sur les chaînes d'Afrique orientale.

L'aménagement de la végétation de l'Afrique tropicale a trait à une ressource qui a constamment varié tout au long de son histoire et qui continuera de le faire. Des plans statiques ne sauraient suffire à son exploitation et à sa conservation. Il est urgent de procéder à des analyses palynologiques d'échantillons des couches supérieures des boues récentes de lacs actuellement situés dans des types de végétation aussi variés que possible. Il faudrait comparer les

résultats de cet ensemble d'analyses aux cartes de la végétation existantes, aux inventaires forestiers et aux photographies prises par les satellites pour établir une correspondance aussi étroite que possible entre les dépôts de pollen contemporains et la végétation. Cela permettrait de mieux interpréter les diagrammes polliniques. Les résultats des analyses palynologiques devraient en même temps être comparés aux variables climatiques afin d'établir, entre eux, des corrélations directes à l'aide de l'analyse statistique multivariée (Webb et Bryson, 1972). Cette démarche donnerait des informations quantitatives sur les changements climatiques du passé pour autant que l'échantillonnage ait couvert une variété de conditions aussi large que celle représentée dans les dépôts fossiles. Il est particulièrement important d'inclure dans ces recherches un grand nombre de stations situées en forêt sempervirente pour laquelle les données sont dispersées et parce que les études stratigraphiques ont mis en évidence de nombreux ensembles polliniques fossiles dominés par des genres de ce type de végétation. De tels travaux sont rendus plus difficiles par le déboisement et leur succès reste incertain.

On doit par ailleurs étendre les recherches à la forêt sempervirente du bassin du Zaïre et de l'Afrique occidentale. Les faits recueillis en Afrique orientale démontrent que la forêt sempervirente était fort restreinte pendant la dernière glaciation et il reste à découvrir l'emplacement et la taille des fragments qui survécurent. Leur taille est un élément important de la façon dont on appréhende la forêt tropicale : résulte-t-elle de l'expansion récente de reliques très réduites, ou bien a-t-elle toujours eu une superficie peut-être égale à la moitié de ce qu'elle est maintenant ? C'est une question paléogéographique fondamentale pour le monde entier, et pas seulement pour l'Afrique tropicale, à laquelle il faudra répondre avant de pouvoir vraiment aborder le problème général de la répartition latitudinale de la diversité spécifique. Les grands lacs Tumba et Léopold II (V sur la fig. 1) du bassin du Zaïre semblent contenir des sédiments de sable pur, impropres à une analyse palynologique, mais sans doute peut-on trouver de plus petits lacs plus appropriés. En Afrique occidentale, l'étude du lac Bosumtwi (X sur la fig. 1) au Ghana et des lacs de cratère du Cameroun permettra d'étendre à la zone forestière les territoires dont on connaît l'histoire de la végétation.

Il faut aussi étendre les recherches stratigraphiques au nord et au sud, vers les régions arides tropicales du continent. Dès qu'elles seront terminées, les recherches en cours de Maley (1972) fourniront des informations utiles reposant sur la compréhension des relations liant la végétation aux dépôts de pollen du lac Tchad (A sur la fig. 1); mais il n'y a actuellement aucune récolte de données dans le Jbel Mara (Y sur la fig. 1), au Soudan, dont les lacs semblent pourtant très favorables aux analyses palynologiques. On possède quelques renseignements sur la partie aride de l'Afrique du Nord (Van Campo et Coque, 1960; Beucher, 1967; Saad, 1967; Van Campo *et al.*, 1968; Beucher, 1971; Schulz, 1974), mais, pour le sud du continent, seuls des prélèvements côtiers ont été faits dans les zones tempérées (Martin, 1953, 1968; Schalke, 1973) ainsi que quelques prélèvements

moins épais et plus difficiles à interpréter, dans des stations sèches extratropicales (Van Zinderen Bakker, 1955; Coetzee, 1967). On manque totalement d'informations sur les zones sèches subtropicales de l'Afrique australe. Tant que ces lacunes ne seront pas comblées, il sera difficile de savoir jusqu'à quel point chaque glaciation apporta à l'Afrique des conditions généralement plus sèches ou simplement consista dans un déplacement vers le sud de la zone bien arrosée. Cela est une question de la plus haute importance pour établir des plans à long terme d'aménagement du territoire, surtout si l'on est en train de revenir, comme on a quelques raisons de le croire, vers les conditions qui prévalaient pendant les glaciations.

On manque complètement d'études détaillées sur les empilements de sédiments et ce ne sont pourtant pas les lacs susceptibles de contenir des dépôts intéressants à étudier qui manquent. Ce travail pourrait fort bien commencer par l'Éthiopie qui a connu une longue et importante histoire agricole et où se trouvent de nombreux petits lacs avec des sédiments stratifiés.

Il y a de bonnes raisons de s'attendre à trouver des séries couvrant au moins un million d'années dans les lacs Bosumtwi, Malawi, Tanganyika, Kivu, Mobutu Sese Seko, Turkana (Rodolphe) et Natron. Dans certains d'entre eux, la série pourrait atteindre 10 millions d'années. Quelques lacs du Cameroun peuvent être également très anciens et l'on peut trouver de longues séries dans la plupart des grands lacs associés à la Rift Valley. Parmi ceux-ci, certains, comme les lacs Turkana et Natron, sont impropres à une analyse palynologique car ils se trouvent dans des régions où les pollens de graminées dominent et où les problèmes d'identification des espèces végétales sont importants, voire insurmontables. Les lacs Malawi et Tanganyika semblent tous deux très anciens (Brooks, 1950; Degens, von Herzen et How-kin Wong, 1971) et ils sont entourés d'une forêt riche en pollens, mais ils sont trop profonds et trop agités. Le lac Bosumtwi constitue peut-être le meilleur compromis, sa taille convient bien pour ce type d'investigations et il est situé dans un excellent environnement végétal, quoique son âge ne dépasse probablement pas un million d'années (Bampo, 1963).

Dans le domaine de l'analyse palynologique, aucune série de recherches ne sont plus riches de promesses ou de potentialités pour comprendre la paléogéographie que celles effectuées dans les vieux lacs de l'Afrique tropicale. Si l'on pouvait analyser et interpréter une carotte prélevée dans l'un des plus vieux lacs de la Rift Valley, celle-ci serait une source d'informations sans équivalent sur les paléoclimats tropicaux; elle permettrait une très longue rétrospective sur l'évolution biogéographique en Afrique et servirait à mieux comprendre l'évolution de l'espèce humaine et de sa culture ainsi que probablement de la riche faune de bovidés africains.

Pour combler les lacunes existant dans les connaissances, il faudrait :

Établir des relations entre le climat, la végétation et les retombées actuelles de pollen;



- Faire des prélèvements dans les vieux lacs et analyser des carottes assez importantes pour englober au moins plusieurs glaciations;
- Déterminer l'ampleur des contractions de la forêt tropicale sempervirente, à partir de prélèvements effectués dans des lacs appropriés du bassin du Zaïre et du massif forestier guinéen;
- Connaître la nature, la durée et l'étendue des changements climatiques de l'Afrique australe aride;
- Établir de façon plus sûre la durée et l'extension du déplacement d'arbres tempérés méditerranéens dans la partie septentrionale du Sahara;
- Développer les recherches sur les montagnes de l'Atlas;
- S'attacher particulièrement à obtenir des renseignements sur les paléoclimats de la partie nord du plateau éthiopien;
- Étudier très finement les couches annuelles de sédiments déposés dans une zone agricole pour donner à l'utilisation des terres par l'homme une perspective à long terme;
- Multiplier les datations au radiocarbone car, en dehors du lac Victoria, nulle part ailleurs en Afrique on ne dispose d'un nombre suffisant de ces données pour interpréter une série paléoclimatique.

## Paléolimnologie

### Introduction

Richardson (1968), Kilham (1971), Hecky et Kilham (1973) et Kilham et Kopezynska (1974) ont fourni des renseignements sur les principaux facteurs chimiques qui influent sur la répartition et l'abondance des diatomées dans les lacs africains. Hecky (1971) et Richardson et Richardson (1972) ont montré comment retrouver, à partir de ces informations, les variations de productivité, de composition chimique et de climat. On ne peut cependant s'attendre que tous les lacs affectés par le même changement climatique réagissent exactement de la même manière. Comme Hutchinson (1957) l'a montré, cette réaction est fonction de la forme du lac, de l'importance relative dans son bilan hydrique de l'apport d'eau par ruissellement et par les précipitations et de l'évaporation. Les changements les plus importants dans la composition chimique de l'eau résultent de la fermeture d'un lac; ainsi, une augmentation des conditions d'aridité aura des effets d'autant plus marqués sur des lacs dont l'équilibre hydrologique est précaire, qu'ils se transformeront facilement en lacs fermés dans lesquels l'évaporation augmentera la concentration saline. Pour cette raison, la stratigraphie basée sur les diatomées n'est pas aussi sûre, au niveau régional, que celle basée sur les pollens.

La minéralogie des sédiments lacustres donne parfois de bonnes indications sur les changements climatiques; par exemple, là où l'eau a été suffisamment concentrée pour que des cristaux de sels précipitent (Kendall, 1969) ou pour que des zéolithes se forment (Hays, 1963, 1966; Stoffers et Holdship, 1975). Si le niveau d'un lac baisse, même sans provoquer une concentration plus grande des substances dissoutes, ce phénomène sera probablement enregistré

dans la série sédimentaire comme une discordance dans l'érosion, ou sous la forme d'une strate de matériaux grossiers (peut-être du sable et des coquillages), qui traduira la plus grande énergie des vagues dans un lac peu profond.

### Lacs sahariens

Faure (1969) a bien résumé la bibliographie très dispersée concernant les anciens lacs du Sahara; il a montré que de grands lacs avaient existé dans ce désert pendant les temps géologiques et notamment au Quaternaire. Le dernier de ces épisodes lacustres a commencé il y a environ 12 000 ans et a atteint son maximum vers 8 000 B.P.; la plupart des lacs ont très rapidement diminué de taille après cette date et s'étaient asséchés vers 7 000 B.P. Il y eut, au moins localement, un autre épisode lacustre entre 5 500 et 3 000 B.P. Il y a un vague rapport entre les variations du niveau de la mer et les changements thermiques dans la zone tempérée, les périodes chaudes tendant à être humides et les périodes fraîches à être sèches, mais cette correspondance est loin d'être parfaite, même pendant les 12 000 dernières années. Pour les épisodes antérieurs, la correspondance semble encore moins sûre : entre 20 000 et 40 000 B.P., le climat aurait été plus humide que de nos jours. Peu de climatologues estiment que cette période, qui n'a pas été celle de la plus grande glaciation, était plus chaude que l'époque actuelle.

On observe quelques épisodes lacustres dispersés pendant la période pluviale du début de l'Holocène, entre 14 et 22° N et de l'océan Atlantique au Nil. Le dessèchement d'un lac n'est pas forcément lié à une forte baisse de la pluviosité locale; le rapport évaporation/précipitation a dû changer, mais les grands lacs du Sahara étaient tous alimentés par de grands fleuves comme le Chari et le Niger provenant de régions plus arrosées et qui, même aujourd'hui, ne sont pas désertiques. Les lacs des régions arides et semi-arides sont très éphémères, il faut peu d'eau en plus pour qu'ils s'étendent et peu d'évaporation supplémentaire pour qu'ils disparaissent. Les données paléolimnologiques renseignent bien sur les conditions de vie des poissons et des diatomées dont on trouve les restes dans les dépôts lacustres, mais il faut plus de données palynologiques, comme celles fournies par Maley, pour connaître les conditions de vie des populations humaines et d'autres organismes terrestres.

Servant et Servant (1970) ont étudié les diatomées et la stratigraphie du lac Tchad (A sur la fig. 1) et leur article, ainsi que celui de Faure, permettent d'accéder à l'importante bibliographie française sur la paléolimnologie des déserts.

### Lacs nilotiques

Kendall (1969) a utilisé une stratigraphie grossière, des données sur les cations échangeables, les éléments minéraux, les diatomées et d'autres algues pour montrer que le lac Victoria (N sur la fig. 1) ne possédait pas d'exutoire entre 14 500 et 12 000 B.P. Pendant la partie la plus sèche de cette période, le niveau du lac baissa d'au moins 26 m,

l'eau était alors plus alcaline que de nos jours et son peuplement phytoplanctonique différait de l'actuel *Stephanodiscus astraea* était plus abondant, ce qui traduisait une plus faible concentration de silice dissoute dans l'eau (Kilham, 1971). Livingstone (communication personnelle) a prélevé des échantillons en eau plus profonde et a montré que pendant la période sèche le niveau du lac avait baissé de 75 m en dessous du niveau actuel, mais personne n'a fait de prélèvements dans la partie la plus profonde du lac pour déterminer s'il s'était entièrement asséché.

Après l'établissement de l'exutoire, il y eut une courte période vers 10 000 B.P. où le lac se ferma à nouveau. Depuis lors, il s'est continuellement déversé dans le Nil; il a atteint un niveau plus élevé qu'aujourd'hui puisqu'on trouve des lignes de rivage bien marquées à 3, 12 et 18 m au-dessus du niveau du lac en 1960. Il semble que seul le niveau le plus bas (3 700 B.P.) ait une signification climatique; les deux autres représentent probablement une étape de réduction de l'écoulement par le Nil à Jinja. Au début des années 1960, trois années humides ont suffi à faire monter le niveau du lac de 3 m, ce qui permet de supposer que la ligne de rivage la plus basse pourrait être liée à l'évolution du climat et non à une période de réduction de l'exutoire.

L'étude pollinique et paléolimnologique de Kendall est importante, car elle a établi, clairement et sans équivoque pour l'Afrique équatoriale, que la dernière période pluviale était récente alors que l'interpluvial précédent datait de l'ère glaciaire; mais cette étude n'a pu préciser l'âge du bassin ou le laps de temps pendant lequel il a été continuellement en eau. Le lac Victoria recèle une riche faune de poissons, y compris les 175 espèces de Cichlidés endémiques actuellement connues (P. H. Greenwood, communication personnelle). Établir l'âge de cet événement ichtyologique aurait un intérêt à la fois théorique et appliqué.

Hecky et Degens (1973) et Thomas Harvey (communication personnelle) ont prélevé des échantillons dans le lac Mobutu Sese Seko (lac Albert) et montré qu'il était sec vers 13 000 B.P., comme le lac Victoria; le niveau du lac baissa d'au moins 51 m, mais il n'a pas dû s'assécher complètement. Le carottage fait par Harvey, le plus long, couvre 28 000 ans, ce qui représente une petite fraction de l'histoire totale du bassin qui contient quelque 2 700 m de sédiments et qui probablement se forma au Miocène (Cahen, 1954; Bishop, 1967).

Ces résultats montrent que le Nil blanc cessa de couler au moins une fois pendant une courte période avant 12 000 B.P. Bien que son débit annuel soit actuellement inférieur à celui du Nil bleu, c'est le Nil blanc qui alimente le fleuve pendant la saison sèche éthiopienne. Le tarissement du Nil blanc a dû avoir des conséquences désastreuses sur les espèces aquatiques et terrestres ainsi que sur l'homme, dont l'existence dépendait de l'eau du fleuve.

Le lac Turkana (Rodolphe) possède une faune tout à fait nilotique; aux périodes humides, il se déversait dans le Nil par les rivières Pibor et Sobat. R. Yurevich étudie actuellement les boues de ce lac et il y a eu beaucoup de

travaux sur les lignes de rivage qui l'entourent ainsi que sur les dépôts sédimentaires apportés par les rivières qui s'y déversent, notamment dans le delta de l'Omo. Ces travaux ont été résumés par Butzer *et al.* (1972). Le niveau du lac était bas entre 35 000 et 9 500 B.P.; jusque vers 7 500 B.P., il s'est élevé et a varié entre 60 et 80 m au-dessus du niveau actuel. Il était remonté entre 6 200 et 4 400 B.P. pour redescendre temporairement et remonter une fois encore jusqu'à la cote + 70 m, un peu avant 3 000 B.P. Il est resté depuis lors relativement bas, variant rapidement d'environ 40 m; entre 1897 et 1955, il avait baissé de 20 m. Les fréquentes réoccupations des anciennes lignes de rivage situées à 70 et 80 m au-dessus du niveau actuel correspondent respectivement à des crues des marécages de Lotigipi à l'ouest du lac et des affluents du Nil.

Lac fermé, situé en zone aride, le Turkana présente un niveau extrêmement instable dû à la variabilité de son alimentation par des rivières dont le cours supérieur est situé dans des zones plus humides. Ses eaux deviennent progressivement plus concentrées et elles sont maintenant si saumâtres qu'elles sont à peine potables. On y pratique une pêche traditionnelle à laquelle on a récemment adjoint un chalutier. Avant de faire d'importants investissements financiers et sociaux, il serait judicieux de consulter les données paléolimnologiques sur les changements de salinité et d'étudier la tolérance au sel des espèces commerciales de poissons pour évaluer le temps pendant lequel le lac pourra encore être exploité.

#### *Autres lacs du Rift oriental*

Richardson (1966) et Richardson et Richardson (1972) ont fait des études paléolimnologiques sur le lac Naivasha au Kenya et ont dégagé une évolution détaillée des peuplements de diatomées et des changements chimiques et climatiques. Au début de leur série (9 000 B.P.), le niveau du lac était élevé et ses eaux étaient fraîches; un exutoire existait jusqu'à 5 600 B.P.; le niveau est ensuite tombé et le lac s'est totalement asséché pendant une courte période, aux environs de 3 000 B.P. Depuis lors, son niveau et la composition chimique de ses eaux ont varié de façon irrégulière; cette évolution s'est étendue à la courte période historique, au grand désagrément des populations qui voudraient exploiter les ressources en poissons ou les terres arides environnantes. Richardson *et al.* prolongent l'étude de l'histoire connue de la Rift Valley au Kenya en analysant une série de prélèvements provenant des lacs Nakuru, Elmenteita et Naivasha, représentant environ 30 000 ans.

Hecky (1971) a étudié une série paléolimnologique dans les lacs Momela (K sur la fig. 1) formés il y a 6 000 ans par un glissement de terrain sur les pentes du mont Ujamaa (mont Meru) en Tanzanie. Il a utilisé les techniques de la taxinomie numérique et de l'analyse multivariée pour comparer les peuplements de diatomées fossiles aux communautés actuelles dans des lacs dont la composition chimique et la productivité sont connues (Hecky et Kilham, 1973). Les résultats concernant le climat concordent avec ceux obtenus par Richardson au Kenya, et Hecky a montré que la composition et la productivité d'une communauté de

diatomées étaient toutes deux extrêmement sensibles aux variations de climat et de drainage. Il a trouvé que les lacs ne présentaient pas une tendance à l'augmentation de leur productivité avec le temps et que celle-ci était inversement corrélée à la diversité spécifique.

La série lacustre continue la plus longue qui ait été étudiée en Afrique provient du lac Manyara (J sur la fig. 1) en Tanzanie. Stoffers et Holdship (1975) ont mesuré les variations d'abondance des diatomées et des zéolithes, dans un prélèvement long de 55 m qui semble couvrir 60 000 ans. Ce prélèvement montre le passage d'un climat sec à des conditions humides, ce qui devient la découverte classique de la paléolimnologie africaine. Les 5 derniers millénaires ont été semblables aux années modernes, avec même des épisodes plus secs. Le plus grand intérêt de ce prélèvement réside dans la période antérieure à 15 000 B.P. qui est mal représentée dans la plupart des sites de prélèvement; cette période était plutôt sèche et non humide comme le furent les débuts de l'Holocène, mais cette sécheresse fut interrompue au moins trois fois par des phases modérément humides. Il ne semble pas qu'il y ait de correspondance précise entre les dates de ces épisodes moins secs et celles des périodes humides relevées au Tchad il y a 20 000 à 30 000 ans (Servant et Servant, 1970).

#### *Lacs profonds du Rift occidental*

Degens *et al.* (Degens *et al.*, 1971; Degens *et al.*, 1973; Hecky et Degens, 1973) ont prélevé des carottes dans les lacs Kivu, Tanganyika et Malawi (O, P, R, respectivement sur la fig. 1) et fourni des profils sismiques pour les deux premiers.

Les profils sismiques sont particulièrement intéressants, car ils donnent des renseignements détaillés sur la structure sédimentaire de vastes étendues autour des lacs. Des couches alternées de réflectivité sonique différente sont visibles tout au long de la partie accessible de la section du lac Tanganyika et du soubassement cristallin du lac Kivu, mais elles sont interrompues par des dislocations et des discordances. Cette stratigraphie semble aussi complexe que celle qu'on trouve en mer et elle exigera des prélèvements nombreux et la recherche de corrélations significatives.

Bien que la sonde sismique ait pénétré dans une épaisseur de sédiments de plus d'un kilomètre, elle n'a pas atteint le soubassement cristallin du lac Tanganyika. Une telle épaisseur de sédiments confirme la grande ancienneté du lac, au demeurant évoquée par la riche faune d'espèces et de genres endémiques, en l'absence de données géologiques.

On a été cependant surpris de trouver dans le lac Kivu une épaisseur de sédiments d'environ 1 km. La pauvreté de la faune ichtyologique de ce lac et l'apparente jeunesse de quelques-uns des volcans responsables de son alimentation en eau avaient fait conclure à la jeunesse du lac, qui n'aurait pas plus de 10 000 ans. Degens *et al.* (1973) sont certainement plus près de la vérité en affirmant que le bassin date du Pliocène et en expliquant la pauvreté de la faune ichtyologique par le brassage probable et répété des eaux profondes, fortement anoxiques avec celles de surface.

Hecky et Degens (1973) ont apporté la preuve de très grandes variations dans le niveau des lacs, 400 m au Kivu et 600 m au Tanganyika; les niveaux les plus bas correspondent aux périodes froides des zones tempérées; ils ont également pu relier la pluviosité à l'activité hydrothermique.

Même si son niveau a largement varié, le volume du lac Tanganyika est si considérable et son approvisionnement en eau si faible, que la concentration des eaux par évaporation pendant une période interpluviale de plusieurs milliers d'années ne pourrait être assez forte pour inhiber sérieusement la faune ichtyologique. Le bassin dans lequel se trouve le lac est vieux, mais le lac lui-même est vieux, ce qui est plus important d'un point de vue biologique.

#### *Perspectives*

Toutes les réalisations, les possibilités et les difficultés déjà évoquées pour l'analyse palynologique se retrouvent en paléolimnologie. Les paléolimnologues sont un peu plus avancés dans le domaine de l'écologie actuelle du groupe d'organismes le plus utile à leurs yeux, les diatomées, mais ils ont à faire face aux mêmes problèmes techniques de prélèvement et d'interprétation de l'organisation des biocénoses avant de pouvoir exploiter l'énorme potentiel paléocécologique des lacs comme le Turkana ou le Tanganyika.

#### **Résumé et conclusions**

La palynologie, la paléolimnologie et des travaux comme ceux de Ploey (1963, 1965) sur les sols et la géomorphologie conduisent aux mêmes conclusions : avant 12 000 B.P., le climat de l'Afrique tropicale était sec; cette période sèche a commencé avant 60 000 B.P. et a été interrompue à plusieurs reprises par des périodes transitoires de sécheresse moins forte, mais elle a été rarement, voire jamais, aussi sèche que vers 13 000 B.P.

Comparativement, les douze derniers millénaires ont été humides, mais interrompus, au moins dans quelques localités, par des phases sèches vers 10 000 et 6 000 B.P.; il semble que ce soit entre 8 000 et 7 000 B.P. que l'humidité ait été la plus forte alors que les trois derniers millénaires ont été, au moins par intermittence, les plus secs depuis 12 000 ans.

Les preuves en faveur de telles conclusions ne sont pas partout aussi nettes. En ce qui concerne les données palynologiques, l'interprétation des séries couvrant les derniers millénaires est compliquée par les changements dans l'utilisation des terres par l'homme, qui pourraient entraîner des transformations de la végétation analogues à celles résultant d'un dessèchement du climat. Un défrichement opéré depuis l'âge du fer pourrait être confondu dans l'analyse palynologique avec un recul de la forêt provoqué par la sécheresse, mais il ne pourrait entraîner une baisse du niveau des eaux; des agriculteurs augmenteraient plutôt le ruissellement et le niveau du lac monterait. En dépit de ces difficultés locales, les grandes lignes de la paléopalynologie et de la paléolimnologie semblent bien établies, mais des travaux plus approfondis permettraient de brosser un tableau plus détaillé des changements climatiques sur l'ensemble du continent.

Le caractère dynamique de la biogéographie africaine est maintenant bien établi. Quels que soient les emplacements des prélèvements et les types de renseignements qu'ils donnent, on a la preuve d'incessantes variations à l'échelle des décennies, des siècles, des millénaires ou des dizaines de milliers d'années. On ne sait toujours pas ce qui s'est passé au centre des grands massifs de pluviisylves quand ils s'élargissaient ou se rétractaient en fonction des changements climatiques, mais les résultats de Ploey près du Stanley Pool (U sur la fig. 1) et la présence de sables éoliens dans les forêts denses et claires du bassin inférieur du Zaïre (Coole, 1964) suggèrent que même la forêt sempervirente de plaine n'a pas échappé aux aléas climatiques; la forêt sempervirente de montagne non plus.

Dans ce chapitre, il n'a pas été possible de traiter séparément la paléogéographie des forêts sempervirentes, des savanes arborées et des savanes herbeuses. La plupart des grands lacs, comme le Tanganyika ou le Victoria, sont entourés de ces trois types de végétation et, tant qu'on n'aura pas mis au point de meilleures méthodes d'identification des graminées fossiles, il ne sera pas possible de distinguer les savanes arborées des savanes herbeuses. Les conclusions concernant les variations climatiques semblent cependant généralement valables et applicables aux trois types de végétation.

On n'a pas traité non plus de la biogéographie actuelle, pour des raisons de concision, mais aussi parce qu'il est rarement possible de dater les événements qui ont conduit à telle ou telle répartition de peuplements végétaux ou animaux. Cependant, les travaux de biogéographie de Moreau (1966) et de Lawton (1963, 1972) montrent clairement que les discontinuités actuelles dans la distribution des plantes et des animaux traduisent les grands changements de milieu intervenus dans un passé pas trop lointain; cela est en accord avec les données paléogéographiques plus directes évoquées ici.

## Conclusions : Les recherches nécessaires et les priorités

Les informations tirées de la paléogéographie et de la paléoclimatologie des écosystèmes forestiers et herbacés tropicaux et subtropicaux permettent de conclure clairement que ceux-ci ne sont pas stables depuis des millénaires, principalement en raison de changements de climat continus. Ces changements peuvent être ou non périodiques. Sous les tropiques, de vastes régions furent soumises à un climat beaucoup plus sec (et un peu plus froid) entre 20 000 et 12 500 B.P. Certaines régions subtropicales semblent en revanche avoir connu un climat plus humide qu'aujourd'hui durant ce même intervalle. Les 12,5 derniers millénaires ont été souvent plus humides, mais, localement, avec des phases plus sèches relativement bien marquées. Dans certaines parties de la zone subtropicale sèche, une fraction de cet intervalle a dû

être beaucoup plus humide qu'aujourd'hui. Ces changements climatiques ont provoqué des changements profonds de la végétation, les forêts sempervirentes et les forêts sèches étant remplacées par des savanes et des déserts et vice versa. Ces changements continus interdisent de traiter séparément la paléogéographie des forêts sempervirentes, des forêts sèches et celle des milieux herbacés.

La plupart des écologistes pensent que la pluviisylve est une communauté stable, du moins pendant des périodes de 50 à 500 ans et en l'absence de perturbations causées par l'homme; on n'a pas examiné de façon détaillée cette hypothèse, mais on est en droit de douter que des données descriptives sur la végétation puissent fournir la preuve d'une telle stabilité, tout au moins sur des intervalles de plusieurs centaines d'années. Les diagrammes polliniques n'indiquent pas que des communautés de la pluviisylve aient été stables durant des périodes de 500 ans. On ne dispose pas de longues séries dans la partie centrale d'un quelconque massif forestier, mais les données paléogéographiques montrent que la pluviisylve tropicale, au moins sur ses marges, a été aussi sensible aux continus changements climatiques du Quaternaire que n'importe quel autre type de forêt.

Les connaissances actuelles sur l'histoire des écosystèmes forestiers tropicaux sont encore restreintes, mais elles ont démontré l'instabilité de ceux-ci lorsqu'ils étaient soumis à des conditions climatiques variables. Les données concernant de vastes régions sont encore rares ou absentes; elles sont un peu plus abondantes pour quelques autres, comme les plateaux et montagnes d'Afrique orientale.

On a besoin d'analyses palynologiques et d'études paléolimnologiques sur toutes les zones tropicales restantes afin d'y déterminer l'extension de la végétation et l'amplitude des changements climatiques. Ces derniers pourraient être alors mieux appréhendés sous les tropiques. On comprendrait mieux les modifications du couvert végétal dans les écosystèmes forestiers tropicaux résultant de la formation ou de la dégradation des sols.

Pour y parvenir, il faut créer des collections régionales des pollens récents. On a besoin d'herbiers plus importants pour fournir la matière première et le temps nécessaire à établir ces collections est si long qu'il est très souhaitable d'organiser une collaboration régionale. Près de l'un ou de quelques-uns des grands herbiers, on pourrait faire des préparations de pollen que l'on distribuerait ensuite aux centres nationaux associés; chaque centre pourrait également les produire et participer à un système d'échanges internationaux. Après une période de recherches approfondies sur des séries sédimentaires appropriées, il faudrait que le matériel pour les analyses palynologiques ou autres soit soigneusement trié pour chaque région au pays afin de rendre ces travaux aussi économiques que possible.

Bien qu'il faille surtout s'intéresser aux 15 à 20 derniers millénaires, on doit s'efforcer de faire des prélèvements dans quelques séries très anciennes afin de déterminer la période des changements climatiques à long terme. En Afrique, les possibilités d'effectuer un très long

prélèvement sont nombreuses : les lacs Tanganyika, Nyassa, Mobutu, Meru et Bosumtwi entre autres.

Une collection de prélèvements profonds coûte beaucoup plus cher que les habituels carottages à la main et nécessite un équipement spécial.

Il semble qu'il faille particulièrement développer les connaissances sur l'histoire de la végétation d'écosystèmes moins perturbés, comme les bassins de l'Amazonie et du Congo, qui, dans un proche avenir, pourraient connaître des bouleversements à la suite d'une exploitation accrue. Il en est de même pour des régions critiques sur le plan climatique (nord-ouest de l'Inde, régions sahéliennes, nord-est du Brésil, régions de forêts caducifoliées, etc.) et pour les régions accidentées, montagneuses (montagnes d'Afrique orientale, etc.), surtout lorsque des risques importants d'érosion existent.

Pour la conservation et la gestion correcte des écosystèmes forestiers tropicaux, il sera très important de faire des études intégrées sur la végétation, les communautés animales, l'écologie, l'hydrologie, le climat et l'histoire. Il serait très souhaitable que ces études débutent dans quelques régions pilotes où les connaissances fondamen-

tales déjà disponibles justifient des recherches plus approfondies et où une grande variété de types de végétation se rencontre sur une superficie relativement restreinte. On pourrait en choisir trois, une par grande région. En Afrique, ce pourrait être une région allant des montagnes d'Afrique orientale jusqu'au bassin du Congo en passant par la Rift Valley et, vers le nord, jusque dans la zone sahélienne.

Dans ces régions pilotes, des palynologistes et des écologistes devraient travailler avec d'autres spécialistes sur les mêmes écosystèmes. Ces études intégrées apporteraient beaucoup de connaissances fondamentales qui pourraient s'appliquer à de vastes régions du même continent.

Le premier effort devrait porter sur des régions critiques sur le plan climatique, comme celles soumises à un gradient de pluviosité brutal. Il faudrait aussi donner la priorité aux vastes régions vierges et sur le point d'être exploitées, ainsi qu'à celles où le relief et le climat aggravent l'érosion des sols. Il ne faut cependant pas perdre de vue que les recherches palynologiques (et paléolimnologiques) dépendent de l'existence de sédiments appropriés et qu'en l'absence de ces derniers dans ces zones critiques il faudrait prospecter les sites convenables les plus proches.

## Bibliographie

Outre les références de cette liste, le lecteur pourra se reporter aux résumés des travaux et aux bibliographies détaillées publiés dans : *Palaeoecology of Africa* (E. M. Van Zinderen Bakker, ed.). Le Cap, Balkema (les volumes 5 et 8 concernant plutôt l'Antarctique et les régions adjacentes que l'Afrique). *The Quaternary of Colombia* (T. Van der Hammen, ed. ; Amsterdam) représente une autre collection.

AUBREVILLE, A. *Contribution à la paléohistoire des forêts de l'Afrique tropicale*. Paris, Soc. Éd. géographiques, maritimes et coloniales, 1949, 98 p.

—. Savanisation tropicale et glaciations quaternaires. *Adansonia*, 2, 1962, p. 16-84.

—. Les origines des Angiospermes. *Adansonia*, 14, 1974, p. 5-27 et p. 145-198.

BAMPO, S. O. Kumasi conference on the Lake Bosumtwi crater. *Nature*, 198, 1963, p. 1150-1151.

BEUCHER, F. Une flore d'âge Ougartien (seconde partie du Quaternaire Moyen) dans les Monts d'Ougarta (Sahara nord-occidental). *Rev. Palaeob. Palyn.*, 2, 1967, p. 291-300.

—. *Étude palynologique de formations néogènes et quaternaires au Sahara nord-occidental*. Paris, Faculté des sciences, thèse, 1971, 796 p. + 23 pl.

BISHOP, W. W. The later Tertiary in East Africa volcanics, sediments and faunal inventory. In: Bishop, W. W.; Clark, J. D. (eds.). *Background to evolution in Africa*, p. 31-56. Chicago, Univ. of Chicago Press, 1967.

BOLICK, M. R. *A vegetational history of the Mt. Meru Lahar, Tanzania*. Durham, N. C., USA, Duke University, Zoology Dept., M.A. thesis, 1974, vii+96 p.

BOLTENHAGEN, E. Spores et pollen du Crétacé supérieur du Gabon. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 2, 1967, p. 335-355.

BONNEVILLE, R. Analyse pollinique d'un sédiment récent : vases actuelles de la Rivière Aouache (Éthiopie). *Pollen et Spores*, 11, 1969a, p. 7-16.

—. Indication sur la paléoflore d'un niveau du Quaternaire moyen du site de Melka Kontouré (Éthiopie). *C.R. Soc. Géol. Fr.*, 7, 1969b, p. 238-239.

—. Premiers résultats concernant l'analyse pollinique d'échantillons du Pléistocène inférieur de l'Omo (Éthiopie). *C.R. Acad. Sci. Paris*, 270, 1970, p. 2430-2433.

—. Atlas des pollens d'Éthiopie. *Adansonia*, 2, 1971a, p. 463-518.

—. Atlas des pollens d'Éthiopie, principales espèces des forêts de montagne. *Pollen et Spores*, 13, 1971b, p. 15-72.

—. *Associations polliniques actuelles et quaternaires en Éthiopie (vallées de l'Awash et de l'Omo)*. Paris, Faculté des sciences, thèse, 1972, 513 p.

BROOKS, J. L. Speciation in ancient lakes. *Quart. Rev. Biol.*, 25, 1950, p. 30-60, p. 131-176.

BUTZER, K. W. ; ISAAC, G. L. ; RICHARDSON, J. L. ; WASHBOURN-KAMAU, C. Radiocarbon dating of East African lake levels. *Science*, 175, 1972, p. 1069-1076.

CAHEN, L. *Géologie du Congo Belge*. Liège, Vaillant-Carmanne, 1954, 577 p.

CLARK, J. D. ; VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. Prehistoric culture and Pleistocene vegetation at the Kalambo Falls, Northern Rhodesia. *Nature*, 201, 1964, p. 971-975.

COETZEE, J. A. Evidence for a considerable depression of the vegetation belts during the Upper Pleistocene on the East African mountains. *Nature*, 204, 1964, p. 564-566.

\* —. Pollen-analytical studies in East and Southern Africa. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.). *Palaeoecology of Africa*. Cape Town, Balkema, 1967, 146 p.

COLE, S. *The prehistory of East Africa*. London, Weidenfeld and Nicolson, 1963, 383 p.

\* Référence importante.

- COOKE, H. B. S. Pleistocene mammal faunas of Africa, with particular reference to Southern Africa. In: Howell and Bourlière (eds.). *African ecology and human evolution*, p. 65-115. Viking Publ. in Anthropology, 1964.
- CROIZAT, L. L'âge des Angiospermes en général et de quelques Angiospermes en particulier (considérations sur l'âge des Angiospermes). *Adansonia*, 6, 1966, p. 239.
- DAVIS, M. B. On the theory of pollen analysis. *Amer. J. Sci.*, 261, 1963, p. 897-912.
- DAVIS, M. B.; DEEVEY, E. S. Jr. Pollen accumulation rates: estimates from late-glacial sediment of Rogers Lake. *Science*, 145, 1964, p. 1293-1295.
- DEGENS, E. T.; VON HERZEN, R. P.; HOW-KIN WONG. Lake Tanganyika: water chemistry, sediments geological structure. *Naturwissenschaften*, 58, 1971, p. 229-240.
- ; VON HERZEN, R. P.; HOW-KIN WONG; DEUSER, W. G.; JANNASCH, H. W. Lake Kivu: structure, chemistry and biology of an East African Rift Lake. *Geologischen Rundschau*, 62, 1973, p. 245-277.
- DUBOIS, G.; DUBOIS, C. Caractères micropaléobotaniques d'une tourbe du Togo. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 208, 1939, p. 1421-1422.
- ; —; JAEGER, P. Sol tourbeux d'*Eriospora* dans les monts Loma en Afrique occidentale. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 227, 1948, p. 217-218.
- ERDTMAN, G. *Pollen morphology and plant taxonomy. I. Angiosperms*. New York, Hafner, 1966, 553 p.
- . *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. II. Gymnospermae, Pteridophyta, Bryophyta* (illustrations). New York, Ronald, and Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1957, 151 p.
- . *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. III. Gymnospermae, Bryophyta* (text). New York, Ronald, and Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1965, 191 p.
- ; SORSA, P. *Pollen and spore morphology/plant taxonomy. IV. Pteridophyta* (text and additional illustrations). Stockholm, Almqvist and Wiksell, 1971, 302 p.
- \*FAURE, H. Les lacs quaternaires du Sahara. *Mitt. Internat. Verein. Limnol.*, 17, 1969, p. 131-146.
- \*GERMERAAD, J. H.; HOPPING, C. A.; MULLER, J. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Palaeob. Palyn.*, 6, 1968, p. 189-348.
- GUERS, J.; LOBREAU-CALLEN, D.; DIMON, M. T.; MALEY, J.; CAMBON-BOU, G. Palynologie africaine, IX. *Bull. IFAN*, vol. 33, sér. A, 1971, pl. 215-238.
- GUINET, P. *Les Mimosacées, étude de palynologie fondamentale, corrélations, évolution*. Travaux Section Scientifique et Technique, IX, 1969, 293 p.
- \*HAMILTON, A. C. The interpretation of pollen diagrams from highland Uganda. In: Van Zinderen Bakker, E. M. (ed.). *Palaeoecology of Africa, the surrounding islands and Antarctica*, vol. 7, 1972, p. 45-149.
- HAY, R. L. Stratigraphy of Beds I through IV, Olduvai Gorge, Tanganyika. *Science*, 139, 1963, p. 829-833.
- . Zeolites and zeolitic reactions in sedimentary rocks. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, 85, 1966, 130 p.
- HECKY, R. E. *The paleolimnology of the alkaline, saline Lakes on the Mt. Meru Lahar*. Ph. D. thesis, Duke University, 1971, 209 p.
- ; DEGENS, E. T. *Late Pleistocene-Holocene chemical stratigraphy and paleolimnology of the Rift Valley lakes of Central Africa*. Technical Report WHOI-73-28, Woods Hole Oceanogr. Inst., 1973, 93 p. (manuscrit non publié).
- ; KILHAM, P. Diatoms in alkaline saline lakes: ecology and geochemical implications. *Limnol. and Oceanogr.*, 18, 1973, p. 53-71.
- ; MOPPER, K.; KILHAM, P.; DEGENS, E. T. The amino acid and sugar composition of diatom cell-walls. *Marine Biol.*, 19, 1973, p. 323-331.
- HEDBERG, O. A pollen analytical reconnaissance in tropical East Africa. *Oikos*, 5, 1954, p. 137-166.
- HEIM, M. R. Quelques pollens pléistocènes nouveaux pour le Hoggar. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 258, 1964, p. 1297-1299.
- HERNGREEN, G. W. F. Some new pollen grains from the Upper Senonian of Brazil. *Pollen et Spores*, vol. 14, n° 1, 1972, p. 97-112.
- . Middle Cretaceous palynomorphs from north-eastern Brazil. *Sci. Geol. Bull. (Strasbourg)*, 27, no. 1-2, 1974, p. 101-116.
- HOEKEN-KLINKENBERG, P. J. M. VAN. A palynological investigation of some Upper Cretaceous sediments in Nigeria. *Pollen et Spores*, vol. 6, n° 1, 1964, p. 209-231.
- . Maestrichtian, Paleocene and Eocene pollen and spores from Nigeria. *Leidse Geol. Meded.*, 38, 1966, p. 37-48.
- HULSHOF, O. K.; MANTEN, A. A. Bibliography of actuopalynology, 1671-1966. *Rev. Palaeob. Palyn.*, 12, 1971, p. 1-243.
- HUTCHINSON, G. E. *A treatise on limnology*, vol. 1. New York, Wiley, 1957, 1 015 p.
- JARDINÉ, S. Spores à expansions en forme d'élatères du Crétacé moyen d'Afrique occidentale. *Rev. Palaeobot. Palyn.*, vol. 1, n° 1-4, 1967, p. 235-258.
- ; MAGLOIRE, L. Palynologie et stratigraphie du Crétacé des bassins du Sénégal et de Côte d'Ivoire. *Mém. BRGM*, 32, 1965, p. 187-245.
- KELLOGG, W. W.; SCHNEIDER, S. H. Climate stabilization: for better or for worse? *Science*, vol. 186, no. 4170, 1974, p. 1163-1173.
- \*KENDALL, R. L. An ecological history of the Lake Victoria basin. *Ecol. Monogr.*, 39, 1969, p. 121-176.
- KERAUDREN-AYMONIN, M.; STRAKA, H.; SIMON, A. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 184-188. *Pollen et Spores*, 11, 1969, p. 299-332.
- KILHAM, P. A hypothesis concerning silica and the freshwater planktonic diatoms. *Limnol. and Oceanogr.*, 16, 1971, p. 10-18.
- ; KOPCZYNSKA, E. E. African lake types and their specific diatom associations (abstract). In: *37th Meeting of the Amer. Soc. Limnol. Oceanogr.*, Seattle, Wash., 1974.
- LAWTON, R. M. Palaeoecological and ecological studies in the northern Province of Northern Rhodesia. *Kirkia*, 3, 1963, p. 46-47.
- . A vegetation survey of Northern Zambia. *Palaeoecology of Africa*, 6, 1972, p. 253-256.
- LIVINGSTONE, D. A. Age of deglaciation in the Ruwenzori Range, Uganda. *Nature*, 194, 1962, p. 859-860.
- . Postglacial vegetation of the Ruwenzori Mountains in equatorial Africa. *Ecol. Monogr.*, 37, 1967, p. 25-52.
- . Some interstadial and post-glacial pollen diagrams from eastern Canada. *Ecol. Monogr.*, 38, 1968, p. 87-125.
- . A 22 000-year pollen record from the plateau of Zambia. *Limnol. and Oceanogr.*, 16, 1971, p. 349-356.
- . The Nile. Paleolimnology of headwaters. In: Rzoska Julian (ed.). *Biology of the Nile*, sous presse.
- LOBREAU, D.; GUERS, J.; ASSEMIEN, P.; BOU, G.; GUINET, P.; POTIER, L. Palynologie africaine, IX. *Bull. IFAN*, 31, 1969, pl. 167-190.
- LOBREAU-CALLEN, D. Pollen des Icacinaeae. I. Atlas (1). *Pollen et Spores*, 14, 1972, p. 345-388.
- MALEY, J. Contributions à l'étude du Bassin tchadien. Atlas de pollens du Tchad. *Bull. Jard. Bot. Belg.*, 40, 1970, p. 29-48.
- \*— . La sédimentation pollinique actuelle dans la zone du

- lac Tchad (Afrique Centrale). *Pollen et Spores*, 14, 1972, p. 263-307.
- MOREAU, R. E. Pleistocene climatic changes and the distribution of life in East Africa. *J. Ecol.*, 21, 1933, p. 415-435.
- \*—. *The bird faunas of Africa and its islands*. New York, London, Academic Press, 1966, 424 p.
- MORRISON, M. E. S. Pollen analysis in Uganda. *Nature*, 190, 1961, p. 483-486.
- \*—. Low-latitude vegetation history with special reference to Africa. *Roy. Meteorol. Soc. Proc. Int. Symp. on World Climate from 8 000 to 0 B.C.*, 1966, p. 142-148.
- \*—. Vegetation and climate in the uplands of south-western Uganda during the later Pleistocene period. I. Muchova Swamp, Kigezi District. *J. Ecol.*, 56, 1968, p. 363-384.
- ; HAMILTON, A. C. Vegetation and climate in the uplands of south-western Uganda during the later Pleistocene period. II. Forest clearance and other vegetational changes in the Rukiga highlands during the last 8 000 years. *J. Ecol.*, 62, 1974, p. 1-32.
- NEWMAN, J. E.; PICKETT, R. C. World climates and food supply variations. *Science*, vol. 186, no. 4167, 1974, p. 877-881.
- OGDEN, J. G. Correlation of contemporary and late Pleistocene pollen records in the reconstruction of Postglacial environments in northeastern North America. In: Frey, D. G. (ed.)-*Symposium on Paleolimnology* (Mitteilungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie), 17, 1969, p. 64-71.
- OSMASTON, H. A. *Pollen analysis in the study of the past vegetation and climate of Ruwenzori and its neighbourhood*. Oxford, B. Sc. thesis, 1958, 44 p.
- \*—. *The past and present climate and vegetation of Ruwenzori and its neighbourhood*. Oxford, Ph. D. thesis, 1965, non publié.
- \*PLOEY, J. de. Quelques indices sur l'évolution morphologique et paléoclimatique des environs du Stanley Pool (Congo). *Studia Univ. Lovanium, Fac. des Sci.*, 1963, p. 1-16.
- . Position géomorphologique, genèse et chronologie de certains dépôts superficiels au Congo occidental. *Quaternaria*, VII, 1965, p. 131-154.
- PUNT, W. Pollen analysis of the Euphorbiaceae with special reference to taxonomy. *Wentia*, 7, 1962, p. 1-116.
- \*QUÉZEL, P. Flore et palynologie sahariennes. Quelques aspects de leur signification biogéographique et paléoclimatique. *Bull. IFAN*, 22 A, 1960, p. 353-359.
- . A propos de l'olivier de Laperrine de l'Adrar. *Missions Berliet Ténére-Tchad* (Paris), 1962, p. 329-332.
- \*—; MARTINEZ, M. C. Le dernier interpluvial au Sahara central. Essai de chronologie palynologique et paléoclimatique. *Libyca*, 6-7, 1961, p. 211-227.
- ; —-. Premiers résultats de l'analyse palynologique de sédiments recueillis au Sahara méridional à l'occasion de la mission Berliet-Tchad. *Missions Berliet Ténére-Tchad* (Paris), 1962, p. 313-327.
- RICHARDSON, J. L. Plankton and fossil plankton studies in certain East African lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.*, 15, 1964, p. 993-999.
- . Changes in level of Lake Naivasha during postglacial time. *Nature*, 209, 1966, p. 290-291.
- . Diatoms and lake typology in East and Central Africa. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol. Hydrogr.*, 53, 1968, p. 299-338.
- \*—; RICHARDSON, A. E. History of an African Rift Lake and its climatic implications. *Ecol. Monogr.*, 42, 1972, p. 499-534.
- SAAD, S. I. Studies of pollen and spores content of Nile delta deposits (Berendal region). *Pollen et Spores*, 9, 1967, p. 467-503.
- \*SCHALKE, H. J. W. G. The upper Quaternary of the Cape Flats area (Cape Province, South Africa). *Scripta Geologica*, 15, 1973, p. 1-57.
- SCHNELL, R. *Le problème des homologies phytogéographiques entre l'Afrique et l'Amérique tropicales*. Mém. Mus. nat. Hist. nat., N. sér. B, Botanique, vol. XI, n° 2, 1961, 104 p.
- SCHULZ, E. Pollenanalytische Untersuchungen quartärer Sedimente des Nordwest-Tibesti. In: *Forschungsstation Bardai Fu-Geologen in der Zentral Sahara (Pressdienst Wissenschaft FU Berlin)*, 5, 1974, p. 59-69.
- \*SERVANT, M.; SERVANT, S. Les formations lacustres et les diatomées du Quaternaire récent du fond de la cuvette tchadienne. *Rev. Geogr. phys. et Géol. dynam.*, vol. 12, n° 2, 1970, p. 63-76.
- SMIT, A. F. J. The origin of Lake Bosumtwi and some other problematic structures. *Ghana J. Sci.*, 2, 1962, p. 176-196.
- \*STOFFERS, P.; HOLDSHIP, S. Diagenesis of sediments in an alkaline lake: Lake Manyara, Tanzania. In: *IXth International Congress of Sedimentology* (Nice), 1975.
- STRAKA, H. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 126. Sarcocaulaceae (Chlaenaceae). *Pollen et Spores*, 6, 1964a, p. 289-301; p. 641-643.
- . Palynologia Madagassica et Mascarenica. *Pollen et Spores*, vol. 6, n° 1, 1964b, p. 239-288.
- . Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 212. Didiereaceae. *Pollen et Spores*, 7, 1965, p. 27-33.
- . Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 50-59. *Pollen et Spores*, 8, 1966, p. 241-264.
- ; SIMON, A. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 122-125. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 1, 1967, p. 59-70.
- ; —; CERCEAU-LARRIVAL, M. T. Palynologia Madagassica et Mascarenica, Fam. 155-166. *Pollen et Spores*, vol. 9, n° 3, 1967, p. 427-466.
- \*TEMPLE, P. Evidence of lake level changes from the northern shoreline of Lake Victoria, Uganda. In: Steel, R. W.; Prothero, R. M. (eds.) *Geographers and the tropics: Liverpool essays*, p. 31-56. London, Longmans, 1964.
- TSUKADA, M.; ROWLEY, J. R. Identification of modern and fossil maize pollen. *Grana Palynol.*, 5, 1964, p. 406-412.
- VAN CAMPO, M. Palynologie africaine. I. *Bull. IFAN*, 19 A, 1957, p. 659-726.
- . Palynologie africaine. II. *Bull. IFAN*, 20 A, 1958, p. 753-808.
- . Palynologie africaine. IV. *Bull. IFAN*, 22 A, 1960, p. 1165-1199.
- ; HALLÉ, N. Les pollens des Hippocratéacées d'Afrique de l'Ouest. *Pollen et Spores*, 1, 1959, p. 191-272.
- \*—; COQUE, R. Palynologie et géomorphologie dans le Sud tunisien. *Pollen et Spores*, 2, 1960, p. 275-284.
- ; BERTRAND, L.; BRONCKERS, F.; DE KEYSER, B.; GUINET, P.; ROLAND-HEYDACKER, F. Palynologie africaine. V. *Bull. IFAN*, 26 A, 1964, p. 105-120.
- ; BRONCKERS, F.; GUINET, P. Palynologie africaine. VI. *Bull. IFAN*, 27 A, 1965, p. 795-842.
- ; GUINET, P.; COHEN, J. Fossil pollen from late Tertiary and Middle Pleistocene deposits of the Kurkur oasis. In: Butzer; Hansen. *Desert and river in Nubia*, p. 515-521. Madison, University of Wisconsin Press, 1966.
- VAN DER HAMMEN, T. — Upper Cretaceous and Tertiary climatic periodicities and their causes. *Ann. New York Acad. Sc.*, 95, 1961, p. 440-448.

- . Paläoklima, Stratigraphie und Evolution. *Geol. Rundschau*, 54, 1964, p. 428-441.
- VAN ZINDEREN BAKKER, E. M. *South African pollen grains and spores*. Part I. Cape Town, Balkema, 1953, 72 p.
- . A pollen analytical investigation of the Florisbad deposits (South Africa). In: *Proc. Third Pan-African Congress on Prehistory*, 1955, p. 56-67.
- . A late-glacial and post-glacial climatic correlation between East Africa and Europe. *Nature*, 194, 1962, p. 201-203.
- \*———. A pollen diagram from Equatorial Africa, Cherangani, Kenya. *Geol. Mijnb.*, 43, 1964, p. 123-128.
- . Palynology and stratigraphy in sub-Saharan Africa. In: Bishop, W. W.; Clark, J. D. (eds.). *Background to evolution in Africa*, p. 371-374. Univ. of Chicago Press, 1967.
- ; COETZEE, J. A. *South African pollen grains and spores*. Part III. Cape Town, Balkema, 1959, 200 p.
- ; CLARK, J. D. Pleistocene climates and cultures in north-eastern Angola. *Nature*, 196, 1962, p. 639-642.
- WALKER, J. W. Pollen morphology, phytogeography and phylogeny of the Annonaceae. *Contrib. Gray Herbarium*, 202, 1971, p. 3-130.
- WEBB, T. A comparison of modern and presettlement pollen from southern Michigan (USA). *Rev. Palaeob. Palyn.*, 16, 1973, p. 137-156.
- . Corresponding patterns of pollen and vegetation in lower Michigan: a comparison of quantitative data. *Ecology*, 55, 1974, p. 17-28.
- ; BRYSON, R. A. Late- and post-glacial climatic change in the northern Midwest, USA: quantitative estimates derived from fossil pollen spectra by multivariate statistical analysis. *Quaternary Res.*, 2, 1972, p. 70-115.
- WELMAN, W. G. *South African pollen grains and spores*. Part VI. Cape Town, Balkema, 1970, 110 p.
- \*WILMSTRA, T. A. A pollen diagram from the Upper Holocene of the lower Magdalena valley. *Leidse Geol. Meded.*, 39, 1967, p. 261-267.